

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO
DE MORELOS



CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN

¿LA AUSENCIA DE *catopsis nutans*
EN EL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO
DE SAN ANDRÉS DE LA CAL, TEPOZTLÁN,
MORELOS, ES UN EFECTO DE LA
HERBIVORÍA?

T E S I S

PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRA EN BIOLOGÍA INTEGRATIVA DE LA
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

P R E S E N T A

Biól. NAYELY VIANEY GARCÍA GARCÍA

DIRECTOR DE TESIS
Dr. ALEJANDRO FLORES PALACIOS

Cuernavaca, Morelos

Abril, 2018

DEDICATORIA

A mi familia porque nunca han dejado de apoyarme en cada decisión que he tomado. Este logro también es de ellos.

A mis amigos Eber, Néstor y Noemi porque siempre están conmigo para hacerme reír aún en los ratos más difíciles.

A todas las personas que de una u otra manera contribuyeron para que lograra cumplir esta meta.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al M. en M.R.N. Néstor Rosales Quintero y Eber Efrén Román Lucio por su ayuda en el trabajo de campo. Al radiólogo Alejandro López por su ayuda en la radiología de las plantas de *Catopsis*. A la Biól. Iris Ramos Pérez por su ayuda en la identificación de insectos.

Se agradece el apoyo del municipio de Tepoztlán, de la Dirección Técnica del Corredor Biológico Chichinautzin, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y del Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación de la U. A. E. M.

A mi comité de Síndicos por las sugerencias y comentarios para el desarrollo de esta tesis.

Dra. Susana Valencia Díaz
Dr. Víctor Rico Gray
Dr. Alejandro Flores Palacios
Dr. Jonas Morales Linares
Dr. José Guadalupe García Franco

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgar apoyo económico para llevar a cabo la realización de los estudios de maestría.

Citar como:

García-García, N. V. 2018. ¿La ausencia de *Catopsis nutans* en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos, es un efecto de la herbivoría? Tesis de Maestría (Biología Integrativa de la Biodiversidad y Conservación), Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos, México.

Índice

Índice de Cuadros	5
Índice de Figuras	6
Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes: Herbivoría en bromelias	5
Hipótesis.....	9
Objetivos	10
General	10
Específicos.....	10
Materiales y métodos	11
Área de Estudio	11
Diseño experimental.....	11
Análisis estadístico	16
Resultados	17
Discusión.....	23
Literatura citada.....	28

Índice de Cuadros

- Cuadro 1.** Altura, peso y número de hojas (promedio \pm desviación estándar) de las rosetas de *Catopsis nutans* sembradas en dos localidades de bosque tropical caducifolio de Morelos. 15
- Cuadro 2.** Porcentaje de mortalidad de plantas de *Catopsis nutans* por herbívoros después de un año de monitoreo en dos zonas de bosque tropical caducifolio de Morelos. . 19
- Cuadro 3.** Tasas de crecimiento relativas (promedio \pm desviación estándar) de las rosetas de *Catopsis nutans* sembradas en dos localidades de bosque tropical caducifolio de Morelos. Las tasas de crecimiento de altura de la roseta, peso seco y número de hojas fueron calculadas para 27 pares de rosetas hermanas después de un año de sembradas. 21

Índice de Figuras

Figura 1. Radiografía de un ejemplar de <i>Catopsis nutans</i> a la que se le introdujo una larva de lepidóptero que no se logra visualizar. El acercamiento corresponde a la capsula en desarrollo con las semillas en maduración	13
Figura 2. Individuo de <i>Catopsis nutans</i> , plantado sobre un tubo de barro	14
Figura 3. Inflorescencias de <i>Catopsis nutans</i> con daño por herbivoría.....	18
Figura 4. Daño foliar y de tallo causado por herbívoros en un ejemplar de <i>Catopsis nutans</i> en el bosque de San Andrés de la Cal.....	19
Figura 5. A) Individuo de <i>C. nutans</i> con herbivoría de tallo. B) Tallo de <i>C. nutans</i> con herbivoría. C) Ejemplar de <i>C. nutans</i> , muerto por efecto de la herbivoría de tallo en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos.....	20
Figura 6. Ejemplar de polilla perteneciente a la familia Pyralidae	21
Figura 7. Efecto de la herbivoría en la adecuación relativa de <i>Catopsis nutans</i> en dos poblaciones donde la presión por herbívoros difiere (baja herbivoría y alta herbivoría).....	22

