



# INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

---

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo  
Integral Regional Unidad Oaxaca

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales  
(Patrones y Procesos para la Biodiversidad del Neotrópico)

## “Variación interpoblacional de la fenología de floración y producción de frutos de *Tillandsia carlos-hankii* Matuda (Bromeliaceae)”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA

**JUDITH ISABEL LÓPEZ LÓPEZ**

Directores de tesis:

**Dra. Demetria M. Mondragón Chaparro**

**Dr. Víctor Parra-Tabla**

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México. Diciembre, 2017.



# INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

## SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

### ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 10:00 horas del día 22 del mes de noviembre del 2017 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA para examinar la tesis titulada:

Variación interpoblacional de la fenología de floración y producción de frutos de *Tillandsia carlos-hankii* Matuda (Bromeliaceae)

Presentada por el alumno:

López  
Apellido paterno  
Nombre(s) Judith Isabel

López  
Apellido materno

Con registro: 

B	1	5	0	8	7	8
---	---	---	---	---	---	---

aspirante de:

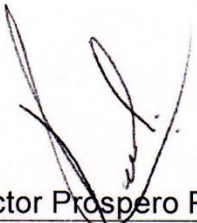
Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

### LA COMISIÓN REVISORA


Directores de tesis

  
Dra. Demetria Martha Mondragón  
Chaparro

  
Dr. Víctor Prospero Parra Tabla

  
Dr. Aniceto Rodolfo Solano  
Gómez

  
M. en C. Sonia Trujillo Argueta

  
Dr. John Newhall Williams

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

  
Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de México, D.F. el día 5 del mes de diciembre del año 2017, el (la) que suscribe LÓPEZ LÓPEZ JUDITH ISABEL alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES, con número de registro B150878, adscrito(a) al **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca**, manifiesto(a) que es el (la) autor(a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del (de la, de los) **Dres. Demetria Martha Mondragón Chaparro y Víctor Próspero Parra Tabla** y cede los derechos del trabajo titulado **“Variación interpoblacional de la fenología de floración y producción de frutos de *Tillandsia carlos-hankii* Matuda (Bromeliaceae)”**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del (de la) autor(a) y/o director(es) del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a las siguientes direcciones [posgradoax@hotmail.com](mailto:posgradoax@hotmail.com) ó [cormad\\_28@hotmail.com](mailto:cormad_28@hotmail.com). Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

LÓPEZ LÓPEZ JUDITH ISABEL

Nombre y firma del alumno(a)



CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
DE INVESTIGACIÓN PARA EL  
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
C.I.I.D.I.R.  
UNIDAD OAXACA  
I.P.N.

## **AGRADECIMIENTOS**

A Dios, quien siempre me ha acompañado y por cuidar de mí en todo momento.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI), al Consejo Oaxaqueño de Ciencia y Tecnología (COCyT) por los apoyos económicos brindados durante la maestría, y al IPN por la beca de movilidad, que me permitió realizar la estancia en la UADY.

Un especial agradecimiento a la Dra. Demetria Mondragón por su valiosa guía, asesoramiento, apoyo y paciencia, y al Dr. Víctor Parra por su importante aporte y participación durante el desarrollo de esta tesis.

A los integrantes del comité: M. en C. Sonia Argueta, Dr. John Williams y al Dr. Rodolfo Solano por sus contribuciones, comentarios y sugerencias que permitieron enriquecer este trabajo.

A los presidentes del Comisariado de Bienes Comunales y su Consejo de Vigilancia de Capulalpam de Méndez por permitirme trabajar en su comunidad y por todas las facilidades otorgadas para la realización de esta investigación.

A todas las personas que me apoyaron en el trabajo de campo: Don Javier, Norberto, Leonel, Dra Elia Méndez, Rosario, Don Gabriel y la Mtra Laura Gómez.

Sobre todo quiero agradecer a mis padres y hermanos por su apoyo incondicional y por animarme en cada momento, en quién siempre he encontrado respaldo para seguir adelante en el ámbito de superación profesional.

Un agradecimiento especial a Doña Judith por su apoyo y compañía durante mi estancia en la comunidad, y a su familia por permitirme convivir con ellos.

A mis amigos y compañeros del CIIDIR por brindarme su amistad y por todos los momentos agradables que pasamos juntos.

Al Dr. José L. Chávez Servia y al Dr. José A. Santos por su valiosa disposición para apoyarme en las asesorías.

A todas esas personas que me encontré en el camino y que de forma directa o indirecta contribuyeron en la realización de este trabajo.

## **DEDICATORIA**

A mi familia

## ÍNDICE

ÍNDICE DE CUADROS .....	i
ÍNDICE DE FIGURAS .....	ii
RESUMEN .....	1
Abstract .....	2
1. INTRODUCCIÓN .....	3
2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS .....	5
2.1 Objetivos .....	5
2.2 Hipótesis .....	6
3. MARCO TEÓRICO .....	7
3.1 Fenología .....	7
3.2 Influencia de los factores abióticos y bióticos sobre la fenología .....	8
3.3 Variación de la fenología en gradientes altitudinales .....	9
3.5 Epífitas vasculares .....	10
3.5.1 Fenología de especies epífitas vasculares .....	11
3.6 Fenología de epífitas vasculares en gradientes altitudinales .....	13
4. METODOLOGÍA .....	14
4.1 Especie de estudio .....	14
4.2 Área de estudio .....	15
4.3 Identificación de fases fenológicas de <i>T. carlos hankii</i> .....	16
4.4 Monitoreo en campo .....	17
4.4.1 Selección de sitios de muestreo .....	17
4.4.2 Delimitación y caracterización de las poblaciones .....	17
4.4.2 Monitoreo fenológico .....	21

4.5 Análisis de datos.....	22
4.5.1 Descripción de la fenología .....	22
4.5.2 Duración y frecuencia de la floración .....	22
4.5.3 Estacionalidad de la floración.....	23
4.5.4 Sincronía de la floración.....	25
4.5.5 Producción de flores y frutos.....	26
4.5.6 Depredación de flores y frutos .....	28
5. RESULTADOS .....	30
5.1 Calendario fenológico .....	30
5.1.1 Floración .....	30
5.1.2 Fructificación .....	31
5.1.3 Dispersión de semillas .....	32
5.2 Duración y frecuencia de la floración.....	32
5.3 Estacionalidad de la floración .....	33
5.4 Sincronía de la floración .....	36
5.5 Producción de flores y frutos .....	37
5.5.1 Producción de flores por día y pico de floración.....	37
5.5.2 Variación en la producción de flores .....	39
5.5.3 Variación en la producción de frutos .....	41
5.8 Depredación de flores y frutos .....	42
5.8.1 Variación de la depredación de flores .....	42
5.8.2 Variación de la depredación de frutos .....	42
6. DISCUSIÓN .....	44
6.1 Fenología de floración y su variación .....	44

6.2 Sincronía de floración y su variación .....	47
6.3 Variación de la producción de flores y frutos .....	49
6.3.1 Variación en la depredación de flores y frutos .....	51
7. CONCLUSIONES.....	53
8. BIBLIOGRAFÍA .....	55



## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Distancia entre las poblaciones monitoreadas de <i>T. carlos-hankii</i> en Capulalpam de Méndez (Fuente: Google Earth).....	18
Cuadro 2. Descripción de la vegetación con base a los datos obtenidos en los cuadrantes (100 m <sup>2</sup> ) marcados en cada sitio en Capulalpam de Méndez.....	20
Cuadro 3 .Número de individuos monitoreados para la floración correspondientes a cada población de <i>T. carlos-hankii</i> * .....	30
Cuadro 4. Número de individuos monitoreados para la fructificación y dispersión de semillas correspondientes a cada población de <i>T. carlos-hankii</i> .....	30
Cuadro 5. Calendario de la fenología de la floración de <i>T. carlos-hankii</i> . ....	31
Cuadro 6. Calendario de la fenología de la fructificación de <i>T. carlos-hankii</i> . ....	32
Cuadro 7. Calendario de la fenología de dispersión de semillas de <i>T. carlos-hankii</i> . .....	32
Cuadro 8. Valores de las principales variables de estadística circular para la ocurrencia de estacionalidad en la fenología de floración de seis poblaciones de <i>T. carlos-hankii</i> . ....	34
Cuadro 9. Resultados de la prueba de Mardia-Watson-Wheeler entre poblaciones. Valores de p en negritas no son significativos.....	36

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. A. Individuo de <i>Tillandsia carlos-hankii</i> en floración, B. Botón floral, C. Flor abierta, D. Flor marchita, E. Flor seca, F. Cápsulas inmaduras, G. Cápsula madura, H. Cápsula abierta, I. Cápsulas después de liberar semillas.....	14
Figura 2. Localización del área de estudio.....	15
Figura 3. Precipitación promedio mensual (barras) y temperatura promedio mensual (línea punteada) de los años 1970-2000 de Capulalpam de Méndez, Oaxaca (Fuente: <a href="http://worldclim.org/version2">http://worldclim.org/version2</a> ).....	16
Figura 4. Localización de las seis poblaciones de <i>T. carlos hankii</i> , vista a 7 km de altura (Fuente: Google Earth).....	18
Figura 5. Promedio ( $\pm$ EE) de la duración de la floración por población. Las barras indican el error estándar.....	33
Figura 6. Histogramas circulares de la floración de <i>T. carlos-hankii</i> por población. La longitud de las líneas azules representa la frecuencia por día, la flecha negra indica la dirección ( $\bar{\alpha}$ ) y la longitud del vector ( $r$ ). Los ángulos alrededor de la circunferencia indican los días del año (el ángulo 0.98 corresponde al día 1 de enero y el ángulo 360 a 31 de diciembre).....	35
Figura 7. A) Promedio ( $\pm$ EE) del valor de sincronía de la floración por piso altitudinal. B) Promedio del valor de sincronía de la floración entre poblaciones por altitud, (la comparación es entre poblaciones de la misma altitud). Las barras indican la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $p \leq 0.05$ ), para poblaciones las letras indican variación entre poblaciones del mismo piso altitudinal. ....	37
Figura 8. Producción de flores abiertas/individuo/día en cada población de <i>T. carlos-hankii</i> .....	38
Figura 9. Porcentaje de individuos que presentaron flores abiertas por día en cada población de <i>T. carlos-hankii</i> .....	39

Figura 10. A) Promedio ( $\pm$  EE) del total de flores producidas por individuo por piso altitudinal. B) Promedio ( $\pm$  EE) de flores producidas por individuo entre poblaciones por altitud (la comparación es entre poblaciones de la misma altitud). Las barras indican la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $p \leq 0.05$ ), para poblaciones las letras indican variación entre poblaciones del mismo piso altitudinal..... 40

Figura 11. A) Promedio ( $\pm$  EE) de frutos producidos por individuo por piso altitudinal. B) Promedio ( $\pm$  EE) de frutos producidos por individuo entre poblaciones por altitud (la comparación es entre poblaciones de la misma altitud). Las barras indican la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $p \leq 0.05$ ), para poblaciones las letras indican variación entre poblaciones del mismo piso altitudinal. .... 41

## RESUMEN

Se estudió la fenología de floración y la producción de frutos de *Tillandsia carlos-hankii* Matuda, una bromelia epífita amenazada y endémica del estado de Oaxaca, en tres pisos altitudinales (bajo: 2158-2176, medio: 2300-2330 y alto: 2442-2452 msnm). Se estudiaron seis poblaciones (dos por piso altitudinal) durante marzo de 2016 a mayo de 2017. El periodo de floración abarcó de diciembre a mayo, la maduración de frutos inició en diciembre y la dispersión de semillas empezó en enero. Se observó que todas las poblaciones mostraron una floración altamente estacional ( $r > 0.83$ ) con una mayor concentración de individuos en floración en el mes de febrero. La sincronía de floración mostró variación significativa entre pisos altitudinales ( $F_{2,42} = 13.68$ ,  $p < 0.0001$ ), observándose una mayor sincronía en el piso altitudinal menor. Sin embargo, no se observó variación significativa en la producción de flores entre pisos altitudinales ( $F_{2,41} = 1.37$ ,  $p = 0.265$ ), pero sí entre las poblaciones ( $F_{3,41} = 4.73$ ,  $p = 0.006$ ). La producción de frutos varió entre pisos altitudinales ( $F_{2,57} = 8.34$ ,  $p = 0.0007$ ) y entre poblaciones ( $F_{3,57} = 5.87$ ,  $p = 0.001$ ), las poblaciones de altitudes bajas y medias produjeron en promedio más frutos. De igual forma, se observó una relación positiva entre la producción de frutos y el DAP del árbol hospedero. La proporción de flores y frutos depredados no variaron entre pisos altitudinales ni entre poblaciones ( $F \leq 0.10$ ,  $p \geq 0.8$  en ambos casos). Podemos concluir que existe variación espacial en la fenología y en la sincronía de floración de *T. carlos-hankii* entre pisos altitudinales y entre poblaciones dentro de un piso altitudinal. En contraste, la producción total de flores no varió entre pisos altitudinales, pero sí entre poblaciones, y la producción de frutos varió entre pisos altitudinales y entre poblaciones. La depredación de flores y frutos fue relativamente baja (6.5% y 3.2% respectivamente) con respecto a la producción total, y no hubo variación entre altitudes ni entre poblaciones. Globalmente nuestros resultados muestran una importante variación espacial en la fenología de *T. carlos-hankii*, lo que sugiere dinámicas reproductivas poblacionalmente variables. Se recomienda evaluar el papel de factores microambientales (a nivel poblacional e individual) que pueden estar explicando tal variación.

**Palabras clave:** fenofase, fructificación, sincronía, depredación, bromelia.

## Abstract

We studied the flowering phenology and fruit production in *Tillandsia carlos-hankii* Matuda, an endangered and endemic epiphytic bromeliad from the state of Oaxaca, on three altitudinal floors (low: 2158-2176, medium: 2300-2330 and high: 2442- 2452 m.a.s.l.). Six populations were studied (two per altitudinal floor) during March 2016 to May 2017. The flowering period occurred from December to May, fruit ripening began in December and seed dispersal began in January. We observed that all the populations showed a highly seasonal flowering ( $r > 0.83$ ) with a higher concentration of individuals in flowering in February. The flowering synchrony showed significant variation among altitudinal floors ( $F_{2,42} = 13.68$ ,  $p < 0.0001$ ), observing a higher synchrony in the lower altitudinal floor. However, no significant variation was observed in flower production among altitudinal floors ( $F_{2,41} = 1.37$ ,  $p = 0.265$ ), but it was significant among populations ( $F_{3,41} = 4.73$ ,  $p = 0.006$ ). Fruit production varied among altitudinal levels ( $F_{2,57} = 8.34$ ,  $p = 0.0007$ ) and among populations ( $F_{3,57} = 5.87$ ,  $p = 0.001$ ), the populations of low and medium altitudes produced more fruits on average. Likewise, a positive relationship was observed between the fruit production and the DAP of the host tree. The proportion of flowers and predated fruits did not vary among altitudinal floors nor between populations ( $F \leq 0.10$ ,  $p \geq 0.8$  in both cases). We can conclude that there is spatial variation in the phenology and flowering synchrony of *T. carlos-hankii* between altitudinal floors and between populations within an altitudinal floor. In contrast, total flower production did not vary among altitudinal levels, but yes among populations, and fruit production varied among altitudinal levels and among populations. The predation of flowers and fruits was relatively low (6.5% and 3.2% respectively) with respect to the total production, and there was no variation among altitudes or among populations. Overall, our results show an important spatial variation in the phenology of *T. carlos-hankii*, which suggests population-variable reproductive dynamics. It is recommended to evaluate the role of micro-environmental factors (at the population and individual level) that may be explaining such variation.

**Keywords:** phenophase, fruiting, synchrony, depredation, bromeliad.

## 1. INTRODUCCIÓN

La fenología (del griego *phaino* “mostrar”, *logos* “tratado”) estudia los eventos biológicos recurrentes en plantas o animales y su relación con los factores bióticos y abióticos (Leith, 1974; Ruml & Vulic, 2005; Tang *et al.*, 2016). En plantas, tales eventos son: floración, fructificación, dispersión de semillas, latencia, producción y caída de hojas (García-Carbonell *et al.*, 2002; Mazer *et al.*, 2015). Debido a la relación entre la fenología reproductiva y la adecuación, se ha sugerido que en plantas la fenología ha estado fuertemente sujeto a la acción de la selección natural (Elzinga *et al.*, 2007), en la cual intervienen tanto factores selectivos abióticos como factores selectivos bióticos (Munguía-Rosas *et al.*, 2011).

Entre los componentes abióticos se ha demostrado que los principales factores que determinan la fenología de las plantas son la temperatura y la precipitación (Alvarado *et al.*, 2002; McCarty, 2001). Por ejemplo, se ha observado que mientras la temperatura provoca un adelanto de la época de floración (Menzel, 2000; Alvarado *et al.*, 2002), la variación en la disponibilidad del agua intervienen en el adelanto o retraso de los eventos fenológicos, lo cual depende de la forma de crecimiento de las plantas y del hábitat donde crecen (McCarty, 2001; Munguía-Rosas *et al.*, 2011). Tanto la temperatura como la precipitación se ven modificadas a lo largo de gradientes altitudinales. La humedad tiende a disminuir a altitudes menores, mientras que la temperatura se reduce a una mayor altitud (Bach *et al.*, 2003). Por lo tanto, se espera que las poblaciones que crecen a lo largo de un gradiente altitudinal pueden presentar variaciones fenológicas (Rawat, 2012).

