



**INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACIÓN
CIENTÍFICA Y TECNOLÓGICA, A.C.**

POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

**Efecto del calentamiento inducido en la supervivencia y crecimiento de
epífitas: Evidencia experimental en *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae)
en el sur del Desierto Chihuahuense**

Tesis que presenta

M.C. Francisco Javier Pérez Noyola

Para obtener el grado de

Doctor en Ciencias Ambientales

Director de la Tesis:

Dr. Joel David Flores Rivas

San Luis Potosí, S.L.P.

Febrero de 2021



Constancia de aprobación de la tesis

La tesis “Supervivencia y crecimiento de la epífita *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) ante calentamiento inducido en el sur del Desierto Chihuahuense” presentada para obtener el Grado de Doctor en Ciencias Ambientales fue elaborada por **Francisco Javier Pérez Noyola** y aprobada el **16 de febrero** de 2021 por los suscritos, designados como Jurado de Tesis por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Dr. Joel David Flores Rivas
Director de tesis

Dr. Ernesto Iván Badano
Asesor de tesis

Dra. Laura Yáñez Espinosa
Asesora de tesis

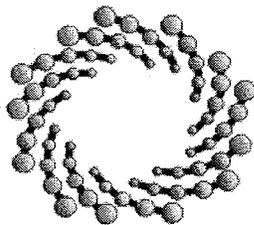
Dr. Francisco Elihú Bautista Redonda
Asesor de tesis



Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la dirección del Dr. Joel David Flores Rivas.

Durante la realización del trabajo el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (296804).



IPICYT

Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 028 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Doctorado en Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 4 días del mes de marzo del año 2021, se reunió a las 13:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dra. Laura Yañez Espinosa	Presidenta	UASLP
Dr. Francisco Elihú Bautista Redonda	Secretario	IPICYT
Dr. Ernesto Iván Badano	Sinodal	IPICYT
Dr. Joel David Flores Rivas	Sinodal	IPICYT

a fin de efectuar el examen, que para obtener el Grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS AMBIENTALES

sustentó el C.

Francisco Javier Pérez Noyola

sobre la Tesis intitulada:

Efecto del calentamiento inducido en la supervivencia y crecimiento de epifitas: Evidencia experimental en Tillandsia recurvata (Bromeliaceae) en el sur del Desierto Chihuahuense

que se desarrolló bajo la dirección de

Dr. Joel David Flores Rivas

El Jurado, después de deliberar, determinó

APROBARLO

Dándose por terminado el acto a las 14:57 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición del interesado y para los fines que al mismo convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 4 días del mes de marzo de 2021.


Dr. Marcial Bonilla Marín
Secretario Académico


Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez
Jefa del Departamento del Posgrado



Dedicatoria

Dedico esta tesis a mis padres la Sra. María Guadalupe Noyola Serna y el Sr. Anacleto Pérez Ávalos, a mis 5 hermanos Luis Eduardo, Jesús Manuel, María Guadalupe, Juan Fernando, Jorge Alberto, a mi sobrina Andrea Valentina, a mi cuñada Jenifer, a mi esposa Ana Patricia Pérez Meléndez, a mi abuelo Juan Noyola Ávila que durante el tiempo que realizaba mis estudios doctorales partió de este mundo, a mi tías Matilde Noyola Serna y Esperanza Noyola Serna, a las personas mencionadas quienes son las personas que me han acompañado a lo largo de mi vida, que han estado apoyándome en cada momento, que han velado por mí, quienes me han dado su amor y amistad sincera desinteresadamente, quienes su mayor anhelo es verme crecer y triunfar en este mundo, a quienes les debo la vida y son fuente de mi inspiración, quienes confían en mí, quienes me enseñaron el amor y a vivir, quienes nunca me abandonan.

A Dios quién ajusta todas las piezas del espacio y tiempo para que yo alcance mis metas.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada durante el doctorado (CONACYT-296804).

Al proyecto FORDECYT 296354 cuyo responsable técnico es el Dr. Joel David Flores Rivas.

Al Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica por ser la institución que me permitió estudiar mis estudios doctorales, permitiéndome conocer el maravilloso mundo de la ciencia adquiriendo y desarrollando conocimientos de alto nivel.

Al Instituto de Investigación de Zonas Desérticas (IIZD) de la UASLP, en cuyas instalaciones realicé algunos de los experimentos durante mi formación doctoral.

Al Dr. Joel Flores por haber aceptado ser mi director de tesis doctoral, por el tiempo invertido, la paciencia, el compromiso y el conocimiento otorgado en mi proceso de formación.

A la Dra. Laura Yáñez por su tiempo y dedicación en mi proceso de formación, por el conocimiento compartido, por haberme abierto las puertas de su laboratorio.

Al Dr. Ernesto I. Badano por sus observaciones y comentarios, por su conocimiento compartido.

Al Dr. Elihú Bautista por compartir sus conocimientos de fitoquímica y contribuir en mi formación.

Al M. en C. Juan Pablo Rodas, técnico del Laboratorio de Ecología y Cambio Ambiental Global del IPICYT, por todo su apoyo en la manufactura de las cámaras de calentamiento.

A mi familia por estar siempre conmigo y por apoyarme en todos mis planes.

A mi esposa Ana Patricia Pérez Meléndez por todo el apoyo brindado durante mi proceso de formación.

A mis compañeros y amigos de cubículo Nayelli Sánchez, Ángel Estrada, Gerardo Ham y Carlos Aguirre por compartir conmigo este camino doctoral.

A la División de Ciencias Ambientales del IPICYT por permitirme formar parte de ella como estudiante doctoral.

Índice

Constancia de aprobación de la tesis	i
Créditos Institucionales	ii
Acta de Examen de Grado.....	iii
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de Figuras.....	viii
Resumen.....	ix
Abstract.....	xii
Capítulo 1.....	1
Introducción general.....	1
Literatura citada.....	5
Capítulo 2.....	10
Comportamiento vivíparo total detectado en la epífita <i>Tillandsia recurvata</i> L. en el Desierto Chihuahuense durante dos años continuos.....	10
Resumen.....	10
Introducción	11
Diseño Experimental.....	13
Resultados	14
Discusión.....	16
Literatura citada.....	20
Capítulo 3.....	25
Efecto del calentamiento inducido en la supervivencia y crecimiento de plántulas de <i>Tillandsia recurvata</i> : Un experimento de dos años.....	25
Resumen.....	25
Introducción	26
Especie de estudio	29
Materiales y métodos	31
Cámaras de calentamiento.....	32
Material vegetal.....	35
Diseño experimental y colecta de datos	36

Análisis estadísticos	37
Resultados	39
Calentamiento inducido.....	39
Supervivencia y crecimiento de plántulas de <i>T. recurvata</i>	41
Discusión.....	44
Conclusiones	47
Literatura citada.....	48
Capítulo 4.....	58
Conclusiones generales	58

Lista de Figuras

Figura 1. Plántulas vivíparas de <i>Tillandsia recurvata</i> un día posterior a su colecta; v: vilano- “plúmula”, s: tallo y r: raíz.....	15
Figura 2. Plántulas vivíparas de <i>Tillandsia recurvata</i>	16
Figura 3. Plántulas vivíparas de <i>Tillandsia recurvata</i> aún unidas a la planta madre	16
Figura 4. Diseño de cámaras de calentamiento pasivo para epífitas	34
Figura 5. Temperatura media (A), temperatura máxima (B) y temperatura mínima (C) calculada integrando datos en intervalos de 14 días. Los valores son promedios (± 2 E.E.) dentro de cámaras de calentamiento montadas en ramas de <i>P. laevigata</i> (símbolos blancos) y ramas control (símbolos negros).....	40
Figura 6. Humedad relativa calculada integrando datos en intervalos de 14 días. Los valores son promedios (± 2 E.E.) dentro de cámaras de calentamiento montadas en ramas de <i>P. laevigata</i> (símbolos blancos) y ramas control (símbolos negros)	41
Figura 7. Tasas de supervivencia de grupos de plántulas vivíparas de <i>T. recurvata</i> dentro de cámaras de calentamiento montados en ramas de <i>P. laevigata</i> (símbolos blancos) y ramas control (símbolos negros).....	42
Figura 8. Valores de R^2 para variables ambientales correlacionadas con la supervivencia de los grupos de plántulas de <i>T. recurvata</i> (%)	43

Resumen

Las epífitas son plantas que crecen sobre otras plantas simplemente como soporte físico; estas plantas no se adhieren al suelo u otra fuente obvia de nutrientes y no son parásitas de las plantas hospederas o forofitos. Este tipo de plantas absorben agua y nutrientes de la atmósfera, por lo que se les ha considerado “particularmente vulnerables” al cambio climático. *Tillandsia recurvata* es una planta epífita de la familia Bromeliaceae, llamada comúnmente en México “heno motita” o “paixtle”, la cual se distribuye desde el sur de los Estados Unidos de América hasta la parte central de Argentina. Se encuentra en altitudes desde el nivel del mar hasta inclusive más de 4000 m.s.n.m; tanto en ecosistemas costeros, como bosques de pino y encino, matorrales y desiertos. Específicamente, en el sur del Desierto Chihuahuense existe una alta abundancia de esta especie, en cantidades tan altas como 0.4 Ton/Ha de biomasa, en ramas de uno de sus árboles hospederos o forofitos principales, el mezquite (*Prosopis laevigata*). Modelos predictivos de cambio climático indican un incremento en temperaturas de verano de 1 a 2 °C para el 2030 en esta zona. Sin embargo, no existen estudios de vulnerabilidad de la epífita en futuros escenarios de cambio climático. El objetivo principal de esta investigación fue evaluar el efecto del calentamiento inducido en la supervivencia y el crecimiento de plántulas de *T. recurvata* en ramas de *P. laevigata*.

En septiembre de 2016 se colectaron 50 frutos de plantas *T. recurvata* en 10 árboles de *P. laevigata* en un área de 1 Ha con el fin de germinar las semillas y obtener plántulas para el experimento de supervivencia y crecimiento de plántulas. Los árboles mantenían por lo menos una distancia de 10 metros entre ellos.

La colecta se realizó después de la maduración de los frutos y durante la época de lluvias. Sin embargo, se encontró que todas las semillas dentro de los frutos estaban germinadas; es decir, que eran semillas vivíparas. Por lo anterior, se incluyó el objetivo de evaluar el fenómeno de viviparidad durante dos años consecutivos en *T. recurvata* en el sur del Desierto Chihuahuense, así como evaluar el crecimiento y supervivencia de plántulas vivíparas por un año.

En agosto de 2017 se realizó una segunda colecta de frutos con el fin de evaluar incidencia de viviparidad. Los frutos colectados fueron limpiados y abiertos para cuantificar el número de plántulas vivíparas en cada año, 2016 y 2017. La incidencia de viviparidad en los frutos colectados no fue analizada estadísticamente ya que se encontró el 100% de plántulas vivíparas en ambas colectas y se encontró un 69.59 % y 71.44 % de plántulas vivíparas por fruto en 2016 y 2017, respectivamente. En diciembre de 2016 se colocaron grupos de plántulas (todas las plántulas vivíparas de cada fruto) en ramas de mezquite y se evaluó la supervivencia de las plántulas cada dos semanas durante un año. Al menos una plántula sobrevivió en el 66 % de los frutos después de un año. La incidencia de viviparidad en *T. recurvata* es probablemente una adaptación ya que las raíces de las plántulas pueden servir para el rápido establecimiento en los forofitos en comparación con las semillas que no poseen raíces.

En el segundo experimento, se construyeron 10 cámaras de calentamiento con un prototipo basado en el modelo de Marion, las cuales fueron instaladas en ramas de 10 árboles de *P. laevigata* con similares características de orden, orientación, distancia al tronco y altura del suelo a la rama. En diciembre de 2016, se sembraron plántulas vivíparas

de *T. recurvata* dentro y fuera de las cámaras y se evaluó crecimiento y supervivencia durante dos años, de diciembre del 2016 a diciembre del 2018.

Se utilizaron sensores (HOBO®, U23-Pro-v2, Onset Computer Corporation, Bourne, USA) para medir la temperatura del aire y la humedad relativa cada hora dentro de las cámaras de calentamiento y en las ramas control. Se obtuvieron y procesaron los datos obtenidos del 1 de diciembre 2016 al 30 de noviembre del 2018, los datos registrados fueron usados para calcular las temperaturas promedio diarias máxima, mínima y media del aire, así como también la humedad relativa promedio diaria en ambos tratamientos (control y calentamiento). Se encontró que el nuevo prototipo de cámara es eficiente para inducir calentamiento de acuerdo a los modelos de escenarios de calentamiento futuros. Después de dos años, la supervivencia de las plántulas fue aproximadamente 10 veces mayor fuera de las cámaras (42.85%) que dentro de ellas (4.16%), el crecimiento en longitud de las hojas también fue dos veces mayor fuera de las cámaras (0.009 mm/día) que dentro de las mismas (0.004 mm/día). En un potencial escenario de calentamiento, las poblaciones de *T. recurvata* podrían disminuir debido al bajo crecimiento y supervivencia de las plántulas.

Palabras clave: calentamiento inducido, cambio climático, crecimiento, epífitas, supervivencia, *Tillandsia*

Abstract

Epiphytes are plants that grows upon another plant merely for physical support; these plants have no attachment to the ground or other obvious nutrient source and are not parasitic on the supporting plants. These plants absorb water and nutrients from the atmosphere, which is why they have been considered "particularly vulnerable" to climate change. *Tillandsia recurvata* is an epiphytic plant that belongs to the Bromeliaceae, it is commonly called "heno motita or paixtle" in México. It is distributed from southern USA to central Argentina, in altitudes from sea level to up 4000 m.a.s.l., in ecosystems such as coasts, pine forests, oak forests, deserts, and scrubs. Specifically, this species is highly abundant in the Southern Chihuahuan Desert, having until 0.4 Ton/Ha of biomass in branches of the main host or phorophyte, *Prosopis laevigata*. Predictive models of global warming in this zone indicate that temperatures will increments in summer around 1 to 2° C for 2030. However, there are no studies about vulnerability of the epiphytes in future scenarios of global warming. The main objective of this research was to evaluate the effect of induced warming on the survival and growth of *T. recurvata* seedlings in branches of the host *P. laevigata*.

In September 2016, 50 fruits of *T. recurvata* plants were collected in 10 *P. laevigata* trees in an area of 1 Ha in order to germinate the seeds and obtain seedlings for the seedling survival and growth experiment. The trees kept at least 10 meters apart. The collection was carried out after the ripening of the fruits and during the rainy season. However, all the seeds within the fruits were found to be germinated; that is, they were viviparous seeds. Therefore, the objective of evaluating the viviparity phenomenon for two consecutive years

in *T. recurvata* in the southern Chihuahuan Desert was included, as well as the evaluating the growth and survival of viviparous seedlings for one year.