Resumen

La herbivoría es una de las interacciones antagónicas más comunes y puede tener efectos negativos en la adecuación de las plantas, sin embargo, poco se conoce acerca del efecto sobre la abundancia de especies epífitas de amplia distribución. En el bosque tropical caducifolio (BTC) de Morelos se conocen muy pocas poblaciones de *Catopsis nutans*, una especie de bromelia ampliamente distribuida en México. En una de las primeras poblaciones conocidas de *Catopsis nutans* (San Andrés de la Cal) las plantas observadas estaban fuertemente consumidas por larvas de lepidóptero y no se ha vuelto a observar a esta especie de bromelia. En este estudio probamos experimentalmente si la baja abundancia de *C. nutans* en el BTC de San Andrés de la Cal es por efecto de la herbivoría. A partir de una población densa de *C. nutans* en Nueva Santa María, Cuernavaca, se seleccionaron 30 plantas con dos ramets, éstos fueron separados, etiquetados, medidos (número de hojas, altura y peso húmedo), fijadas a un soporte artificial (tubos de barro), y sorteados entre dos tratamientos: a) reintroducida a la zona de colecta original o b) introducida al BTC de San Andrés de la Cal. Después de un año, la proporción de ramets con inflorescencias y la tasa de crecimiento relativo fueron similares entre tratamientos, lo que muestra que en ambas localidades los ramets de *C. nutans* crecen igual. Sin embargo, en San Andrés de la Cal la frecuencia de herbivoría fue 1.5 veces mayor y la florivoría 2.9 mayor que Nueva Santa María, y fue la única localidad donde los herbívoros ocasionaron la muerte de plantas por el consumo de tallos. Los efectos concatenados de los herbívoros sugieren que, en San Andrés de la Cal, la herbivoría reduce la adecuación de *C. nutans* en un 40%. Por lo tanto, nuestros resultados sugieren que las diferencias en la frecuencia de herbivoría entre poblaciones podrían explicar la erradicación local de *C. nutans*.

Introducción

El estudio de las interacciones bióticas es la base para comprender la dinámica de las poblaciones, comunidades y ecosistemas (Stoner *et al.* 2007). Las interacciones bióticas son aquellas relaciones que se establecen entre al menos dos organismos de una o más especies (Boege *et al.* 2011). Las interacciones pueden clasificarse de acuerdo al resultado de éstas en los organismos que las establecen, es decir, si al interactuar se aumenta o disminuye su adecuación, por lo que se pueden considerar dos tipos generales de interacciones, mutualistas, en las que aumenta la adecuación de los organismos de ambas especies interactuantes (e.g. polinización) y antagónicas, en las cuales la adecuación de los organismos de al menos una de las especies interactuantes aumenta, mientras que la de los organismos de la otra especie disminuye (e.g. herbivoría, parasitismo)(Rico-Gray 2001).

La herbivoría es una interacción antagónica, ya que en este tipo de interacción los consumidores primarios reducen el tejido de organismos vegetales (Dirzo 1984; Crawley 2009) También es considerada una de las interacciones de mayor impacto en las comunidades vegetales, debido a que juega un importante papel en la estructura de la vegetación (Coley y Barone 1996; Marquis 1984). El impacto de la herbivoría depende del tejido consumido (hojas, estructuras de reproducción, meristemos) y de la intensidad y frecuencia del daño (Marquis 1984). A nivel individual, la depredación causada por herbívoros incluye la disminución de componentes de la adecuación biológica, tales como el crecimiento, supervivencia y reproducción, razón por la cual la herbivoría es considerada un importante agente selectivo en la evolución de las plantas (Salgado-Luarte y Gianoli 2010). A nivel poblacional, puede llegar a influir en la dinámica demográfica, la distribución y la abundancia de las especies vegetales (Coley *et al.* 1985; Marquis 1984).

