

VARIACIÓN EN NÚMERO DE ÓVULOS EN FLORES DE *Tillandsia carlos-hankii* Matuda (Bromeliaceae)¹

[VARIATION IN NUMBER OF OVULES IN *Tillandsia carlos-hankii* Matuda (Bromeliaceae) FLOWERS]

Carlos Fernández-Ríos, José Luis Chávez-Servia[§] y Martha Demetria Mondragón-Chaparro

Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR Unidad Oaxaca. Hornos # 1003. Santa Cruz Xoxocotlán. C.P. 71230. Oaxaca. México ([§]autor responsable: jchavez@ipn.mx).

RESUMEN

El estudio de la variación fenotípica intraespecífica permite cuantificar el efecto ambiental sobre los caracteres reproductivos e identificar los micronichos donde la conservación *in situ* de plantas epífitas tienen mayores ventajas, entre otros aspectos. En este trabajo se evaluó la variación del número óvulos de *Tillandsia carlos-hankii* en cinco nichos altitudinales (2509 a 2788 m). Para esto, en cada nicho se seleccionaron aleatoriamente 10 individuos por población (= nicho), donde se colectaron tres flores por individuo en tres estratos en que se dividió al eje floral, y se contabilizó el número de óvulos. En general, se observaron tres patrones de comportamiento, los sitios de menor altitud (< 2561 m), Los Leones y Los Troncos presentaron los mayores valores de número de óvulos (>350); Loma Grande a 2615 msnm se comportó de manera intermedia; y Peña Prieta 1 y 2 presentaron los menores valores de óvulos (<265). Esto indica cierta relación inversa entre altitudes de los sitios de muestreo y número de óvulos, a menor altitud mayor número de óvulos o viceversa. También se estimó una correlación positiva y significativa entre número de óvulo y altura de planta, longitud de cáliz más corola y longitud de sépalo de *T. carlos-hankii*. Complementariamente se determinó una relación negativa entre número de óvulos y altitud y precipitación.

Palabras clave: *Especie amenazada, nicho altitudinal, reproducción.*

ABSTRACT

The study of the intraspecific phenotypic variation allows quantify the environmental effect on reproductive traits and identify those microniches where *in situ* conservation of epiphytic plants have major advantages, among other aspects. The variation of the ovules number of *Tillandsia carlos-hankii* were evaluated at five altitudinal niches (2509 to 2788 masl). Then, in each niche 10 individuals per population (=niche) were randomly selected, and later three flowers were recollected per inflorescence divided into three strata the floral axis, in order to quantify the ovules number. In general, three behaviour patterns were determined, the sites of lower altitude (<2561 m), Los Leones and Los Troncos presented the higher values of number of ovules per flower (>350); Loma Grande at 2615 masl presented an intermediate value; and Peña Prieta 1 and 2 showed the lower values of ovules per flower (<265). Results indicate that, there is an inverse relationship between altitudes of the sample sites and number of ovules, it means for lower altitude correspond higher values of number of ovules or vice versa. Also, a positive and significant correlation was estimated between number of ovules and plant height, length of calyx plus corolla and sepal length of *T. carlos-hankii*. Complementarily, a negative correlation between number of ovules and site altitude and precipitation was calculated.

Index words: *Endangered specie, altitudinal niche, reproduction.*

INTRODUCCIÓN

Las plantas son organismos sésiles que afrontan directamente diferentes condiciones ambientales de estrés cómo la variación climática, heterogeneidad edáfica y presiones ecológicas, estimulando una serie de mecanismos adaptativos de variación fenotípica, que permite responder y conquistar un rango de presiones ambientales en cada nicho que ocupan sus poblaciones (Sultán, 2000).

Recibido: 2 de octubre de 2013.

Aceptado: 30 de marzo de 2014.

Se ha comprobado que en diferentes nichos altitudinales las condiciones ambientales varían ampliamente en relación a precipitación, temperatura, tipo de vegetación, humedad, disponibilidad de nutrientes e intensidad de luz, entre otros, varían conforme al rango altitudinal y esa variación influye directamente en la variación de la capacidad y éxito reproductivo de plantas terrestres como *Clarkia unguiculata*, *Caragana microphylla* y *Nicotriana glauca* (Jonas y Geber, 1999; Xu-Hui *et al.*, 2010; Nattero, 2011). En el caso de plantas epífitas como las bromelias, se espera que la variación en número de óvulos y éxito reproductivo, se vea afectado por las variaciones microclimáticas a través de diferentes nichos altitudinales.

Las plantas epífitas, a diferencia de las plantas terrestres, el ambiente influye en una serie de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que permiten a la planta, responder de manera eficiente a la inestabilidad de nutrientes, cambiantes velocidades de viento, baja disponibilidad de humedad y tiempo de vida del hospedero (Benzing, 2000). En bromelias epífitas se ha documentado que los patrones de variación fenotípica a nivel intra-específico, muestran una influencia ambiental significativa en fenología de la floración, número de flores, altura de planta o eje floral, número de espigas, longitud de cáliz, longitud de anteras y capacidad germinativa de semillas (Tremblay, 1997; Santana y Machado, 2010; Cruz-Pacheco, 2011; Fernández-Ríos, 2013). En este sentido, se esperaría que el número de óvulos, número de frutos y semilla, relacionadas en caracteres relacionados con la capacidad y éxito reproductivo en bromelias, se vean afectados por patrones de variación clinal o de nicho ecológico.

Tillandsia carlos-hankii es una bromelia epífita endémica de Oaxaca, México (Espejo-Serna *et al.*, 2004; Espejo-Serna *et al.*, 2007), catalogada como una especie amenazada por la NOM-ECOL-059-2010 (SEMARNAT, 2010). Es de gran importancia ecológica debido a que provee de alimento, agua y refugio a diversos vertebrados e invertebrados (Franco, 2008; Romero-García, 2008; Mondragón y Cruz, 2009). Desde la perspectiva económica, es una fuente de ingreso para las comunidades rurales que las extraen y venden de manera ilegal en los mercados regionales de Oaxaca; principalmente como ornato en fiestas navideñas y se estima que se comercializan anualmente alrededor de 3666 individuos provenientes de los bosques de Santa Catarina Ixtepeji y otras regiones cercanas a la ciudad de Oaxaca (Mondragón y Villa, 2008).