In August 2017, a second collection of fruits was carried out in order to evaluate the incidence of viviparity. The collected fruits were cleaned and opened to quantify the number of viviparous seedlings in each year, 2016 and 2017. The incidence of viviparity in the collected fruits was not statistically analyzed because 100% of viviparous seedlings were found in both collection years. In 2016 and 2017, 69.59% and 71.44% of viviparous seedlings per fruit were respectively found. In December 2016, groups of seedlings (all viviparous seedlings of each fruit) were placed on mesquite branches and seedling survival was evaluated every two weeks for one year. At least one seedling survived in 66% of the fruits after one year. The incidence of viviparity in *T. recurvata* is probably an adaptation because the roots of the seedlings can serve for the rapid establishment in the phorophytes in comparison with the seeds that do not have roots.

In the second experiment, 10 warming chambers were built with a prototype based on the Marion's model, which were installed in branches of 10 *P. laevigata* trees with similar characteristics of order, orientation, distance from the trunk and height from the ground to the branch. In December 2016, viviparous seedlings of *T. recurvata* were placed inside and outside the chambers and growth and survival were evaluated for two years, from December 2016 to December 2018.

Sensors (HOBO®, U23-Pro-v2, Onset Computer Corporation, Bourne, USA) were used to measure the air temperature and the relative humidity every hour inside the warming chambers and in the control branches. The data obtained from December 1, 2016 to November 30, 2018 were obtained and processed, the recorded data were used to

calculate the average daily maximum, minimum and average air temperatures, as well as the average daily relative humidity in both treatments (control and warming). The new chamber was found to be efficient in inducing warming according to models of future scenarios. After two years, the survival of the seedlings was 10-fold higher outside the chambers (42.85%) than inside them (4.16%), the growth in length of the leaves was twofold higher outside the chambers (0.009 mm/day) than outside of them (0.004 mm/day). In a potential warming scenario, *T. recurvata* populations could decline due to poor seedling growth and survival.

Keywords: Induced warming, climate change, growth, epiphytes, survival, *Tillandsia*

Capítulo 1

Introducción general

La familia Bromeliaceae posee 3,100 especies distribuidas en 56 géneros (Luther, 2004). Esta familia está dividida en tres subfamilias: *Pitcairnioideae*, *Tillandsioideae* y *Bromelioideae* (Benzing, 2000). Alrededor del 50% de las especies pertenecientes a la familia Bromeliaceae son epífitas, es decir son aquellas plantas que crecen y se desarrollan sobre otras, y parece ser que la evolución de formas terrestres a epífitas fue debido a la presencia de tricomas absorbentes presentes en la epidermis, los cuales ayudan a obtener humedad y nutrientes de la atmósfera (Benzing, 2000).

El género *Tillandsia* es un interesante grupo de plantas epífitas con alrededor de 500 especies pertenecientes a la subfamilia *Tillandsioideae* (Luther y Sieff, 1997). Dentro de esta subfamilia se encuentra *Tillandsia recurvata* el cual es llamado clavel del aire, musgo bola, heno motita o paixtle (Caldiz et al., 1993). Esta es una epífita atmosférica que posee una densa capa de tricomas que ayudan a absorber agua y nutrientes, y raíces que tienen la función de fijación (Benzing, 2000). Esta especie tiene una amplia distribución que va desde el sureste de los Estados Unidos de América hasta Argentina, habitando en una gran variedad de condiciones climáticas en zonas desde el nivel del mar hasta los 2050 metros (Birge 1911; Benzing, 2000; Chilpa et al., 2018, Bernal et al., 2005). Aunque se ha llegado a encontrar hasta los 4500 metros sobre el nivel del mar (Rundel y Dillon, 1998) y es muy peculiar encontrarla también en cables de corriente eléctrica (Puente y Bashan, 1994).

Para *Tillandsia recurvata* existe un estudio antiguo que reporta viviparidad (Birge, 1911), esto es, la germinación de semillas dentro del fruto que aún está unido a la planta madre (Elmqvist y Cox, 1996; Farnsworth, 2000; Chauhan et al., 2018). Se ha sugerido que la viviparidad es un rasgo especializado de importancia evolutiva y biológica que proporciona nuevas vías para el establecimiento de plántulas (Cota-Sánchez, 2004), pero no se conoce qué tan común es la incidencia de viviparidad en esta especie ni tampoco si la viviparidad proporciona ventajas para la supervivencia de sus plántulas.

El estrés se puede definir como un factor ambiental de naturaleza biótica o abiótica que reduce la tasa de algún proceso fisiológico por debajo de la tasa máxima que la planta podría sostener (Lambers et al., 2008). La temperatura con frecuencia influye en la fisiología de las plantas del desierto por lo cual éstas requieren de procesos de adaptación al estrés por altas o bajas temperaturas. Así, aunque el desierto es un ecosistema controlado por el agua, la temperatura es un factor que interactúa estrechamente con este factor (Noy-Meir, 1973).

Se sabe que *T. recurvata* es una planta epífita adaptada a ambientes áridos y semiáridos (Guevara-Escobar et al., 2011), prueba de esto es que habita en el desierto Chihuahuense (Archer y Predick, 2008). En el sur de este desierto, localizado en la parte central de México, existen reportes de alta abundancia de la epífita en ramas de *Prosopis laevigata*, encontrándose hasta 0.4 Ton/ha de biomasa (Flores-Palacios et al., 2015). Sin embargo, los modelos climáticos globales pronostican que los ambientes áridos podrían experimentar aumento de las temperaturas y disminución en la frecuencia y magnitud de

los eventos de lluvia (IPCC, 2013, 2014), lo cual podría afectar a las plantas desérticas, incluyendo las epífitas.

Reconstrucciones climáticas a largo plazo durante el último milenio indican que la temperatura media de la Tierra aumentó en casi 1° C durante el siglo XX, y esta ha sido principalmente el resultado de mayores emisiones de gases de efecto invernadero que ocurrieron después de 1950 debido a actividades humanas (Le Treut et al., 2007; IPCC, 2014). Modelos climáticos desarrollados por el Panel Intergubernamental sobre el Clima indican que la temperatura continuará aumentando durante este siglo, alcanzando para 2090 de 3 a 5° C por encima de la temperatura media de la década de 1990 (IPCC, 2014). Este calentamiento puede perjudicar gravemente los procesos de la vegetación (Hughes, 2000; McLaughlin et al., 2002; Sih et al., 2011; Hänel y Tielbörger, 2015) y aumentando el riesgo de extinción para aquellas especies vegetales con baja tolerancia a temperaturas elevadas.

El desierto cálido más grande de América del Norte es el Desierto Chihuahuense (Archer y Predick, 2008) que abarca desde el suroeste de Estados Unidos a las tierras altas del centro-norte de México. Tejeda-Martínez et al. (2008) realizaron modelos de calentamiento para esta región, los cuales indican un aumento en las temperaturas de verano (junio-septiembre) de 1 a 2° C para 2030. Esto genera preocupación porque el desierto alberga una alta riqueza de plantas suculentas, incluyendo *T. recurvata* (Rzedowski, 1991), muchas de ellas protegidos por las leyes ambientales mexicanas (SEMARNAT, 2010). Sin embargo, existe poca información sobre los umbrales de tolerancia al estrés térmico en suculentas epífitas, especialmente en las primeras etapas de sus ciclos de vida, como semillas, plántulas y plantas jóvenes (Muller et al., 2018).

En particular, las epífitas del desierto, se consideran como altamente vulnerables al calentamiento debido a su adaptación para obtener humedad y nutrientes de la atmósfera por los tricomas (Zotz y Bader, 2009). Es decir, con el aumento de las temperaturas la humedad del ambiente disminuirá, lo cual afectaría a estas plantas. Así, se ha sugerido que las bromelias epífitas podrían cambiar su distribución o desaparecer en algunas partes como consecuencia del cambio climático (Cach et al., 2014).

El cambio climático está ampliamente aceptado como una amenaza importante para la biodiversidad, con potencial para acelerar el ritmo en pérdida de especies (Hannah et al., 2005; Bellard et al., 2014; Foden et al., 2019). Se pronostica que los efectos del calentamiento en las especies de plantas serán mayores en sitios donde la temperatura está cerca de los umbrales superiores de tolerancia térmica de los individuos (Thomas et al., 2004), pero las especies con amplia tolerancia térmica también serán sensibles al cambio climático. Por ejemplo, el calentamiento perjudica el rendimiento fisiológico de algunas especies de plantas del desierto, reduciendo su crecimiento y/o supervivencia (Aragón-Gastélum et al., 2017; Tielbörger y Salguero Gómez, 2014; Martorell et al., 2015).

En esta tesis se plantearon los siguientes objetivos: i) Evaluar el fenómeno de viviparidad durante dos años consecutivos en *T. recurvata* en el sur del Desierto Chihuahuense, así como el crecimiento y supervivencia de plántulas vivíparas por un año; ii) Determinar el efecto del calentamiento inducido en el crecimiento y la supervivencia de plántulas vivíparas de *T. recurvata* en ramas del hospedero *P. laevigata*, durante dos años.

Literatura citada

- Aragón-Gastélum, J. L., Badano, E., Yáñez-Espinosa, L., Ramírez-Tobías, H. M., Rodas-Ortiz, J. P., González-Salvatierra, C., & Flores, J. (2017). Seedling survival of three endemic and threatened Mexican cacti under induced climate change. *Plant Species Biology*, 32(1), 92-99.
- Archer, S. R., & Predick, K. I. (2008). Climate change and ecosystems of the southwestern United States. *Rangelands*, 30(3), 23-28
- Benzing, D. H., & Bennett, B. (2000). *Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge University Press.
- Bellard, C., Leclerc, C., Leroy, B., Bakkenes, M., Veloz, S., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2014). Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Global Ecology and Biogeography*, 23(12), 1376-1386.
- Bernal, R., Valverde, T., & Hernández-Rosas, L. (2005). Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Botany*, 83(10), 1238-1247.
- Birge, W.I., 1911. The anatomy and some biological aspects of the “Ball Moss,” *Tillandsia recurvata* L. *Bulletin University of Texas* 194, 1–24.
- Cach-Pérez, M. J., Andrade, J. L., & Reyes-García, C. (2014). La susceptibilidad de las bromeliáceas epífitas al cambio climático. *Botanical Sciences*, 92(2), 157-168
- Caldiz, D. O., Beltrano, J., Fernández, L. V., & Andía, I. (1993). Survey of *Tillandsia recurvata* L.: Preference, abundance and its significance for natural forests. *Forest Ecology and Management*, 57(1-4), 161-168.

- Cota-Sánchez, J. H. (2004). Vivipary in the Cactaceae: its taxonomic occurrence and biological significance. *Flora*, 199(6), 481-490.
- Chauhan, R. S., Bahuguna, Y. M., Nautiyal, M. C., & Cota-Sánchez, J. H. (2018). First account of vivipary in *Saussurea lappa* (Decne.) Sch. Bip. (Asteraceae). *Brazilian Journal of Botany*, 41(2), 507-514.
- Chilpa-Galván, N., Márquez-Guzmán, J., Zotz, G., Echevarría-Machado, I., Andrade, J. L., Espadas-Manrique, C., & Reyes-García, C. (2018). Seed traits favouring dispersal and establishment of six epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae) species. *Seed Science Research*, 28(4), 349-359.
- Elmqvist, T., & Cox, P. A. (1996). The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos*, 771(1), 3-9.
- Farnsworth, E. (2000). The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 107-138.
- Foden, W. B., Young, B. E., Akçakaya, H. R., Garcia, R. A., Hoffmann, A. A., Stein, B. A., ... & Hole, D. G. (2019). Climate change vulnerability assessment of species. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 10(1), e551.
- Flores-Palacios, A., García-Franco, J. G., & Capistrán-Barradas, A. (2015). Biomass, phorophyte specificity and distribution of *Tillandsia recurvata* in a tropical semi-desert environment (Chihuahuan Desert, Mexico). *Plant Ecology and Evolution*, 148(1), 68-75.
- Guevara-Escobar, A., Cervantes-Jiménez, M., Suzán-Azpíri, H., González-Sosa, E., Hernández-Sandoval, L., Malda-Barrera, G., Martínez-Díaz, M., 2011. Fog

- interception by Ball moss (*Tillandsia recurvata*). *Hydrology and Earth System Sciences*, 15, 2509–2518.
- Hannah, L., Lovejoy, T. E., and Schneider, S. H. 2005. Biodiversity and climate change in context, pp. 295–307. In: Lovejoy, T. E. & Hannah, L. (Eds.), *Climate Change and Biodiversity*. Yale University Press, New Haven and London.
- Hänel, S., & Tielbörger, K. (2015). Phenotypic response of plants to simulated climate change in a long-term rain-manipulation experiment: a multi-species study. *Oecologia*, 177(4), 1015-1024.
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 56-61.
- Martorell C., Montañana D. M., Ureta C. & Mandujano M. C. (2015) Assessing the importance of multiple threats to an endangered globose cactus in Mexico: cattle grazing, looting and climate change. *Biological Conservation*, 181: 73–81.
- McLaughlin, J. F., Hellmann, J. J., Boggs, C. L., & Ehrlich, P. R. (2002). Climate change hastens population extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(9), 6070-6074.
- Müller, L. L. B., Albach, D. C., & Zotz, G. (2018). Growth responses to elevated temperatures and the importance of ontogenetic niche shifts in Bromeliaceae. *New Phytologist*, 217(1), 127-139.
- Noy-Meir, I. (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 25-51.
- Lambers, Hans, F. Stuart Chapin III, & Thijs L. Pons. (2008). *Plant Physiological Ecology*. Springer Science & Business Media.

- Luther, H. E. (2004). An Alphabetical List of Bromeliad Binomials, 9th edn. The Bromeliad Society International. Inc., Orlando, Florida, USA.
- Le Treut, H. (2007). Historical overview of climate change. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Luther, H. E., & Sieff, E. (1997). De Rebus Bromeliacearum II. Selbyana, 18(1), 103-148.
- Puente, M. E., & Bashan, Y. (1994). The desert epiphyte *Tillandsia recurvata* harbours the nitrogen-fixing bacterium *Pseudomonas stutzeri*. Canadian Journal of Botany, 72(3), 406-408.
- Rundel, P. W., & Dillon, M. O. (1998). Ecological patterns in the Bromeliaceae of the lomas formations of Coastal Chile and Peru. Plant Systematics and Evolution, 212(3-4), 261-278.
- Sih, A., Ferrari, M. C., & Harris, D. J. (2011). Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. Evolutionary Applications, 4(2), 367-387.
- Tejeda, M.A, Conde, A.C, & Valencia, T. L. E. (2008). Climate change scenarios of extreme temperatures and atmospheric humidity for México. Atmósfera, 21(4), 357-372.
- Tielbörger, K., & Salguero-Gómez, R. (2014). Some like it hot: are desert plants indifferent to climate change? (pp. 377-400). In: Lüttge U., Beyschlag W., Cushman J. (eds) Progress in Botany (Genetics - Physiology - Systematics - Ecology), vol 75. Springer, Berlin, Heidelberg.