La herbivoría puede ser un factor que incremente el riesgo de extinción en poblaciones de tamaño pequeño, debido a que puede incrementar la mortalidad de las plantas y con ello reducir más el tamaño de la población y ocasionar una disminución en la variabilidad genética. Particularmente, un menor tamaño poblacional está directamente

relacionado con la probabilidad de extinción de las plantas al ocasionar que las poblaciones sean más susceptibles a las fluctuaciones ambientales (Duncan y Young 2000).

Los insectos, al ser el grupo más abundante y diverso en el mundo, se consideran los principales consumidores de plantas (Granados-Sánchez *et al.* 2008). Particularmente en bosques tropicales, los insectos herbívoros causan el 75% del daño foliar (Coley y Barone 1996). Dentro de la clase Insecta los principales órdenes con especies de herbívoros son Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera, Diptera, Hemiptera y Orthoptera (Chapman 2009). En todos los casos los insectos se alimentan de partes de la planta en su estadio larval y en algunos también como adultos, pero el impacto como larvas y adultos es diferente (Chapman 2009). Por ejemplo, los lepidópteros en estadio larval suelen ser grandes consumidores de plantas y pueden ocasionar daños, pero en su etapa adulta se alimentan de néctar y son polinizadores de las plantas.

Los herbívoros tienen el potencial de afectar negativamente a los individuos de las poblaciones de plantas, y éstos a su vez, como respuesta al ataque, desarrollan estrategias adaptativas que permiten evadir o reducir el daño provocado (Beyaert *et al.* 2012), por lo que las plantas han desarrollado estrategias físicas, químicas y fisiológicas contra los herbívoros

Una de estas estrategias es la tolerancia, la capacidad que tienen las plantas para compensar la pérdida de tejido, lo que consiste en promover el crecimiento y reproducción después de daño (Rosenthal y Kotanen 1994). Los mecanismos de defensa física consisten en la producción de estructuras como tricomas y espinas, el incremento en la dureza de las hojas y el desarrollo de cutículas cerosas que disminuyen o evitan el ataque por herbívoros. Las defensas químicas son compuestos tóxicos que disminuyen la digestibilidad del tejido vegetal para los herbívoros, y estas defensas son principalmente derivadas de metabolitos secundarios de la planta (Meloni *et al.* 2012). Entre las defensas químicas más comunes están los fenoles, terpenos, alcaloides (Rosenthal y Berenbaum 1991; Karban y Baldwin 2000).

Por otro lado, como resultado de la coevolución con las plantas, los insectos han seleccionado mecanismos que les permiten evadir las defensas producidas por las plantas, por lo que la mayoría de los insectos se limitan a consumir sólo cierto número de especies de plantas, por lo que es posible clasificarlos de acuerdo con la diversidad taxonómica de las especies vegetales de las que se alimentan. Las especies de insectos monófagos son especialistas y se limitan a consumir sólo determinadas especies o géneros de plantas; las especies oligófagas se alimentan de una amplia variedad de plantas, pero se limitan a una familia en particular, y las especies polífagas o generalistas, se alimentan de más de una familia de plantas. (Jaenike 1990; Gatehouse 2002). Otra manera de clasificar a los insectos herbívoros es de acuerdo a la parte de la planta de la que se alimentan: folívoros (remueven o consumen hojas), florívoros (estructuras reproductivas), frugívoros (frutos), generadores de agallas, consumidores de raíces, succionadores de xilema-floema y minadores (Martínez-Ramos 2008; Strong *et al.* 1984).