Aparte de los estudios taxonómicos en *T. carlos-hankii* (Smith y Downs 1977; Espejo-Serna *et al.*, 2004; Mondragón *et al.*, 2006; Espejo-Serna *et al.*, 2007; López-Ferrari y Espejo-Serna, 2007), no existen trabajos orientados a documentar y describir la influencia ambiental en la variación de caracteres relacionados con el éxito de la fertilización de flores y reproductivo. En este contexto, se evaluó la variación fenotípica en la capacidad reproductiva de *T. carlos-hankii*, a través de la variación en número de óvulos por flor y planta, localizada en diferentes micronichos altitudinales de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio de *T. carlos-hankii*

Es una bromelia epífita monocárpica que crece en bosques de pino-encino a altitudes de 1900-2900 m, endémica de Oaxaca y catalogada bajo amenaza en la NOM-ECOL-059-2010 (SEMARNAT, 2010). En trabajos previos se documentó y localizó su distribución en los bosques de pino-encino de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca (Mondragón *et al.*, 2006).

Se muestrearon óvulos en 10 individuos de cinco poblaciones de *T. carlos-hankii* localizadas en los parajes de Los Leones, Los Troncos, Peña Prieta 1 y Peña Prieta 2 de la región de Santa Catarina Ixtepeji, georeferenciados entre 96° 36' a 96° 39' Longitud Oeste de 17° 09' a 17° 11' Latitud Norte de la Sierra Norte de Oaxaca (Figura 1). El clima de la zona oscila de templado a frío subhúmedo (García, 1988), con una temperatura media anual de 18.3 °C y 759.3 mm de precipitación (Servicio Meteorológico Nacional, 2012). La vegetación arbórea y arbustiva está compuesta principalmente por; *Quercus obtusata*, *Q. aff. laurina*, *Q. crassifolia*, *Pinus pseudostrobus*, *Abies hickelli*, *Arbutus xalapensis*, *Cornus disciflora* (Zacarias-Eslava y del Castillo, 2010) y la vegetación epífita de los sitios son *Tillandsia prodigiosa*, *T. macdougallii*, *T. violaceae*, *Peperomia aff. galioides*, *Pleopeltis polylepis* y *Polydium madrense* (Victoria, 2009).

Para una mejor descripción de cada nicho altitudinal (sitio de muestreo) se realizó una caracterización de la vegetación registrando, la presencia de *T. carlos-hankii* en árboles y arbustos, temperatura, precipitación y el registro de actividades antropocéntricas en sitios de 300 m² (Cuadro 1), los datos climáticos de precipitación y temperatura

media para cada sitio fueron obtenidos mediante el modelo de regresión lineal para la zona utilizada por Zacarías-Eslava y del Castillo (2010).

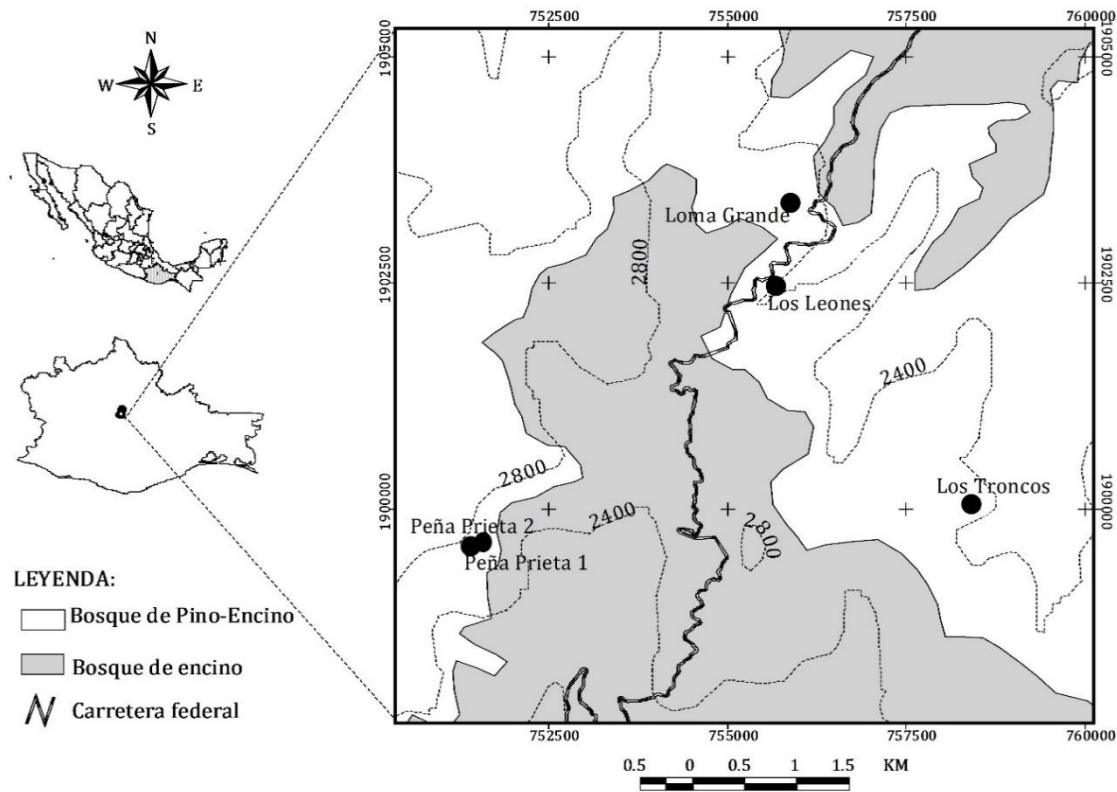


Figura 1. Ubicación de cinco micronechos de muestreo de óvulos en individuos de *T. carlos-hankii* en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. A cada sitio se le denominó población muestreada.