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., & Williams, S.E. (2004). Extinction Risk from Climate Change. *Nature* 427, 145–148.

Zotz, G. & Bader, M.Y. (2009) Epiphytic Plants in a Changing World-Global: Change Effects on Vascular and Non-Vascular Epiphytes (pp. 147-170). In: Lüttge U., Beyschlag W., Büdel B., & Francis D. (eds) *Progress in Botany*, vol 70. Springer, Berlin, Heidelberg.

Capítulo 2

Comportamiento vivíparo total detectado en la epífita *Tillandsia recurvata* L. en el Desierto Chihuahuense durante dos años continuos

Este capítulo fue publicado en una revista científica. La referencia completa es la siguiente:

Pérez-Noyola, F. J., Flores, J., Yáñez-Espinosa, L., Jurado, E., De La Rosa-Manzano, E., & Badano, E. (2020). Complete vivipary behavior detected in the epiphytic *Tillandsia recurvata* L. (Ball moss) in the Chihuahuan Desert in two continuous years. *Journal of Arid Environments*, 174, 103993.

Resumen

La viviparidad implica que las semillas germinen dentro del fruto aún unido a la planta madre. La viviparidad puede considerarse una adaptación, la cual permite el rápido establecimiento de plántulas en ambientes severos. La familia Bromeliaceae incluye 3,140 especies en muchos ecosistemas, sin embargo, no parece ser frecuente la viviparidad en las bromelias epífitas. En esta investigación, se estudió la incidencia de la viviparidad en *Tillandsia recurvata* en el sur del desierto Chihuahuense, durante dos años. Se recolectaron 50 frutos de plantas *T. recurvata* las cuales estaban establecidas en 10 árboles de *Prosopis laevigata* en un área de 1 Ha. Los árboles mantenían por lo menos una distancia de 10 metros entre ellos. Las fechas de colecta de los frutos fueron el 7 de septiembre del 2016 y

el 20 de agosto del 2017 después de la maduración de los frutos y durante la época de lluvias. Los frutos colectados fueron limpiados y abiertos para cuantificar el número de plántulas vivíparas en cada año 2016 y 2017. La incidencia de viviparidad (%) en los frutos colectados no fueron analizados estadísticamente ya que fue encontrando el 100% de plántulas vivíparas en ambas colectas. A su vez se encontró un 69.59% y un 71.44% de plántulas vivíparas por fruto en 2016 y 2017 respectivamente. Se adjuntaron grupos de plántulas (todas las plántulas de cada fruto) junto a las ramas de mezquite y se monitoreo la supervivencia de las plántulas cada dos semanas durante un año. Al menos una plántula vivió del 66 % de los frutos después de un año. La incidencia de viviparidad en *T. recurvata* es probablemente una adaptación ya que las raíces de las plántulas pueden servir para el rápido establecimiento en los forofitos en comparación con las semillas que no poseen raíces.

Introducción

La viviparidad es la condición encontrada en algunas plantas en la cual las semillas germinan dentro del fruto cerrado y continúan con su desarrollo hasta convertirse en plántulas, mientras el fruto aún está unido a la planta madre (Elmqvist y Cox, 1996; Farnsworth, 2000; Chauhan et al., 2018). Este fenómeno es regulado por fitohormonas que dirigen la fisiología de las semillas y controlan simultáneamente las respuestas de las plántulas y las plantas maduras a los cambios ambientales (Farnsworth, 2008). Se han descrito dos principales tipos de viviparidad en plantas con flores: i) Viviparidad verdadera (en la cual las plantas producen descendencia sexual) y ii) Pseudoviviparidad (las plantas

producen propágulos apomícticos o asexuales como bulbilos o hijuelos en lugar de estructuras reproductivas sexuales (Elmqvist y Cox, 1996). Los casos más conocidos de viviparidad verdadera en angiospermas han sido documentados en mangles (*Avicennia* spp., *Bruguiera* spp., *Ceriops* spp., *Kandelia candel* (L.) Druce (ahora *Rhizophora candel* L.) y *Rhizophora* spp.) (Farnsworth y Farrant, 1998).

Una excepción a la ruptura embrionaria del pericarpio que caracteriza a las plantas vivíparas es la subcategoría “criptoviviparidad”, la cual incluye plantas en las que los cigotos se desarrollan significativamente pero no rompen el pericarpio antes de la dispersión (Tomlinson, 1986). Por el contrario, la pseudoviviparidad implica la producción de propágulos asexuales que se liberan al medio ambiente como pequeños clones completamente desarrollados de las plantas madre (Elmqvist y Cox, 1996).

Los embriones vivíparos han evolucionado múltiples veces a la intolerancia a la desecación en varios linajes de plantas (Farnsworth, 2000). Actualmente los registros de viviparidad en plantas incluyen 78 familias, 143 géneros y 195 especies (Farnsworth, 2000). Esta característica ha sido interpretada como un rasgo especializado de importancia evolutiva y biológica que proporciona nuevas vías para el establecimiento de plántulas (Cota-Sánchez, 2004).

Las especies vivíparas se encuentran principalmente en hábitats tropicales y costeros con inundaciones permanentes o temporales, como ocurre en los manglares de la familia *Rhizophoraceae* y *Avicenniaceae* (Elmqvist y Cox, 1996). Sin embargo, esta estrategia reproductiva ocurre incluso en plantas de llanuras costeras y dunas de arena (Cota-Sánchez y Abreu, 2007; Aragón Gastélum et al., 2013), de llanuras salinas inundables (Aragón-Gastélum et al., 2017), en bosques tropicales semidecíduos (Barrios et

al., 2012) y en cactus epífitos de ambientes húmedos (Cota-Sánchez et al., 2011). La familia Bromeliaceae incluye 58 géneros y 3,140 especies distribuidos en desiertos, en bosques templados, y en áreas tropicales y subtropicales de América (Givnish et al., 2011). No hay evidencia que indique que la viviparidad en semillas es particularmente común dentro de este grupo (Zotz, 2016), ya que se ha reportado únicamente en *Tillandsia tenuifolia* L. (Harshberger, 1910) y *Tillandsia recurvata* (Birge, 1911), pero no se menciona el porcentaje de viviparidad. Sin embargo, se ha sugerido que la viviparidad en semillas ocurre en otras bromelias epífitas (Birge, 1911). En esta investigación, se estudió la incidencia de viviparidad de *T. recurvata* en el sur del desierto Chihuahuense.

Diseño Experimental

Este estudio fue llevado a cabo en el municipio de Guadalcázar, estado de San Luis Potosí, México. El sitio de estudio fue localizado en la parte sur del desierto chihuahuense (22°37'00" N, 100°24'00" W), donde la vegetación es un matorral xerófito, con una precipitación promedio de 612.1 mm y una temperatura anual promedio de 17.2° (<https://smn.cna.gob.mx/tools/RESOURCES/Normales8110/NORMAL24032.TXT>).

Las semillas de *T. recurvata* son fusiformes y tienen un aquenio plumoso en el extremo apical consistente de tricomas largos derivados de la capa externa de la testa (Benzing, 2000). Este aquenio facilita la dispersión por viento y promueve la adhesión de las semillas en los sustratos para el establecimiento de plántulas (Benzing, 2000). Las semillas de *T. recurvata* carecen de endospermo (Montes-Recinas et al., 2012; Chilpa-Galván et al., 2018). Se colectaron frutos de plantas adultas de *T. recurvata* los cuales se

encontraron en ramas de *Prosopis laevigata* (*Fabaceae*), el cual es el hospedero más común de la epífita en las zonas áridas y semiáridas de México (Bernal et al., 2005).

Se colectó un fruto por planta adulta de *T. recurvata*, por lo cual se seleccionaron 5 plantas adultas de *T. recurvata* por árbol de *Prosopis laevigata* obteniendo (50 frutos en total) dentro de una Ha, cada árbol estaba separado por al menos 10 metros de distancia. Las colectas se llevaron a cabo el 7 septiembre del 2016, y el 20 de agosto del 2017, después de la maduración de la fruta. Los frutos colectados fueron limpiados y abiertos para cuantificar la incidencia de la viviparidad y el número de plántulas vivíparas de cada una, durante ambas cosechas. La unidad de muestra fue el número de frutos por árbol.

Resultados

La incidencia de viviparidad (%) en los frutos recolectados no se analizó estadísticamente porque se encontró el 100% de plántulas vivíparas en ambos años de recolección. Se encontró evidencia de viviparidad en todos los individuos de *T. recurvata* del sitio de estudio, ya que todas las semillas de todos los frutos se encontraban germinadas en el interior del fruto (Figura 1). En el laboratorio buscamos cuidadosamente semillas no germinadas dentro de los frutos y encontramos que todas las semillas ya habían germinado. Por lo tanto, la incidencia de viviparidad fue de 100% en los frutos recolectados y por tal razón ya no fueron analizados estadísticamente. Se encontró un promedio de $69.59 \pm 6.1\%$ (SE) y $71.44 \pm 3.8\%$ de plántulas vivíparas por fruto en 2016 y 2017, respectivamente.

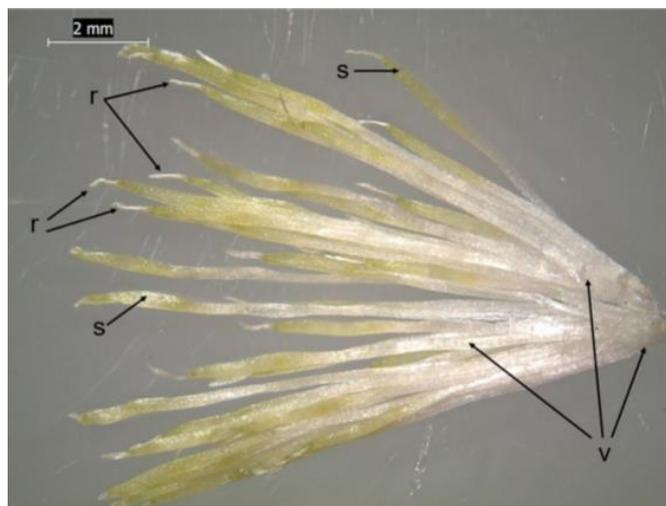


Figura 1. Plántulas vivíparas de *Tillandsia recurvata* un día posterior a su colecta; v: vilano- “plúmula”, s: tallo y r: raíz.

Posterior a la determinación del porcentaje de viviparidad se adjuntaron grupos de plántulas (todas las plántulas de cada fruto) colectadas en 2017 a ramas de mezquite (Figura 1) usando pegamento comercial no tóxico para papel y madera (Resistol 850®). Plantamos cinco grupos de plántulas por rama, una rama por árbol, teniendo en total diez árboles de *P. laevigata* para evaluar la supervivencia de las plántulas cada dos semanas durante un año. En el $66 \pm 11.56\%$ de los grupos, al menos una plántula sobrevivió después de 1 año (Figura 2). Por lo tanto, se confirma que el fenómeno de viviparidad ocurre en *T. recurvata*, porque las semillas germinan dentro de los frutos, producen raíces y hojas y las nuevas plantas están activas un año después de la extracción de la madre (Figura 3).

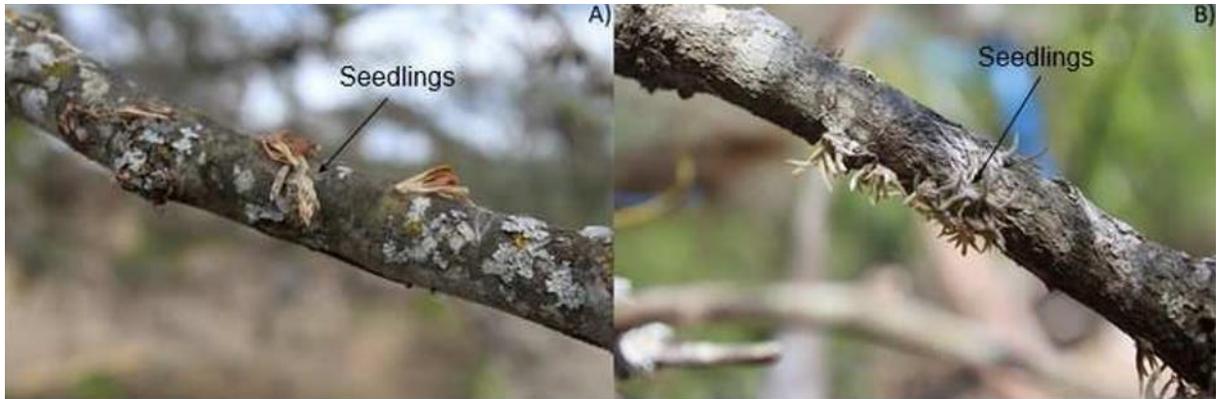


Figura 2. Plántulas vivíparas de *Tillandsia recurvata*.



Figura 3. Plántulas vivíparas de *Tillandsia recurvata* aún unidas a la planta madre.

Discusión

En los ecosistemas áridos y semiáridos del centro y sur de México, *T. recurvata* florece en otoño (octubre-noviembre) y los frutos maduran durante el invierno (diciembre-marzo),

cuando la lluvia es escasa o nula (Bernal et al., 2005). La viviparidad no ha sido documentada en plantas de estos ambientes, ya que la germinación se retrasa hasta la temporada lluvias (junio-septiembre; Montes-Recinas et al., 2012). En el sur del desierto Chihuahuense, *T. recurvata* florece en el verano y los frutos abren durante el otoño (F.J.P.N observación personal), lo cual coincide completamente con la estación de lluvias (promedio de 1981 a 2010 de 69.6 mm para agosto y de 133 mm para septiembre; <https://smn.cna.gob.mx/tools/RESOURCES/Normales8110/NORMAL24032.TXT>). El mismo patrón para *T. recurvata* ocurre en la región Norte del Desierto Chihuahuense, lugar donde la viviparidad ha sido también encontrada (Birge, 1911). Estas similitudes entre los descubrimientos de Birge (1911) y nuestras observaciones en la parte sur del desierto Chihuahuense, sugieren que la viviparidad en *Tillandsia recurvata* puede ser un rasgo facultativo que varía según las diferentes regiones. En general la viviparidad de semillas parece depender de la disponibilidad de agua durante el desarrollo del fruto (Elmqvist y Cox, 1996). Es posible que la coocurrencia simultánea de la maduración del fruto con la temporada de lluvias regule este fenómeno en el desierto Chihuahuense. Quizás la viviparidad no haya sido descrita en el centro y sur de México porque la maduración de los frutos ocurre antes de la temporada de lluvias en esta región, y la mayoría de los estudios que reportan aspectos sobre la reproducción de esta especie se realizaron después (e.g. Bernal et al., 2005; Valencia-Díaz et al., 2010; Montes-Recinas et al., 2012; Chilpa-Galván et al., 2018), o quizá el genotipo de *T. recurvata* tiene una capacidad inherente para la viviparidad, aunque las diferencias genéticas dentro de *Tillandsioideae* entre nuestro ambiente y otros o dentro de otras especies con viviparidad verdadera son desconocidos.