Aunque hay una gran diversidad de plantas en el planeta, existen pocos estudios sobre la herbivoría en especies del dosel como en Bromeliaceae. La familia Bromeliaceae es originaria de América tropical y está compuesta por 3,248 especies, agrupadas en 58 géneros (Luther 2010). Esta familia se ha dividido en ocho subfamilias: *Bromelioidae*, *Puyoideae*, *Pitcairnioideae*, *Navioideae*, *Hechtioideae*, *Lindmanioideae*, *Brocchinioideae* y *Tillandsiioideae* (Givnish *et al.* 2011). *Tillandsiioideae*, con nueve géneros y 966 especies, es la subfamilia más grande y presenta la distribución más amplia dentro de las Bromeliaceae, ya que se distribuye mayormente en el norte de Los Andes y en Las Antillas, con distribución secundaria en México y Sudamérica (Espejo-Serna *et al.* 2005). La subfamilia está formada por los géneros *Alcantarea* (16 especies), *Catopsis* (21 especies), *Glomeropitcairnia* (2 especies), *Guzmania* (176 especies), *Mezobromelia* (9 especies), *Racinaea* (56 especies), *Tillandsia* (560 especies), *Vriesea* (187 especies) y *Werahuia* (73 especies; Givnish *et al.* 2011).

El género *Catopsis* fue descrito por Grisebach en 1864, comprende 21 especies que se distribuyen desde Estados Unidos hasta Brasil (Espejo-Serna *et al.* 2007; Martínez-Correa *et al.* 2014). En México, se encuentran distribuidas 18 de las 21 especies de *Catopsis* (Espejo-Serna 2012; González-Rocha 2014, Martínez-Correa *et al.* 2014). A pesar de la

amplia distribución de *Catopsis* en América y en México (Campeche, Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz; Espejo-Serna *et al.* 2005), fue hasta hace menos de un lustro que se reportó a *Catopsis paniculata* y *Catopsis nutans* en el estado de Morelos (González-Rocha 2014). Particularmente, la especie *Catopsis nutans* se conoce en dos municipios del estado de Morelos, que son Cuernavaca y Tepoztlán, en donde no ha vuelto a ser colectada u observada y los individuos donde fue observada originalmente estaban siendo consumidos por larvas de mariposas (A. Flores-Palacios y O. Orozco Ibarrola, colecta 1060, Herbarios HUMO; UAMIZ).

La herbivoría en bromelias epífitas del bosque tropical caducifolio ha sido poco explorada, y en pocas ocasiones se investigan las consecuencias que esta interacción puede tener sobre estas plantas. En este trabajo se probará experimentalmente si en una localidad donde *C. nutans* es extremadamente escasa, su rareza puede deberse a los daños causados por sus herbívoros.

Antecedentes: Herbivoría en bromelias

Las bromelias en conjunto con orquídeas, helechos y aráceas constituyen el principal componente epífita vascular en los bosques neotropicales (Gentry y Dodson 1987; Zotz 2013). Las plantas epífitas tienen un papel ecológico importante ya que proveen refugio y recursos a diferentes gremios de vertebrados e invertebrados, intervienen en la intercepción de humedad y nutrientes de la atmósfera (Zotz, 2010). Para los insectos herbívoros del dosel, las plantas epífitas representan una importante fuente de alimento (Benzing 1990; Frank 1983; Zotz 2016). El efecto que los herbívoros ejercen sobre las plantas depende del órgano atacado, del porcentaje de daño, de la edad y estado fisiológico de la planta y en sistemas como el bosque tropical caducifolio los patrones de herbivoría también están influenciados por la marcada estacionalidad entre la temporada húmeda y seca.