Muestreo de óvulos

Se evaluaron cinco poblaciones (=sitios) de *T. carlos-hankii* de diciembre de 2011 a marzo de 2012, que fueron seleccionadas de acuerdo a la disponibilidad de inflorescencias en etapa reproductiva y distribuidas bajo un gradiente altitudinal en la región de Santa Catarina Ixtepeji (2509 a 2788 m) (Figura 1). Aleatoriamente se seleccionaron 10 individuos por población y se muestrearon tres flores con óvulos por planta, distribuidas en tres estratos de la inflorescencia (basal, intermedio y apical). Cada flor se depositó en un frasco de vidrio ámbar con una solución de alcohol al 70% más 1 gota de glicerina. Los frascos se etiquetaron y almacenaron a temperatura ambiente hasta su medición. Los óvulos se obtuvieron de los tres carpelos por flor y fueron contabilizados bajo un microscopio estereoscópico marca Baytronix modelo WF10x/20.

Complementariamente se describieron las inflorescencias de las que se obtuvieron las flores muestreadas. Primero, se midió la altura total de planta desde la raíz hasta el ápice de la inflorescencia, diámetro del tanque (medición horizontal de la roseta considerando las hojas más largas en ambos extremos), se contabilizó el número de brácteas (estructuras de coloración rojiza en el eje de la inflorescencia) y espigas funcionales en el eje de la inflorescencia. De las flores muestreadas se midió la longitud del cáliz más corola desde la parte basal del ovario al ápice de los pétalos, longitud de sépalos (desde su inserción del ovario al ápice del sépalo), longitud del estambre, longitud de estilo más estigma y longitud de antera. Adicionalmente, se midió la longitud del ovario, desde la base del ovario hasta el inicio del estigma, y diámetro del cáliz más corola en la parte intermedia de la flor.

Cuadro 1. Descripción de los sitios de localización de las poblaciones evaluadas de *T. carlos-hankii*, con base en temperatura, precipitación, vegetación, hospederos y perturbación del bosque.

Variables descriptivas (muestreo de 300 m ²)	Nombre local del sitio o paraje (altitud en msnm)				
	Los Leones (2509)	Los Troncos (2560)	Loma Grande (2615)	Peña Prieta 2 (2732)	Peña Prieta 1 (2788)
Poblaciones de <i>T. carlos-hankii</i> :					
a) % del total de <i>T. carlos-hankii</i> en árboles y arbustos	59	70	97.6	61.9	37.5
b) Número de individuos reproductivos.	10	3	8	8	17
c) Número de individuos dispersando semillas	27	4	11	3	3
Especies de bromelias concurrentes en el sitio	--	--	<i>T. macdougallii</i>	<i>T. prodigiosa</i> y <i>T. violácea</i>	<i>T. macdougallii</i> , <i>T. violácea</i> , <i>T. oaxacana</i> y <i>T. quaquaflorescens</i>
Precipitación media anual (mm)	889.8	907.7	927.0	968.1	987.7
Temperatura media anual (°C)	15.1	14.8	14.4	13.6	13.2
Temperatura media anual mínima (°C)	8.7	8.4	8.2	7.6	7.4
Número de árboles y arbustos	22	30	42	21	24
Densidad árboles y arbustos m ⁻²	0.07	0.10	0.14	0.07	0.08
Diámetro de árboles a 1.30 m	26 ± 12.0	20 ± 14.4	15.5 ± 9.0	28.5 ± 15.7	29.1 ± 15.0
Cobertura de copa (m)	6.7 ± 3.5	5.7 ± 3.7	4.2 ± 2.1	5.9 ± 2.5	7.1 ± 4.46
Altura de árboles (m)	13.5 ± 6.1	12.3 ± 5.3	6.1 ± 2.1	8.7 ± 3.2	8.7 ± 3.8
Vegetación predominante por género y porcentaje de abundancia	<i>Quercus</i> (27.3%), <i>Pinus</i> (63.6%) y <i>Arbutus</i> (9.1%)	<i>Quercus</i> (40.0%), <i>Pinus</i> (43.3%), <i>Arbutus</i> (6.7%) y <i>Myrsine</i> (10.0%)	<i>Quercus</i> (92.9%), <i>Pinus</i> (2.4%) y <i>Arbutus</i> (4.8%)	<i>Quercus</i> (81.0%), <i>Pinus</i> (4.8%) y <i>Arbutus</i> (14.3%)	<i>Quercus</i> (62.5%), <i>Pinus</i> (16.7%), <i>Arbutus</i> (4.2%), <i>Laurel</i> (4.2%) y <i>Yucca</i> (12.5%)
Perturbación por actividades del hombre	Extracción de leña, manejo forestal, colecta de bromelias	Zona de manejo forestal	Zona de cultivo, manejo forestal, colecta de <i>T. carlos-hankii</i> , extracción de resina y leña	Zona de conservación comunal	Zona de conservación comunal

Análisis estadístico

Los valores de cada registro en campo fueron transformados mediante la expresión $\sqrt{(x+1)}$ con el fin de obtener un mejor ajuste en la normalidad. Posteriormente se hizo un análisis de varianza mediante el modelo fenotípico lineal aditivo, descrito como sigue:

$$Y_{ijk} = \mu + P_{0i} + Pl_{j(i)} + E_{ijk}.$$

Donde; Y_{ijk} = respuesta obtenida de la i-ésima población en el j-ésimo individuo y en k-ésima sección intra-individuo, μ = media general; P_{0i} = efecto atribuido a la i-ésima población (efecto aleatorio); $Pl_{j(i)}$ = efecto de la j-ésima planta anidada en la i-ésima población (efecto aleatorio); y E_{ijk} = error de la variación intra-individuo (Steel y Torrie, 1985; Martínez, 1988).

La varianza total se subdividió en varianza de poblaciones, intra-poblacional o entre individuos y de error. La comparación de medias poblacionales se hizo mediante la prueba de Tukey ($P \leq 0.05$). Todos los análisis se hicieron con el paquete estadístico SAS (SAS, 1999). La estimación total de óvulos por planta se obtuvo mediante la suma total de óvulos producidos en las tres zonas del eje floral que sirvió para graficar la sumatoria acumulada de los individuos y ver las diferencias en la producción total de óvulos por población. Mediante una correlación de Pearson ($P \leq 0.05$) se evaluaron las relaciones entre el número de óvulos y variables morfológicas de *T. carlos-hankii* y variables descriptivas ecológicas de los sitios de muestreo.