Benzing (1978) propuso que las epífitas extremas como *T. recurvata* pueden ser caracterizadas por un incremento de la autogamia y la cleistogamia para garantizar un alto nivel de semillas. Datos electroforéticos para *T. recurvata*, sugieren niveles extremadamente altos niveles de endogamia (Soltis et al., 1987) y los resultados de que *T. recurvata* es autocompatible con una alta autopolinización autónoma (Bianchi y Vesprini, 2014; Orozco-Ibarrola et al., 2015), apoyan esta hipótesis.

Dentro de la subfamilia *Tillandsioideae*, la germinación de las semillas ocurre mediante el crecimiento intercalar de los tejidos ubicados cerca de la base del hipocotilo, el cual empuja al hipocotilo y la radícula a través de la cubierta de la semilla (Benzing, 2000). Sin embargo, en las semillas de *T. recurvata*, la aparición del hipocotilo o de la radícula no son indicadores de germinación (Montes-Recinas et al., 2012). Esto se debe a que la cubierta de la semilla se rompe unas pocas horas después de la imbibición debido a la expansión de las células hidratadas y, posteriormente, el embrión se vuelve verde si se expone a la luz debido a la síntesis de clorofila (Montes-Recinas et al., 2012). En nuestro estudio, todas las plántulas que emergieron de los frutos presentaban color verde (es decir, estaban fotosintéticamente activas), lo que es una clara indicación de viviparidad en esta especie.

Se ha sugerido que la viviparidad es un rasgo adaptativo que puede permitir el rápido establecimiento de plántulas en ambientes hostiles (Cota-Sánchez, 2004; Cota-Sánchez y Abreu, 2007; Aragón-Gastélum et al., 2017). La viviparidad podría dar a las plántulas de *T. recurvata* algunas ventajas para su establecimiento en ecosistemas áridos y semiáridos, ya que las plántulas vivíparas tienen menos riesgo de morir por la desecación

inducida por las altas temperaturas y a la baja precipitación, en comparación con las semillas germinadas en los hospederos.

Otra ventaja potencial de la viviparidad es la presencia de raíces de anclaje inmediatamente después de la dispersión de las plántulas. En semillas no vivíparas de *T. recurvata* la raíz está ausente en el momento cuando ocurre la germinación (Montes-Recinas et al., 2012) y emerge semanas o meses después del desarrollo del hipocótilo (Benzing, 2000). La viviparidad podría proporcionar a las plántulas un tiempo extra para crecer anticipadamente la raíz, lo cual podría ser ventajoso en condiciones áridas donde la temporada de lluvias es corta. La viviparidad también podría permitir que las plántulas tengan un sistema de raíces activo con mayor crecimiento antes de que ocurra con la germinación ordinaria y proporcionar a las plántulas un crecimiento anticipado.

En otros estudios no se ha encontrado a la viviparidad como un rasgo común en las bromelias (e.g. Baskin y Baskin, 2014) y no se ha encontrado en especies particulares de las que existen registros de germinación, como especies de bromelias de un bosque húmedo mexicano de montaña (Winkler et al., 2005); de un bosque templado de Oaxaca, México (Sosa Luría et al., 2012); de un bosque tropical de Panamá (Correa y Zotz, 2014); de un bosque tropical seco en el centro de México (Flores Palacios et al., 2015), de bosques tropicales de la península de Yucatán, México (Chilpa-Galván et al., 2018) y de campo rupestre al sur de Brasil (Duarte et al., 2018). La incidencia de viviparidad puede ser un rasgo adaptativo que aumente las poblaciones de *T. recurvata* en el sur del Desierto Chihuahuense, ya que en esta zona de estudio esta epífita es extremadamente conspicua en los árboles de *Prosopis laevigata* llegándose a encontrar hasta 0.4 Ton/Ha de biomasa (Flores-Palacios et al., 2015b). Sin embargo; el cambio climático (temperatura, distribución

e intensidad de las lluvias, longitud de la estación) podría afectar la viviparidad y las estrategias de reproducción.

Literatura citada

- Aragón-Gastélum, J.L., Flores, J., Yáñez-Espinosa, L., Reyes-Olivas, Á., Rodas-Ortiz, J.P., Robles-Díaz, E., González, F.J., 2017. Advantages of vivipary in *Echinocactus platyacanthus*, an endemic and protected Mexican cactus species. *J. Arid Environ.* 141, 56–59. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2017.01.012.
- Aragón-Gastélum, J.L., Reyes-Olivas, A., Sánchez-Soto, B.H., Casillas-Álvarez, P., Flores, J., 2013. Vivipary in *Ferocactus herrerae* (*Cactaceae*) in northern Sinaloa, Mexico. *Bradleya* 31, 44–52. DOI: 10.25223/brad.n31.2013.a7.
- Barrios, D., González-Torres, L.R., García-Beltrán, J.A., 2012. Vivipary in Cuban cacti: a pioneer study in *Leptocereus scopulophilus*. *Bradleya* 30, 147–150. DOI: 10.25223/brad.n30.2012.a17.
- Benzing, D.H., 2000. *Bromeliaceae - Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bernal, R., Valverde, T., Hernández-Rosas, L., 2005. Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (*Bromeliaceae*) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Can. J. Bot.* 83, 1238–1247. DOI: 10.1139/b05-076.
- Bianchi, M.B., Vesprini, J.L., 2014. Contrasting breeding systems in six species of *Tillandsia* L. (*Bromeliaceae*) from woody areas of Santa Fe Province: Argentina. *Plant Biosyst.* 148(5), 956-964. DOI: 10.1080/11263504.2013.806965.

- Birge, W.I., 1911. The anatomy and some biological aspects of the “Ball Moss,” *Tillandsia recurvata* L. Bull. Univ. Tex. 194, 1–24.
- Chauhan, R.S., Bahuguna, Y.M., Nautiyal, M.C., Cota-Sánchez, J.H., 2018. First account of vivipary in *Saussurea lappa* (Decne.) Sch. Bip. (Asteraceae). Braz. J. Bot. 41, 507–514. DOI: 10.1007/s40415-018-0450-3.
- Chilpa-Galván, N., Márquez-Guzmán, J., Zotz, G., Echevarría-Machado, I., Andrade, J.L., Espadas-Manrique, C., Reyes-García, C., 2018. Seed traits favouring dispersal and establishment of six epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae) species. Seed Sci. Res. 28: 349–359. DOI: 10.1017/S0960258518000247.
- Correa, S., Zotz, G., 2014. The influence of collecting date, temperature and moisture regimes on the germination of epiphytic bromeliads. Seed Sci. Res. 24(4), 353-363. DOI: 10.1017/S0960258514000312.
- Cota-Sánchez, J.H., 2004. Vivipary in the *Cactaceae*: its taxonomic occurrence and biological significance. Flora 199, 481–490. DOI: 10.1078/0367-2530-00175.
- Cota-Sánchez, J.H., Abreu, D., 2007. Vivipary and offspring survival in the epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* (Cactaceae). J. Exp. Bot. 58, 3865–3873. DOI: 10.1093/jxb/erm232.
- Cota-Sánchez, J.H., Reyes-Olivas, Á., Abreu, D., 2011. Vivipary in the cactus family: A reply to Ortega-Baes’ et al. evaluation of 25 species from northwestern Argentina. J. Arid Environ. 75, 878–880. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2011.04.015.
- Duarte, A.A., de Lemos Filho, J.P., Marques, A.R., 2018. Seed germination of bromeliad species from the campo rupestre: thermal time requirements and response under

- predicted climate-change scenarios. *Flora* 238, 119-128. DOI: 10.1016/j.flora.2017.05.016.
- Elmqvist, T., Cox, P.A., 1996. The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos* 77: 3–9. DOI: 10.2307/3545579.
- Farnsworth, E., 2000. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Ann.Rev. Ecol. Syst.* 31, 107–138. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.107.
- Farnsworth, E., 2008. Physiological and morphological changes during early seedling growth: roles of phytohormones, in: Leck, M.A., Parker, V.T., Simpson, R.L. (Eds.), *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 150–171.
- Farnsworth, E., Farrant, J., 1998. Reductions in abscisic acid are linked with viviparous reproduction in mangroves. *Am. J. Bot.* 85, 760–760. DOI: 10.2307/2446410.
- Flores-Palacios, A., Bustamante-Molina, A.B., Corona-López, A.M., Valencia-Díaz, S., 2015a. Seed number, germination and longevity in wild dry forest *Tillandsia* species of horticultural value. *Sci. Hort.* 187, 72-79. DOI: 10.1016/j.scienta.2015.03.003
- Flores-Palacios, A., García-Franco, J.G., Capistrán-Barradas, A., 2015b. Biomass, phorophyte specificity and distribution of *Tillandsia recurvata* in a tropical semi-desert environment (Chihuahuan Desert, Mexico). *Plant Ecol. Evol.* 148, 68–75. DOI: 10.5091/plecevo.2015.874.
- Givnish, T.J., Barfuss, M.H., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P.A., Jabaily, R.S., Crayn, D.M., Smith, J.A., Winter, K., Brown, G.K., Evans, T.M., Holst, B.K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P.E., Sytsma, K.J., 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in *Bromeliaceae*:

- insights from an eight-locus plastid phylogeny. *Am. J. Bot.* 98, 872–895. DOI: 10.3732/ajb.1000059.
- Harshberger, J.W., 1910. Vivipary in *Tillandsia tenuifolia* L. *Bot. Gaz.* 49, 59. DOI: 10.1086/330092.
- Montes-Recinas, S., Márquez-Guzmán, J., Orozco-Segovia, A., 2012. Temperature and water requirements for germination and effects of discontinuous hydration on germinated seed survival in *Tillandsia recurvata* L. *Plant Ecol.* 213, 1069–1079. DOI: 10.1007/s11258012-0066-9.
- Orozco-Ibarrola, O.A., Flores-Hernández, P.S., Victoriano-Romero, E., Corona-López, A.M., Flores-Palacios, A., 2015. Are breeding system and florivory associated with the abundance of *Tillandsia* species (Bromeliaceae)? *Bot. J. Linn. Soc.* 177, 50–65. DOI: 10.1111/boj.12225.
- Soltis, D.E., Gilmartin, A.J., Rieseberg, L., Gardner, S., 1987. Genetic variation in the epiphytes *Tillandsia ionantha* and *T. recurvata* (Bromeliaceae). *Am. J. Bot.* 74(4), 531–537. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1987.tb08673.x.
- Sosa-Luría, D., Chávez-Servia, J.L., Mondragón-Chaparro, D., Estrada-Gómez, J.A., Ramírez Vallejo, P., 2012. Viabilidad y germinación de semillas de seis especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) de Oaxaca, México. *Rev. Fitotec. Mex.* 35(spe 5), 37–42.
- Tomlinson, P.B., 1986. *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Valencia-Díaz, S.A., Flores-Palacios, A., Rodríguez-López, V., Ventura-Zapata, E., Jiménez Aparicio, A.R., 2010. Effect of host-bark extracts on seeds germination in

Tillandsia recurvata, an epiphytic bromeliad. J. Trop. Ecol. 26, 571–581. DOI: 10.1017/S0266467410000374.

Winkler, M., Hülber, K., Hietz, P., 2005. Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. Ann. Bot. 95: 1039–1047. DOI: 10.1093/aob/mci115.

Zotz, G., 2016. Plants on Plants – The Biology of Vascular Epiphytes, Fascinating Life Sciences. Springer, Oldenburg.

Capítulo 3

Efecto del calentamiento inducido en la supervivencia y crecimiento de plántulas de *Tillandsia recurvata*: Un experimento de dos años

Este capítulo fue publicado en una revista científica. La referencia completa es la siguiente:

Pérez-Noyola, F. J., Flores, J., Yáñez-Espinosa, L., Bautista-Redonda, F. E., &

Badano, E. I. (2020). Effect of induced warming on survival and growth of

Tillandsia recurvata seedlings: A two-year experiment. *Journal of Arid*

Environments, 179, 104177.

Resumen

El calentamiento global puede incrementar el peligro de extinciones locales para especies de plantas con baja tolerancia a altas temperaturas. *Tillandsia recurvata* es una bromelia epífita nativa de ecosistemas áridos y semiáridos de América. En el centro y norte de México, *Prosopis laevigata* (mezquite) es el principal forofito de *T. recurvata*. Modelos de cambio climático indican que la temperatura aumentará entre 1 y 2°C para finales del 2030, y esto podría incrementar la vulnerabilidad de las poblaciones de *T. recurvata*. El objetivo de este estudio fue determinar experimentalmente los efectos del calentamiento en la supervivencia y crecimiento de plántulas de la epífita *T. recurvata*, introduciendo un nuevo diseño de cámara capaz de simular calentamiento en epífitas en condiciones de campo. Se

construyeron cámaras de calentamiento con hojas de acrílico transparente e instaladas en ramas de mezquite en diciembre del 2016 y se sembraron plántulas de *T. recurvata* dentro y fuera de las mismas. Se evaluó la supervivencia cada 14 días hasta noviembre del 2018 y se midió la longitud de las plántulas al principio y al final del experimento. Después de dos años, la supervivencia de las plántulas fue de 4.16% dentro de las cámaras y 42.85% fuera de las mismas, el crecimiento en longitud de las hojas fue de 0.004 mm/día dentro de las cámaras de calentamiento y 0.009 mm/día en los controles. En un potencial escenario de calentamiento, las poblaciones de *T. recurvata* podrán disminuir debido al bajo crecimiento y supervivencia de las plántulas.

Introducción

Las reconstrucciones de clima pasado indican que la temperatura promedio de la tierra aumentó en casi un 1° C durante el siglo XX, en comparación con los tiempos preindustriales (Hartmann et al., 2013). Este incremento está asociado con el aumento de las emisiones de gases de efecto invernadero que se produjeron después de 1950 debido a actividades humanas (Hartmann et al., 2013). Este aumento de temperatura está asociado con el incremento de emisiones de gases de efecto invernadero debido a actividades humanas, si estas emisiones no son rápidamente disminuidas es posible que el calentamiento global alcance 1.5 °C entre 2030 y 2052 (Allen et al., 2019). Debido a que este constituye una amenaza importante para la biodiversidad (Lovejoy y Hannah, 2005; Bellard et al., 2014; Foden et al., 2019), se requiere determinar los efectos del

calentamiento global sobre las especies silvestres para desarrollar programas de conservación.