Por otro lado, dentro de los factores bióticos que se ha sugerido están involucrados en la determinación de la fenología reproductiva en plantas, se encuentra el papel de los polinizadores y de los depredadores de frutos y semillas (Marquis, 1998; Elzinga *et al.*, 2007; Munguía-Rosas *et al.*, 2011). Se ha sugerido que la fenología de floración y fructificación han sido moldeados, de tal forma que en el primer caso se maximice la atracción de los polinizadores para incrementar el éxito reproductivo,

y en el segundo caso para disminuir el daño infligido por los depredadores (Elzinga *et al.*, 2007). Si bien hay ejemplos que demuestran el papel tanto de los polinizadores como de los depredadores, que han sido factores importantes en la evolución de la fenología reproductiva en plantas (e.g., Augspurger 1980; Marquis 1988; Parra-Tabla & Vargas, 2004), diferentes evidencias recientes han mostrado que dichos factores bióticos actúan en conjunto con factores abióticos (ver Munguía-Rosas *et al.*, 2011).

Si bien el estudio de la fenología se ha visto incrementado durante los últimos años, existen ciertas formas de vida que han sido poco estudiadas, como es el caso de las epífitas vasculares. Las epífitas vasculares son plantas que crecen sobre otras, como árboles y arbustos, pero sin alimentarse directamente de ellas (Benzing, 1990). Estas plantas son muy importantes para el funcionamiento de los ecosistemas, porque contribuyen al incremento de la biodiversidad así como por participar en la captación de agua y el ciclaje de nutrientes (Ceja *et al.*, 2008). Dado que las epífitas vasculares dependen principalmente de fuentes atmosféricas para adquirir agua (Obregón *et al.*, 2011), son más sensibles a la disponibilidad de humedad atmosférica (precipitación, neblina y rocío), por lo que se esperaría que su fenología estuviera ligada con los cambios de humedad presentes a lo largo de los gradientes altitudinales.

Con el fin de contribuir al entendimiento de la fenología de las epífitas vasculares, en este trabajo se siguió la fenología de floración y la fructificación de *Tillandsia carlos-hankii* Matuda, una bromelia epífita amenazada, a lo largo de un gradiente altitudinal, esperando poder contestar las siguientes preguntas: ¿existe variación fenológica entre poblaciones localizadas a diferentes altitudes? en caso de encontrar diferencias ¿la variación es debido a cambios en fechas del inicio del evento o a cambios en la duración de la misma? ¿hay variación en la sincronía de la floración entre y dentro de los pisos?, ¿existe variación en la producción y depredación de flores y frutos?, ¿las características de los hospederos están relacionadas con la producción y depredación de flores y frutos?.

## 2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

### 2.1 Objetivos

#### *Objetivo general*

Evaluar la variación de la fenología de floración y la producción de frutos de *Tillandsia carlos-hankii*, así como la depredación de flores y frutos en diferentes pisos altitudinales en un bosque de pino-encino en Capulalpam de Méndez, Oaxaca.

#### *Objetivos particulares*

- Describir la fenología de floración de *T. carlos-hankii* a nivel interpoblacional en diferentes pisos altitudinales.
- Determinar la duración, frecuencia y estacionalidad de la floración de *T. carlos-hankii*.
- Describir la sincronía de floración y su variación interpoblacional en diferentes pisos altitudinales.
- Evaluar la variación de la producción total de flores y frutos a nivel interpoblacional en diferentes pisos altitudinales y su relación con características morfológicas del hospedero.
- Determinar la depredación de flores y frutos, su variación interpoblacional en diferentes pisos altitudinales y su relación con características morfológicas del hospedero.



## 2.2 Hipótesis

a) Dado que se reconoce que el incremento de la temperatura provoca un adelanto de la época de floración y se considera como el principal determinante del inicio de la floración en ecosistemas templados (Badeck *et al.*, 2004; Cornelius *et al.*, 2013), y al hecho de que a mayores altitudes la temperatura disminuye (Bach *et al.*, 2003), se espera un desfase en la fenología en donde las poblaciones localizadas a menores altitudes iniciarán la floración antes que las poblaciones de mayores altitudes.

b) Se ha demostrado que las condiciones microclimáticas tienen un efecto en la fenología (Jackson, 1966). Los hospederos (*Quercus*), aun creciendo a una misma altitud, pueden presentar diferencias en sus características fenotípicas como una respuesta plástica a la variación del medio ambiente (Uribe-Salas *et al.*, 2008) y con ello crear una heterogeneidad microclimática, por lo tanto, se espera observar una variación en la fenología de *T. carlos-hankii* dentro de los pisos altitudinales.

c) Asumiendo que existen diferencias entre pisos altitudinales tanto en la abundancia de polinizadores como de depredadores de flores y frutos, se espera que existan diferencias espaciales en la sincronía de floración y fructificación y que ambas estén asociadas al éxito de polinización y a la depredación de flores y frutos.

### 3. MARCO TEÓRICO

#### 3.1 Fenología

La fenología estudia los eventos biológicos recurrentes en plantas o animales y su relación con los componentes bióticos y abióticos. En plantas se reconocen principalmente dos categorías para la fenología: la vegetativa y la reproductiva (Mazer *et al.*, 2015; Tang *et al.*, 2016). La primera incluye los eventos de producción y caída de hojas; la segunda, la floración, la fructificación y dispersión de semillas (Mazer *et al.*, 2015). A cada evento fenológico se le conoce como fenofase, la cual enmarca un estado de desarrollo, y se caracteriza por un punto inicial y un final del evento (Koch *et al.*, 2006; Denny *et al.*, 2014). Los estados de desarrollo son fases cortas que ocurren en cada evento (Meier *et al.*, 2009), algunos ejemplos son: la producción de yemas foliares, la expansión de la hoja, la senescencia de hojas o flores y la maduración de frutos (Morellato *et al.*, 2016).

En los estudios fenológicos se analizan patrones como la frecuencia, sincronía, duración, la regularidad de los eventos (Franco-Saldarriaga, 2014) y las interrelaciones entre fases de una o más especies (Leith, 1974; Badeck *et al.*, 2004; Morellato *et al.*, 2000; Florez *et al.*, 2012). Una planta individual puede presentar más de una fenofase en un determinado periodo dependiendo del grado de sincronización de la actividad reproductiva; por ejemplo, presentar flores y frutos al mismo tiempo (Denny *et al.*, 2014).

La variación en las respuestas fenológicas se relaciona con la heterogeneidad de microhábitats en el que vive cada planta. También se ha reportado que la variabilidad fenológica entre plantas, que crecen en condiciones similares, pueden deberse al estado interno de cada individuo (Williams-Linera & Meave, 2002). Parte de esta variación se relaciona con la genética, los procesos evolutivos de la especie (Wilczek *et al.*, 2009) o la acumulación de recursos en los tejidos vegetales (Williams-Linera & Meave, 2002), además las interacciones bióticas pueden modular la selección sobre la fenología (Elzinga *et al.*, 2007). Freitas y Bolmgren

(2008) señalan que la sincronía interpoblacional está relacionada con la herencia ancestral.

### **3.2 Influencia de los factores abióticos y bióticos sobre la fenología**

Son diversos los factores bióticos y abióticos que influyen en la fenología de las plantas. Dentro de los abióticos se incluyen la temperatura (del aire y del suelo), la precipitación, humedad (del aire y del suelo), el fotoperiodo, entre otros (Menzel, 2000; McIntosh, 2002; Alvarado *et al.*, 2002; Vargas, 2011). Los bióticos están relacionadas con las interacciones con otros organismos, como herbívoros, polinizadores y dispersores de frutos y/o semillas (Elzinga *et al.*, 2007; Munguía-Rosas *et al.*, 2011).

La temperatura favorece o limita la distribución, el crecimiento, el desarrollo y el rendimiento de los organismos (Heuvel dop *et al.*, 1986). Diversos estudios en plantas revelan la sensibilidad de los eventos fenológicos de primavera ante la temperatura; por lo que el aumento de este factor registrado en los últimos años ha provocado un adelanto de la época de floración; este fenómeno puede alterar la distribución de recursos en las plantas y tener implicaciones en los sistemas de polinización de las especies (Menzel, 2000; Alvarado *et al.*, 2002).

El inicio de la floración está muy relacionado con la precipitación, las plantas han evolucionado para presentar este evento en respuesta a diferentes periodos de lluvia. La producción de flores está delimitada por el crecimiento del meristemo, el cual depende de la presencia del agua (McIntosh, 2002; Escobedo-Sarti, 2007). Sin embargo, el inicio de las fenofases depende de la forma de crecimiento de las plantas y del hábitat donde crecen (Croat, 1975). En algunas especies, este factor no explica el comportamiento fenológico, pero se han encontrado relaciones con el contenido de agua en el suelo (Williams-Linera & Meave, 2002). Asimismo, las variaciones en la disponibilidad estacional de agua intervienen en el adelanto o retraso del rebrote y senescencia de las plantas (McCarty, 2001).

El fotoperiodo es la influencia de la duración de los periodos de luz y oscuridad sobre el crecimiento, desarrollo y reproducción de las plantas. Las especies vegetales necesitan de cierta cantidad de luz para llevar a cabo cada etapa de su ciclo de vida. Este factor controla la floración, el crecimiento vegetativo, la germinación de las semillas y la caída de las hojas de algunas especies (Vargas, 2011); en otras define el tiempo en que ocurren los eventos, la periodicidad y la sincronía en la reproducción (Borchert *et al.*, 2005; Rivera & Borchert, 2001; Morellato *et al.*, 2000). Las fluctuaciones en la duración del día proveen información que usan las plantas para sincronizar su desarrollo con las estaciones (Sánchez, 2008).

Las plantas también son influenciadas por factores bióticos, principalmente por mutualismo y antagonismo, los cuales son agentes selectivos para la fenología de las plantas (Sakai, 2001). El primer factor se relaciona con animales que intervienen para la polinización y la dispersión de frutos/semillas. El segundo con la herbivoría, el robo de néctar y la depredación de semillas (Cariveau *et al.*, 2004; Franco-Saldarriaga, 2014). En muchas especies, que dependen total o parcialmente de polinizadores para su reproducción, se ha encontrado una correlación entre el patrón temporal de la producción de flores, las visitas de los polinizadores y el éxito reproductivo; mientras que los dispersores y predadores de frutos o semillas pueden estar determinando los patrones de fructificación (Morellato & Leita-Filho, 1992; Parra-Tabla & Vargas 2004; Gómez, 2010).

### **3.3 Variación de la fenología en gradientes altitudinales**

La altitud tiene un fuerte efecto en la fenología de las plantas. Vera (1995) estudió el efecto de este factor sobre 10 leguminosas leñosas; registró un retraso significativo en la floración con el incremento de la altitud en siete especies, mientras que una especie floreció antes en las zonas más elevadas. Lo que concuerda con lo reportado por Rawat (2012), quien mostró que las angiospermas alpinas florecen primero en la parte inferior del gradiente y se retrasa conforme va aumentando la altitud.

Cornelius *et al.* (2013) determinaron la sensibilidad de plantas leñosas y herbáceas a los cambios de temperatura a lo largo de un gradiente altitudinal. Cerca del 50% de todos los eventos fenológicos fueron significativamente influenciados solamente por la altitud, mientras que la temperatura influyó en el adelanto de 56% de las especies. Ruml *et al.* (2011) determinaron el efecto de la altitud sobre la fenología del ciruelo europeo (*Prunus domestica* L.), observaron un retraso en el despliegue de las hojas por casi 2 días por cada 100 m de altitud y por casi 3 días en la floración.

### 3.5 Epífitas vasculares

Las epífitas vasculares (del griego *epi* “sobre”, *phyte* “planta”) crecen sobre troncos o ramas de árboles y arbustos sin alimentarse directamente de ellos. Aproximadamente el 9% de las plantas vasculares son epífitas, y se agrupan en 73 familias, 913 géneros y 27,614 especies (Zotz, 2013), sin contar a las hemiepífitas secundarias. Estas plantas desempeñan un papel importante en la dinámica de las comunidades ya que contribuyen al incremento de la biodiversidad al interactuar con la fauna del dosel; así como por participar en la captación de agua y el ciclaje de nutrientes dentro de los ecosistemas (Ceja *et al.*, 2008).

Las epífitas han desarrollado adaptaciones para sobrevivir bajo cambios bruscos de temperatura, déficit de agua y nutrimentos. Entre las principales adaptaciones están la captura, almacenamiento y uso eficiente del agua obtenida a través de la lluvia, rocío, neblina o de escorrentías foliares y corticales (Benzing, 1990; Obregón *et al.*, 2011). La absorción de nutrimentos se realiza a través de la materia orgánica acumulada entre las raíces, de la hojarasca y del agua. En los eventos de lluvia, el agua va enriquecida en nutrientes a partir de deposiciones secas como polen o polvo, y de lixiviados producidos por el hospedero. Las especies, que presentan simbiosis con termitas u hormigas, se alimentan de desperdicios y detritos depositados entre las hojas y raíces, mientras que otras, como algunas *Tillandsia*, absorben nutrientes directamente de fuentes atmosféricas a través de tricomas foliares altamente especializados (Benzing, 1981; Hietz *et al.*, 2002).

Según varios autores (Lugo & Scatena, 1992; Benzing, 1998; Zotz & Bader, 2009; Cach-Pérez *et al.*, 2014), el grupo de las epífitas será uno de los más afectados en su distribución o incluso podrían desaparecer en algunas regiones por el cambio climático. Dentro de los factores más limitantes para la distribución de las epífitas están la reducción en la disponibilidad de agua y el incremento de la temperatura (Wagner *et al.*, 2013; Cach-Pérez *et al.*, 2013), que también impactan en la fenología de las especies (Alvarado *et al.*, 2002; McCarty, 2001). Incluso las interacciones entre planta-animal, como los polinizadores y dispersores, dependen de la sincronía entre las especies, también pueden verse afectados (McCarty, 2001).

### **3.5.1 Fenología de especies epífitas vasculares**

Los estudios fenológicos se han enfocado mayormente en árboles y arbustos del sotobosque y poco se sabe acerca de los patrones de fenología de epífitas en el dosel (Hietz, 1997; Morellato *et al.*, 2000; Sheldon y Nadkarni, 2015). Es importante estudiar las diferentes formas de vida, ya que pueden responder de manera diferente a los factores climáticos dependiendo a sus características morfológicas y fisiológicas, los nutrientes y el agua son aprovechados de diferente manera (Sarmiento & Monasterio, 1983; Smith-Ramírez & Armesto, 1994; Marques *et al.*, 2004). A continuación se describe cómo influyen algunos factores bióticos y abióticos sobre la fenología de las epífitas.

#### **3.5.1.1 Precipitación**

Aproximadamente el 80% de las epífitas son anemócoras (Madison, 1977; Zotz 2013). Se sabe que las especies anemocóricas florecen en época lluviosa, y fructifican y dispersan sus semillas en la estación seca, cuando se presentan mayores vientos lo que favorece la dispersión de sus semillas y el aire seco ayuda en el proceso de desecamiento que acompaña la maduración de las cápsulas (Janzen, 1967; Jaramillo & Cavelier, 1998; De Siqueira-Filho, 2003). Otras especies epífitas florecen estacionalmente durante el período seco y desarrollan sus frutos en la estación de lluvias, este tipo de plantas generalmente son dispersadas por animales, proceso conocido como zoocoria (Marques & Lemos-Filho, 2008).

### **3.5.1.2 Temperatura**

En *Werauhia sintenisii* Baker, una especie susceptible a temperaturas nocturnas, el número de flores abiertas está relacionado con la temperatura mínima media mensual de meses anteriores y la irradiación diaria media mensual de dos meses antes de la producción de flores (Lasso & Ackerman, 2003). En tanto que, en *Tillandsia usneoides* L. se observó que las temperaturas y que las condiciones menos favorables para llevar a cabo la floración y fructificación son experimentadas por las poblaciones encontradas al margen de la distribución de la especie (Barve *et al.*, 2015).

### **3.5.1.3 Radiación solar**

La mayoría de plantas tropicales producen hojas y flores durante una mayor irradiación excepto cuando hay un déficit de agua (Wright & van Schaik, 1994; Lasso & Ackerman, 2003). La fenología de floración en *W. sintenisii* es afectada por un incremento en la irradiación solar combinado con un decrecimiento en la temperatura mínima (Lasso & Ackerman, 2003).

### **3.5.1.4 Interacciones bióticas**

La fenología floral en epífitas tropicales está asociado con animales polinizadores (Lasso & Ackerman, 2003). Las especies polinizadas por aves e insectos generalmente florecen durante la estación seca y fructifican en la época húmeda (Sheldon & Nadkarni, 2015); aunque existen especies como *Tillandsia turneri* Baker, polinizada por colibríes (*Eriocnemis mosquera*) que florece en la época de lluvias (Jaramillo & Cavelier, 1998). Las especies de bromelias ornitófilas muestran una floración secuencial y continua ya que la provisión de recursos mantiene a los polinizadores en la zona durante todo el año (Santana & Machado, 2010); tal como lo demostró Araujo *et al.* (1994) en tres especies de *Vriesea*, que presentaron una floración secuencial. *Vriesea ensiformis* (Vellozo) Beer presentó la floración de enero a mayo, *V. carinata* Wawra de abril a octubre, y *V. incurvata* Gaudich de agosto a enero, con poca sobreposición entre *V. carinata* y *V. incurvata*; debido a los atributos semejantes que presentan en la morfología de sus inflorescencias

posiblemente comparten polinizadores, y la floración secuencial minimiza la competencia entre ellos.

### **3.6 Fenología de epífitas vasculares en gradientes altitudinales**

Han sido escasos los estudios enfocados a la fenología de epífitas vasculares, y muy pocos sobre gradientes altitudinales. Marques & Lemos-Filho (2008) realizaron un estudio sobre la fenología en bromelias epífitas y terrestres en un gradiente altitudinal. Estos autores estudiaron la fenología reproductiva de 18 especies de bromelias. El 72% floreció en la estación lluviosa y 28% en la temporada seca. La floración de bromelias fue secuencial e influenciada por las lluvias estacionales; la mayoría de las especies de bromelias que florecieron en la temporada lluviosa se encuentran en hábitats secos. Las especies simpátricas con características similares en sus flores mostraron floración secuencial, tales como *Tillandsia stricta* Sol. ex Ker Gawl, *T. gardneri* Lindl, *Vriesea crassa* Mez y *V. citrina* Baker. La dispersión de las semillas aladas (Pitcairnoideae) y plumosas (Tillandsioideae) ocurrieron en la estación seca, a excepción de *Dyckia saxatilis* Mez y *Racinaea aerisicola* (Mez) M.A Spencer & L.B. Smith. Se presentó una asincronía en la maduración de los frutos y la dispersión de semillas entre las bromelias zoócoras, probablemente para evitar la competencia entre polinizadores y dispersores.