RESULTADOS

En el análisis de varianza se encontraron diferencias significativas ($F = 147.7$, $P < 0.01$), entre poblaciones y también entre individuos dentro de poblaciones ($F = 5.08$, $P < 0.01$ de *T. carlos-hankii*, respecto al número de óvulos por planta. El número de óvulos por planta o flores difieren significativamente entre poblaciones (Tukey, $P < 0.05$); en este caso se determinó que, las muestras colectadas en Los Leones (2509 msnm) y Los Troncos (2560 msnm) difieren significativamente de las colectadas en Peña Prieta 1 y 2 (> 27300 msnm), y entre estos dos grupos se encuentra Loma Grande (2615 msnm) (Figura 2). Este patrón observado, confirma la hipótesis de que los micronichos altitudinales sí influyen en el comportamiento reproductivo, en este caso número de óvulos, de *T. carlos-hankii*.

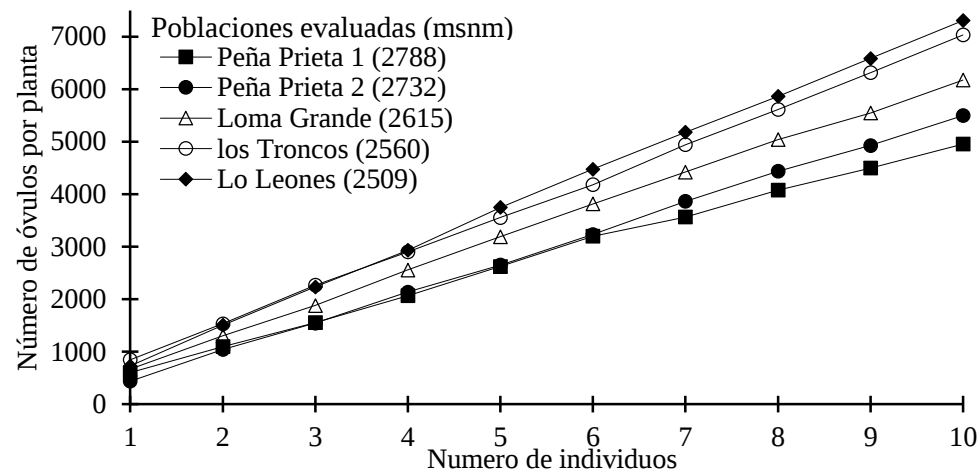


Figura 2. Número acumulado de óvulos por planta de cinco poblaciones de *T. carlos-hankii* en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.

En la comparación de medias del número de óvulos entre diferentes origen altitudinal, se determinó que las poblaciones o subpoblaciones de *T. carlos-hankii* ubicadas en los parajes de Los Leones y Los Troncos, estadísticamente mostraron el mismo comportamiento (> 350 óvulos por flor), y fueron significativamente diferentes de las poblaciones localizadas en Loma Grande y Peña Prieta 1 y 2 (Figura 3). El patrón fue que, hubo mayor cantidad de óvulos en las zonas más baja y a medida que se incrementó la altitud también, se cuantificó menor número de óvulos por flor. Esto puede estar directamente con las condiciones microclimáticas de los sitios ya que las mayores altitudes presentan las temperaturas más bajas (Cuadro 1).

Dentro de cada eje floral de *T. carlos-hankii*, se observó diferente patrón de variación en número de óvulos en los tres estratos en que se dividió al eje (Figura 4). Por ejemplo, en altitudes de 2509 a 2732 m, el número de óvulos en los estratos basal, intermedio y apical, no difieren significativamente. Sin embargo, a 2788 msnm se cuantificó un descenso importante en el estrato intermedio. También fue notorio que hubo alta variación en las estimaciones del número de óvulos dentro de cada estrato e indica una influencia ambiental muy alta.

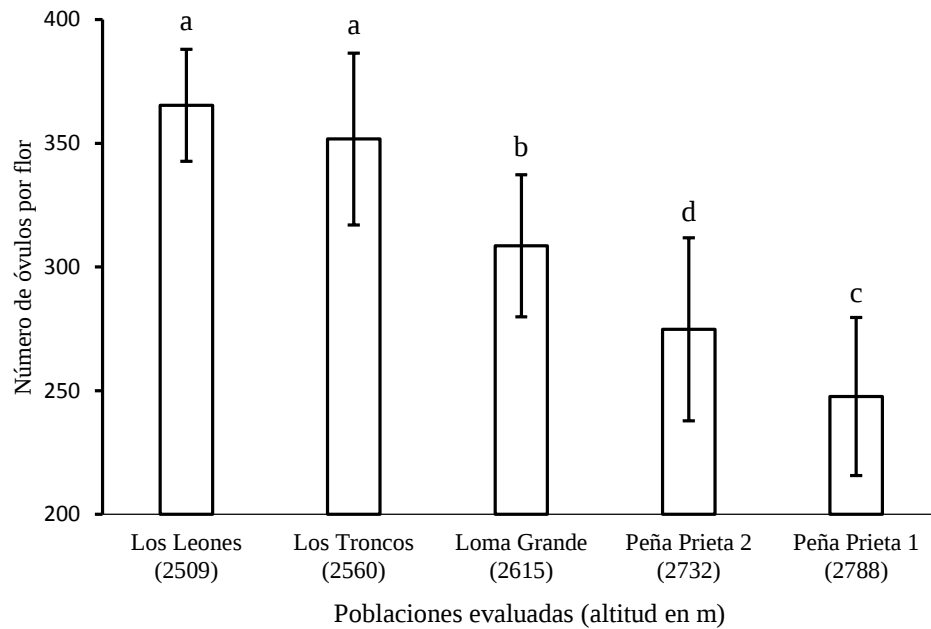


Figura 3. Comportamiento medio y desviaciones estándar del número de óvulos por flor en plantas de *T. carlos-hankii* de cinco sitios de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca (Tukey, $P < 0.05$).