Se ha pronosticado que los efectos del calentamiento serán mayores en especies de plantas donde la temperatura está cerca de los umbrales superiores de tolerancia térmica de los individuos (Thomas et al., 2004). Sin embargo, existe poca información acerca de cómo las plantas responderán a los incrementos de temperatura, especialmente en la fase de regeneración (Pérez-Sánchez et al., 2011). El esperado incremento en la temperatura podría superar los umbrales de tolerancia térmica de especies nativas y esto podría afectar su reclutamiento y supervivencia. Por ejemplo, estudios recientes indican que el calentamiento deteriora el rendimiento fisiológico de varias plantas, reduciendo su supervivencia y crecimiento, e.g. Musil et al. (2009) encontraron una disminución tanto en la eficiencia fotoquímica como en la tasa de transporte de electrones para *Cephallophyllum spissum*, una especie suculenta sudafricana, después de exposiciones cortas (2 h) al calor de intensidad creciente, en un intervalo de temperatura de 42-54°C. Aragón Gastelum et al. (2014) encontraron que el calentamiento inducido dentro de cámaras de techo abierto (OTC, por sus siglas en inglés) afecta el rendimiento fotosintético de *Echinocactus platyacanthus*, especie que habita la misma área que *T. recurvata* en la parte sur del Desierto Chihuahuense. Los cactus bajo calentamiento mostraron baja eficiencia cuántica máxima del fotosistema II y baja tasa de transporte de electrones, pero valores más altos de disipación no fotoquímica que los cactus en parcelas control. Sin embargo, no existen estudios a largo plazo para evaluar el efecto del futuro calentamiento global en epífitas en condiciones de campo.

No existen estudios que evalúen la tolerancia térmica de las especies epífitas de la subfamilia *Tillandsioideae* en campo. Sin embargo, Muller et al. (2018) encontraron una mortalidad de plantas de hasta 100% al aumentar el régimen de temperatura, utilizando cámaras climáticas en laboratorio. Las plantas epífitas se establecen, crecen y se reproducen en las estructuras aéreas de otras plantas (por ejemplo, ramas de árboles y arbustos), obteniendo agua y nutrientes minerales directamente de la atmósfera a través de sus hojas y raíces (Galán de Mera et al., 1999; Cach-Pérez et al., 2014). Como todos los órganos de las plantas están expuestos a condiciones de clima circundantes, las epífitas son quizás más vulnerables al aumento de temperatura (Benzing, 1998; Lugo y Scatena, 1992; Cach-Pérez et al., 2014). Por lo tanto, las epífitas han sido llamadas “particularmente vulnerables al cambio global” (Benzing, 1998; Lugo y Scatena, 1992; Cach-Pérez et al., 2014).

Experimentos recientes realizados en condiciones controladas de laboratorio indican que el aumento de temperatura probablemente no afecte la germinación de las bromelias epífitas (Müller et al., 2017), pero el crecimiento y la supervivencia de las plántulas resultantes puede reducirse fuertemente como consecuencia del calentamiento (Muller et al., 2018).

No se encontraron experimentos en campo que respalden estos resultados y esto pudiera deberse a dificultades técnicas para simular el calentamiento en las ramas de los forofitos (plantas hospederas) que soportan las especies epífitas. En cambio, los efectos del calentamiento en plantas con raíces unidas al suelo (ejemplo fanerofitas y terofitas) han sido ampliamente evaluados en el campo utilizando métodos activos y pasivos para aumentar la temperatura. Los métodos de calentamiento activos utilizan lámparas infrarrojas y o cables de resistencia al calor para calentar el suelo dentro del área objetivo

(Aronson y McNulty, 2009), mientras que los métodos de calentamiento pasivo usan estructuras tipo cámaras (invernaderos de campo, carpas o cámaras abiertas) para reducir la circulación del viento y aumentar la temperatura del aire dentro del área objetivo (Marion et al., 1997). La principal ventaja de los métodos activos es que permiten controlar con precisión el calentamiento, pero son costosos y su uso requiere un suministro constante de energía eléctrica (Aronson y McNulty, 2009). Por el contrario, aunque los métodos pasivos no permiten controlar el calentamiento, son más baratos y se pueden usar en regiones remotas sin acceso a energía eléctrica (Hollister y Webber, 2000). Teniendo en cuenta estos detalles técnicos, en este estudio presentamos un nuevo diseño de cámaras de calentamiento pasivo para evaluar los efectos del calentamiento en el crecimiento y supervivencia de plántulas vivíparas de la epífita *T. recurvata* soportadas en sus forofitos (*Prosopis laevigata*).

Especie de estudio

Nuestra especie objetivo fue el “heno motita” (*Tillandsia recurvata*), una bromeliácea epífita nativa de ecosistemas áridos y semiáridos de América (Caldiz et al., 1993). Esta especie se distribuye desde el sur de los E.E. U.U. hasta la parte central de Argentina y posee una elevada diversidad de forofitos, teniendo en el norte y centro de México una marcada preferencia por los árboles de mezquite (*Prosopis spp.*) (Flores-Palacios et al., 2015).

El establecimiento de plántulas de especies de bromelias epífitas en sus hospederos es generalmente bajo, por ejemplo, Bernal et al. (2005) encontraron que los porcentajes de

germinación de *T. recurvata* en diferentes hospederos y en diferentes micrositios dentro de las copas de los árboles en el valle de Zapotitlán Salinas (Sur de México) variaron de 0.83% al 30% y que el porcentaje de individuos de *T. recurvata* establecidos en *Acacia bilimekii* y *Prosopis laevigata* fue de 30 y 33% respectivamente. Winkler et al. (2005) estudiaron la germinación de semillas y la supervivencia de cinco especies de bromelias establecidas en diferentes doseles en un bosque de montaña en México y encontraron que menos del 20% de las plántulas, y 3% o menos de las semillas seguían vivas 1 año después de la exposición. Cascante-Marín et al. (2008) evaluaron el establecimiento de plántulas de cuatro bromelias epífitas en bosques tropicales premontanos en Costa Rica, encontrando que el 14.8% de plántulas de las cuatro especies sobrevivieron después del primer año y 7.8% sobrevivieron al final del segundo año. Por lo tanto, el establecimiento de plántulas es una etapa crítica en las Bromeliáceas en condiciones actuales y el trabajo de campo en experimentos a largo plazo es muy importante.

Los niveles de calentamiento predichos para la parte semiárida del Norte y Centro de México son incrementos entre 1 y 2 °C a finales del 2030 (Tejeda-Martínez et al., 2008). Nuestra hipótesis es que la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de *T. recurvata* se verán afectados negativamente por el calentamiento. Para probar esta hipótesis, realizamos un experimento de campo a largo plazo en el que se sembraron plántulas de *T. recurvata* en ramas de árboles de mezquite en condiciones de calentamiento y bajo clima actual. Este experimento también se utilizó para evaluar la eficiencia con el cual el nuevo diseño de cámara pasiva de calentamiento simula condiciones de calentamiento en plantas epífitas esperadas para mediados de este siglo.

Materiales y métodos

Tillandsia recurvata es una epífita extrema que habita en los desiertos cálidos de América (Soltis et al., 1987). Tiene raíces cuya función principal es anclar la planta a las ramas de sus forofitos mientras que la absorción de agua y nutrientes se realiza de la atmósfera a través de densas capas de tricomas que cubren sus hojas (Birge, 1911; Benzing y Burt, 1970). Las plantas de mayor edad desarrollan múltiples “rametos” que forman macollos esféricos y el nombre en inglés “Ball moss” deriva de esta forma (Montaña et al., 1997).

Tillandsia recurvata es una epífita considerada como un parásito estructural que afecta a algunos de sus hospederos (Claver et al., 1983; Flores-Palacios et al., 2014; Soria et al., 2014). En el centro-norte de México, *T. recurvata* florece en verano (temporada de lluvias) y los frutos maduran durante el otoño, cada fruto puede contener hasta 100 semillas, que se dispersan a fines de otoño o a principios de invierno (Espejo-Serna et al., 2010). Las semillas son fusiformes (2.5 mm de longitud) y tienen una estructura plumosa para la dispersión por viento. Sin embargo, aunque las semillas constituyen el principal mecanismo de propagación de *T. recurvata* (Harvey, 1996; Bernal et al., 2005), un estudio reciente indicó que la viviparidad (es decir, las plántulas que se desarrollan dentro del fruto antes de la dispersión) es un mecanismo de propagación común de esta especie en el centro de México (Pérez-Noyola et al., 2020).

Este estudio fue realizado con el objetivo de evaluar los efectos del calentamiento en el crecimiento y supervivencia en plántulas de *T. recurvata* en el sur del Desierto Chihuahuense (22°39'5"N, 100°20'50"W, 1682 m.s.n.m) en el estado de San Luis Potosí,

México. En esta región el clima es cálido-semiárido, con una temperatura media anual de 17 ° C y una precipitación anual de 500-600 mm (García, 2004). Hasta el 80% de la precipitación ocurre en verano (junio-septiembre) y esto define la estación de crecimiento de las plantas (Medina-García et al., 2005).

La vegetación en esta región está compuesta por matorrales desérticos secundarios que se desarrollan en campos abandonados, anteriormente utilizados para la agricultura y la ganadería. La única especie arbórea en el área de estudio es *Prosopis laevigata* (mezquite) y dichos individuos se encuentran separados entre 10-20 m unos de los otros. Las plantas de *T. recurvata* son completamente visibles en las ramas de estos árboles, alcanzando biomasa de hasta 0.4 Ton/ha (Flores-Palacios et al., 2015).

Cámaras de calentamiento

Con el fin de simular calentamiento en las plantas epífitas, en este estudio introducimos un nuevo diseño de cámaras pasivas que se pueden montar en las ramas de cualquier forofito. Cada cámara involucra doce láminas trapezoidales (18 cm en la base, 10.5 cm en la parte superior, 12 cm en cada lado, con ángulos laterales de 75°) de acrílico transparente (3 mm de espesor, transmisión de longitud de onda 280-750 nm), las cuales fueron usadas para construir dos cámaras hexagonales de techo abierto siguiendo el prototipo que Marion et al. (1997) propuso para plantas terrestres (Figura 1A). Cada una de estas estructuras se ensambló perforando pequeños agujeros en sus bordes y atándolos con cinchos plásticos (Figura 1A).

Para soportar estas dos cámaras en las ramas de los forofitos, se perforaron agujeros semicirculares en los lados opuestos de la estructura (Figura 1A). El diámetro de estos agujeros semicirculares encajó con el ancho de la rama en la que se montaron estas estructuras. La cámara de calentamiento para epífitas resulta de unir estas dos estructuras hexagonales, formando un tetradecaedro abierto en su parte superior e inferior para rodear la rama del forofito (Figura 1B). Posteriormente, se adhirió una lámina acrílica rectangular que cubre el 70% del fondo de la cámara, con el fin de reducir dentro la circulación del aire y promover el calentamiento sin interferir con la cantidad de agua que cae en forma de precipitación en el sitio de estudio (Figura 1C).

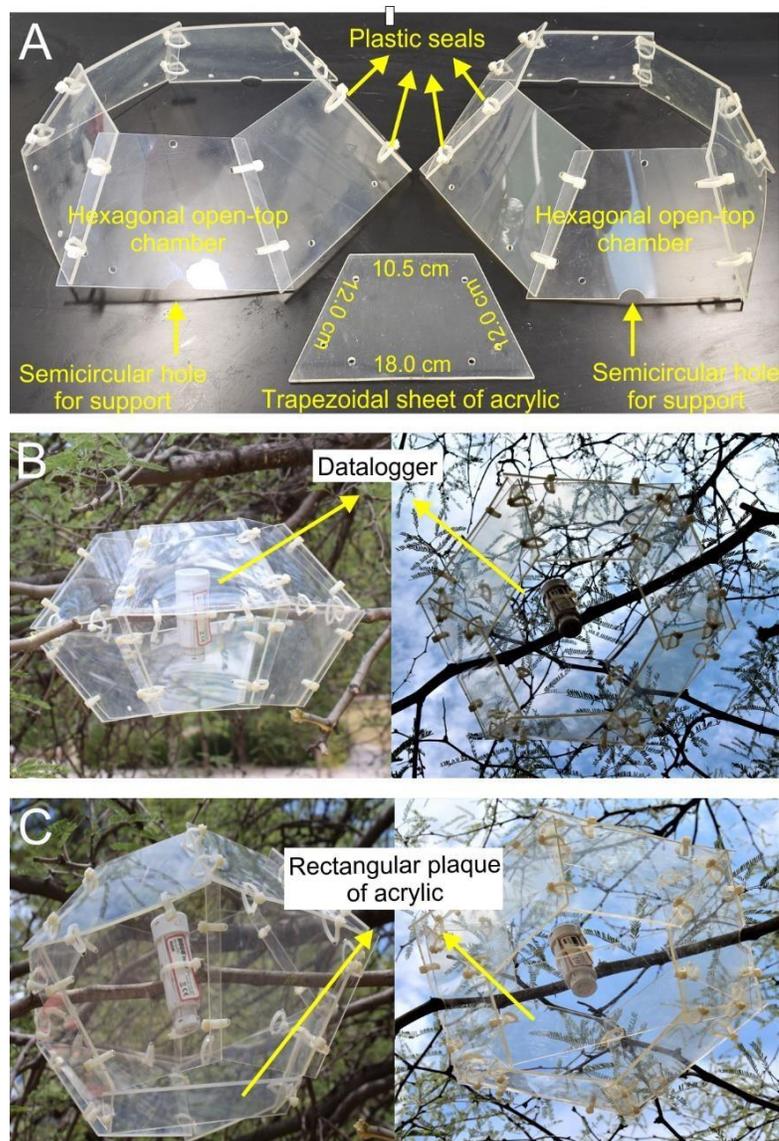


Figura 4. Diseño de cámaras de calentamiento pasivo para epífitas.

Las cámaras son tetradecaedros construidos con láminas acrílicas abiertas en su parte superior e inferior (A), y se pueden montar en las ramas de forofitos (B). Si la temperatura dentro de las cámaras no alcanza el nivel deseado, el fondo de las cámaras se puede cubrir parcialmente con una lámina acrílica rectangular para reducir la circulación de aire en el interior, ya que esto mejora el calentamiento (C). Los dispositivos dentro de las cámaras son registradores de datos de temperatura.

Para evaluar si estos nuevos diseños de cámaras se pueden usar para simular las condiciones de temperatura esperadas en el futuro, en noviembre de 2016 se seleccionaron 20 mezquites adultos en el área de estudio y, en cada árbol, se seleccionó una rama de cuarto orden (5-8 cm de diámetro) con orientación sur para controlar las posibles diferencias en la exposición al sol. En cada rama, marcamos un punto ubicado a 1.5 m de distancia radial del tronco del árbol y a 1.8 m sobre el suelo. Después de esto, se asignaron al azar 10 mezquites para simular calentamiento con las cámaras descritas anteriormente, mientras que los otros 10 fueron usados como controles bajo las condiciones climáticas actuales.

Se utilizaron dataloggers (HOBO®, U23-Pro-v2, Onset Computer Corporation, Bourne, USA) para medir la temperatura del aire cada hora dentro de las cámaras de calentamiento y en las ramas control (Figura 1B). Los dataloggers fueron programados para obtener lecturas cada hora. Se obtuvieron y procesaron los datos obtenidos del 1 de diciembre 2016 al 30 de noviembre del 2018, los datos registrados fueron usados para calcular la temperatura promedio diaria del aire, así como también la humedad relativa promedio diaria en ambos tratamientos (control y calentamiento).