## 4. METODOLOGÍA

### 4.1 Especie de estudio

*Tillandsia carlos hankii* Matuda es una bromelia epífita de tipo tanque, endémica de los bosques de pino-encino del estado de Oaxaca, México (Espejo-Serna *et al.*, 2004), se encuentra catalogada como especie amenazada (NOM-059-SEMARNAT-2010) y es ampliamente utilizada para decorar los nacimientos durante Navidad principalmente en la ciudad de Oaxaca (Mondragón & Villa-Guzmán, 2008; SEMARNAT, 2010). Está distribuida a una altitud entre los 1900 y 2900 m.s.n.m. Las plantas adultas presentan un tamaño de 40 a 89 cm de altura y la inflorescencia va de 57 a 70 cm de largo. Las flores son de color verde pálido, con antesis diurna, y producción de néctar, lo que sugiere que exhibe un síndrome polinización por troquilofilia. La floración se reporta de diciembre a mayo (Fernández-Ríos, 2012); los frutos presentan cápsulas con semillas con apéndices plumosos dispersadas por viento durante la época de secas, de noviembre a abril (Sosa-Luría *et al.*, 2012) (Figura 1). Dentro de los vertebrados que depredan las estructuras de las inflorescencias están la ardilla gris (*Sciurus aureogaster*) y posiblemente un roedor (*Peromyscus levites*), no se ha reportado depredación de frutos.



Figura 1. A. Individuo de *Tillandsia carlos-hankii* en floración, B. Botón floral, C. Flor abierta, D. Flor marchita, E. Flor seca, F. Cápsulas inmaduras, G. Cápsula madura, H. Cápsula abierta, I. Cápsulas después de liberar semillas.

## 4.2 Área de estudio

El municipio de Capulalpam de Méndez pertenece al distrito de Ixtlán de Juárez, se encuentra en la región de la Sierra Norte del estado de Oaxaca (Figura 2). Se ubica dentro de las coordenadas 96° 27' de longitud oeste y 17° 18' latitud norte, a una altitud entre 1100 y 3200 m.s.n.m. Presenta un clima templado subhúmedo, lluvias abundantes en verano con una precipitación total de 1115 mm anuales. Se reporta que el mes más seco es febrero (con 13 mm), mientras que septiembre (192 mm) es el mes más lluvioso del año. El mes más caluroso del año es mayo (17.5 °C promedio) y el mes más frío es enero (13.3 °C) (<https://es.climate-data.org/location/334935/>) (Figura 3). El periodo lluvioso se extiende de mayo a octubre y la época seca de noviembre a abril.

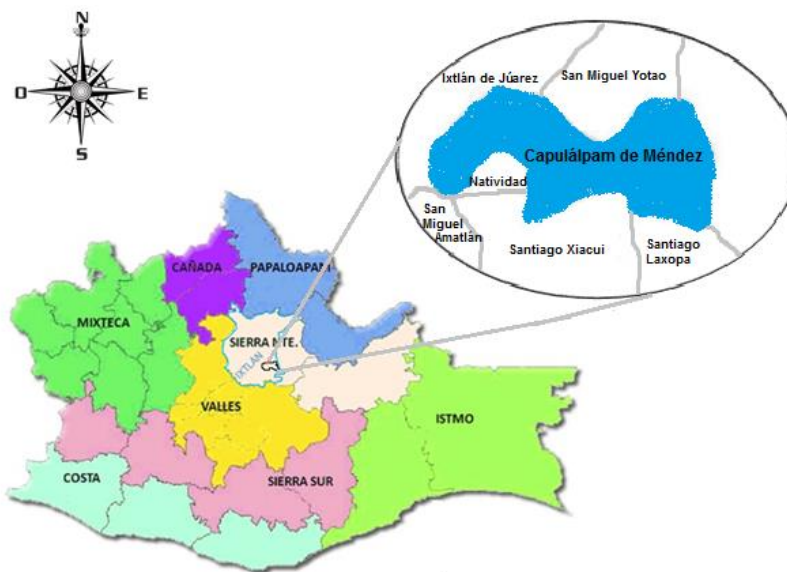


Figura 2. Localización del área de estudio.

Los tipos de vegetación presentes en la comunidad son: bosque de coníferas integrado de dos asociaciones, bosque de *Pinus-Quercus* y bosque de *Pinus* con elementos de bosque mesófilo de montaña; bosque de *Quercus* con matorral secundario, bosque ripario y bosque de *Cupressus* (Figuroa y Guzmán, 2005; CMDRS, 2009). Los sitios de estudio se encuentran en el bosque de pino-encino, localizado al este de la comunidad.

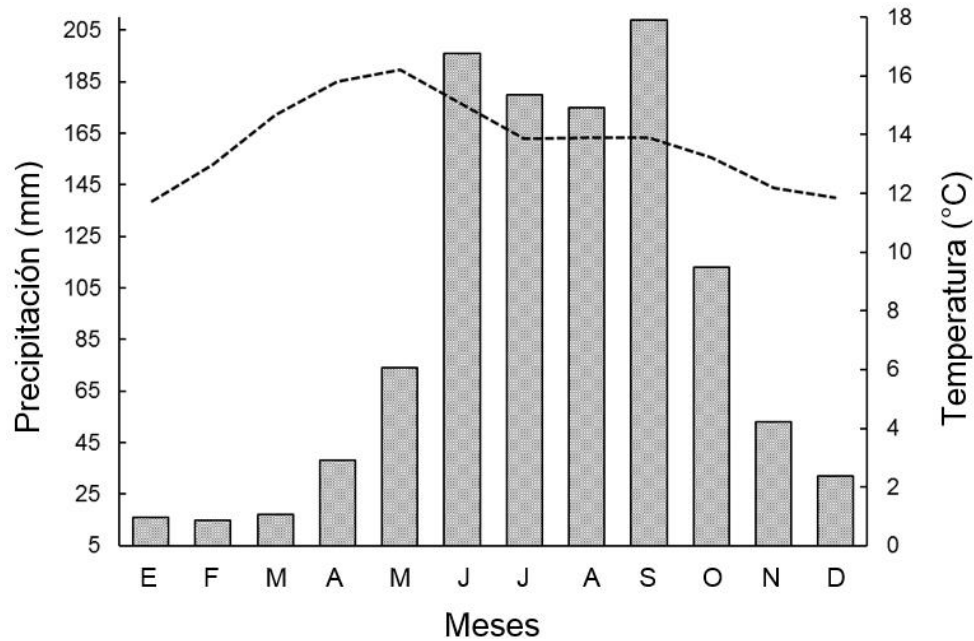


Figura 3. Precipitación promedio mensual (barras) y temperatura promedio mensual (línea punteada) de los años 1970-2000 de Capulalpam de Méndez, Oaxaca (Fuente: <http://worldclim.org/version2>).

#### 4.3 Identificación de fases fenológicas de *T. carlos hankii*

Para la identificación de las fenofases reproductivas en esta especie fue necesario hacer una adaptación en base a dos de los sistemas existentes debido a que no se ha creado una clasificación para epífitas vasculares. Se consultaron la escala BBCH (*Biologische Bundesanstalt, Bundessortenamt and Chemical Industry*), un sistema de identificación fenológica de estadios de crecimiento para plantas mono y dicotiledóneas (Meier, 2001), y el método de monitoreo de fenología estandarizada que maneja la Red de Fenología Nacional de Estados Unidos (NPN-USA), donde especifica las fenofases para grupos de plantas (Denny *et al.*, 2014).

A partir de lo cual se establecieron las siguiente fenofases para ser estudiadas:

- Floración: Se consideró que la floración iniciaba con la emergencia de botones florales seguida de flores abiertas y culminaba cuando estuvieron presentes sólo flores marchitas y/o secas.

- Fructificación: se consideró como el proceso de la formación y maduración del fruto después de la floración. Inició cuando emergieron los frutos inmaduros (color verde), posteriormente pasaron a frutos maduros (color café claro).
- Dispersión de semillas: inició con la liberación de semillas después de la apertura de las cápsulas maduras y terminó cuando éstas se quedaban vacías o en la mayoría de los casos cuando las plumas de las semillas se veían dañadas (en esta condición era muy baja la probabilidad de dispersión).

#### **4.4 Monitoreo en campo**

##### **4.4.1 Selección de sitios de muestreo**

Se realizaron caminatas a lo largo del gradiente altitudinal de Calpulalpam para localizar poblaciones de *T. carlos hankii* y determinar el rango altitudinal al cual se encuentra distribuida la especie. Posteriormente se seleccionaron poblaciones en tres pisos altitudinales de acuerdo al rango de distribución (bajo, de 2158 a 2176 msnm; medio, de 2300 a 2330 msnm, y alto, de 2444 a 2452 msnm).

##### **4.4.2 Delimitación y caracterización de las poblaciones**

En cada piso altitudinal se delimitaron 2 poblaciones tomando en cuenta que estuvieran a una altitud similar y a la misma orientación espacial con respecto a la salida del sol (SE), de esta manera quedaron los siguientes sitios: (a) Llano Grande (2158 msnm) y Yuvee (2176 msnm), (b) Ciénega Baja 2 (2300 msnm) y Ciénega Baja 1 (2330 msnm), y (c) Ciénega Alta (2442 msnm) y Latzieta (2452 msnm) (Figura 4). Las distancias entre los sitios se describen en el Cuadro 1.



Figura 4. Localización de las seis poblaciones de *T. carlos hankii*, vista a 7 km de altura (Fuente: Google Earth).

Cuadro 1. Distancia (en km) entre las poblaciones monitoreadas de *T. carlos-hankii* en Capulalpam de Méndez (Fuente: Google Earth).

	Llano Grande	Yuvee	Ciénega Baja 2	Ciénega Baja 1	Ciénega Alta	Latzieta
Llano Grande	-	1.14	2.16	2.34	2.25	0.96
Yuvee	-	-	1.05	1.22	1.20	1.95
Ciénega Baja 2	-	-	-	0.40	0.70	2.97
Ciénega Baja 1	-	-	-	-	0.37	3.05
Ciénega Alta	-	-	-	-	-	2.84
Latzieta	-	-	-	-	-	-

Con el fin de contar con variables explicativas que ayudaran a entender la variación interpoblacional se tomaron en cuenta las siguientes características del forofito (planta hospedera): altura, diámetros de copa (a lo largo y a lo ancho), el diámetro a la altura del pecho (DAP=1.30 m) y la altura a la cual se encontraba el individuo de *T. carlos-hankii* sobre el hospedero. Se hizo la caracterización de la vegetación en un parcela de 10mx10m para cada sitio donde se establecieron cada una de las poblaciones, a los árboles se les midió la altura, el diámetro a la altura del pecho

(DAP) y diámetros de copa. Se registró la abundancia total de árboles por género y la densidad por área, también se registraron las especies de bromelias presentes en el sitio. Finalmente, para medir la cobertura del dosel del bosque se utilizó el densiómetro esférico cóncavo, con el que se tomaron 10 lecturas por sitio para una mayor precisión (Cuadro 2).

Cuadro 2. Descripción de la vegetación con base en los datos obtenidos en las parcelas (100 m<sup>2</sup>) marcados en cada sitio en Capulalpam de Méndez.

Variables descriptivas	Sitios					
	Llano Grande	Yuvee	Ciénega Baja 2	Ciénega Baja 1	Ciénega Alta	Latzieta
Altitud (msnm)	2158	2176	2300	2330	2442	2452
Total de árboles	17	20	18	11	18	17
Porcentaje de árboles presentes por género	<i>Quercus</i> : 82.3% <i>Pinus</i> : 11.7% <i>Arbutus</i> : 6%	<i>Quercus</i> : 75% <i>Pinus</i> : 20% <i>Arbutus</i> : 5%	<i>Quercus</i> : 33.3% <i>Pinus</i> : 55.5% <i>Arbutus</i> : 11.1%	<i>Quercus</i> : 27.2% <i>Pinus</i> : 63.6% <i>Arbutus</i> : 9.09%	<i>Quercus</i> : 38.8% <i>Pinus</i> : 38.8% <i>Arbutus</i> : 22.2%	<i>Quercus</i> : 76.4% <i>Pinus</i> : 5.8% <i>Arbutus</i> : 17.6%
Altura (m)	9.29 ±4.55	8.27±5.06	13.34±4.04	14.87±6.14	11.63±5.99	8.95±4.13
DAP (1.30 m)	14.14 ±12.36	12.65±11.60	19.05±8.70	28.8±13.62	19.80±13.45	20.44±14.89
Cobertura de copa (m)	23.00±21.28	13.79±12.21	17.00±10.70	22.31±17.19	20.36±20.02	13.99±8.91
Densidad de árboles/ha	17/0.1ha	20/0.1ha	18/0.1ha	11/0.1ha	18/0.1ha	17/0.1ha
Cobertura arbórea	0.858%	0.799%	0.773%	0.723%	0.766%	0.740%
Especies de bromelias epífitas presentes en el sitio	<i>Tillandsia prodigiosa</i> (Lem.) Baker, <i>T. calothyrsus</i> Mez	<i>T. calothyrsus</i> Mez, <i>Viridantha plumosa</i> (Baker) Espejo	<i>T. macdougallii</i> L.B.SM., <i>T. gymnobotrya</i> Baker, <i>T. oaxacana</i> L.B.SM., <i>T. violácea</i> Baker, <i>Catopsis</i> sp.	<i>T. calothyrsus</i> , <i>T. gymnobotrya</i> , <i>T. bourgaei</i> Baker, <i>Catopsis</i> sp.	<i>T. oaxacana</i> , <i>T. gymnobotrya</i>	<i>T. prodigiosa</i> , <i>T. oaxacana</i> , <i>T. violácea</i>

## 4.4.2 Monitoreo fenológico

### 4.4.2.1 Floración

Para seguir la fenología de floración y establecer la variación interpoblacional, en cada sitio se seleccionaron aleatoriamente entre 51 y 88 individuos de *T. carlos hankii*, esto debido a la variación en la densidad de individuos adultos presentes en cada población. En cada hospedero se eligieron entre 1 y 3 individuos con una altura mayor a 50 cm (altura mínima reproductiva, Mondragón, 2009) sin estructuras reproductivas. Con el fin de disminuir el potencial efecto de la identidad del forofito, en la medida de lo posible, solamente se eligieron individuos de *T. carlos hankii* creciendo sobre encinos (*Quercus* spp.), y presentes entre 0.30 m a 3.80 m de altura sobre el hospedero. Cada individuo fue etiquetado y su altura fue medida desde la base hasta el ápice de la hoja más larga. En censos posteriores, cuando la floración inició, se midió la longitud de la inflorescencia (base del pedúnculo hasta la punta de la espiga apical).

Los individuos se monitorearon de marzo 2016 a mayo de 2017. Al inicio, los censos fueron mensuales con el fin de observar la transformación del estado vegetativo al reproductivo. Una vez iniciada la floración a principios de diciembre, la frecuencia del monitoreo se incrementó (visitas diarias) para poder detectar el día de inicio y de término de la fenofase de cada uno de los individuos.

Durante cada censo se registraron el número de botones florales, flores abiertas y flores marchitas/secas, y el número de flores abiertas depredadas por herbivoría en cada individuo; cuando se observaban botones florales depredados también se incluían en el registro. Se consideraba como depredada cuando presentaba parte de los pétalos consumidos o la flor completa. Los censos concluyeron cuando el último individuo terminó la floración (hasta finales de mayo del 2017).



#### **4.4.2.2 Fructificación y dispersión de semillas**

Para el monitoreo de la fructificación y dispersión de semillas, en cada población se seleccionaron entre 10 y 15 individuos de *T. carlos hankii* con inflorescencia; de uno a dos individuos por hospedero (*Quercus* spp.), esto debido a la diferencia en la densidad de individuos de *T. carlos-hankii* en estado reproductivo. De la misma forma que en los individuos monitoreados para la floración, se y se registró la altura de la planta y de la inflorescencia.

La fructificación se monitoreó de marzo 2016 a marzo 2017. Los censos fueron mensuales para la fructificación y la dispersión de semillas, en cada uno de ellos se registraron el número de cápsulas inmaduras, maduras y dispersando semillas, y el número de frutos dañados por herviboría en cada individuo, principalmente las cápsulas inmaduras.

### **4.5 Análisis de datos**

#### **4.5.1 Descripción de la fenología**

Se construyó un calendario fenológico para la floración, fructificación y dispersión de semillas, que muestra el tiempo en que se presentaron cada una de las fenofases durante el periodo de muestreo. En el caso de la floración, se registró la semana de inicio y término del evento por población. El periodo en que se presentó este evento se dividió en semanas debido a que el muestreo se hizo con mayor frecuencia. En cambio, la presencia de los estadios de la fructificación y dispersión de semillas en el calendario se muestran por mes. Debido a que el proceso de maduración de cápsulas es muy lento (al parecer más de un año la mayoría de las veces), no se pudo registrar el término de estas fenofases durante el periodo de muestreo.

#### **4.5.2 Duración y frecuencia de la floración**

La duración se determinó mediante el número total de días (entre la fecha de inicio y la fecha final) en que se presentó la fenofase en cada población, se calculó la media y el error estándar de cada una. Con el fin de establecer si existían diferencias

significativas en la duración de este evento entre poblaciones y debido a que los datos no tuvieron una distribución normal, se aplicó la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis, tomando en cuenta la duración de la floración por individuo por población. Para este análisis se utilizó el software IBM SPSS statistics ver 22. Posteriormente la duración del periodo de floración se clasificó de acuerdo con Newstrom *et al.* (1994), en breve (<1 mes), intermedia (1 a 5 meses) o extendida (>5 meses).