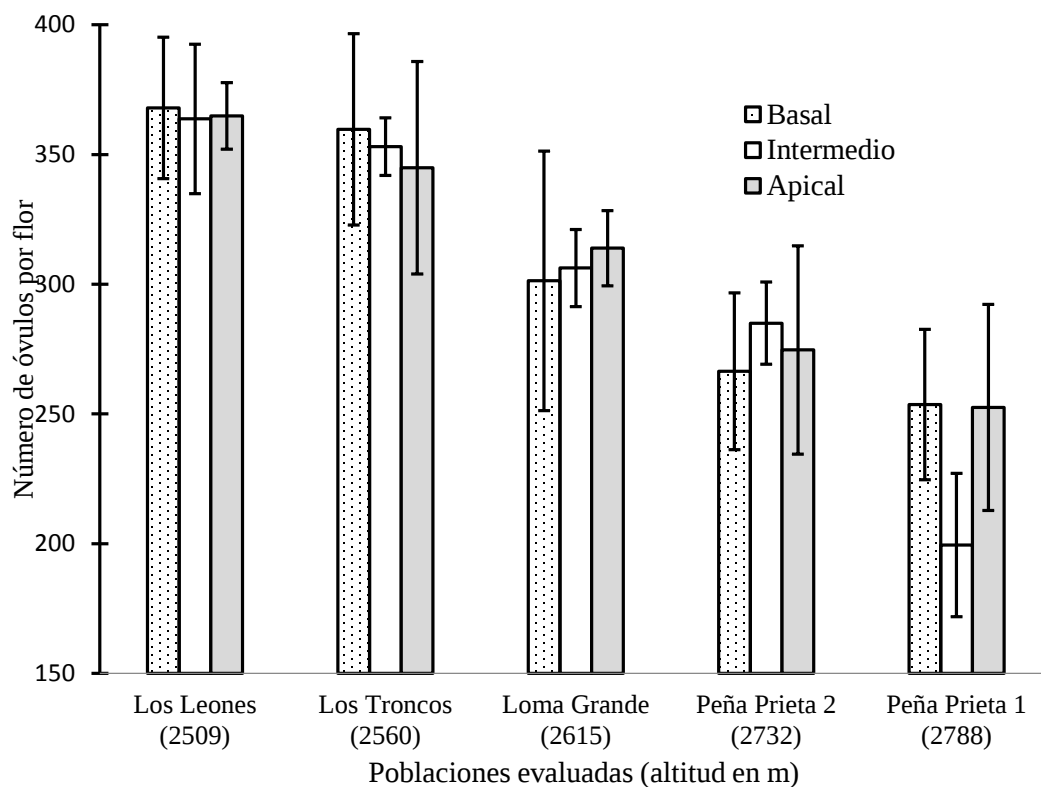


Figura 4. Variación en número de óvulos entre estratos del eje floral (variación intrapoblacional), en cinco poblaciones de *T. carlos-hankii* de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.

Existe una relación alométrica entre el número de óvulos y caracteres morfológicos de la planta debido a se presentaron correlaciones positivas y significativas ($P < 0.05$) entre el número de óvulos y altura de la planta, longitud de cáliz más corola, longitud del sépalo y longitud de la antera de *T. carlos-hankii*. Es decir, en este estudio las plantas más pequeñas como fueron las ubicadas en Peña Prieta 2 y Peña Prieta 1, presentaron el menor número de óvulos y viceversa. En contraparte, se cuantificó una relación negativa y significativa, entre número de óvulos y diámetro de cáliz más corola (Cuadro 2).

Cuadro 2. Correlaciones de Pearson (r) entre número de óvulos y variables morfológicas florales de *T. carlos-hankii* de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.

	Altura planta	Diámetro roseta	Número brácteas	Número espigas	Long. cáliz + corola	Longitud de					Diámetro cáliz más corola
						sépalo	estambre	estilo	antera	ovario	
Núm. Óvulos	0.92*	0.79 ^{ns}	0.82 ^{ns}	0.75 ^{ns}	0.96**	0.89*	0.67 ^{ns}	0.88 ^{ns}	0.94*	0.39 ^{ns}	-0.99**

^{ns}No significativo ($P > 0.05$); *significativo a $P < 0.05$; **significativo a $P < 0.01$.

Los resultados muestran que, el número de óvulos en la flor de *T. carlos-hankii* se correlacionó de manera significativa ($p < 0.05$) y positiva con la temperatura mínima anual pero negativamente la altitud y precipitación (Cuadro 3). Esto último confirma lo señalado previamente, los sitios más altos (> 2700 msnm) fueron los que presentaron menor número de óvulos; aunque existe otra relación interesante, altas precipitaciones se relacionaron con menor número de óvulos.

Cuadro 3. Correlaciones de Pearson (r) entre número de óvulos de *T. carlos-hankii* y características descriptivas ecológicas y de vegetación en los sitios de muestreo de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca.

	Altitud	Precipitación anual	Temperatura mínima anual	Densidad de árboles y arbustos	Diámetro de árboles a 1.30 m de altura	Cobertura de copa de árboles	Altura de árboles
Número de óvulos	-0.99**	-0.99**	0.98**	0.10 ^{ns}	-0.44 ^{ns}	-0.16 ^{ns}	0.71 ^{ns}

^{ns}No significativo ($P > 0.05$); **significativo a $P < 0.01$.

DISCUSIÓN

Las diferencias fenotípicas encontradas en el número de óvulos de *T. carlos-hankii* muestran ciertos patrones asociados con el gradiente altitudinal en términos de micronichos ecológicos en función de la orografía que provoca la variación en factores ambientales como temperatura, precipitación y vegetación entre otros, estableciendo condiciones muy particulares en sitio ocupado por la especie en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. En las bromelias epifitas la producción de óvulos en diferentes nichos altitudinales y sus implicaciones ecológicas aun es un tema desconocido; sin embargo, trabajos realizados por Hornung-Leoni y Sosa (2006), han documentado la existencia de una relación clinal entre los gradientes altitudinales y la variación fenotípica en distintas especies del género *Puya*. Krömer *et al.* (2006) encontraron que, patrones de riqueza de especies y síndromes de polinización de comunidades de bromelias epifitas varían de acuerdo al gradiente altitudinal de distribución de las especies. Por otra parte, trabajos hechos por Jonas y Geber (1999), Ellison *et al.* (2004), Xu-Hui (2010) y Nattero *et al.* (2011) registran que en especies vegetales terrestres como *Clarkia unguiculata*, *Nicotiana glauca*, *Caragana microphylla* y *Sarracenia purpurea* existen patrones de variación clinal en caracteres reproductivos y estos tienen como base la producción de óvulos para lograr éxito.