Material vegetal

Para obtener el material vegetal requerido para el experimento, se visitó la zona de estudio el 1 de noviembre de 2016 y se seleccionaron 100 plantas de *T. recurvata* con frutos maduros. Se recolectaron de 4 a 5 frutos de cada planta y se llevaron al laboratorio para extraer las semillas. Sin embargo, estos frutos contenían el 100 % de plántulas vivíparas,

por lo tanto, se utilizaron plántulas en lugar de semillas para el experimento. Debido a que las plántulas dentro de los frutos estaban juntas y era muy difícil separarlas, se usaron grupos de plántulas vivíparas (i.e., todas las plántulas contenidas en un solo fruto). Esto llevó a suponer que, si las plántulas vivíparas constituyen una estrategia de reclutamiento de las plantas de *T. recurvata*, al menos una plántula de cada fruto debe sobrevivir. Posteriormente se usaron grupos de plántulas para evaluar los efectos del calentamiento sobre el reclutamiento de *T. recurvata*.

Antes del experimento, se seleccionaron al azar 50 frutos para estimar el número el número de plántulas vivíparas dentro de cada fruto. Para esto, se removió el pericarpio de los frutos y se contó el número de tallos (epicotilos) de cada fruto, y el número promedio de plántulas vivíparas por fruto fue de 71.4 (± 3.8 E.E.). En esta etapa, también se midió la longitud del epicotilo para determinar el tamaño inicial de los tallos de las plantas a monitorear. Estas mediciones se realizaron con calibradores digitales (CALDI-6MP, Truper, Ciudad de México) obteniendo una longitud promedio del epicotilo de 4.81 mm (± 0.02 E.E.). Todas las plántulas usadas para evaluar estos valores fueron desechadas para evitar daños por manipulación.

Diseño experimental y colecta de datos

Para este experimento se usaron las mismas ramas de mezquite que se seleccionaron anteriormente para probar si las cámaras de calentamiento pueden aumentar la temperatura. El 1 de diciembre del 2016, se fijaron cinco conjuntos de plántulas vivíparas dentro y fuera de cada cámara de calentamiento, para fijar las plántulas se utilizó una gota de pegamento

no tóxico (Resistol-850®), Henkel Mexicana, Huixquilucan, México). En cada rama, las plántulas fueron posicionadas a 3 cm de distancia entre grupos de plántulas. En esta fecha, se reiniciaron los sensores ambientales usados para medir la temperatura del aire dentro de las cámaras y en las ramas control y ambas variables fueron medidas de nueva vez cada hora hasta el final del experimento (30 de noviembre 2018).

Se registró la supervivencia de los grupos de plántulas cada 14 días. En cada fecha de monitoreo, se asumió que un grupo había muerto por completo si todas sus plántulas se marchitaban y no se observaban rebrotes. Además, para evaluar si el calentamiento inducido afectaba el crecimiento de las plántulas, al final del experimento se seleccionó al azar una plántula sobreviviente de cada unidad experimental ($n = 10$) y se midió la hoja más larga por planta (e.g., desde la base de la plántula unida a la rama de mezquite al ápice de la hoja más larga). Para esto se usó un vernier digital (CALDI-6MP, Truper, México) y con estos valores se calculó el crecimiento de la longitud foliar. La longitud de la hoja se ha usado como un indicador de la etapa de desarrollo de las plantas (Beltrán et al., 2013). En este caso el crecimiento de la longitud foliar (CLF) fue calculado con la siguiente fórmula: $CLF = (L_f - L_i)/t$, donde L_f es la longitud del tallo aéreo al final del experimento, L_i es la longitud promedio del epicotilo de las plántulas vivíparas al inicio del experimento (4.81 mm, de acuerdo a las medidas descritas en la sección anterior), y t es el número de días transcurridos desde el comienzo hasta el final del experimento (728 días).

Análisis estadísticos

Los datos recolectados con los sensores ambientales fueron usados para computarizar la temperatura media, máxima y mínima del aire cada dos semanas. Estos valores fueron comparados entre ramas de mezquite con y sin cámaras de calentamiento ($n = 10$ por tratamiento) con ANOVAs de medidas repetidas (mediciones repetidas = 52). Se usó el método de Kaplan-Meier (Kaplan-Meier, 1958) para estimar las tasas de supervivencia de los grupos de plántulas con y sin calentamiento inducido. Los valores fueron comparados entre tratamientos con la prueba F de Cox (Kleinbaum y Klein, 2005). En este análisis, cada conjunto de plántulas fue una repetición y todos recibieron el valor de 1 (uno) al comienzo del experimento ($n = 50$ por tratamiento), que se convirtió a 0 (cero) en la fecha de monitoreo en la que todas las plántulas del grupo habían muerto. En los conjuntos de plántulas en el que al menos un individuo sobrevivió al final del experimento permanecieron con su valor inicial. Se realizó una prueba de t Student-test para comparar el crecimiento de la longitud de tallo de las plántulas de *Tillandsia recurvata* que crecieron dentro de las cámaras de calentamiento y en las ramas control.

Las variaciones en estaciones fueron analizadas con una regresión polinomial de cuarto orden con la supervivencia de los grupos de plántulas como variable dependiente y las variaciones ambientales (temperatura máxima, mínima y media, humedad relativa) como variables discretas e independientes, para conocer que periodos fueron más cruciales para el establecimiento de la especie frente a los escenarios de cambio ambiental. Todas las pruebas se realizaron en el programa XLSTAT (<http://www.xlstat.com>).

Resultados

Calentamiento inducido

Durante los dos años del experimento, la temperatura máxima promedio dentro de las cámaras de calentamiento fue 31.56 °C (± 0.25 E.E.), mientras que la temperatura máxima promedio en el control fue de 28.16 °C (± 0.25 E.E.). La temperatura del aire promedio dentro de las cámaras de calentamiento montadas en las ramas de mezquite fue de 19.2 °C (± 0.5 E.E.), mientras que la temperatura promedio en las ramas control fue de 18.2°C (± 0.5 E.E.). El ANOVA de medidas repetidas se realizó integrando datos con intervalos de 14 días indicaron que la temperatura promedio (Figura 2A) y la temperatura máxima (Figure 2B) variaron significativamente a través del tiempo (temperatura promedio: $F_{(51,918)} = 1574.157$, $p < 0.001$; temperatura máxima: $F_{(51,918)} = 66.404$, $p < 0.001$) y que los valores de ambas variables fueron mayores dentro de las cámaras de calentamiento que en las ramas control (temperatura promedio: $F_{(1,18)} = 76.012$, $p < 0.001$; temperatura máxima: $F_{(1,18)} = 70.062$, $p < 0.001$). En estos dos casos, también se encontraron efectos interactivos entre los tratamientos climáticos y el tiempo (temperatura promedio: $F_{(51,918)} = 4.060$, $p < 0.001$; temperatura máxima: $F_{(51,918)} = 2.985$, $p < 0.001$), ya que las cámaras de calentamiento indujeron aumento de temperatura durante los periodos más fríos (Figuras 2A y 2B).

Aunque las temperatura mínimas (Figura 2C) variaron a lo largo del tiempo ($F_{(51,918)} = 1699.861$, $p < 0.001$), los valores de esta variable no difirieron entre las cámaras de calentamiento (11.29° C ± 0.06 E.E.) y las ramas control (11.43° C ± 0.06 E.E.) ($F_{(1,18)} =$

0.728, $p = 0.405$), tampoco se encontraron efectos interactivos entre los tratamientos climáticos y el tiempo ($F_{(51,918)} = 0.767$, $p = 0.883$).

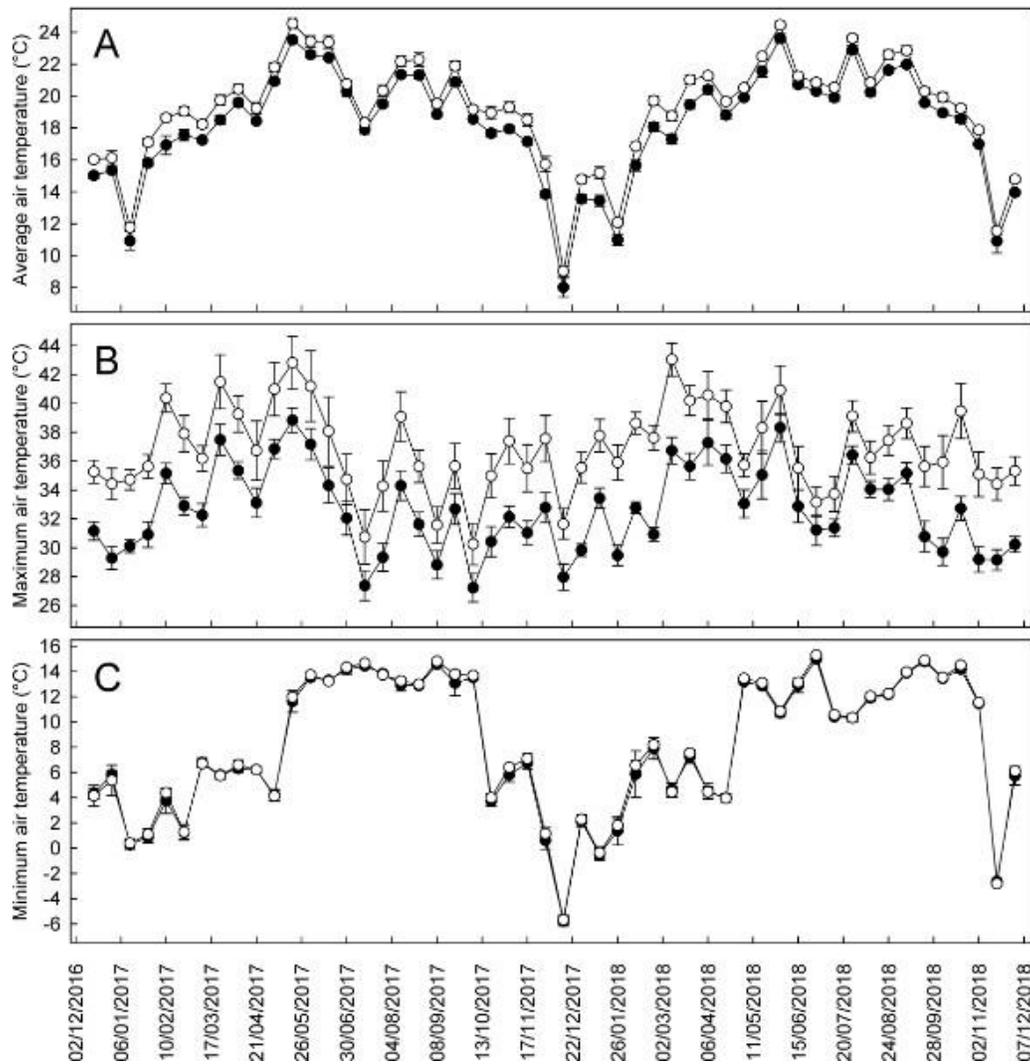


Figura 5. Temperatura media (A), temperatura máxima (B) y temperatura mínima (C) calculada integrando datos en intervalos de 14 días. Los valores son promedios (± 2 E.E.) dentro de cámaras de calentamiento montadas en ramas de *P. laevigata* (símbolos blancos) y ramas control (símbolos negros).

El promedio diario de humedad relativa del aire fue de $70.06 \pm 0.20\%$ en el control y $71.40 \pm 0.20\%$ bajo calentamiento. Se encontraron efectos significativos de calentamiento ($F_{(1,18)} = 30.67, P < 0.0001$) y el tiempo ($F_{(51,918)} = 221.14, P < 0.0001$), pero no para la interacción entre ambos factores ($F_{(51,918)} = 0.27, P > 0.05$; Fig. 3).

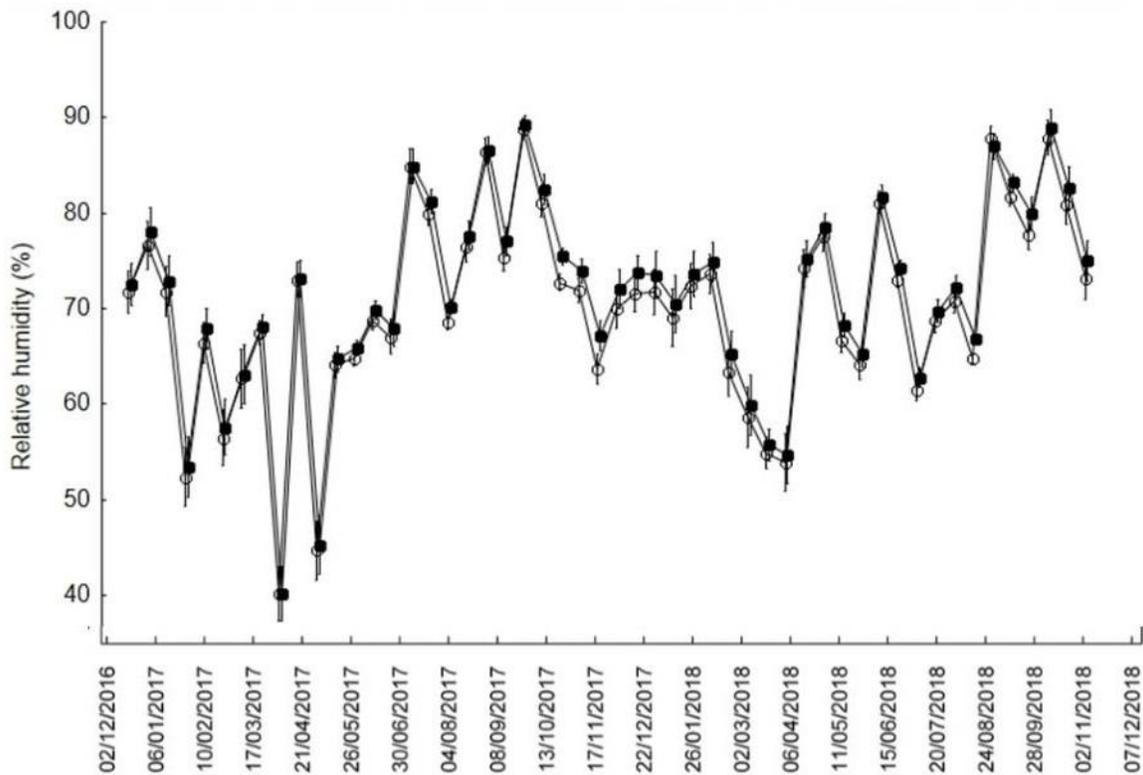


Figura 6. Humedad relativa calculada integrando datos en intervalos de 14 días. Los valores son promedios (± 2 E.E.) dentro de cámaras de calentamiento montadas en ramas de *P. laevigata* (símbolos blancos) y ramas control (símbolos negros).