La frecuencia se determinó como el número de eventos de floración por año que presenta cada individuo. Con base en ella se clasificó su frecuencia en: continua (fenofase presente a lo largo del año por un período mayor a seis meses), episódica (más de una vez por año en eventos discontinuos de menos de seis meses) o anual (únicamente un ciclo por año) (Newstrom *et al.*, 1994).

#### 4.5.3 Estacionalidad de la floración

Se aplicó estadística circular para describir la fenología de floración en términos de estacionalidad. La estadística circular es una rama de la estadística que trabaja con datos cíclicos, que son representados como puntos en la circunferencia de un círculo (Pewsey *et al.*, 2013). La circunferencia está dividido en intervalos que indican el tiempo que pueden ser minutos, horas, días, semanas, meses o años (Zar, 2010). La estadística circular incluye direcciones (vectores), ejes (líneas) y rotaciones (Morellato *et al.*, 2010). En este estudio, se utilizó estadística circular (Zar, 2010) mediante el software Oriana ver 4.0.

Se representó un periodo anual (1 de enero a 31 de diciembre) en una circunferencia. El círculo se dividió en 365 intervalos iguales, donde cada intervalo representa 1 día (0.98 grados). La concentración temporal de la fenofase se calculó con la longitud promedio del vector ( $r$ ). Para ello, primero se determinaron los ángulos  $x$  y  $y$ .

$$x = \frac{\sum_{i=1}^n \cos ai}{n} \quad y = \frac{\sum_{i=1}^n \sin ai}{n} \quad r = \sqrt{x^2 + y^2}$$

Donde:

$\sin$  = Seno

$\cos$  = Coseno

$a_i$  = Grados de un ángulo de una muestra de  $n$  ángulos

$n$  = Número total de ángulos en una muestra

Donde:

$x^2$  = Ángulo del coseno al cuadrado

$y^2$  = Ángulo del seno al cuadrado

Si  $r = 0$ , el ángulo medio es indefinido y no hay dirección, es decir, que la floración se distribuye a lo largo del año; si  $r = 1$  indica que hay concentración hacia una dirección (Zar, 2010), es decir, hay una estacionalidad para la floración. Adicionalmente se determinó la fecha promedio de ocurrencia de la fenofase mediante el ángulo medio ( $\bar{a}$ ), que muestra el punto del año en que mayor número de individuos estaban floreciendo. Para obtener el valor de  $\bar{a}$  se retomaron los valores de  $x$ ,  $y$  y  $r$  calculados anteriormente.

$$\cos \bar{a} = x/r \quad \sin \bar{a} = y/r$$

Donde:

$x$  = Ángulo del coseno

$y$  = Ángulo del seno

$r$  = Longitud del vector medio ( $r$ )

Con la prueba de Rayleigh ( $Z$ ) se determinó la significancia del ángulo  $\bar{a}$ , que demuestra si los individuos presentaron las fenofases uniformemente a lo largo del año. Si es significativo indica que las direcciones están concentradas en una dirección angular, es decir, hay estacionalidad a lo largo del muestreo; en caso contrario, se concluye que la fenofase se distribuye uniformemente durante el año (Zar, 2010). Para determinar si existía variación en la estacionalidad de la floración entre las poblaciones, se aplicó una prueba de Mardia-Watson-Wheler ( $W$ ), que

indica si hay diferencias en el ángulo medio entre diferentes muestras. Se calcula con la siguiente fórmula:

$$w = 2 \sum_{i=1}^h \frac{(C_i^2 + S_i^2)}{n_c}$$

Las ecuaciones a utilizar para el cálculo de W son las siguientes:

$$d = \frac{(360)(\text{rango de } a)}{n_c}$$

Intervalo circular para cada dato

$$\text{sen } d_i$$

$$\text{cos } d_i$$

Funciones trigonométricas para cada intervalo circular

$$C_i = 2 \sum_{j=1}^{n_i} \text{cos } d_j$$

$$S_i = 2 \sum_{j=1}^{n_i} \text{sen } d_j$$

Suma de las funciones trigonométricas

Donde:

$n$  = Número de datos

$n_c = n_1 + n_2$

$h$  = Número de muestras

$d$  = Intervalo circular para cada dato (grados)

#### 4.5.4 Sincronía de la floración

Para medir la sincronía de floración de las poblaciones se aplicó el índice de Marquis (1988) para cada individuo, este índice incorpora dos factores: la intensidad de los eventos fenológicos y el solapamiento, con los cuales se ajusta a una medida de sincronía (Bolgrem, 1998; Freitas & Bolgrem, 2008).

El índice se calculó con la siguiente fórmula:

$$S_M = \sum_{t=0}^n \left( \frac{X_t}{\sum_{t=0}^n X_t} \right) * P_t$$

Donde:

$X_t$  = Número de flores abiertas en un individuo  $i$  en un tiempo  $t$ .

$\sum x$  = Número total de flores producidas por un individuo  $i$  durante la floración.

$P_t$  = La proporción de individuos en floración en un tiempo  $t$ .

Para establecer si existían diferencias estadísticamente significativas entre los valores de sincronía obtenidas del índice de Marquis entre pisos altitudinales y entre poblaciones (anidadas en la altitud), se aplicó el procedimiento de modelos lineales generalizados (MLG), que son una extensión de los modelos lineales que permiten utilizar distribuciones no normales de los errores y varianzas no constantes; se pueden utilizar cuando la variable de respuesta es un conteo de casos, un conteo de casos expresados en proporciones o una respuesta binaria (Cayuela, 2010). A partir de ellos se elige el mejor modelo basándose sobre el valor mínimo del Criterio de Información de Akaike (AIC), una medida que mide la plausibilidad del modelo. A estos modelos se incorporaron como covariables el DAP del hospedero y la longitud de la inflorescencia. En todos los casos donde se aplicó el procedimiento de MLG, los análisis se realizaron mediante el programa SAS ver 9.1 (SAS, 2002).

#### **4.5.5 Producción de flores y frutos**

##### **4.5.5.1 Producción de flores abiertas y pico de floración**

Para conocer el comienzo, pico y descenso de la floración en cada población, se calculó el número promedio de flores abiertas por individuo por día, tomando en cuenta la cantidad total de flores abiertas reportadas en tal fecha dividido entre el número de individuos que presentaron flores abiertas en ese día.

De la misma forma, se calculó el porcentaje de individuos que presentaron flores abiertas por día en cada población. El número de individuos con flores abiertas fue dividido por la cantidad total de individuos en floración por población. Se tomó como pico de floración al tiempo en que al menos el 50% de los individuos se encuentran

en floración, mientras que el comienzo y el término corresponden a un porcentaje menor de individuos.

#### **4.5.5.2 Variación interpoblacional en la producción de flores**

Para calcular la producción de flores total por individuo, se hizo el conteo de flores abiertas por día en cada uno de los individuos, en algunos casos se tomó en cuenta el botón floral cuando fue consumido antes de llegar al estadio de flor abierta. La producción total por individuo fue el resultado de la suma de flores registrados en los censos. Para determinar si existían diferencias estadísticamente significativas en la producción de flores, se hizo un análisis de varianza de efectos mixtos mediante el procedimiento de MLG de SAS ver 9.1 (SAS, 2002). Las fuentes de variación fueron la altitud y las poblaciones (anidadas en la altitud); y el DAP del hospedero, la altura de la bromelia y la longitud de la inflorescencia, como covariables. Para las comparaciones de medias se hicieron pruebas de t.

Para conocer si hubo diferencias estadísticas en la altura, en la longitud de la inflorescencia de los individuos de *T. carlos-hankii* que presentaron floración, en pisos altitudinales y en poblaciones anidados en la altitud, así como en la DAP y la cobertura de copa de los hospederos se realizó un análisis de varianza de efectos mixtos mediante el procedimiento de MLG en el programa SAS ver 9.1 (SAS 2002).

#### **4.5.5.3 Variación interpoblacional en la producción de frutos**

La producción de frutos se calculó mediante el conteo de frutos producidos por individuo. En cada censo se reportó la cantidad total de frutos presentes, el cual fue acumulativo en cada censo. A la mayor cantidad de frutos producidos reportados se le sumó la cantidad de frutos depredados para obtener la cantidad de frutos total producidos por individuo.

Posteriormente para determinar si existían diferencias significativas en la producción de frutos entre y dentro de los pisos, se hizo un análisis de varianza de efectos mixtos mediante el procedimiento de MLG. Las fuentes de variación fueron

factor altitud y las poblaciones anidadas en la altitud; y el DAP del hospedero, la altura de la bromelia y la longitud de la inflorescencia, como covariables. Para las comparaciones de medias se hicieron pruebas de t.

Para conocer si hubo diferencias estadísticas en la altura, longitud de la inflorescencia de los individuos de *T. carlos-hankii* que presentaron la fructificación, en pisos altitudinales y en poblaciones anidados en la altitud, así como en la DAP y la cobertura de copa de los hospederos se realizó un análisis de varianza de efectos mixtos mediante el procedimiento de MLG en el programa SAS ver 9.1 (SAS, 2002).

#### **4.5.6 Depredación de flores y frutos**

##### **4.5.6.1 Variación interpoblacional en la depredación de flores**

La depredación se estimó mediante el número de botones y flores comidas en cada censo por individuo de *T. carlos-hankii*, y posteriormente se calculó la proporción total de flores depredadas tomando en cuenta la cantidad total de flores producidas por individuo.

Posteriormente para conocer si hubo diferencias significativas en la proporción de flores depredadas, y las posibles fuentes de variación, se hizo un análisis de varianza de efectos mixtos mediante el procedimiento de MLG. Las fuentes de variación fueron altitud y poblaciones anidadas en la altitud; y el DAP del hospedero, la altura de la bromelia y la longitud de la inflorescencia, como covariables. Para las comparaciones de medias se hicieron pruebas de t.

De la misma forma, para conocer si la cantidad de flores depredadas se relaciona con la sincronía debido a que se ha demostrado que la sincronización favorece el escape a los depredadores (Honek & Martinkova, 2005; Elzinga *et al.*, 2007), se analizó la cantidad total de flores depredadas y su relación con la sincronía y la longitud de la inflorescencia por medio de una regresión múltiple con 2 variables.

#### **4.5.6.2 Variación interpoblacional en la depredación de frutos**

Para obtener el número total de frutos depredados, durante cada censo se registró la cantidad de frutos dañados por individuo, posteriormente se calculó el total por individuo sumando los registros por censo; se obtuvo la proporción total de frutos depredados con respecto a la cantidad total de frutos producidos por individuo.

Finalmente para determinar si existían diferencias significativas en la proporción de frutos depredados, se hizo un análisis de varianza de efectos mixtos mediante el procedimiento de MLG. Las fuentes de variación fueron altitud y poblaciones anidadas en la altitud; y el DAP del hospedero, la altura de la bromelia y la longitud de la inflorescencia, como covariables. Para las comparaciones de medias se hicieron pruebas de t.



## 5. RESULTADOS

En el cuadro 3 se muestra el número total de individuos de *T. carlos-hankii* que fueron censados para la fenología de floración por población y se indica el porcentaje de éstos que pasaron del estado vegetativo al reproductivo.

Cuadro 3 .Número de individuos monitoreados para la floración correspondientes a cada población de *T. carlos-hankii*\*.

Población	Llano Grande	Yuvee	Ciénega Baja 2	Ciénega Baja 1	Ciénega Alta	Latzieta
Altitud (msnm)	2158	2176	2300	2330	2442	2452
Tamaño de muestra	51	53 (2)	78 (1)	53	88	58
Individuos reproductivos (%)	5.880	13.207	10.256	18.867	10.227	27.586
Individuos no reproductivos (%)	94.117	86.792	89.743	81.132	89.772	72.413

\*Los números entre paréntesis indican número de individuos que fueron atacados totalmente por herbivoría en las espigas florales antes de iniciar floración y que no fueron incluidos en los análisis.

En el cuadro 4 se muestra el número total de individuos de *T. carlos-hankii* que presentaron inflorescencia en marzo 2016 y se indica el porcentaje de éstos que presentaron la fructificación.

Cuadro 4. Número de individuos monitoreados para la fructificación y dispersión de semillas correspondientes a cada población de *T. carlos-hankii*.

Población	Llano Grande	Yuvee	Ciénega Baja 2	Ciénega Baja 1	Ciénega Alta	Latzieta
Altitud (msnm)	2158	2176	2300	2330	2442	2452
Número total de individuos con inflorescencia	9	14	11	15	14	10
Individuos en fructificación (%)	100	100	100	100	100	50

### 5.1 Calendario fenológico

#### 5.1.1 Floración

*Tillandsia carlos-hankii* mostró sólo un periodo de floración. En todas las poblaciones la floración inició en el mes de diciembre (mes en el que se disminuye la precipitación y la temperatura). Las poblaciones de Ciénega Baja 2, Ciénega Baja

1 y Latzieta iniciaron la floración en la primera semana de diciembre, mientras que en Llano Grande, Yuvee y Ciénega Alta iniciaron la floración a partir de la segunda semana del mismo mes (Cuadro 5). El inicio de la floración de las seis poblaciones coincidió con el término de la época de lluvias (Figura 3).

La primera población en terminar la floración fue Llano Grande a mediados de abril y posteriormente Yuvee, ambas de la altitud baja. Mientras que las otras poblaciones abarcaron parte de mayo; el último en terminar fue Latzieta, que abarcó hasta la última semana de mayo (Cuadro 5). Se observó un notable solapamiento en los períodos de floración de las poblaciones desde la segunda semana de diciembre hasta la segunda semana de abril (17 semanas).

Cuadro 5. Calendario de la fenología de la floración de *T. carlos-hankii*.

Mes	Diciembre				Enero				Febrero				Marzo				Abril				Mayo			
Semanas	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Llano Grande																								
Yuvee																								
Ciénega Baja 2																								
Ciénega Baja 1																								
Ciénega Alta																								
Latzieta																								

Ausencia de flores     
  Presencia de flores

### 5.1.2 Fructificación

La fructificación inició en el mes de abril en las poblaciones Ciénega Alta y Latzieta, ambas de la altitud alta; seguida de Ciénega Baja 1 en el mes de mayo, y finalmente las otras tres poblaciones durante el mes de julio. Durante esta fenofase en algunos individuos se observaron los primeros frutos maduros a partir de diciembre, entre seis y ocho meses después de la emergencia de los frutos inmaduros (Cuadro 6). Debido a que la fructificación es un proceso de larga duración, no fue posible registrar la maduración de todos los frutos de los individuos.

Cuadro 6. Calendario de la fenología de la fructificación de *T. carlos-hankii*.

Mes	Mar 2016	Abr	May	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene 2017	Feb	Mar
Llano Grande									*			*
Yuvee									*		*	*
Ciénega Baja 2									*		*	*
Ciénega Baja 1									*	*	*	*
Ciénega Alta									*		*	
Latzietta									*		*	

Ausencia de frutos   
 Presencia de frutos inmaduros   
 \* Presencia de frutos maduros

### 5.1.3 Dispersión de semillas

La dispersión de semillas se presentó a partir de enero en cuatro poblaciones (Yuvee, Ciénega Baja 2, Ciénega Baja 1 y Ciénega Alta), esto ocurrió un mes después del registro de las primeras cápsulas maduras; mientras que en Llano Grande y Latzieta, poblaciones de la altitud baja y alta respectivamente (Cuadro 7), se presentó hasta febrero. Esta fenofase se observó hasta el término del censo, que coincide con la época seca (Figura 3). De la misma manera que en la fructificación, sólo fue posible observar el inicio de la liberación de semillas durante el periodo de muestreo.

Cuadro 7. Calendario de la fenología de dispersión de semillas de *T. carlos-hankii*.

Mes	Mar 2016	Abr	May	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene 2017	Feb	Mar
Llano Grande												
Yuvee												
Ciénega Baja 2												
Ciénega Baja 1												
Ciénega Alta												
Latzietta												

Presencia de frutos con dispersión de semillas   
 Ausencia de frutos con dispersión de semillas

### 5.2 Duración y frecuencia de la floración

La duración promedio de la floración varió significativamente entre poblaciones (Kruskal-Wallis,  $p=0.044$ ). Las poblaciones con un menor número de días promedio de duración fueron Llano Grande y Ciénega Baja 2; mientras que la población Latzieta fue la que tuvo notablemente el mayor número de días promedio de

floración con 119 días (Figura 5).

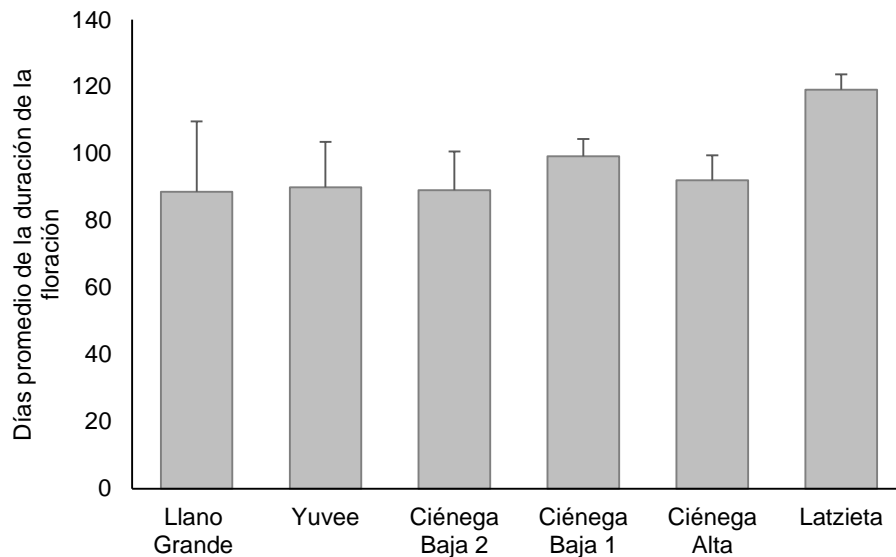


Figura 5. Promedio ( $\pm$  EE) de la duración de la floración por población. Las barras indican el error estándar.