La remoción o daño sobre las hojas (folivoría) es el tipo de herbivoría que más se ha estudiado y existe evidencia que demuestra que la pérdida de hojas afecta la adecuación de las plantas (Marquis 1984). Magalhães *et al.* (2012) realizaron un estudio en el arboreto del instituto de investigación del Jardín botánico de Rio de Janeiro, acerca del consumo de hojas de la bromelia *Aechmea blanchetiana* (Bromeliaceae) por *Acetroptera pulchella* (Chrysomalidae, Hispinae). Los autores determinaron la preferencia alimenticia del insecto; también colectaron hojas jóvenes y maduras para determinar la preferencia del insecto sobre la región (terminal y basal) consumida en las hojas y cuantificaron las estrategias morfo-fisiológicas, mecánicas y nutricionales anti-herbivoría. Entonces, demostraron que *Acetroptera pulchella* tiene un patrón selectivo de alimentación, ya que concentraba su ataque en la región media-basal de hojas maduras y evitaba las hojas maduras gruesas y con bajo contenido de nitrógeno.

Schmidt y Zotz (2000), en el bosque húmedo tropical de la reserva Isla Barro Colorado, en Panamá, estudiaron el daño por herbivoría en *Vriesea sanguinolenta* (Bromeliaceae) durante un periodo de tres años. Encontraron que los ataques eran causados por larvas de *Napaea eucharilla* (Lepidoptera: Riodinidae), quienes consumieron anualmente el 4.4% del área foliar, lo que provocó la muerte del 2.2% de los individuos. Concluyeron que los ataques de insectos a epífitas vasculares puede tener un efecto negativo en la adecuación de las plantas, incluso causar la muerte. Posteriormente encontraron que la mortalidad anual de *V.sanguinolenta* inducida por folívoros puede ser del 81% (Schmidt y Zotz 2002).

Winkler *et al.* (2005), cuantificaron la herbivoría de tallos, hojas y flores en plantas epífitas de cinco helechos del bosque mesófilo de montaña en Xalapa, Veracruz. Registraron que la pérdida foliar fue alta en helechos (>60%) pero baja en orquídeas (máximo de 31.7%) y bromelias (máximo = 15%), lo cual no tiene efecto en la adecuación de las plantas. La florivoría en las bromelias *Tillandsia juncea*, *T. deppeana* y *T. punctulata* redujo la fecundidad entre el 14% y 18% y la mortalidad de ramets de bromelias osciló entre un 1% en *Catopsis sessiliflora* y un 31% en *T. deppeana*. Concluyeron que la florivoría y la herbivoría de tallos tienen mayores repercusiones en bromelias epífitas que la folivoría, ya que el consumo de tallos disminuye la fecundidad y ocasionan la mortalidad de las plantas,

mientras que la florivoría reduce el número de flores para llevar a cabo el intercambio genético, la formación de frutos y dispersión de semillas.

Cascante-Marín *et al.* (2009) estudiaron el efecto de la florivoría en el éxito reproductivo de *Werauhia gladioliflora* (Bromeliaceae). Encontraron que el 70% de la producción de frutos disminuyó debido a la pérdida de flores causada por la avispa *Eurytoma werauhia* (Hymenoptera: Eurytomidae?), por lo que el éxito reproductivo de *W. gladioliflora* es afectado por la florivoría de la avispa.

Orozco-Ibarrola *et al.* (2015) cuantificaron el efecto de la florivoría sobre el éxito reproductivo de cinco especies de bromelias epífitas, *Tillandsia achyrostalys*, *T. caput-medusae*, *T. hubertiana*, *T. schiedeana*, y *T. recurvata* en un bosque tropical caducifolio de Morelos. Encontraron distintos tipos de daño en las brácteas de las inflorescencias de las bromelias, desde el consumo parcial a total. Las larvas de *Strymon serapio* (Lepidoptera: Lycaenidae) fueron reconocidos como uno de los herbívoros que causaron daño a las inflorescencias. También registraron daño posiblemente ocasionado por una especie de *Eurytoma* (Hymenoptera: Eurytomidae) en las brácteas de *T. caput-medusae*. Concluyen que la florivoría tiene efecto negativo en el éxito reproductivo de las especies de *Tillandsia* ya que la producción de frutos disminuyó hasta en un 89%.