Supervivencia y crecimiento de plántulas de *T. recurvata*

La supervivencia de los grupos de plántulas de *Tillandsia recurvata* en los cuales al menos un individuo sobrevivió hasta el final del experimento decreció con el tiempo en ambos

tratamientos climáticos, sin embargo la tasa de supervivencia fue menor dentro de las cámaras de calentamiento en comparación con las ramas control ($F_{(40,86)} = 3.701$, $p < 0.001$). Dentro de las cámaras de calentamiento, la supervivencia de los grupos de plántulas disminuyó abruptamente hasta 4.16% después de 735 días al final del experimento (Figura 4). En las ramas control, la supervivencia de plántulas de *T. recurvata* decreció 42.85% (Figura 4).

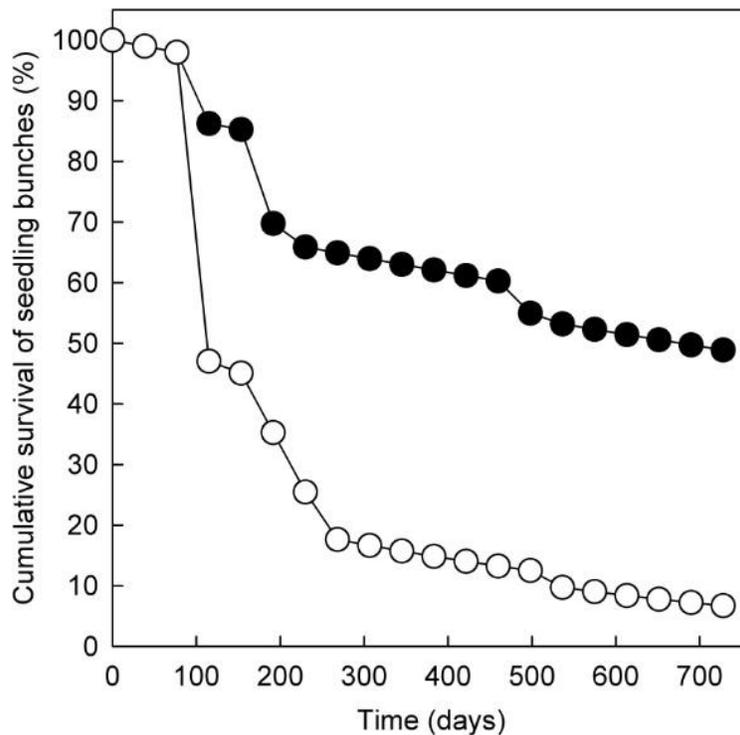


Figura 7. Tasas de supervivencia de grupos de plántulas vivíparas de *T. recurvata* dentro de cámaras de calentamiento montados en ramas de *P. laevigata* (símbolos blancos) y ramas control (símbolos negros).

Todas las regresiones polinomiales entre la supervivencia de los grupos de plántulas y las variaciones ambientales fueron altamente significativas ($p < 0.0001$) y se encontraron

mejores ajustes a la temperatura mínima y a la humedad relativa. Los valores de R^2 para la temperatura mínima fueron positivos para invierno y verano, y negativos para primavera y otoño. Para la humedad relativa, R^2 tuvo valores positivos para verano, y negativos para invierno, primavera y otoño (Figura 8). Los coeficientes de variación fueron 36.59 para calentamiento y 13.87 para el control.

Figura 8. Valores de R^2 para variables ambientales correlacionadas con la supervivencia de los grupos de plántulas de *T. recurvata* (%).

	Temperatura Máxima	Temperatura promedio	Temperatura mínima	Humedad relativa
Invierno	-0.053	0.490	0.9113	-0.721
Primavera	-0.320	-0.317	-0.593	-0.687
Verano	-0.513	-0.562	0.926	0.907
Otoño	-0.047	-0.296	-0.790	-0.634

El crecimiento longitudinal de las hojas (LLG) de las plántulas de *T. recurvata* se estimó considerando aquellas unidades experimentales que tenían al menos un individuo sobreviviente al final del experimento. Aunque todas las ramas de control cumplieron con esta condición, solo siete ramas con cámaras de calentamiento tenían al menos un individuo sobreviviente. Por lo tanto, la comparación del crecimiento de la longitud foliar (CLF) solo consideró siete ramas control y siete ramas con calentamiento. Esta comparación indicó que las plántulas de *T. recurvata* crecieron significativamente más lento ($t = 3.382$, g.l. = 15, p

= 0.004) dentro de las cámaras (0.004 mm/día \pm 0.001SE) en comparación con aquellas plántulas que se encontraban en las ramas control (0.009 mm/día \pm 0.001SE).

Discusión

Se encontró que el nuevo diseño pasivo de cámaras de calentamiento montadas en las ramas de mezquite es exitoso para inducir calentamiento. También se encontraron diferencias significativas entre calentamiento inducido y control para la temperatura máxima (3.4°C) y para la temperatura promedio diaria (1.0°C). El incremento en la temperatura promedio diaria en las cámaras de calentamiento concuerda con el predicho para la parte semiárida de México para finales del 2030 (Tejeda-Martínez et al., 2008). Un incremento de 1 °C en la temperatura promedio puede resultar en una diferencia biológica significativa, como se ha visto en plantas como *Empetrum nigrum* (Peñuelas et al., 2007) y *Erica multiflora* (Prieto et al., 2009).

Las tasas de supervivencia y de crecimiento de longitud de la hoja de las plántulas de *T. recurvata* después de dos años fueron menores dentro de las cámaras de calentamiento que en las ramas control. Después de dos años, dentro de la cámara de calentamiento, la supervivencia de los grupos de plántulas en los cuales al menos un individuo sobrevivió decreció hasta un 4%. En las ramas control, la supervivencia de plántulas de *T. recurvata* en las cuales al menos un individuo permaneció vivo decreció a casi el 43% después de dos años. Esta tasa es menor que el 66% de supervivencia en al menos un individuo por grupo en condiciones naturales después de un año (Pérez-Noyola et al., 2020). Así, la supervivencia de las plántulas disminuye a lo largo del tiempo bajo

condiciones naturales, pero decrece con mayor intensidad bajo condiciones de mayor temperatura. Además, en varios casos, la longitud de la hoja más larga de especies de *Tillandsia* se correlaciona con su peso seco (Zotz, 2009; Wester y Zotz, 2010), por lo tanto, se puede sugerir que el calentamiento también puede afectar la tasa relativa de crecimiento (RGR). Estos resultados coinciden con los de Muller et al. (2018) quienes encontraron que las especies de la subfamilia *Tillandsioideae* pueden ser afectadas negativamente por elevadas temperaturas.

Se encontraron buenas correlaciones de la supervivencia con variaciones ambientales, especialmente la temperatura mínima y la humedad relativa, en diferentes estaciones. Los coeficientes de variación de estas correlaciones fueron casi tres veces más altos para el calentamiento que para el control, lo que indica que el tratamiento de calentamiento tuvo un mayor efecto sobre la supervivencia de las plántulas. Se encontraron correlaciones positivas con la temperatura mínima tanto en invierno como en verano, así como con la humedad relativa en verano. Se encontraron correlaciones negativas con la temperatura mínima en primavera y otoño, así como con la humedad relativa en invierno, primavera y otoño. Esto implica que el invierno, la primavera y el otoño, es decir las estaciones secas en el área de estudio, son más cruciales para el establecimiento de la especie, ante el calentamiento global.

Las epífitas son consideradas susceptibles a la sequía debido a que dependen completamente de la atmósfera para obtener agua y nutrientes (Zotz et al., 2010; Guevara-Pérez et al., 2019) y tal vez son susceptibles al calentamiento al intensificarse la sequía. En nuestro experimento no controlamos el agua, porque la abertura superior de la cámara de calentamiento es de aproximadamente 20 cm, por lo tanto, creemos que no redujo la

cantidad de lluvia entrante. Además, la humedad relativa diaria promedio del aire fue solo 1.36 % mayor bajo tratamiento de calentamiento que el control. Sin embargo, en condiciones naturales, los cambios de temperatura probablemente serían acompañados de cambios en el régimen de agua y, por lo tanto, el efecto de la temperatura puede ser al menos en parte afectados por el agua, aunque *T. recurvata* está adaptada a ambientes áridos y semiáridos donde la sequía es un fenómeno común (Martorell y Ezcurra, 2007; Guevara-Escobar et al., 2011).

En el área de estudio, *T. recurvata* florece en la temporada de lluvias (verano) y los frutos maduran durante el otoño, cuando las precipitaciones disminuyen. Sin embargo, debido a que *T. recurvata* muestra el síndrome de hoja estrecha, una adaptación a la recolección de niebla (Martorell y Ezcurra, 2007; Guevara-Escobar et al., 2011), y la niebla y el rocío pueden prolongar la fotosíntesis y el estado hídrico durante la sequía en algunas bromelias epífitas (Chávez-Sahagún et al., 2019), los aportes de agua de rocío y niebla invernal podrían ser importantes para el establecimiento de plántulas de *T. recurvata* bajo condiciones actuales.

Se estudió la supervivencia y el crecimiento de plántulas vivíparas de *T. recurvata*. Aragón-Gastelum et al. (2017b) sugirieron que la viviparidad podría ser un error si representa solo una germinación precoz y las plántulas no sobreviven, pero que podría representar una ventaja potencial al tener un comienzo temprano si las plántulas se dispersan durante los días lluviosos en otoño o en los días de niebla en invierno. Se evaluó la supervivencia de grupos de plántulas vivíparas de *T. recurvata* en ramas de *P. laevigata* y se encontró que al menos una plántula por grupo sobrevivió en un 43% en condiciones control y 4% en condiciones de calentamiento después de dos años. Por lo tanto, la

viviparidad en *T. recurvata* parece ser un eficiente mecanismo bajo condiciones actuales, pero no para superar las condiciones de futuros escenarios de calentamiento. Con base en estos resultados, se sugiere que *T. recurvata* podría disminuir o estar ausente en áreas actuales como consecuencia del calentamiento, y que no podría cambiar su distribución hacia el sur de los trópicos porque está adaptada a ambientes áridos y semiáridos donde la niebla puede ser una importante fuente de agua (Martorell y Ezcurra, 2007; Guevara-Escobar et al., 2011). Se han encontrado efectos negativos del calentamiento inducido en la supervivencia de plántulas plantas desérticas terrestres de la parte sur del Desierto Chihuahuense, tales como *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix* y *Stenocactus coptonogonus* (Aragón-Gastélum et al., 2017 a). Este estudio sugiere que las temperaturas elevadas amenazan la persistencia de las poblaciones naturales de *T. recurvata*. Sin embargo, debido a que *T. recurvata* también se considera un parásito estructural de sus hospederos (Claver et al., 1983; Flores-Palacios et al., 2014; Soria et al, 2014), es probable que el calentamiento global reduzca el problema de parasitismo estructural de esta especie sobre *P. laevigata* y otros forofitos de la región.

Conclusiones

Tillandsia recurvata puede ser una excelente planta modelo para estudiar el calentamiento global, debido a su amplia distribución a lo largo del continente americano, con sus características propias podría estudiarse en una escala geográfica más grande. Nuestros hallazgos proporcionan nuevas ideas sobre los cambios en la supervivencia y el crecimiento de plantas bajo escenarios de calentamiento. Nuestro prototipo de cámara de calentamiento

tuvo éxito para inducir calentamiento, por lo tanto, se sugiere su uso para otras epífitas de similar o menor tamaño. A su vez, estas cámaras de calentamiento pasivo podrían ser útiles para estudiar el efecto de calentamiento en especies en peligro de extinción. Las tasas de supervivencia y crecimiento de plántulas de *T. recurvata* después de dos años fueron negativamente afectadas por el calentamiento inducido. Este estudio es pionero en evaluar experimentalmente el impacto del calentamiento en la anatomía, supervivencia y crecimiento de especies epífitas en campo. Nuestra aportación provee nuevos hallazgos acerca de los cambios en supervivencia y crecimiento bajo escenarios de calentamiento global. Sin embargo, todavía hay desafíos que deben superarse antes de que podamos hacer pronósticos realistas para esta especie epífita, ya que el aumento de la temperatura no ocurre de forma aislada de otros factores (por ejemplo, sequía, cambios fenológicos que afectan la polinización, etc.). La combinación de estos factores permitiría la identificación de posibles efectos sinérgicos o contrastantes, los cuales permitirían mejores predicciones de las respuestas de las especies a las condiciones climáticas futuras.

Literatura citada

Allen, M.R., Dube, O.P., Solecki, W., Aragón-Durand, F., Cramer, W., Humphreys, S., Kainuma, K., Kala, J., Mahowald, N., Mulugetta, Y., Perez, R., Wairiu, M., Zickfeld, K., 2019. Framing and Context. Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5°C Above Pre-Industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable

Development, and Efforts to Eradicate Poverty, in: Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pörtner, H.-O., Roberts, D., Skea, J., Shukla, P.R., Pirani, A., Moufouma-Okia, W., Péan, C., Pidcock, R., Connors, S., Matthews, J.B.R., Chen, Y., Zhou, X., Gomis, M.I., Lonnoy, E., Maycock, T., Tignor, M., Waterfield T. (Eds.), Intergovernmental Panel on Climate Change, pp. 49-91.