De acuerdo a la clasificación de Newstrom *et al.* (1994), la duración de la floración de *T. carlos-hankii* en cinco de las poblaciones fue intermedia (5 meses), mientras que en Latzieta fue extendida ya que duró seis meses. En términos de frecuencia, todas las poblaciones presentaron un solo evento de floración, por lo que *T. carlos-hankii* se puede clasificar como una especie de floración anual.

### 5.3 Estacionalidad de la floración

Las seis poblaciones de *T. carlos-hankii* presentaron una alta estacionalidad en su fenología de floración (prueba de Rayleigh  $p < 0.05$ ). La mayor concentración de la frecuencia de individuos en floración se presentó en Llano Grande y Ciénega Alta ( $r > 0.883$ ), mientras que en Ciénega Baja 2 fue la menor ( $r = 0.838$ , Cuadro 8). En tanto que el valor del vector medio ( $\bar{a}$ ) muestra que en todas las poblaciones la mayor concentración de individuos en floración se concentró en el mes de febrero.

Cuadro 8. Valores de las principales variables de estadística circular para la ocurrencia de estacionalidad en la fenología de floración de seis poblaciones de *T. carlos-hankii*.

Fenofase	Estimación	Población				
Floración	Llano Grande	Yuvee	Ciénega Baja 2	Ciénega Baja 1	Ciénega Alta	Latzieta
Altitud (m.s.n.m.)	2158	2176	2300	2330	2442	2452
Número de observaciones	255	416	558	875	707	1591
Vector medio ( $\bar{a}$ )	36.237°	33.752°	33.144°	44.84°	48.523°	55.293°
Longitud del vector medio (r)	0.883	0.874	0.838	0.868	0.882	0.852
Rayleigh Test (Z)	198.949	317.943	392.037	659.916	550.007	1156.062
Rayleigh Test (p)	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

Los valores del vector medio ( $\bar{a}$ ) y la longitud del vector (r) de cada población mostrados en el Cuadro 8 se presentan en forma de histogramas en la Figura 6, donde también se puede observar la concentración de la floración (diciembre a mayo) durante un periodo anual.

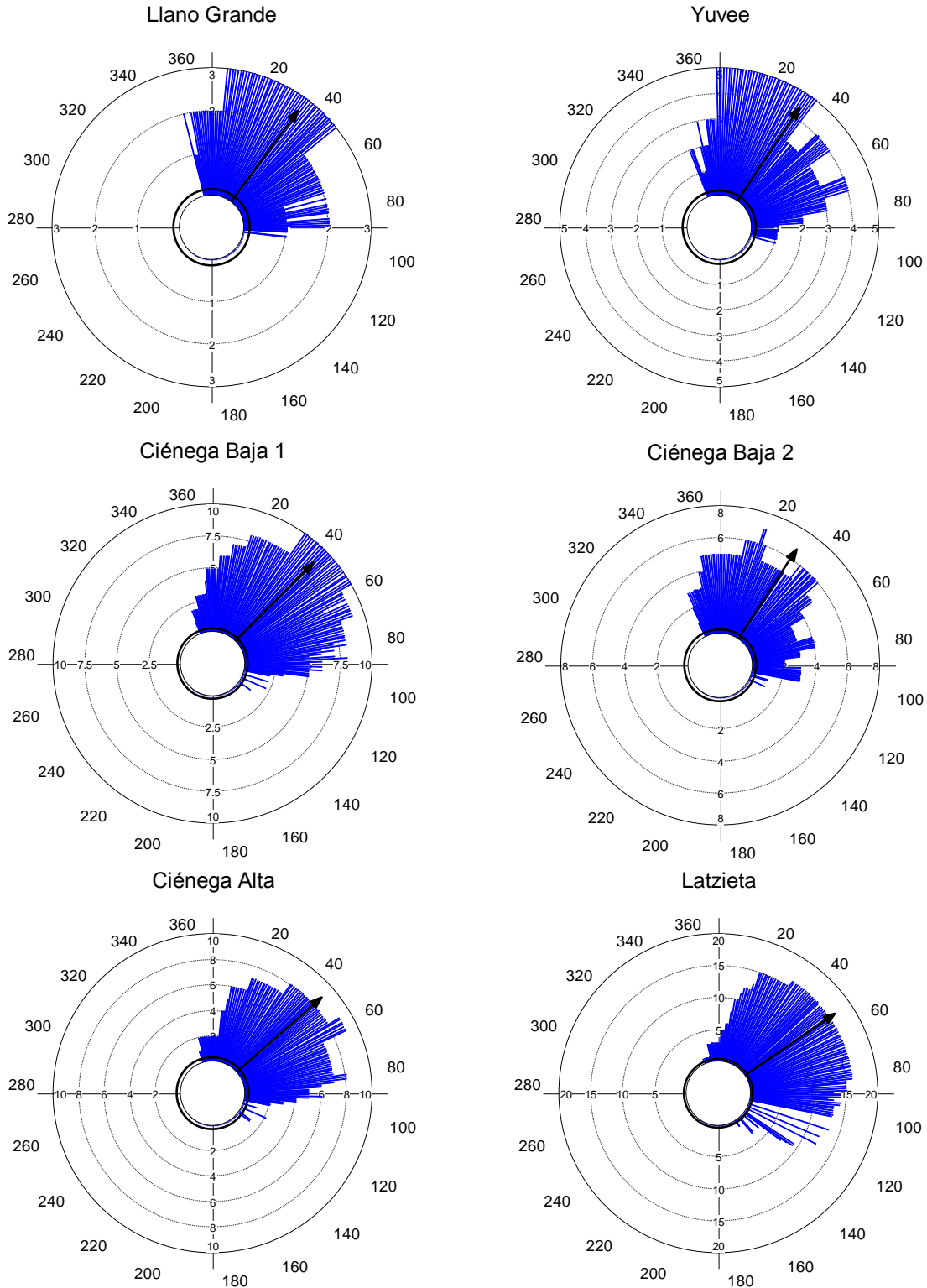


Figura 6. Histogramas circulares de la floración de *T. carlos-hankii* por población. La longitud de las líneas azules representa la frecuencia por día, la flecha negra indica la dirección ( $\bar{a}$ ) y la longitud del vector ( $r$ ). Los ángulos alrededor de la circunferencia indican los días del año (el ángulo 0.98 corresponde al día 1 de enero y el ángulo 360 a 31 de diciembre).

La prueba de Mardia-Watson-Wheeler (Cuadro 9) indicó que existen diferencias significativas en la distribución de la floración entre la mayoría de las poblaciones ( $p < 0.05$ ). Sin embargo, no se observaron diferencias entre Llano Grande y Yuvee ( $W=1.722$ ,  $p=0.423$ ), ambas poblaciones de la altitud baja; ni entre Ciénega Baja 1 y Ciénega Alta ( $W=2.081$ ,  $p > 0.05$ ).

Cuadro 9. Resultados de la prueba de Mardia-Watson-Wheeler entre poblaciones. Valores de  $p$  en negritas no son significativos.

Poblaciones	W	P
Llano Grande & Yuvee	1.667	<b>0.434</b>
Llano Grande & Ciénega Baja 2	8.643	0.013
Llano Grande & Ciénega Baja 1	13.349	0.001
Llano Grande & Ciénega Alta	16.884	2.16E-4
Llano Grande & Latzieta	27.193	1.25E-6
Yuvee & Ciénega Baja 2	6.156	0.046
Yuvee & Ciénega Baja 1	25.385	3.07E-6
Yuvee & Ciénega Alta	31.999	1.13E-7
Yuvee & Latzieta	46.971	6.31E-11
Ciénega Baja 2 & Ciénega Baja 1	33.918	4.31E-8
Ciénega Baja 2 & Ciénega Alta	49.988	1.40E-11
Ciénega Baja 2 & Latzieta	65.367	< 1E-12
Ciénega Baja 1 & Ciénega Alta	1.75	<b>0.417</b>
Ciénega Baja 1 & Latzieta	8.782	0.012
Ciénega Alta & Latzieta	8.579	0.014

#### 5.4 Sincronía de la floración

El valor promedio del índice de sincronía de floración de Marquis por piso altitudinal y entre poblaciones se muestran en la Figura 7, donde se puede observar que el promedio del valor de sincronía de los individuos fue mayor en las altitudes baja y alta que en la altitud media ( $F_{2,42}=13.68$ ,  $p < 0.0001$ ; Figura 7A). Sin embargo, no se observaron diferencias entre las altitudes baja y la altitud alta ( $t_{42}=1.95$ ,  $p=0.057$ ), pero si entre la altitud baja y la media y entre la media y la alta ( $t_{42}=4.82$ ,  $p < 0.0001$  y  $t_{42}=3.91$ ,  $p=0.003$ , respectivamente; Figura 7A).

De igual forma, se observaron diferencias significativas entre poblaciones anidadas en la altitud ( $F_{3,42}=27.36$ ,  $p<0.0001$ ; Figura 7B); no se observaron diferencias entre las poblaciones bajas ( $t_{42}=0.89$ ,  $p=0.378$ ), pero si entre las poblaciones medias y altas ( $t_{42}=5.03$ ,  $p<0.0001$  y  $t_{42}=7.54$ ,  $p<0.0001$ , respectivamente; Figura 7B) . El DAP del hospedero y la longitud de la inflorescencia de los individuos no tuvieron efectos sobre la sincronía de la floración ( $F_{1,42}=0.48$ ,  $p=0.491$  y  $F_{1,42}=0.05$ ,  $p=0.816$ ).

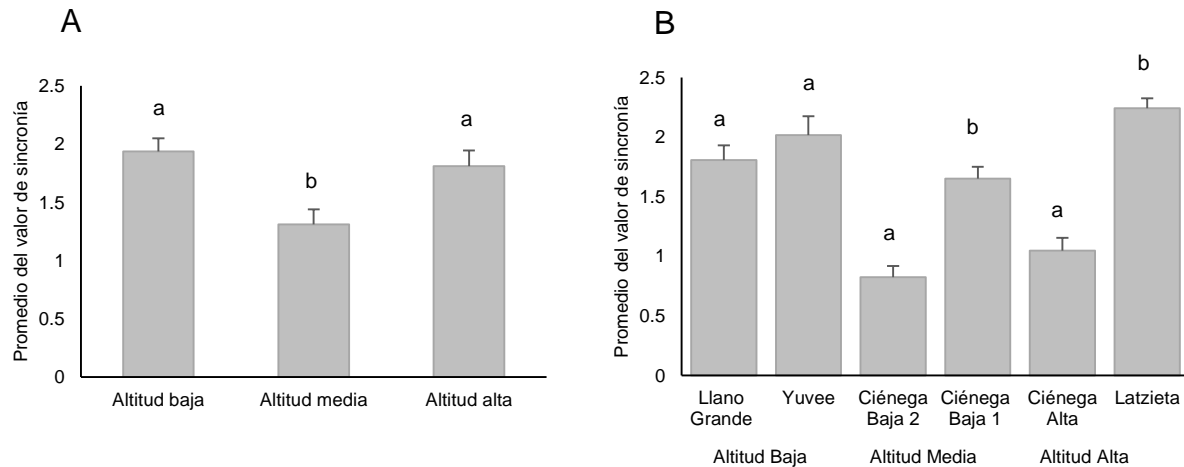


Figura 7. A) Promedio ( $\pm$  EE) del valor de sincronía de la floración por piso altitudinal. B) Promedio del valor de sincronía de la floración entre poblaciones por altitud (la comparación es entre poblaciones de la misma altitud). Las barras indican la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $p\leq 0.05$ ), para poblaciones las letras indican variación entre poblaciones del mismo piso altitudinal.

## 5.5 Producción de flores y frutos

### 5.5.1 Producción de flores por día y pico de floración

En la Figura 8 se observa la relación de producción promedio de flores por individuo abiertas a través del tiempo. De forma general, se muestra que los individuos producen una mayor cantidad de flores a la mitad del periodo de floración comparado con el inicio y el término del evento. Sin embargo, en la población de Latzieta hubo una alta producción de flores abiertas en la primera semana (entre 8 y 11 flores), en los días posteriores fue variable (entre 2 a 10 flores). El día 100 empezó a descender a un máximo de 5 flores hasta concluir con la última flor abierta. Mientras que en las otras poblaciones iniciaron con un mínimo de 1 y un máximo de 6 flores abiertas por individuo. La población con el menor número de



flores abiertas producidas por día fue Ciénega Alta, iniciando en promedio con una flor abierta hasta alcanzar un máximo de 4.5 flores el día 28. Debido a cuestiones logísticas no se pudo registrar el número de flores producidas entre los días 51 y 64, por ello se muestra un espacio sin datos en las Figuras 8 y 9.

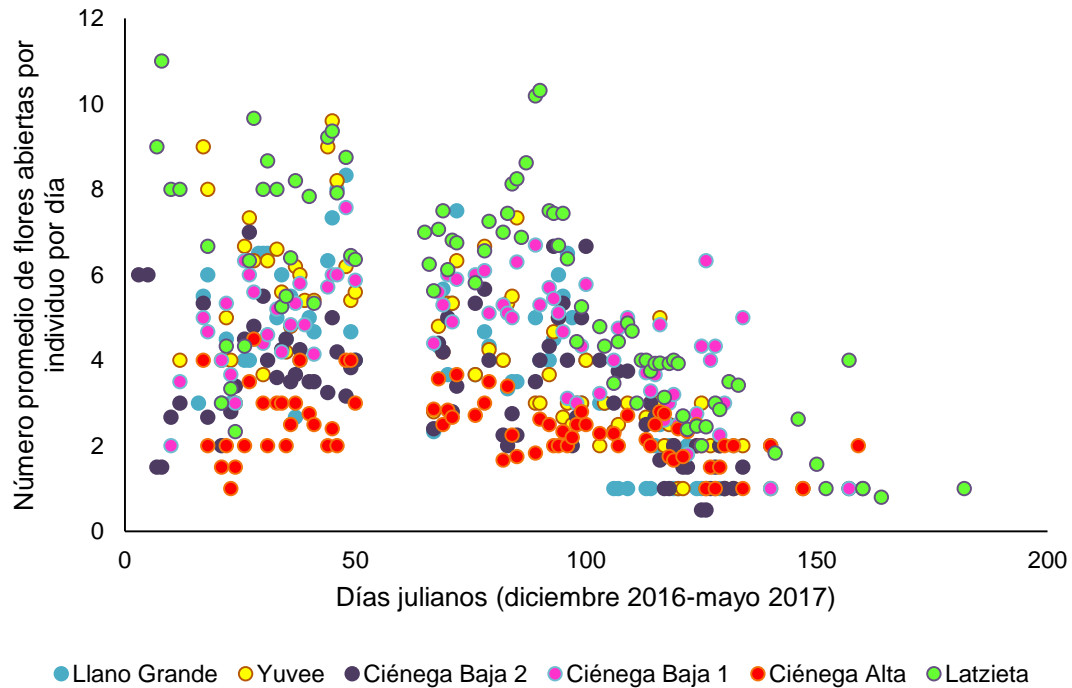


Figura 8. Producción de flores abiertas/individuo/día en cada población de *T. carlos-hankii*.

En la Figura 9 se puede observar que al inicio de la floración hay pocos individuos floreciendo y va aumentando hasta llegar a un pico, para posteriormente decrecer. Es importante resaltar que en Latzieta un mayor número de individuos produjeron flores, mientras que Llano Grande mostró la menor cantidad de individuos con flores abiertas.

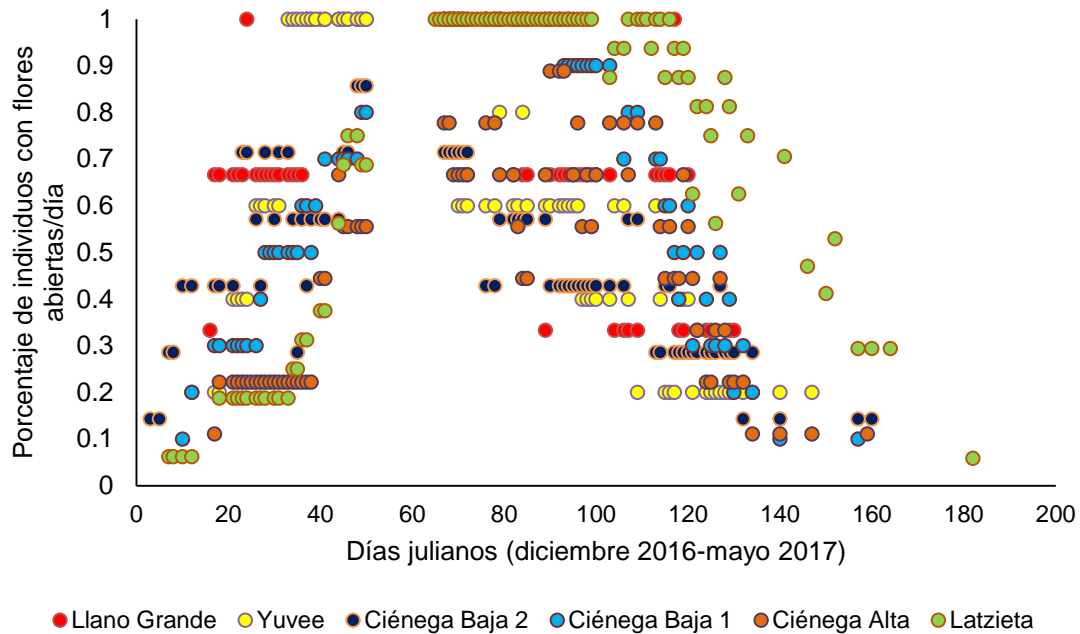


Figura 9. Porcentaje de individuos que presentaron flores abiertas por día en cada población de *T. carlos-hankii*.