Gómez-Rosas (2015) realizó un estudio sobre la mortalidad de *Tillandsia* causada por herbivoría de tallos en un bosque tropical caducifolio de Morelos. Registró un 4.4% anual de mortalidad por herbivoría entre tres especies del género *Tillandsia* (3.5% a 5.5%); esta frecuencia de daño podría explicarse por características propias de las bromelias que las hacen de difícil consumo, en conjunto con la regulación por depredadores y parásitos que modifican la presencia de herbívoros. La herbivoría de tallos es particularmente importante en bromelias, ya que al ser consumido el tallo y la base de las hojas, la ruptura del tallo causa la muerte de la planta, ya que hay dominancia de los meristemas apicales del tallo y aquellos de la base se activan en la madurez de la roseta.

En el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, la comunidad de bromelias epífitas es mucho más abundante que otros grupos de epífitas como orquídeas,

helechos o crasuláceas (Vergara-Torres *et al.* 2010; Cortes-Anzures 2015). Entre las bromelias, las especies más abundantes son *T.recurvada*, *T. schiedeana* y *T. hubertiana*, otras especies de bromelias son excepcionalmente raras como *T. cryptantha* y *C. nutans*. De hecho, a pesar de su amplia distribución, el género *Catopsis* fue reportado para Morelos recientemente y *Catopsis nutans* de esta localidad (González-Rocha 2014). La rareza de estas especies las hace susceptibles a ser erradicadas (extinción local) (Duncan y Young 2000) y su erradicación puede ser causada por herbívoros, especialmente en *Catopsis nutans*, pues es una especie cuyas hojas carecen de defensas físicas como la dureza y la cubierta densa de tricomas que tienen otras bromelias de la zona.

Hipótesis

El bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal es el sitio de colecta del primer *Catopsis* conocido para Morelos (*C. nutans*, González-Rocha 2014); pero las plantas observadas estaban fuertemente consumidas por larvas de lepidóptero (A. Flores-Palacios y O. Orozco Ibarrola, colecta 1060, Herbarios HUMO; UAMIZ). Debido a que *C. nutans* es una especie de bromelia escasa y con un indumento menos denso que otras especies de bromelias epífitas del bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, es posible que su baja frecuencia sea causada por una fuerte presión por herbívoros, pues a pesar del amplio y sistemático trabajo realizado en la zona, sólo ha sido encontrada en una ocasión. Si los herbívoros han limitado el desarrollo de poblaciones de *C. nutans* en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, es de esperarse que plantas de *C. nutans* que sean introducidas a la zona antes mencionada, serán consumidas por herbívoros. Sin embargo, es posible que la baja abundancia sea debido a la falta de adaptaciones ecofisiológicas por parte de *C. nutans* para habitar en esta zona; en tal caso, plantas introducidas no serán consumidas por herbívoros, pero mostrarán bajas tasas de crecimiento y mayor mortalidad.

Objetivos

General

Determinar experimentalmente si la baja abundancia de *Catopsis nutans* en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos es ocasionada por la acción de herbívoros.

Específicos

1. Estimar la frecuencia de la herbivoría en plantas de *Catopsis nutans* introducidas en el bosque tropical caducifolio, de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos.
2. Estimar las tasas de crecimiento y supervivencia de *Catopsis nutans* en bosque tropical caducifolio, de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos.
3. Identificar a las especies de insectos herbívoros de *Catopsis nutans* en San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos.