Aragón-Gastélum, J.L., Flores, J., Yáñez-Espinosa, L., Badano, E., Ramírez-Tobías, H.M., Rodas-Ortiz, J.P., González-Salvatierra, C., 2014. Induced climate change impairs photosynthetic performance in *Echinocactus platyacanthus*, an especially protected Mexican cactus species. *Flora* 209, 499–503.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.06.002>

Aragón-Gastélum, J.L., Badano, E., Yáñez-Espinosa, L., Ramírez-Tobías, H.M., Rodas-Ortiz, J. P., González-Salvatierra, C., Flores, J., 2017a. Seedling survival of three endemic and threatened Mexican cacti under induced climate change. *Plant Species Biol.* 32, 92–99. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12120>

Aragón-Gastélum, J.L., Flores, J., Yáñez-Espinosa, L., Reyes-Olivas, Á., Rodas-Ortiz, J.P., Robles-Díaz, E., González, F. J., 2017b. Advantages of vivipary in *Echinocactus platyacanthus*, an endemic and protected Mexican cactus species. *J. Arid Environ.* 141, 56–59. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.01.012>

Aragón-Gastélum, J.L., Flores, J., Jurado, E., Ramírez-Tobías, H.M., Robles-Díaz, E., Rodas-Ortiz, J.P., Yáñez-Espinosa, L., 2018. Potential impact of global warming on seed bank, dormancy and germination of three succulent species from the Chihuahuan Desert. *Seed Sci. Res.* 28, 312–318.
<https://doi.org/10.1017/S0960258518000302>

- Aronson, E.L., McNulty, S.G., 2009. Appropriate experimental ecosystem warming methods by ecosystem, objective, and practicality. *Agr. Forest Meteorol.* 149, 1791–1799. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.06.007>
- Bellard, C., Leclerc, C., Leroy, B., Bakkenes, M., Veloz, S., Thuiller, W., Courchamp, F., 2014. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 1376–1386. <https://doi.org/10.1111/geb.12228>
- Beltrán, J.D., Lasso, E., Madriñán, S., Virgo, A., Winter, K., 2013. Juvenile tank-bromeliads lacking tanks: do they engage in CAM photosynthesis? *Photosynthetica* 51, 55–62. <https://doi.org/10.1007/s11099-012-0077-8>
- Benzing, D.H., 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes, in: Markham A. (Ed.), *Potential Impacts of Climate Change on Tropical Forest Ecosystems*. Springer, Dordrecht, pp. 379–400.
- Benzing, D.H., Burt, K. M., 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bull. Torr. Bot. Club* 97, 269–279. <https://doi.org/10.2307/2483646>
- Bernal, R., Valverde, T., Hernández-Rosas, L., 2005. Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Botany* 83, 1238–1247. <https://doi.org/10.1139/b05-076>
- Birge, W.I., 1911. The anatomy and some biological aspects of the "Ball Moss," *Tillandsia recurvata* L. *Bull. Univ. Tex.* 194, 1–24.
- Cach-Pérez, M.J., Andrade, J.L., Reyes-García, C., 2014. La susceptibilidad de las bromeliáceas epífitas al cambio climático. *Bot. Sci.* 92, 157–168. <https://doi.org/10.17129/botsci.55>

- Caldiz, D.O., Beltrano, J., Fernandez, L.V., Andia, I., 1993. Survey of *Tillandsia recurvata* L.: preference, abundance and its significance for natural forests. For. Ecol. Manag. 57, 161–168. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(93\)90169-N](https://doi.org/10.1016/0378-1127(93)90169-N)
- Cascante-Marín, A.C., Wolf, J.H., Oostermeijer, J.G.B., Den Nijs, J.C., 2008. Establishment of epiphytic bromeliads in successional tropical premontane forests in Costa Rica. Biotropica 40, 441-448. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00403.x>
- Chávez-Sahagún, E., Andrade, J.L., Zotz, G., Reyes-García, C., 2019. Dew can prolong photosynthesis and water status during drought in some epiphytic bromeliads from a seasonally dry tropical forest. Trop. Conserv. Sci. 12, 1–11. <https://doi.org/10.1177/1940082919870054>
- Claver, F.K., Alaniz, J.R., Caldiz, D.O., 1983. *Tillandsia* spp.: epiphytic weeds of trees and bushes. For. Ecol. Manage. 6, 367–372. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(83\)90044-0](https://doi.org/10.1016/0378-1127(83)90044-0)
- Galán de Mera, A., Hagen, M.A., Vicente-Orellana, J.A., 1999. Aerophyte, a new life form in Raunkiaer's classification? J. Veg. Sci. 10, 65–68. <https://doi.org/10.2307/3237161>
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R., Ramírez-Morillo, I., 2010. Bromeliaceae, Fascículo 165. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, México.
- Flores-Palacios, A., Barbosa-Duchateau, C.L., Valencia-Díaz, S., Capistrán-Barradas, A., GarcíaFranco, J.G., 2014. Direct and indirect effects of *Tillandsia recurvata* on

- Prosopis laevigata* in the Chihuahua desert scrubland of San Luis Potosi, Mexico. J. Arid Environ. 104, 88–95. <https://doi.org/doi:10.1016/j.jaridenv.2014.02.010>
- Flores-Palacios, A., García-Franco, J.G., Capistrán-Barradas, A., 2015. Biomass, phorophyte specificity and distribution of *Tillandsia recurvata* in a tropical semi-desert environment (Chihuahuan Desert, Mexico). Plant Ecol. Evol. 148, 68–75. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2015.874>
- Foden, W.B., Young, B.E., Resit Akçakaya, H., Garcia, R.A., Hoffmann, A.A., Stein, B.A., Thomas, C.D., Wheatley, C.J., Bickford, D., Carr, J.A., Hole, D.G., Martin, T.G., Pacifici, M., Pearce-Higgins, J.W., Platts, P.J., Visconti, P., Watson, J.E.M., Huntley, B., 2019. Climate change vulnerability assessment of species. WIREs Clim. Change 10, e551. <https://doi.org/10.1002/wcc.551>
- García, E., 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana, fifth ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México City.
- Guevara-Escobar, A., Cervantes-Jiménez, M., Suzán-Azpíri, H., González-Sosa, E., Hernández-Sandoval, L., Malda-Barrera, G., Martínez-Díaz, M., 2011. Fog interception by Ball moss (*Tillandsia recurvata*). Hydrol. Earth Syst. Sc. 15, 2509–2518. <https://doi.org/10.5194/hess-15-2509-2011>
- Guevara-Pérez, C.I., Delgado-Sánchez, P., Torres-Castillo, J.A., Flores-Rivas, J.D., Mendieta Leiva, G., De La Rosa-Manzano, E., 2019. Epiphytic orchids *Stanhopea tigrina* and *Prosthechea cochleata* are differentially affected by drought in a subtropical cloud forest. Photosynthetica 57, 1053–1065. <https://doi.org/10.32615/ps.2019.123>

- Hartmann, D.L., Klein Tank, A.M.G., Rusticucci, M., Alexander, Bronnimann, Y., Charabi, Y.A.R., Dentener, F.J., Dlugokencky, E.J., Easterling, D.R., Kaplan, A., Soden, B.J., Thorne, P.W., Wild, M., Zhai, P.M. (2013). Observations: Atmosphere and Surface, in: Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P.M. (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 159–254.
- Hollister, R.D., Webber, P.J., 2000. Biotic validation of small open- top chambers in a tundra ecosystem. *Global Change Biol.* 6, 835–842.
<https://doi.org/10.1046/j.13652486.2000.00363.x>
- IPCC., 2018. Summary for Policymakers, in: Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pörtner, H.O., Roberts, D., Skea, J., Shukla, P.R., Pirani, A., Moufouma-Okia, W., Péan, C., Pidcock, R., Connors, S., Matthews, J.B.R., Chen, Y., Zhou, X., Gomis, M.I., Lonnoy, E., Maycock, T., Tignor, M., Waterfield, T. (Eds.), *Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5°C Above Pre-Industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in The Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty*. World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland.
- Kaplan, E.L., Meier, P., 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *J AM Stat Assoc.* 53(282), 457–481.
<https://doi.org/10.1080/01621459.1958.10501452>
- Kleinbaum, D.G., Klein, M., 2005. *Survival analysis*, second ed. Springer, New York.

- Lugo, A.E., Scatena, F.N., 1992. Epiphytes and climate change research in the Caribbean: a proposal. *Selbyana* 13, 123–130. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/41759801>
- Lovejoy, T. E., Hannah, L., 2005. *Climate Change and Biodiversity*. Yale Univ. Press, New Haven, CT. Marion, G.M., Henry, G.H.R., Freckman, D.W., Johnstone, J., Jones, G., Jones, M.H., ... Virginia, R.A., 1997. Open-top designs for manipulating field temperature in high- latitude ecosystems. *Global Change Biol.* 3(S1), 20–32. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1997.gcb136.x>
- Martorell, C., Ezcurra, E., 2007. The narrow-leaf syndrome: a functional and evolutionary approach to the form of fog-harvesting rosette plants. *Oecologia* 151, 561-573. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0614-x>
- Medina-García, G., Díaz-Padilla, G., Loredó-Osti, C., Serrano-Altamirano, V., Cano-García, M. A., 2005. *Estadísticas Climatológicas Básicas del Estado de San Luis Potosí (Período 1961- 2001)*. Libro Técnico No. 2, SAGARPA-INIFAP, México City.
- Montaña, C., Dirzo, R., Flores, A., 1997. Structural parasitism of an epiphytic bromeliad upon *Cercidium praecox* in an intertropical semiarid ecosystem. *Biotropica* 29, 517-521.
- Müller, L.L.B., Albach, D.C., Zotz, G., 2017. ‘Are 3° C too much?’: thermal niche breadth in Bromeliaceae and global warming. *J. Ecol.* 105, 507–516. <https://doi.org/10.1111/13652745.12681>

- Müller, L.L.B., Albach, D.C., Zotz, G., 2018. Growth responses to elevated temperatures and the importance of ontogenetic niche shifts in Bromeliaceae. *New Phytol.* 217, 127–139. <https://doi.org/10.1111/nph.14732>
- Peñuelas, J., Prieto, P., Beier, C., Cesaraccio, C., De Angelis, P., De Dato, G., Emmett, B.A., Estiarte, M., Garadnai, J., Gorissen, A., Láng, E.K., Kröel-Dulay, G., Llorens, L., Pellizzaro, G., Riis-Nielsen, T., Schmidt, I.K., Sirca, C., Sowerby, A., Spano, D., Tietema, A., 2007. Response of plant species richness and primary productivity in shrublands along a north–south gradient in Europe to seven years of experimental warming and drought: reductions in primary productivity in the heat and drought year of 2003. *Global Change Biol.* 13, 2563-2581. <https://doi.org/10.1111/j.13652486.2007.01464.x>
- Pérez-Noyola, F.J., Flores, J., Yáñez-Espinosa, L., Jurado, E., De La Rosa-Manzano, E., Badano, E., 2020. Complete vivipary behavior detected in the epiphytic *Tillandsia recurvata* L. (Ball moss) in the Chihuahuan Desert in two continuous years. *J. Arid Environ.* 174, 103993. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.103993>
- Pérez-Sánchez, R.M., Jurado, E., Chapa-Vargas, L., Flores, J., 2011. Seed germination of Southern Chihuahuan Desert plants in response to elevated temperatures. *J. Arid Environ.* 75, 978–980. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.020>
- Prieto, P., Penuelas, J., Llusia, J., Asensio, D., Estiarte, M., 2009. Effects of long-term experimental night-time warming and drought on photosynthesis, Fv/Fm and stomatal conductance in the dominant species of a Mediterranean shrubland. *Acta Physiol. Plant.* 31, 729-739. <https://doi.org/10.1007/s11738-009-0285-4>

- Soltis, D.E., Gilmartin, A.J., Rieseberg, L., Gardner, S., 1987. Genetic variation in the epiphytes *Tillandsia ionantha* and *T. recurvata* (Bromeliaceae). *Am. J. Bot.* 74, 531–537. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1987.tb08673.x>
- Soria, N.F., Torres, C., Galetto, L., 2014. Experimental evidence of an increased leaf production in *Prosopis* after removal of epiphytes (*Tillandsia*). *Flora*, 209(10), 580–586. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.08.007>
- Tejeda-Martínez, A., Conde-Álvarez, C., Valencia-Treviso, L.E., 2008. Climate change scenarios of extreme temperatures and atmospheric humidity for México. *Atmósfera* 21, 357–372.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., Williams, S.E., 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427, 145–148. <https://doi.org/10.1038/nature02121>
- Wester, S., Zotz, G., 2010. Growth and survival of *Tillandsia flexuosa* on electrical cables in Panama. *J. Trop. Ecol.* 26 123–126. <https://doi.org/10.1017/S0266467409990459>
- Winkler, M., Hülber, K., Hietz, P., 2005. Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Ann. Bot.* 95, 10391047. <https://doi.org/10.1093/aob/mci115>
- Zotz, G., 2009. Growth in the xerophytic epiphyte *Tillandsia flexuosa* Sw.(Bromeliaceae). *Ecotropica* 15, 7-12.

Zotz, G., Bogusch, W., Hietz, P., Ketteler, N., 2010. Growth of epiphytic bromeliads in a changing world: the effects of CO₂, water and nutrient supply. *Acta Oecol.* 36, 659–665. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.10.003>

Capítulo 4

Conclusiones generales

Tillandsia recurvata ha desarrollado adaptaciones que le permiten establecerse bajo condiciones donde otras epífitas no podrían hacerlo. Ejemplo de esto es el fenómeno de la viviparidad. En los dos años estudiados, las semillas mostraron 100% de viviparidad. Las semillas germinaron dentro de los frutos y en el $66 \pm 11.56\%$ de los grupos de semillas germinadas, al menos una plántula se mantuvo viva por un año en la planta hospedera mezquite (*Prosopis laevigata*).

Es probable que las plántulas vivíparas tengan menor riesgo de morir por la desecación inducida por las altas temperaturas y la baja precipitación, en comparación con las semillas germinadas en los hospederos, debido a que al momento de dispersarse tienen un mayor tamaño y mayor capacidad de obtener recursos.

Una ventaja potencial más de la viviparidad es la presencia de raíces de anclaje inmediatamente después de la dispersión de las plántulas, en comparación con semillas no vivíparas de *T. recurvata*, en las cuales la raíz está ausente cuando ocurre la germinación y emerge semanas o meses después del desarrollo del hipocótilo.

La viviparidad podría proporcionar a las plántulas un tiempo extra para crecer anticipadamente la raíz, lo cual podría ser ventajoso en condiciones áridas donde la temporada de lluvias es corta. Además, la viviparidad podría permitir que las plántulas tengan un sistema de raíces activo con mayor crecimiento antes de que ocurra la germinación ordinaria, y proporcionar a las plántulas un crecimiento anticipado.

La incidencia de viviparidad puede ser un rasgo adaptativo que aumente las poblaciones de *T. recurvata* en el sur del Desierto Chihuahuense, ya que en esta región la epífita llega a alcanzar hasta 0.4 Ton/Ha de biomasa en los árboles de *P. laevigata*.

El prototipo de cámara utilizado tuvo éxito para inducir calentamiento en plántulas de *T. recurvata*, por lo tanto, se sugiere su uso para otras epifitas de similar o menor tamaño. Se encontraron diferencias significativas entre calentamiento inducido y control para la temperatura máxima (3.4°C) y para la temperatura promedio diaria (1.0°C). El incremento en la temperatura promedio diaria en las cámaras de calentamiento concuerda con predicciones realizadas para la parte semiárida del centro de México para finales del 2030.

La tasa de supervivencia y el crecimiento de plántulas de *T. recurvata* después de dos años fueron afectados en los controles, pero el efecto fue más negativo bajo calentamiento inducido. Es decir, si de manera natural el establecimiento de plántulas de esta especie es bajo, bajo calentamiento inducido es aún mucho más bajo.

Este estudio es pionero en evaluar experimentalmente el impacto del calentamiento en la supervivencia y crecimiento de especies epífitas en campo. Esta investigación provee nuevos hallazgos acerca de los cambios en supervivencia y crecimiento bajo escenarios de calentamiento global.

Existen aún desafíos que deben superarse para poder hacer pronósticos más realistas en esta especie epífita, ya que el aumento de la temperatura no ocurre de forma aislada de otros factores (por ejemplo, sequía, cambios fenológicos que afectan la polinización, etc.). Si se combinaran estos factores, se permitiría la identificación de posibles efectos

sinérgicos o contrastantes, los cuales podrían mejorar aún las predicciones de las respuestas de las epífitas a las condiciones climáticas futuras.