Se tomó como criterio que el pico de floración ocurrió cuando más del 50% de los individuos en cada población presentó esta fenofase, en Llano Grande éste se mostró durante el 17 de diciembre a 30 de marzo, Yuvee del 23 de diciembre hasta 23 de marzo, Ciénega Baja 2 del 23 de diciembre al 23 de marzo, Ciénega Baja 1 del 28 de diciembre al 3 de abril, Ciénega Alta a partir de 13 de enero al 30 de marzo y Latzieta a partir de 13 de enero al 1 de mayo. Se presentó el mayor número de individuos en floración en un periodo de 70 días (durante los días 44 a 113, Figura 9), que abarcan desde el 13 de enero al 23 de marzo, coincidiendo con la época seca.

### 5.5.2 Variación en la producción de flores

No se observaron diferencias significativas en la producción total de flores entre los pisos altitudinales ( $F_{2,41}=1.37$ ,  $p=0.265$ , Figura 10A). Sin embargo, se observaron diferencias entre poblaciones anidadas en la altitud ( $F_{3,41}= 4.73$ ,  $p=0.006$ , Figura 9B). Estas diferencias no fueron significativas entre las de altitud baja y media ( $t_{41}=0.06$ ,  $p=0.951$  y  $t_{41}=1.01$ ,  $p=0.318$ , respectivamente), pero si entre las

poblaciones de altitudes altas ( $t_{41}=3.62$ ,  $p=0.0008$ ), donde Latzieta tuvo una mayor producción de flores que Ciénega Alta.

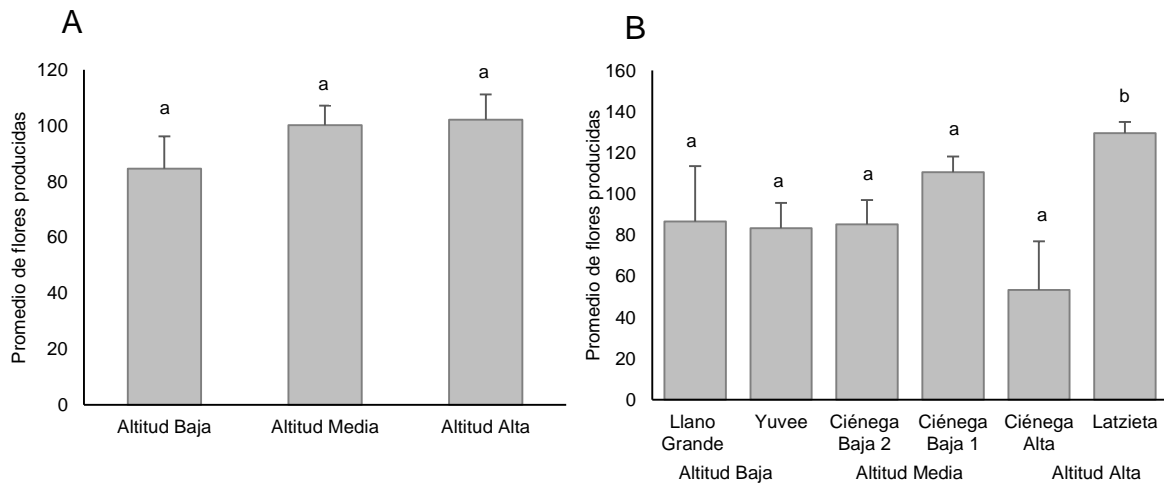


Figura 10. A) Promedio ( $\pm$  EE) del total de flores producidas por individuo por piso altitudinal. B) Promedio ( $\pm$  EE) de flores producidas por individuo entre poblaciones por altitud (la comparación es entre poblaciones de la misma altitud). Las barras indican la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $p \leq 0.05$ ), para poblaciones las letras indican variación entre poblaciones del mismo piso altitudinal.

El DAP del hospedero ( $F=0.35$ ,  $p=0.558$ ), la altura de los individuos de *T. carlos-hankii* ( $F=0.10$ ,  $p=0.750$ ) y la longitud de la inflorescencia ( $F=0.01$ ,  $p=0.943$ ) no tuvieron efectos sobre la producción de flores.

Entre los individuos censados para la floración no se encontraron diferencias en su tamaño entre las altitudes ( $F_{2,44}=0.90$ ,  $p=0.412$ ), pero sí entre los sitios anidados en la altitud ( $F_{3,44}=7.47$ ,  $p=0.0004$ ); donde los individuos de las poblaciones anidadas a la altitud baja fueron similares ( $F_{44}=1.08$ ,  $p=0.285$ ) y asimismo para los individuos de la altitud media ( $F_{44}=0.10$ ,  $p=0.924$ ); en tanto que los individuos de las poblaciones anidadas a la altitud alta ( $F_{44}=4.61$ ,  $p < 0.0001$ ) difirieron entre ellos, de tal manera que los individuos en Latzieta presentaron una mayor altura que en Ciénega Alta ( $63.890 \pm 9.780$  y  $81.940 \pm 8.140$ , respectivamente). No se encontraron diferencias significativas entre altitudes ni entre poblaciones anidadas a la altitud en la longitud de las inflorescencias ( $F_{2,44}=1.07$ ,  $p=0.405$ ;  $F_{3,44}=1.240$ ,  $p=0.226$ ), en el DAP de los hospederos ( $F_{2,44}=0.20$ ,  $p=0.821$ ;  $F_{3,44}=0.44$ ,  $p=0.728$ ) ni en la cobertura de copa ( $F_{2,44}=1.51$ ,  $p=0.233$ ;  $F_{3,44}=0.82$ ,  $p=0.489$ ).

### 5.5.3 Variación en la producción de frutos

En contraste con la producción de flores, para la producción de frutos se observaron diferencias significativas entre pisos altitudinales ( $F_{2,57}=8.34$ ,  $p=0.0007$ , Figura 11A), siendo menor en la altitud alta (Figura 11A). Entre las altitudes baja y media no fueron significativas ( $t_{57}=1.72$ ,  $p=0.091$ ), pero sí entre la baja y la alta, y entre la media y la alta ( $t_{57}=4.08$ ,  $p=0.0001$  y  $t_{57}=2.92$ ,  $p=0.005$ ). También se encontraron diferencias entre poblaciones anidadas en la altitud ( $F_{3,57}=5.87$ ,  $p=0.001$ ); no fue significativa entre las poblaciones anidadas en la altitud baja ( $t_{57}=1.10$ ,  $p=0.274$ ), donde hubo una mayor producción de frutos; pero si entre las poblaciones anidadas en la altitud media y alta ( $t_{57}=3.02$ ,  $p=0.003$  y  $t_{57}=2.63$ ,  $p=0.01$ , respectivamente, Figura 10B). Latzieta produjo la menor cantidad de frutos, debido a que el 50% de los individuos no desarrollaron ningún fruto.

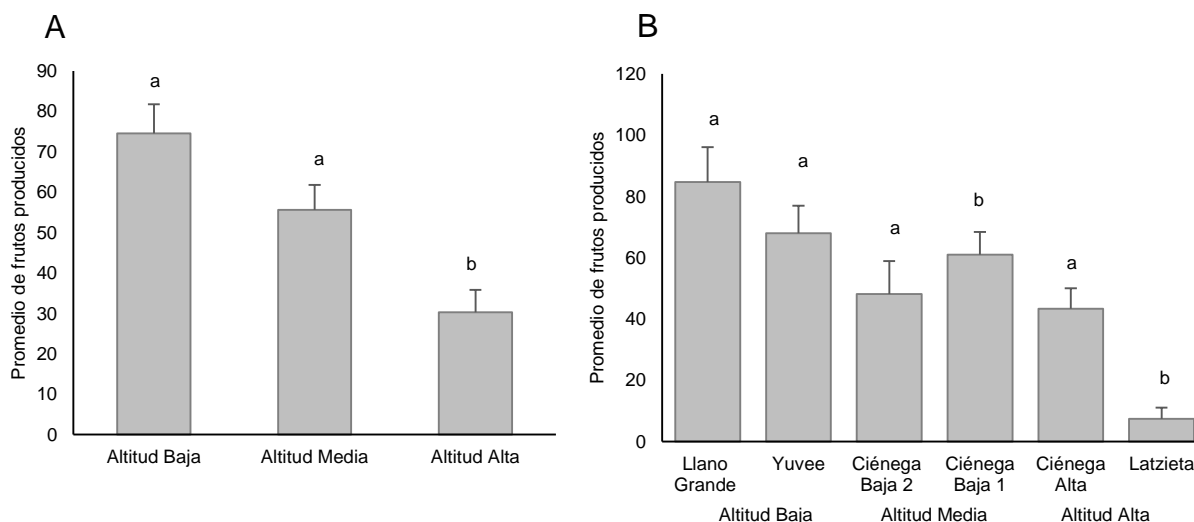


Figura 11. A) Promedio ( $\pm$  EE) de frutos producidos por individuo por piso altitudinal. B) Promedio ( $\pm$  EE) de frutos producidos por individuo entre poblaciones por altitud (la comparación es entre poblaciones de la misma altitud). Las barras indican la desviación estándar. Letras diferentes indican diferencia significativa ( $p \leq 0.05$ ), para poblaciones las letras indican variación entre poblaciones del mismo piso altitudinal.

La producción de frutos se relacionó significativamente y positivamente con el DAP del hospedero ( $F_{1,57}=8.95$ ,  $p=0.004$ ); en contraste, la altura de los individuos y la longitud de su inflorescencia no tuvieron efectos significativos sobre la producción de frutos ( $F_{1,57} \leq 1.44$ ,  $p \geq 0.235$ , en todos los casos).

Para los individuos que produjeron frutos, entre altitudes y en poblaciones anidadas en la altitud no se encontraron diferencias en su altura ( $F_{2,67}=1.17$ ,  $p=0.317$ ;  $F_{3,67}=0.73$ ,  $p=0.537$ , respectivamente), en la longitud de las inflorescencias ( $F_{2,67}=3.01$ ,  $p=0.056$ ;  $F_{3,67}=2.61$ ,  $p=0.059$ ), en el DAP de los hospederos ( $F_{2,67}=0.98$ ,  $p=0.381$ ;  $F_{3,67}=0.02$ ,  $p=0.995$ ) ni en la cobertura de copa ( $F_{2,66}=3.36$ ,  $p=0.041$ ;  $F_{3,66}=0.15$ ,  $p=0.927$ ).

## 5.8 Depredación de flores y frutos

### 5.8.1 Variación de la depredación de flores

Del total de flores producidas en las seis poblaciones el 6.5% fue depredado. No se observaron diferencias en la proporción de flores atacadas entre altitudes ( $F_{2,41}=0.10$ ,  $p=0.904$ ) ni en poblaciones anidadas en la altitud ( $F_{3,41}=0.22$ ,  $p=0.880$ ). Las covariables DAP del hospedero ( $F_{1,41}=0.03$ ,  $p=0.870$ ), el tamaño de los individuos ( $F_{1,41}=0.07$ ,  $p=0.789$ ) y la longitud de la inflorescencia ( $F_{1,41}=0.02$ ,  $p=0.875$ ) no tuvieron efectos significativos en la proporción de flores depredadas.

La cantidad total de flores depredadas en los individuos de *T. carlos-hankii* no se relaciona con la sincronía de floración de las poblaciones de *T. carlos-hankii* ( $t_1=1.38$ ,  $p=0.174$ ). Sin embargo, la longitud de la inflorescencia tiene un efecto significativo sobre las flores consumidas ( $t_1=2.61$ ,  $p=0.012$ ); las cuales fueron más afectadas por herbivoría en plantas con mayor longitud en la inflorescencia.

### 5.8.2 Variación de la depredación de frutos

Del total de frutos producidos en las seis poblaciones el 3.2 % fue depredado. La proporción de frutos depredados entre altitudes no tuvo diferencias significativas ( $F_{2,57}=0.59$ ,  $p=0.558$ ) ni en las poblaciones anidadas en la altitud ( $F_{3,57}=0.37$ ,  $p=0.775$ ). De la misma forma, no se observaron efectos significativos en el tamaño de los individuos de *T. carlos-hankii* ( $F_{1,57}=0.16$ ,  $p=0.692$ ), la longitud de la inflorescencia ( $F_{1,57}=0.21$ ,  $p=0.648$ ) ni el DAP de los hospederos ( $F_{1,57}=0.18$ ,

$p=0.675$ ) sobre los frutos depredados.

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1 Fenología de floración y su variación

A diferencia de lo reportado para muchas epífitas que florecen durante la época de lluvias (Jaramillo & Cavelier, 1998; Marques & Lemos-Filho, 2008; Sheldon & Nadkarni, 2015; Cascante-Marín *et al*, 2017), la floración de *T. carlos-hankii* ocurre en la época seca, de diciembre a mayo. *Tillandsia carlos-hankii* es una especie epífita de tipo tanque que le permite almacenar agua de lluvia y humedad, por lo tanto, tiene acceso a este recurso en la época seca cuando presenta su floración. Sahagún-Godínez (1996) menciona que sólo aquellas especies que almacenan suficiente agua de reserva o que crecen en ambientes donde hay suministro de agua constante pueden florecer en la estación seca.

Es probable que la floración de *T. carlos-hankii* en la época seca tenga como consecuencia el evitar la competencia de polinizadores con otras especies de epífitas cogenéricas que florecen en la estación de lluvias y que encuentran en simpatria con *T. carlos-hankii* (Cascante-Marín *et al.*, 2017), por ejemplo *T. macdougallii* y *T. violacea* florecen en la época de lluvias (Granados, 2005). Generalmente las especies pertenecientes a la subfamilia Tillandsioidae son polinizadas por colibríes debido a la forma tubular de las flores, la producción de néctar y por la antesis diurna que presentan (Carranza & Estévez, 2008; Fernández-Ríos, 2012). El desfase de floración entre especies simpátricas de bromelias, como fue el caso de *T. carlos hankii*, además de evitar la competencia permite mantener al polinizador en la zona al proveerle recursos a lo largo del año (Marques & Lemos-Filho, 2008).

En este estudio no se encontró un patrón de variación en el inicio de la floración asociada a la altitud. Se ha demostrado que en los ecosistemas templados, la floración se retrasa conforme va aumentando la altitud debido al decremento en la temperatura (Cornelius, 2013). Posiblemente el decremento en temperatura en los

300 metros del rango altitudinal en el que se distribuyen las seis poblaciones estudiadas no fue lo suficientemente grande para encontrar diferencias y así mostrar una variación direccional en el inicio de la floración en *T. carlos-hankii*; o quizá se debe al hecho de que en las regiones con climas tropicales y subtropicales, la fenología de floración de las especies es más “relajada” que en las zonas templadas (Bawa *et al.*, 2003; Rodríguez-Pérez & Traveset, 2016). De hecho, se ha reportado que en las zonas templadas, la importancia del clima como fuerza selectiva que moldea la fenología de floración es más importante que en las zonas tropicales (Munguía-Rosas *et al.*, 2011).

De acuerdo con la clasificación de Newstrom *et al.* (1994), *T. carlos-hankii* presentó un patrón de floración anual, que es común en bromelias epífitas (Benzing, 2000). La duración fue intermedia para cinco poblaciones y extendida para una población. Sin embargo, Fernández-Ríos (2012) reporta una duración intermedia en todas las poblaciones de *T. carlos-hankii* que evaluó, ya que tomó en cuenta sólo los meses de enero a mayo como la principal época de floración por lo que hubo una muy baja porción de individuos que presentaron flores desde diciembre.

Las seis poblaciones estudiadas en este trabajo de *T. carlos-hankii* presentaron una alta estacionalidad en su fenología de floración, la concentración de la floración tuvo una dirección hacia el mes de febrero, cuando la mayoría de los individuos estuvieron en floración, en este mes la temperatura y la precipitación fueron muy bajas (Figura 3). Sin embargo, hubo variación en la estacionalidad entre la mayoría de las poblaciones debido a las diferencias en el día de inicio y término de la floración en cada una de los individuos. La concentración de la floración en una época del año es común en bromelias epífitas (Benzing, 2000). De acuerdo con Morellato *et al.* (2000), los valores del vector  $r$  mayores a 0.50 indican un alto grado de estacionalidad en la floración; en este estudio los valores de  $r$  fueron mayores a 0.83, lo cual indica que la floración estuvo muy concentrada (en febrero). Trabajos previos como el de Sheldon & Nadkarni (2015) reporta una estacionalidad significativa de la floración en siete especies de epífitas en Costa Rica. De la misma



forma, Cascante-Marín *et al.* (2017) estudiaron la fenología de floración de 104 especies epífitas en el bosque montano neotropical en Costa Rica; señalan que el 88% de las cuales mostraron una alta estacionalidad en su fenología de floración. Así, los resultados observados en este trabajo para *T. carlos-hankii* siguen un patrón como otras plantas epífitas.

Aunque no se observó una diferencia direccional en el inicio de la floración entre los diferentes pisos altitudinales, si se observó una importante variación fenológica (i.e inicio, término, duración, sincronía) entre las diferentes poblaciones. Esta variación podría deberse a la heterogeneidad microclimática presente dentro de las poblaciones; la variación en la floración puede ser parcialmente causada por diferencias microambientales (Jackson, 1966; Dahlgren *et al.*, 2007). La variedad de microclimas puede ser dada por la complejidad estructural de los árboles, la arquitectura de los mismos, la composición de especies y su carácter perenne o caduco, entre otros factores (Gómez-Sanz, 2004). Por ejemplo, dentro de esta variedad de factores abióticos que influyen en la variación y que es fundamental para explicar la fenología de floración, está la intensidad de la luz y la humedad (Jaramillo y Cavelier, 1998; Kromer *et al.*, 2007). De acuerdo con la descripción de los sitios (Cuadro 2), en el caso de las poblaciones de *T. carlos-hankii*, que se ubicaron a una mayor altitud, el porcentaje de encinos fue menor en Ciénega Alta que en Latzieta. Es muy probable que estas diferencias en la estructura arbórea entre poblaciones de una misma altitud incidan en diferencias microclimáticas, como la incidencia lumínica, que directamente podrían afectar la floración de *T. carlos-hankii*.