Los sitios de Los Leones (2509 msnm) y Los Troncos (2560 msnm) presentaron mayor número de óvulos por flor (> 350), es indicador de que a esa altitud *T. carlos-hankii* está teniendo su mejor desarrollo y éxitos reproductivo y entre estos sitios existe cierta semejanza en puesto que están a 0.81 km de distancia. En este sentido, Fernández-Ríos (2013) encontró una correlación positiva y significativa entre la matriz de distancias fenotípicas euclidianas con las distancias geográficas y con la distancia altitudinal; entonces, si hay relación entre los sitios. Otro factor que podría estar interviniendo en este fenómeno es la ecología de floración de *T. carlos-hankii* y su polinizadores observados en

campo *Hylocharys leucotis* y *Eugenes fulgens* (Trochilidae). Al respecto, Gómez (2002), Krömer *et al.* (2006), Carranza-Quinceno y Estévez-Varón (2008) señalan que bajo un gradiente altitudinal la presencia de especies de polinizadores pueden variar y presentar diferentes patrones de forrajeo, las que promueven o limitan el flujo genético entre poblaciones, evento que podría tener implicaciones en la variación o similitud del número de óvulos en las poblaciones de *T. carlos-hankii*. Es decir, no solo influyen las adaptaciones ecológicas al sitio sino su relación con otras entidades biológicas.

Fernández-Ríos (2013) registró que en nichos de baja altitud como Los Leones (2509 msnm) y Los Troncos (2560 msnm), los individuos presentan una altura promedio de 69.1 a 71.1 cm respectivamente con una producción intermedia de flores, mientras que en nichos localizados en zonas altas como Peña Prieta 1 (2788 msnm) y Peña Prieta 2 (2732 msnm) la altura de la planta disminuye de 55 a 51.9 cm respectivamente produciendo a su vez una menor cantidad de flores. En este estudio se encontraron los mismos patrones de producción de óvulos por población respecto a la altitud, lo que podría indicar que, en nichos de zonas de menor altitud las condiciones ambientales son adecuadas para el crecimiento de los individuos y que la producción significativa de óvulos abre la posibilidad de una mayor producción de semillas tanto por el número de óvulos producidos por flor como por la gran cantidad de flores producidas por planta, lo que tendría repercusiones favorables en el éxito reproductivo y reclutamiento de individuos por medio de semillas en *T. carlos-hankii*.

La variación evaluada de número de óvulos en tres estratos del eje flora a través de los sitios de muestreo, es producto probablemente de la configuración ambiental de cada nicho, la edad, características y densidades de hospederos, y otros efectos de características de los doseles que provocar un mosaico de microclimas entre estratos verticales de hospederos y vegetación circundante (Jhonson-Maynard *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2001). En plantas terrestres Herrera (1993), observó que la variación en número de óvulos de *Viola cazorlensis* está influenciada por la fenología del desarrollo de las plantas y tienen efectos importantes los diversos factores ambientales que varían en tiempo y espacio. En el caso de plantas epifitas, que capturan nutrientes directamente del ambiente, el efecto podría ser aún mayor porque además dependen del hospedero (Johansson, 1974). Esto es, las condiciones microambientales y nutricionales podrían estar influenciando la variación fenotípica dentro de las poblaciones de *T. carlos-hankii*. Por ejemplo Merwin *et al.* (2003) documentaron que las bromelias epifitas muestran ciertas preferencias de especies y característica atribuidas a las dimensiones del hospedero y por consiguiente a las condiciones microclimáticas que en ellos prevalecen. Herrmann *et al.* (2006) encontraron una relación entre el hospedero y el desarrollo de *T. usneoides* (Schlesinger y Marks, 1977). En relación de nutrientes, Zots y Ashoff (2009) mostraron que el fósforo y nitrógeno estimulan el crecimiento de bromelias como *Guzmania monostachia*, *Tillandsia elongata* y *Werahua sanguinolenta* pero difieren de acuerdo a la especie de hospedero.

En *T. carlos-hankii* las poblaciones de Los Leones y Los Tronco presentan una alta densidad de individuos de talla grande con mayor producción de flores y óvulos en relación a las demás poblaciones. Esta relación alométrica entre el número de óvulos y variables morfológicas de *T. carlos-hankii* puede ser utilizada como un indicador que explique en términos de costos y beneficios ecosistémicos, las diferentes adaptaciones morfológicas y fisiológicas de las plantas ante la heterogeneidad ambiental. El gran tamaño de planta puede constituirse como atrayente para los polinizadores y consecuentemente un mayor éxito reproductivo en fertilización de flores y producción de semillas. Donnelly *et al.* (1998) y Worley *et al.* (2000) documentaron que las plantas invierten una gran cantidad de energía en el crecimiento, desarrollo y producción de recompensas florales para provocar mayor atracción de polinizadores y garantizar el éxito reproductivo. En este sentido, las plantas de bajo porte como los individuos de Peña Prieta 1 y Peña Prieta 2 teóricamente pueden presentar una menor probabilidad de ser visitado por sus polinizadores. Hornung-Leoni y Sosa (2006) encontrando en el género puya (Bromeliaceae), una relación lineal positiva entre la longitud del sépalo y pétalo con la altura de las plantas, y esta a su vez con el tamaño o especie de polinizador. Bonser y Aarssen, (2009) proponen que existe una relación entre el tamaño de las estructuras reproductivas y caracteres vegetativos. Específicamente Ishii y Morinaga (2005) determinaron correlaciones significativas entre número de óvulos y dimensiones de los caracteres florales de *Iris gracilipes*.

Los resultados mostraron una correlación significativa entre número de óvulos de *T. carlos-hankii* y altitud, temperatura y precipitación. Actualmente se conoce que estos mismos factores son determinantes en la floración de angiospermas; por lo que, cualquier variación importante en estos agentes, influirá en el inicio y duración del proceso reproductivo entre y dentro de las poblaciones vegetales (Turck *et al.* 2008; Amasino, 2010). Benzing (1990), Laube y Zots (2003) y Zots (2005), registran que la baja disponibilidad de agua, temperatura y nutrientes son factores capaces de limitar el crecimiento vegetativo, y tiene implicaciones directas sobre la distribución de plantas epifitas vasculares.