Las condiciones microclimáticas también varían dentro del gradiente vertical del forofito, lo cual que depende de la especie de hospedero y sus características como arquitecturales, altura, edad, inclinación de las ramas, etc. (Benzing, 1990; Wagner *et al.*, 2015). Si bien es cierto que se eligieron solo especies de encino para reducir la variación asociada al hospedero, existen reportes que una misma especie de encino puede variar en sus características de acuerdo a las condiciones

microambientales donde esté creciendo (Uribe-Salas *et al.*, 2008). Así mismo, la presencia de un gradiente microclimático radial de los troncos de los árboles (Taylor, 2016) pudiera estar aumentando la variación microclimática dentro de las poblaciones. Por ejemplo, en un gradiente vertical varía la luz, la temperatura y la humedad con la altura de un árbol (Taylor, 2016); o los individuos localizadas a una mayor altura reciben más luz y agua (Jaramillo & Cavelier, 1998).

En este estudio aunque las características del hospedero tales como el DAP y la cobertura no tuvieron efectos significativos directos sobre la fenología, probablemente generan variación de estos factores microclimáticos y así afecten la fenología de *T. carlos-hankii*. Se sugiere hacer una evaluación de las variables microclimáticas que podrían estar asociadas a la fenología de *T. carlos-hankii*.

La presencia de cápsulas abiertas y la dispersión de semillas ocurrieron durante la época de sequía con los periodos más secos, lo que coincide con lo reportado para otras bromelias epífitas anemócoras como *T. bulbosa* Hook, *T. gardneri*, *T. stricta*, *T. tenuifolia* E. Morren, *T. prodigiosa* (De Siqueira-Filho, 2003; Escobedo-Sartí, 2007). En la época seca se presentan menos nubes y las altas temperaturas pueden promover la apertura de los frutos (Vílchez *et al.*, 2008), en este caso, enero fue el mes con la temperatura más baja (Figura 3), pero posiblemente el aire seco ayudó a la apertura de las cápsulas ya que la precipitación decrece en este mes; también los vientos son más fuertes durante la estación seca, lo que puede favorecer la dispersión de semillas (Croat, 1975). En bosques donde las especies de encinos son deciduos disminuye la cantidad de hojas durante la estación seca (Ticktin *et al.*, 2016), por lo tanto, la poca vegetación permite que las semillas tengan menos obstáculos durante su dispersión (Mondragón & Calvo-Irabién, 2006).

## **6.2 Sincronía de floración y su variación**

La sincronía en la floración de *T. carlos-hankii* presentó variación entre altitudes y entre poblaciones del mismo piso altitudinal. Koenig *et al.* (2015) proponen que la

heterogeneidad microclimática pudiera impulsar la asincronía fenológica, de tal manera que las condiciones microambientales pueden influir sobre la sincronía de la floración. En este estudio, el grado de variación en la sincronía de floración de *T. carlos-hankii*, tanto en los pisos altitudinales como entre las poblaciones anidadas en la altitud, probablemente se deba a la variedad de condiciones microclimáticas. A nivel poblacional, las poblaciones Llano Grande y Yuvee (altitud baja) y Latzieta (altitud alta) fueron las que presentaron mayor sincronía y son los sitios donde hubo una mayor presencia de *Quercus* spp. en la vegetación, estos árboles pudieron crear ambientes más homogéneos, ya que como lo menciona Koenig *et al.* (2015) las condiciones homogéneas favorecen la sincronía floral.

Así mismo, la asincronía en la floración entre y dentro de los pisos como entre los pisos pudiera estar contribuyendo en la presencia y en la permanencia de los agentes polinizadores a lo largo de un gradiente altitudinal; ya que de acuerdo al estudio realizado por Marques & Lemos-Filho (2008) y Araujo *et al.* (1994), la floración secuencial y continua en bromelias garantiza la provisión de recursos alimenticios para los polinizadores. Aunque el desfase en la floración en los pisos altitudinales no fueron muy grandes, el reducido número de flores abiertas diarias, las cuales permanecen disponibles entre uno y tres días (Machado & Semir, 2006; Carranza & Estévez, 2008), pudiera estar promoviendo el movimiento de los polinizadores entre las plantas dentro y entre pisos (Sakai, 2001), ya que se sabe que los colibríes tienen rangos de vuelo de 30 a 2000 metros (Binford, 1989; Susan, 2016).

Sin embargo, todas las poblaciones presentaron solapamiento en sus periodos de floración. Dicha sincronía de floración ha sido interpretada como una estrategia evolutiva que les permite a las plantas atraer a sus polinizadores incrementando así su éxito reproductivo (Augspurger, 1980; Sakai, 2001). Así mismo la sincronía entre poblaciones permite el flujo génico entre ellas, como lo demostró Susan (2016), quien estudió siete poblaciones de *T. carlos-hankii* distribuidas a lo largo de un gradiente altitudinal que va de 2428 a 2788 m.s.n.m. y que presentaban periodos

de floración parcialmente sincrónicos, encontró una baja variabilidad genética entre las poblaciones (17%). Sin embargo, es necesario realizar estudios sobre la dinámica de polinización entre dichas poblaciones.

### **6.3 Variación de la producción de flores y frutos**

La producción de flores no presentó diferencias entre pisos altitudinales. Sin embargo, en un estudio previo realizado en otra comunidad en la Sierra Norte de Oaxaca a lo largo de un gradiente altitudinal, Fernández-Ríos (2012) encontró que la mayor producción de flores de *T. carlos-hankii* se presentó en los sitios intermedios (2153 a 2615 m.s.n.m.), disminuyendo ésta hacia los sitios de menor (abajo de 2509 m.s.n.m.) y mayor altitud (por encima de 2732 msnm) presentaron los valores más bajos, y plantea que las condiciones fueron más favorables en las altitudes medias. Sin embargo, el rango altitudinal de este autor alcanzó un mayor altitud, fue de 2428 a 2788 msnm, lo que pudo favorecer condiciones microclimáticas más contrastantes que entre los 2158 a 2452 msnm de este estudio.

A pesar de que en este trabajo no se observaron diferencias entre pisos altitudinales en la producción de flores, si se observaron diferencias entre poblaciones dentro de un piso altitudinal. Este resultado sugiere que la respuesta de una población en la producción de flores es independiente a la otra dentro de un mismo piso altitudinal, es decir, una población puede presentar mayor producción de flores que otra. Sin embargo, es importante subrayar que solamente se encontraron diferencias en la producción de flores entre poblaciones localizadas a la misma altitud. De manera notable la diferencia entre estas poblaciones (Ciénega Alta y Latzieta) fue de un poco más del doble. De igual forma, la diferencia entre lo observado por Fernández-Ríos (2012) y lo observado en este estudio puede sugerir simplemente que existe variación temporal en la inversión de estructuras reproductivas entre años. Esta variación es muy común en plantas en general, incluyendo epífitas (p.ej., Parra-Tabla *et al.* 2000; Parra-Tabla & Vargas, 2004).

Ackerman (1986) plantea que las características como el tamaño pequeño de las

plantas podría limitar la producción de flores, en este estudio aunque no hubo diferencias estadísticamente significativas en el tamaño de los individuos entre los pisos altitudinales; pero si las hubo entre poblaciones de la altitud alta, donde la cantidad de flores producidas en Latzieta posiblemente se deba al tamaño de los individuos, ya que en esta población fue donde los individuos fueron más grandes.

En contraste a la producción de flores, para la producción de frutos se encontraron diferencias tanto entre pisos altitudinales, como entre poblaciones dentro de cada piso. Existen diferentes causas potenciales que podrían explicar las diferencias entre pisos altitudinales y entre poblaciones. En primer lugar es posible que la variación en la producción de frutos entre pisos altitudinales se deba al hecho de las poblaciones de la altitud baja y media iniciaron la fructificación entre mayo-julio, una vez que inició la estación de lluvias; en cambio la altitud alta inició desde el mes de abril, durante la época seca. Diferencias en una mayor disponibilidad de agua están relacionadas con una mayor producción de frutos, en específico se sabe, por ejemplo, que en orquídeas epífitas la lluvia previa a la fructificación se convierte en un importante recurso para la formación de frutos (Borba & Semir, 2001; Parra-Tabla & Vargas 2004; Cascante-Marín *et al.*, 2017). Ordóñez-Blanco & Parrado-Rosselli (2017) encontraron que en cuatro especies de orquídeas la producción de frutos inmaduros se correlacionó con la precipitación de dos meses antes. Para *T. carlos-hankii* es muy importante evaluar si las diferencias en el inicio de la fructificación efectivamente están relacionadas con una mayor o menor disponibilidad de agua y si esto determina una mayor o menor probabilidad de producción de frutos.

De manera interesante, la baja producción de frutos en la población de Latzieta se debe a que el 50% de los individuos no desarrollaron ningún fruto, los cuales se secaron incluyendo la inflorescencia y las hojas de los individuos, esto hace pensar que las condiciones ambientales no fueron las más adecuadas. De acuerdo a Barve *et al.* (2015) las condiciones menos favorables para llevar a cabo la floración y la fructificación son experimentadas por las poblaciones encontradas al margen de la distribución de la especie (Barve *et al.*, 2015). A altas altitudes existen mayores

probabilidades de heladas, que pueden causar daños a la planta entera (Snyder & Melo-Abreu, 2010).

Otra posible explicación para la variación en la producción de frutos pudiera deberse a la floriboría presente entre las poblaciones. Indudablemente el efecto directo del consumo de flores repercute en la producción de frutos, razón por la que se ha considerado que este tipo de interacciones antagonistas han jugado un papel importante en la evolución de la fenología reproductiva de plantas (Elzinga *et al.*, 2007). Sin embargo, en este estudio no se encontraron diferencias en la depredación de flores y frutos entre y dentro de los pisos altitudinales (ver más adelante), pero si las hubo en la producción de frutos entre y dentro de los pisos, lo que sugiere que probablemente la limitación de nutrientes y agua podrían determinar la producción de frutos en esta especie.

### **6.3.1 Variación en la depredación de flores y frutos**

Para la depredación de flores, globalmente se observó un daño al 6.5% de flores abiertas (incluyendo botones florales) con respecto a la producción total, que ocurrió en diferentes grados en el 90% de los individuos, sin tomar en cuenta las espigas depredadas. Estas diferencias no significativas probablemente se deben a la distribución homogénea de los depredadores entre los pisos y dentro del mismo piso altitudinal.

Se sabe que muchos invertebrados como los artrópodos están albergados entre las hojas de las bromelias de tipo tanque y pueden ser dependientes del recurso alimenticio del dosel en al menos un estado de su ciclo de vida (Moffet, 2000; Franco, 2008), los cuáles probablemente hayan sido los que consumieron segmentos de los pétalos y las flores completas (obs. pers.), ya que se tiene reportado que los coleópteros consumen las flores de las bromelias, incluso algunas hormigas son herbívoras (Frank & Lounibos, 2009).

Por otro lado, como se mencionó anteriormente, Palacios (2013) reporta a S.

*aureogaster* y a *P. levipes* como depredadores de espigas. Es posible que la baja producción de flores en Ciénega Alta (altitud alta) se deba en parte a estos vertebrados, por lo que hubo individuos de *T. carlos-hankii* que presentaron importantes daños en la espiga antes de que los botones florales emergieran. Aunque pareciera que el porcentaje de flores dañadas es bajo, el daño a nivel de espiga es más impactante, ya que a nivel individuo el porcentaje de cápsulas dañadas puede alcanzar hasta el 97% (Palacios, 2013). En este estudio hubo 3 individuos que no pudieron iniciar la floración precisamente porque sufrieron daño en el 100% de sus espigas.

Para la depredación de frutos, la baja depredación concuerda con lo reportado por Palacios (2013), quien menciona que durante la formación de frutos de *T. carlos-hankii* no hubo ningún tipo de daño y lo relaciona con la poca palatabilidad de las cápsulas, aunque se desconoce quiénes son los depredadores de los frutos.

El DAP del hospedero no tuvo efectos significativos sobre la depredación de flores y frutos, lo que indica que los individuos tienen las mismas probabilidades de ser atacados independientemente del tamaño del hospedero, es decir, que aparentemente el acceso a depredadores de flores, como las ardillas, no se ve afectado por si el árbol es más o menos grueso. Por último, es necesario realizar estudios más detallados sobre las especies depredadores de frutos de *T. carlos-hankii* y su comportamiento para dar una posible explicación sobre la falta de variación en la depredación entre y dentro de los pisos altitudinales.

## 7. CONCLUSIONES

La floración de *T. carlos hankii* se presentó de diciembre a mayo, en la época seca. No se observó un efecto de la altitud (i.e., piso altitudinal) en el inicio de la floración. De acuerdo con la clasificación de Newstrom *et al.* (1994), cinco de las poblaciones presentaron una duración intermedia y una presentó una duración extendida; con una frecuencia anual.

Todas las poblaciones de *T. carlos-hankii* presentaron estacionalidad en la floración con una alta concentración. Además, hubo diferencias significativas en la fecha promedio en que se presentó la floración en las poblaciones y en la distribución del evento entre poblaciones.

En la sincronía de floración hubo diferencias entre pisos altitudinales y entre poblaciones anidadas en la altitud, los pisos de la altitud baja y alta presentaron mayor sincronía.

No se encontraron diferencias significativas en la producción total de flores entre los pisos altitudinales, pero sí hubo diferencias significativas en las poblaciones anidadas dentro de la altitud alta. Los parámetros del hospedero y las variables del individuo de *T. carlos-hankii* no tuvieron efecto sobre la producción de flores.

Se observaron diferencias en la producción de frutos entre pisos altitudinales y entre poblaciones dentro de cada altitud. Las poblaciones de la altitud baja fueron las que presentaron una mayor producción de frutos y solamente el DAP del hospedero tuvo efectos significativos sobre la producción.

La proporción de flores y frutos depredados entre altitudes y entre poblaciones por altitud no tuvieron diferencias significativas. Los parámetros de los hospederos y las variables de los individuos de *T. carlos-hankii* no tuvieron efectos sobre la



depredación de flores y frutos.

## 8. BIBLIOGRAFÍA

- Ackerman, J.D. 1986. Coping with the epiphytic existence: pollination strategies. *Selbyana*. 52-60.
- Alvarado, V.M.A.; Foroughbakhch, P.R.; Jurado, Y.E. & Rocha, A. 2002. El cambio climático y la fenología de las plantas. *Ciencia Uanl*. 5 (4): 493-500.
- Araujo, A. C.; Fischer, E. A. & Sazima, M. 1994. Floração seqüencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. 17(2): 113-118.
- Augspurger, C.K. 1980. Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution*. 34(3): 475-488.
- Bach, K.; Schawe, M.; Beck, S.; Gerold, G.; Gradstein, S.R. & Moraes R. M. 2003. Vegetación, suelos y clima en los diferentes pisos altitudinales de un bosque montano de Yungas, Bolivia: Primeros resultados. *Ecología de Bolivia*. 38(1):3-14.
- Badeck, F.; Bandeau, A.; Böttcher, K.; Doktor, D.; Lucht, W.; Schaber, J. & Sitch, S. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*. 162(2): 295-309.
- Barve, N.; Martin, C. & Townsend, P. A. 2015. Climatic niche and flowering and fruiting phenology of an epiphytic plant. *AoB Plants*, 7, plv108.
- Bawa, K.S.; Kang, H. & Grayum, M.H. 2003. Relationships among time, frequency, and duration of flowering in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*. 90(66):877–887.

- Benzing, D. H. 1981. Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: a hypothesis. *Selbyana*. 5(3/4): 248-255.
- Benzing, D.H. 1990. *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 354 p.
- Benzing, D. H. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. In *Potential impacts of climate change on tropical forest ecosystems*. pp. 379-400. Springer Netherlands.
- Benzing, D.H. 2000. *Bromeliaceae. Profile of an adaptive radiation*. Cambridge: Cambridge University Press. 655 p.
- Binford, L. C. 1989. A distributional survey of the birds of the Mexican state of Oaxaca. *Ornithology Monograph*. 43:1-418.
- Bolmgren, K. 1998. The use of synchronization measures in studies of plant reproductive phenology. *Oikos*. 8(2):411-415.
- Borchert, R.; Renner, S.S.; Calle, Z.; Navarrete, D.; Tye, A.; Gautier, L.; Spichiger, R. & von Hildebrand, P. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature*. 433 (7026): 627-629.
- Borchert, R. & Rivera, G. 2001. Photoperiodic control of seasonal development in tropical stem-succulent trees. *Tree Physiology*. 21(4): 213-221.
- Borba, E.L. & Semir, J. 2001. Pollinator specificity and convergence in fly-pollinated *Pleurothallis* (Orchidaceae) species: a multiple population approach. *Annals of Botany*. 88(1): 75–88.