Aunque en esta investigación no se evaluó la cantidad de luz que entra en las copas de los árboles, existen trabajos que señalan una mayor producción de flores en *Tillandsia brachycaulos* bajo ambientes con alta incidencia de rayos solares o luz (Cervantes *et al.*, 2005). Así, Cavaleiro *et al.* (2009) encuentran variaciones en el tamaño de *Aechmea distichanta* respecto a la exposición de luz y su distribución en un bosque, finalmente se ha relacionado que el tamaño de los individuos y el número de flores producidas en plantas epifitas está influenciado por la calidad de las escorrentías en los forofitos que las sostienen (Callaway *et al.*, 2002; Merwin *et al.*, 2003; Herrmann *et al.*, 2006; Zott y Asshoff, 2010).

Ante los escenarios del cambio climático proyectados sobre la vegetación en esta región Zacarias-Eslava y del Castillo (2010), demuestran que existe un desplazamiento de la vegetación de las zonas bajas hacia las zonas altas. En las poblaciones de *T. carlos-hankii* se esperaría que este mismo patrón se repitiera pues debido a la sensibilidad de estas plantas epifitas respecto a sus nichos, es posible que exista un desplazamiento de fenotipos de zonas bajas hacia zonas altas y probablemente los fenotipos de Peña Prieta 1 y Peña Prieta 2, documentados en esta investigación, pudieran extinguirse al carecer de hospederos en las zonas más altas.

La herbivoría fue otra presión que se observó en las poblaciones de Peña Prieta 1 y Peña Prieta 2. Texido *et al.* (2011) señalaron, a través de sus evaluaciones, que la herbivoría no influye en la variación intra específica de *Cistus ladanifer*. Sin embargo, puede disminuir la capacidad reproductiva y reclutamiento de individuos. Fernández-Ríos (2013) mostró que en *T. carlos-hankii* la herbivoría afectó la producción de flores de manera significativa en las poblaciones de Peña Prieta 1 y Peña Prieta 2. En este sentido, Palacios-Mosquera y Mondragón-Chaparro (2012) mencionan que este evento puede incrementar la probabilidad de autogamia, baja producción de semillas y probablemente un bajo reclutamiento de nuevos genotipos de *T. carlos-hankii*.

CONCLUSIONES

Se determinaron diferencias significativas ($P < 0.05$) en número de óvulos por flor entre cinco sitios altitudinales de muestreo de *Tillandsia carlos-hankii* en los bosques de pino-encino de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. En general se observaron tres patrones de comportamiento, los sitios de menor altitud (< 2561 msnm), Los Leones y Los Troncos presentaron los mayores valores de número de óvulos (> 350); Loma Grande a 2615 msnm se comportó de manera intermedia; y Peña Prieta 1 y 2 presentaron los menores valores de óvulos (< 265). Esto indica cierta relación inversa entre altitudes de los sitios de muestreo y número de óvulos, a menor altitud mayor número de óvulos o viceversa. También se estimó una correlación positiva y significativa entre número de óvulos y altura de planta, longitud de cáliz más corola y longitud de sépalo de *T. carlos-hankii*. Complementariamente se determinó una relación negativa entre número de óvulos y altitud y precipitación.

LITERATURA CITADA

- Amasino, R. 2010. Seasonal and developmental timing of flowering. *Plant Journal*. 61: 1001-1013.
- Benzing, D. H. 1990. Vascular Epiphytes. New York: Cambridge University Press.
- Benzing, D. H. 2000. Bromeliaceae. Profile of an adaptive radiation. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bonser, S. y L. Aarssen. 2009. Interpreting reproductive allometry: individual strategies of allocation explain size-dependent reproduction in plant populations. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematic*. 11: 31-40.
- Callaway, R. R., K. Moore, G. Moore y S. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*. 132: 221-230.
- Carranza-Quiceno, J. A. y J. V. Estévez-Varón. 2008. Ecología de la polinización de Bromeliaceae en el dosel de los bosques neotropicales de montaña. *Boletín Científico Museo de Historia Natural*. 12: 38-47.
- Cavaleiro, L., D. López y I. M. Barberis. 2009. Morphological variation of *Aechmea distichanta* (Bromeliaceae) in Chaco forest: habitat and size-related effects. *Plant Biology*. 11: 379-391.
- Cervantes, S. E., E. A. Graham y J. L. Andrade. 2005. Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant Ecology*. 179: 107-118.
- Cruz-Pacheco, G. V. 2011. Germinación de semillas de *Viridanthia* (Bromeliaceae). Informe de residencia profesional. Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca.
- Donnelly S. E., J. L. Crisp y W. A. Lonnie. 1998. Pollination in *Verbascum thapsus* (Scrophulariaceae): The advantage of being tall. *American Journal of Botany*. 85: 1618-1625.