- Cach-Pérez, M.J.; Andrade, J.L; Chilpa-Galván, N.; Tamayo-Chim, M.; Orellana R. & Reyes, G.C. 2013. Climatic and structural factors influencing epiphytic bromeliad community assemblage along a gradient of water-limited environments in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science*. 6 (1): 283-302.
- Cariveau, D.; Irwin, R. E.; Brody, A.K.; Garcia-Mayeya, L.S. & Von Der Ohe, A. 2004. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. *Oikos*. 104(1): 15–26.
- Carranza, Q.J.A. & Estévez, V.J.V. 2008. Ecología de la polinización de Bromeliaceae en el dosel de los bosques neotropicales de montaña. *bol.cient.mus.hist.nat*. 12: 38–47.
- Cascante-Marín, A.; Trejos, C. & Alvarado, R. 2017. Association between rainfall seasonality and the flowering of epiphytic plants in a Neotropical montane forest. *Biotropica*. 0(0): 1-9.
- Cayuela, L. (2009). Modelos lineales generalizados (GLM). Materiales de un curso del R del IREC. Universidad de Granada.
- Ceja, R. J.; Espejo, S. A.; López, F. A. R.; García, C.A.; Mendoza R.A. & Pérez, G. B. 2008. Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias*. 91(91): 35-41.
- Consejo Municipal de Desarrollo Rural Sustentable (CMDRS). 2009. Plan de Desarrollo Municipal, Capulalpam de Méndez. 164 p.
- Cornelius, C.; Estrella, N.; Franz, H. & Menzel, A. 2013. Linking altitudinal gradients and temperature responses of plant phenology in the Bavarian Alps. *Plant Biology*.15(s1): 57–69.

- Croat, T. B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7(4):270-77.
- Dahlgren, J. P.; von Zeipel, H. & Ehrlén, J. 2007. Variation in vegetative and flowering phenology in a forest herb caused by environmental heterogeneity. *American Journal of Botany*. 94(9): 1570-1576.
- Denny, E.G.; Gerst, K.L.; Miller-Rushing, A. J.; Tierney, G. L.; Crimmins, T.M.; Enquist, C.A.F; Guertin, P.; Rosemartin, A.H.; Schwartz, M.D.; Thomas K.A. & Weltzin, J.F. 2014. Standardized phenology monitoring methods to track plant and animal activity for science and resource management applications. *International journal of biometeorology*. 58(4): 591-601.
- De Siqueira-Filho, J.A. 2003. Fenologia da floracao, ecología da polinizacao e conservacao de Bromeliaceae na Floresta Atlántica Nordeste. Tesis de doctorado. Universidad Federal de Pernambuco. Brasil. 163 p.
- Elzinga, J. A., Atlan, A.; Biere, A.; Gigord, L.; Weis, A. E. & Bernasconi, G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interaction. *Trends in Ecology and Evolution*. 22(8): 432-439.
- Escobedo-Sarti, G. J. 2007. Biología de la reproducción de *Tillandsia prodigiosa* (Lem) Baker Bromeliaceae. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca, México. 70 p.
- Espejo-Serna, A.; López-Ferrari, A.R.; Ramírez-Morillo, I.; Holst, B.K.; Luther, H.E. & Till, W. 2004. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana*. 25(1): 33-86.

- Fernández-Ríos, C. 2012. Variación fenotípica de caracteres reproductivos en *Tillandsia carlos-hankii* Matuda (Bromeliaceae), en la región de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca, México. 70 p.
- Fick, S.E. & R.J. Hijmans, 2017. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*.
- Figuroa, S. & Guzmán, F.Y. 2005. Listado Florístico en el Municipio Capulálpam de Méndez, Distrito de Ixtlán de Juárez, Oaxaca. Tesis licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala. 59 p.
- Florez, L.M.; Pérez, L.V.; Melgarejo, L.M. & Hernández, S. 2012. Manual calendario fenológico y fisiología del crecimiento y desarrollo del fruto de gulupa (*Passiflora edulis* Sims) de tres localidades del departamento de Cundinamarca. Universidad Nacional de Colombia. 51 p.
- Freitas, L. & Bolmgren, K. 2008. Synchrony is more than overlap: measuring phenological synchronization considering time length and intensity. *Brazilian Journal of Botany*. 31(4): 721-724.
- Franco, M.A.D. 2008. Diversidad de macroartrópodos en *Tillandia carlos-hankii* y *Tillandsia oaxacana* I.B. Smith en un bosque de encino pino de Oaxaca. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca, México. 70 p.
- Franco-Saldarriaga, A. 2014. Estrategias de la reproducción sexual de *Puya nitida* (NT) Mez. (Bromeliaceae) en el Parque Nacional Natural Chingaza

- (Cundinamarca, Colombia). Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia. Colombia. 97 p.
- Frank, J. H. & Lounibos, L. P. 2009. Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terrestrial arthropod reviews*. 1(2):125-153.
- García-Carbonell, S.; Yagüe, B.; Bleiholder, H; Hack, H.; Meier, U. & Agustí, M. 2002. Phenological growth stages of the persimmon tree (*Diospiros kaki*). *Annals of Applied Biology*. 141(1):73-76.
- Gómez, R. M.L. 2010. Fenología reproductiva de especies forestales nativas presentes en la jurisdicción de CORANTIOQUIA, un paso hacia su conservación. Colombia. 224 p.
- Gómez Sanz, V. 2004. Cubiertas forestales y respuesta microclimática. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*. 13 (1): 84-100.
- Gutiérrez, A., Rojas-Nossa, S. V., & Stiles, F. G. 2004. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos. *Ornitología neotropical*. 15: 205-213.
- Heuvelop, J.; Pardo, J.; Quirós, S. y Espinoza, L. 1986. *Agroclimatología Tropical*. Editorial Universidad Estatal a Distancia. Costa Rica. pp. 171-177.
- Honek, A. & Martinkova, Z. 2005. Pre-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. *Journal of Ecology*. 93(2), 335–344.
- Hietz, P. 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *Journal of Ecology*. 85(6): 767-775.

- Hietz, P.; Ausserer J. & Schindler, G. 2002. Growth, maturation and survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Journal of Tropical Ecology*. 18(2):177-191.
- Jackson, M.T. 1966. Effects of microclimate on spring flowering phenology. *Ecology*. 47(3):407–415.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual review of ecology and systematics*. 2(1): 465-492.
- Jaramillo, M.A. & Cavelier, J. 1998. Fenología de dos especies de *Tillandsia* en un bosque montano alto de la Cordillera Oriental Colombiana. *Selbyana*. 19(1): 44-51.
- Koch, E., Bruns, E., Chmielewski, F. M., Defila, C., Lipa, W., & Menzel, A. 2007. Guidelines for plant phenological observations. *World Climate Data and Monitoring Programme*. 39 p.
- Koenig, W.D.; Knops, J.M.; Carmen, W.J., & Pearse, I.S. 2015. What drives masting? The phenological synchrony hypothesis. *Ecology*. 96(1), 184-192.
- Lasso, E. & Ackerman, J.D. 2003. Flowering phenology of *Werauhia sintenisii*, a bromeliad from the dwarf montane forest in Puerto Rico: an indicator on climate change? *Selbyana*. 24(1): 95-104.
- Leith, H.1974. Phenology and seasonality modelling. Chapman and Hall. London. pp.444.
- Lugo, A.E. y Scatena, F.N. 1992. Epiphytes and climate change research in the Caribbean: a proposal. *Selbyana*. 13:123-130.



- Machado, C. & Semir, J. 2006. Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica*. 29 (1): 163-174.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*. 2(1): 1-13.
- Marques, M.C.M.; Roper, J.J & Salvalaggio, A.P.B. 2004. Phenological patterns among plant life forms in a Subtropical Forest in Southern Brazil. *Plant Ecology*. 173(2):203-213.
- Marquis, R.J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology*. 69(5):1552-1565.
- Mazer, S. J.; Gerst, K. L.; Matthews, E. R. & Evenden, A. 2015. Species-specific phenological responses to winter temperature and precipitation in a water-limited ecosystem. *Ecosphere*. 6(6): 1-27.
- McCarty, J.P. 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*. 15(2):320-331.
- McIntosh, M.E. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology*. 159(1):1-13.
- Meier, U. 2001. Estadios de las Plantas Mono-y Dicotyledóneas. In BBCH Monograph, 2nd ed; Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry: Braunschweig, Germany.
- Meier, U.; Bleiholder, H.; Buhr, L.; Feller, C.; Hack, H.; Heß, M.; Lancashire, P.D.; Schnock, U.; Stauß, R.; van den Boom, T.; Weber, E. & Zwerger, P. 2009.

The BBCH system to coding the phenological growth stages of plants – history and publications. *Journal Für Kulturpflanzen*. 61 (2):41–52.

Menzel, A. 2000. Trends in phenological phases in Europe between 1951 y 1996. *International Journal of Biometeorology*. 44(2): 76-81.

Moffett, M. W. 2000. What's up? A critical look at the basic terms in canopy biology. *Biotropica* 32(4): 569-596.

Mondragón, D. & Calvo-Irabién, L.M. 2006. Seed dispersal and germination of *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a tropical dry forest, Mexico. *Southwestern Naturalist*. 51(4):462–470.

Mondragón, D. & Villa, D. 2008. Estudio etnobotánico de las bromelias epífitas en la comunidad de Sta. Catarina Ixtepeji. *Polibotánica*. (26): 175–191.

Morellato, L.P.C. & Leitao-Filho, H.F. 1992. Padrões de fructificação e dispersão na Serra do Japi. In *História natural da Serra do Japi: Ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil*. Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas. pp. 112-140.

Morellato, L. P. C.; Talora, D. C.; Takahashi, A.; Bencke, C. C. & Zipparo, V. B. 2000. A new phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica*. 32(4): 811-823.

Morellato, L. P. C.; Alberton, B.; Alvarado, S. T.; Borges, B.; Buisson, E.; Camargo, M. G. G.; Cancian, L. F.; Carstensen, D. W.; Escobar, D. F. E.; Leite, P. T. P.; Mendoza, I. Rocha, N. M. W. B.; Soares, N. C.; Silva, T. S. F.; Staggemeier, V. G.; Streher, A. S.; Vargas, B. C. and Peres, C. A. 2016. Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation* 195: 60–72.

- Morellato L.P.C., Alberti L. & Hudson I.L. 2010. Applications of Circular Statistics in Plant Phenology: a Case Studies Approach. In Phenological research (pp. 339-359). Springer Netherlands.
- Munguía-Rosas, M.A.; Ollerton, J.; Parra-Tabla, V. & De Nova, A. 2011. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. *Ecology Letters*. 14(5): 511-521.
- Newstrom L.E.; Frankie G.W. & Baker H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*. 26(2): 141-159.
- Obregón, A.; Gehrig-Downie, C.; Gradstein, S.R.; Rollenbeck, R. & Bendix, J. 2011. Canopy level fog occurrence in a tropical lowland forest of French Guiana as a prerequisite for high epiphyte diversity. *Agricultural and Forest Meteorology*. 151(3): 290-300.
- Ordóñez-Blanco, J.C., & Parrado-Rosselli, A. 2017. Relación fenología-clima de cuatro especies de orquídeas en un bosque altoandino de Colombia. *Lankesteriana*. 17(1): 1-15.
- Palacios, Y.M. 2013. Especies de vertebrados asociados a la herbivoría en *Tillandsia carlos-hankii* Matuda y su impacto en el éxito reproductivo en un bosque templado de Oaxaca. México. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca, México. 63 p.
- Parada-Quintero, M.; Alarcón-Jiménez, D. y Rosero-Lasprilla, L. 2012. Fenología de la floración de especies ornitófilas de estratos bajos en dos hábitats

altoandinos del parque natural municipal ranchería (Paipa-Boyacá-Colombia). *Caldasia* 34(1): 139-154.

Parra-Tabla, V. & Vargas, F. 2004. Phenology and phenotypic natural selection on the flowering time of a deceit-pollinated tropical orchid, *Myrmecophila christinae*. *Annals of Botany*. 94(2): 243–250.

Parra-Tabla, V. & Vargas, C. F. 2007. Flowering synchrony and floral display size affect pollination success in a deceit-pollinated tropical orchid. *Acta Oecologica*. 32(1): 26-35.

Parra-Tabla, V., Vargas, M. F., Magaña-Rueda S. and Navarro, J. 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* (Orchidaceae) in two contrasting patches: forest vs. agricultural field. *Biological Conservation* 94: 335-34

Pewsey, A.; Neuhauser, M.; Ruxton, G.D. 2013. *Circular statistics in R*. Oxford University Press. 183 p.

Rawat, D.S. 2012. Flowering phenology on altitudinal gradient in the Himalaya. *Current Science*. 103(11): 1281-1284.

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.

Marques, A. R., & Lemos-Filho, J. P. D. 2008. Fenologia reprodutiva de espécies de bromélias na Serra da Piedade, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 22(2): 417-424.

- Rodríguez-Pérez, J & Traveset, A. 2016. Effects of flowering phenology and synchrony on the reproductive success of a long-flowering shrub. *AoB Plants*, 8, plw007.
- Ruml, M. & Vulić, T. 2005. Importance of phenological observations and predictions in agriculture. *Journal of Agricultural Sciences*. 50 (2): 217-225.
- Ruml, M.; Vulić, T. & Đorđević, B. 2011. The effect of altitude and latitude on the phenology of the plum cv. Požegača in Serbia. In *Proceedings. 46th Croatian and 6th International Symposium on Agriculture*. Opatija, Croatia (Vol. 1052, p. 1055).
- Sahagún-Godínez, E. 1996. Trends in the phenology of flowering in the *Orquidaceae* of Western Mexico. *Biotropica*. 28(1): 130–136.
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology*. 43(1):77–86.
- Sánchez, O.P.M. 2008. Efecto de la época de transplante sobre la acumulación de luteína en inflorescencias de cempaxúchil (*Tagetes erecta* L.). Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional. Morelos, México. 71 p.
- Santana, C. y Machado, C. 2010. Fenologia de floração e polinização de espécies ornitófilas de bromeliáceas em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, BA, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*. 33(3): 469-477.
- Sarmiento, G., & Monasterio, M. 1983 Life forms and phenology. *Ecosystems of the World*, 13, 79-108.
- SAS.2002. SAS, Version 9.1. SAS Institute Inc., Cary, NC.

- SEMARNAT, 2010. Norma Oficial Mexicana Nom-059. Protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna silvestre: categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión o cambio: Lista de especies en riesgo. Diario Oficial, México 5 de octubre 2015.
- Sheldon, K.S. & Nadkarni, N.M. 2015. Reproductive phenology of epiphytes in Monteverde, Costa Rica. *Biología tropical*. 63 (4): 1119-1126.
- Smith-Ramírez, C. & Armesto, J.J. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé – ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology*. 82: 353–365.
- Snyder, R. & Melo-Abreu, J. P. 2010. El daño producido por las heladas: Fisiología y temperaturas críticas. *Protección contra las heladas: fundamentos, práctica y economía*. 1: 241.
- Sosa-Luria, D.; Chavez-Servia, J.L.; Mondragón, C.D.; Estrada-Gómez, J.A. & Ramírez-Vallejo, P. 2012. Viabilidad y germinación de semillas de seis especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) de Oaxaca, México. *Revista fitotecnia mexicana*. 35(SPE. 5): 37-42.
- Susan, T. T.M. 2016. Estructura y diversidad genética de *Tillandsia carlos-hankii* Matuda. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca, México. 37 p.
- Tang, J.; Körner, C.; Muraoka, H.; Piao, S.; Shen, M.; Thackeray, S. J. & Yang, X. 2016. Emerging opportunities and challenges in phenology: a review. *Ecosphere*. 7(8):1-17.

- Taylor, A & Burns, K. 2016. Radial distributions of air plants: a comparison between epiphytes and mistletoes. *Ecological Society of America*. 97(4): 819-825.
- Ticktin, T. Mondragón, D. & Gaoue, O.G. 2016. Host genus and rainfall drive the population dynamics of a vascular epiphyte. *Ecosphere*. 7(11):1-13.
- Uribe-Salas, D.; Saenz-Romero, C.; González-Rodríguez, A.; Tellez-Valdéz, O. & Oyama, K. 2008. Foliar morphological variation in the white oak *Quercus rugosa* Nee (Fagaceae) along a latitudinal gradient in Mexico: potential implications for management and conservation. *Forest Ecology and Management*. 256(12): 2121-2126.
- van Schaik, C.P.; Terborgh, J.W. & Wright, S.J. 1993. Phenology of tropical forest: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of ecology and Systematics*. 24(1):353–77.
- Vargas, R.G. 2011. *Botánica General desde los musgos hasta los árboles*. Editorial Universidad Estatal a Distancia (EUNED). San José, Costa Rica. 470 p.
- Vera, M.L. 1995. Efecto de la altitud en la fenología de la floración en especies arbustivas del norte de España. *Lagascalía*. 18(1):3-14.
- Vílchez, B.; Chazdon, R. & Alvarado, W. 2008. Fenología reproductiva de las especies del dosel en bosques secundarios y primarios de la región Huetar Norte de Costa Rica y su influencia en la regeneración vegetal. *Kurú: Revista Forestal*. 5 (15):1-18.
- Wagner, K.; Bogusch, W. & Zotz, G. 2013. The role of the regeneration niche for the vertical stratification of vascular epiphytes. *Journal of Tropical Ecology*. 29(4):277-290.

- Wagner, K.; Mendieta-Leiva, G. & Zotz, G. 2015. Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB plants*. 7, plu092.
- Wilczek, A.M.; Roe, J.L.; Knapp, M.C.; Cooper, M.D.; Lopez-Gallego, C.; Martin, L.J.; Muir, C.D.; Sim, S.; Walker, A.; Anderson, J.; Egan, J.F.; Moyers, B.T.; Petipas, R.; Giakountis, A.; Charbit, E.; Coupland, G.; Welch, S.M. & Schmitt, J. 2009. Effects of genetic perturbation on seasonal life history plasticity. *Science*. 323(5916):930–34.
- Williams-Linera, G. & Meave, J. 2002. Patrones fenológicos. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, RM Guariguata y GH Kattan (eds.). Libro Universitario Regional, San José, Costa Rica. pp 591-624.
- Wright, S.J.; & van Schaik, C.P. 1994. Light and phenology of tropical trees. *The American Naturalist*. 143(1): 192-199.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5° edición. Pearson Prentice Hall. United States of America. 942 p.
- Zotz, G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 171(3):453-481.
- Zotz, G. & Bader, M.Y. 2009. Epiphytic plants in a changing world global: Change effects on vascular and non-vascular epiphytes. *Progress in Botany*. 70:147-170.