- Ellison, A., H. Buckley, T. Miller y N. Gotelli. 2004. Morphological variation in *Sarracenia purpurea* (Sarraneaceae): geographic, environmental, and taxonomic correlates. *American Journal of Botany*. 91: 1930-1935.
- Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari, I. Ramírez-Morillo, B. K. Holst, H. E. Luther y W. Till. 2004. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana*. 25: 33-86.
- Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari, N. Martínez-Correa y V.A. Pulido-Esparza. 2007. Bromeliad flora of Oaxaca, México: richness and distribution. *Acta Botánica Mexicana*. 81: 71-14.
- Fernández-Ríos, C. 2013. 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. México.
- Franco, M. A. D. 2008. Diversidad de artrópodos presentes en *Tillandsia carlos-hankii* y *T. oaxacana*. Tesis de maestría. Centro interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional-Unidad Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional. México.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 4ª ed. Edición de la autora. México, D.F.
- Gómez, J. M. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural*. 75: 105-116.
- Herrmann, M., J. Pust y R. Pott. 2006. The chemical composition of through fall beneath oak, birch and pine canopies in North West Germany. *Plant Ecology*. 184: 273-285.
- Herrera, C. 1993. Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet. *Ecological Monographs*. 63: 21-275.
- Hornung-Leoni L. y V.Sosa. 2006. Morphological variation in *Puya* (Bromeliaceae): an allometric study. *Plant Systematics and Evolution*. 256: 35-53.
- Ishii H. S. y S. I. Morinaga. 2005. Intra- and inter- plant correlations among floral traits in (Iridaceae). *Evolutionary Ecology*. 19: 435-448.
- Jhonson-Maynard, J. L., R. C. Graham, P. J. Shouse y S. A. Quideau. 2005. Desiccation and silicon biogeochemistry under pine and scrub oak monocultures: implications for weathering rates. *Geoderma*. 126: 353-365.
- Johansson, D. R. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*. 59: 1-139.
- Jonas C. S. y M. A. Geber. 1999. Variation among population of *Clarkia unguilata* (Onagraceae) along altitudinal and latitudinal gradients. *American Journal of Botany*. 86: 333-343.
- Krömer, T., M. Kessler y S. K. Herzog. 2006. Distribution and flowering along two climatically contrasting elevation transects in the Bolivian Andes. *Biotropica*. 38: 183-195.
- Lauble S. y G. Zotz 2003. Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte?. *Functional Ecology*. 17: 598-604.
- Liu, C. J., C. J. Westman, y H. Ilvesniemi. 2001. Matter and nutrient dynamics of pine (*Pinus tabulaeformis*) and oak (*Quercus variabilis*) litter in North China. *Silva Fennica*. 35: 3-13.
- Lopez-Ferrari R. A. y A. Espejo-Serna 2007. *Tillandsia Borealis* (Bromeliaceae) una nueva especie en el Norte de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 80: 63-71.
- Martínez, A. 1988. Diseños Experimentales: Métodos y elementos de teoría. Trillas, S.A. México, D.F.
- Merwin M., S. Rentmeester y N. Nadkarni. 2003. The influence of host tree species on the distribution of epiphytic bromeliads in experimental monospecific plantations, la selva, Costa Rica. *Biotropica*. 35: 37-47.
- Mondragón C. D. M., D. M. Villa-Guzmán D. M., G. J. Escobedo-Sarti y A. D. Franco-Méndez. 2006. La riqueza de bromelias epífitas a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México. *Naturaleza y Desarrollo*. 4: 13-16.
- Mondragón, D., D. Villa-Guzmán. 2008. Estudio etnobotánico de las bromelias epífitas en la comunidad de Santa Catarina Ixtepeji. *Polibotánica*. 26: 175-191.
- Mondragón, D. y I. G. Cruz. 2009. Presence of *Vaejovis franckei* in epiphytic bromeliads in three temperate forest types. *The Journal of Arachnology*. 37: 371-372.
- Nattero, J., A. N. Sersic y A. A. Cocucci. 2011. Geographic variation of floral traits in *Nicotiana glauca*: relationships with biotic and abiotic factors. *Acta Oecologica*. 30: 1-9.
- Palacios-Mosquera, Y. y D. Mondragón-Chaparro. 2012. Herbivory in *Tillandsia carlos-hankii* (Bromeliaceae) and the impact on reproductive success. 6th International Canopy Conference, CIIDIR-Oaxaca, Oaxaca, México.
- Romero-García, J. M. 2008. Meiofauna asociada al dosel de un bosque de pino-encino: un hábitat atípico. Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca, México.

- Santana, C. y C. Machado. 2010. Fenologia de floração e polinização de espécies ornitófilas de bromeliáceas em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, BA, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. 33: 469-477.
- Schlesinger, W. y P. Marks. 1977. Mineral cycling and the niche of spanish moss, *Tillandsia usneoides* L. *Botanical Society of America*. 64: 1254-1262.
- 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 31 de diciembre 2010.
- Servicio Meteorológico Nacional. 2012. <http://smn.cna.gob.mx/climatologia/normales/estacion/oax/NORMAL20040.TXT>, (consultado en septiembre, 2012).
- Smith, L. y J. Downs. 1977. Flora Neotropica. Tillandsioideae (Bromeliaceae). Monograph No. 14, Part 2. Hafner Press. New York, USA.
- Statistic, Analysis System (SAS). 1999. SAS Procedures guide. Versión 8. SAS Institute, Inc. Cary. NC. USA. 1643 p.
- Steel, R.G.D. y J.H. Torrie. 1985. Bioestadística: Principios y procedimientos. McGraw-Hill Latinoamericana, A.C. Bogota, Colombia. 622 p.
- Texido A.L., M. Méndez y F. Valladares. 2011. Flower size and longevity influence florivory in the large-flowered shrub *Cistus ladanifer*. *Acta oecologica*. 37: 418-421.
- Tremblay, R. 1997. Morphological variance among population of three tropical Orchids whit restricted gene flor. *Plant Species Biology*. 12: 85-96.
- Turck, F., F. Fornara y G. Coupland. 2008. Regulation and identity of florigen: *Flowering Locus T* moves center stage. *Annual Review of Plant Biology*. 59: 573-594.
- Victoria, V.N. 2009. Distribución de epífitas vasculares a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México. Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral regional Unidad Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional.
- Worley, A. C., A. M. Baker, J. D. Thompson y S. C. H. Barrett. 2000. Floral display in *Narcissus*: Variation in flower size and number at the species, population, and individual levels. *International Journal Plant Science*. 161: 69-79.
- Xu-Hui, C., G. Yu-Bao, Z. Ting. Ting, Z. Min. Jie, C. Hua-Congy y S. Xiao-Yan. 2010. Morphological variation of *Carangana microphylla* populations in the Xilingol steppe and their relationship with environmental factors. *Acta Ecologica Sinica*. 30: 50-55.
- Zacarias-Eslava, Y. y R. del Castillo. 2010. Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 87: 13-28.
- Zotz, G. 2005. Vascular epiphytes in the temperate zones a review. *Plant Ecology* 176, 173-183.
- Zotz, G. y R. Asshoff. 2010. Growth in epiphytic bromeliads: response to the relative supply of phosphorus and nitrogen. *Plant Biology*. 12: 108-113.