Materiales y métodos

Área de Estudio

El trabajo se desarrolló en el bosque tropical caducifolio de la barranca de “Nueva Santa María” (Cuernavaca)” y del Ejido San Andrés de la Cal (Tepoztlán). La barranca de Nueva Santa María se encuentra ubicada en Cuernavaca, Morelos, (18°54'49.52"N y 99°15'9.09" W 1400-1500 ms.n.m.). El tipo de vegetación predominante en la zona de estudio es bosque tropical caducifolio, el clima es templado subhúmedo, la temperatura media anual de 21°C y la precipitación media anual es de 1558 mm (Sistema Nacional del Agua 2015) El ejido de San Andrés de la Cal se encuentra ubicado en Tepoztlán, Morelos, México (18°57'22.22" N y 99°06'50.2" W 1480-1670 ms.n.m.). El tipo de vegetación es bosque tropical caducifolio, el clima es semicálido subhúmedo, la temperatura media anual es de 20°C y la precipitación media anual es de 1200 mm (Ruiz-Rivera 2001). En San Andrés de la Cal, *Catopsis nutans* fue registrada de bosque tropical caducifolio que se desarrolla sobre un derrame de lava (A. Flores-Palacios y O. Orozco Ibarrola, colecta 1060, Herbarios HUMO; UAMIZ), este bosque está constituido por al menos 32 especies de árboles las especies más abundantes son *Sapium macrocarpum* (32% de los individuos), *Ipomoea pauciflora* (8%) y *Quercus obtusata* (6%) y en éste bosque se conocen el menos 15 especies de holoepífitas (epífitas verdaderas; Cortes-Anzures 2015).

Diseño experimental

Se colectaron plantas de *Catopsis nutans* en la barranca de Nueva Santa María, Cuernavaca, Morelos. Para la colecta se seleccionaron 30 plantas con dos ramets, sin daño aparente causado por herbívoros. Las plantas colectadas fueron transportadas al laboratorio de Biología Integrativa II del CIβγC. Con la finalidad de evitar la introducción de insectos herbívoros entre zonas y la presencia de los mismos en las plantas las plantas fueron revisadas cuidadosamente, adicionalmente se les tomaron radiografías para buscar larvas en el interior de las rosetas, tal como se hace para verificar la presencia de larvas en semillas y tubérculos (Hansen *et al.* 1992). Utilizando una máquina de rayos X portátil de fase simple,

tipo convencional (SOYEE con capacidad de 100kvp), se tomaron placas de $8 \times 10''$, en película sensible a verde para radiografía convencional, con 30 mA y cada placa se reveló manualmente con la técnica tradicional. Sin embargo, durante las pruebas realizadas no fue posible distinguir larvas o insectos que fueron intencionalmente introducidos dentro de las rosetas, aunque en las cápsulas se distinguieron semillas en formación (Figura 1). Como medida alternativa se aplicó insecticida de contacto (Meltdown), éste se aplicó como una única dosis de 0.8 ml \times litro. Cada planta fue hidratada 24 horas previas a la adición del insecticida, con el fin de evitar daño foliar. El insecticida se aplicó de forma manual, por aspersión utilizando una bomba para fumigación.



Figura 1. Radiografía de un ejemplar de *Catopsis nutans* a la que se le introdujo una larva de lepidóptero que no se logra visualizar. El acercamiento corresponde a la capsula en desarrollo con las semillas en maduración.

Con ayuda de unas tijeras de podar, de cada planta se separaron los ramets (rosetas) y se etiquetaron, manteniendo la identidad de la planta a la que pertenecían, en el corte del rizoma se aplicó una solución comercial de cloruro de benzalconio (500 mg) y clorhexidina de digluconato (200 mg, Bayer), para evitar infecciones por hongos, bacterias y ayudar a que secura la zona cortada del rizoma.

De cada ramet se midió la altura desde la base de la roseta hasta la punta de la hoja más larga. Para obtener el peso húmedo cada ramet, éste fue sumergido en agua por 24 horas (Cuadro 1). Posteriormente se pesaron (peso húmedo) y cada roseta se fijó con alambre a un tubo de barro (Figura 2) para garantizar que las plantas tuvieran un soporte estable y minimizar la interacción de la planta con el árbol hospedero (Victoriano-Romero 2013).



Figura 2. Individuo de *Catopsis nutans*, plantado sobre un tubo de barro

Una vez plantadas las rosetas en los tubos de barro, se sortearon entredos tratamientos: a) reintroducida a la zona de colecta original (Nueva Santa María) y b) introducida al bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal. Se cuidó que ramets originados de la misma planta nunca quedaran en el mismo tratamiento, para garantizar un diseño pareado; sin embargo, sólo se lograron 27 pares de ramets, puesto que durante la manipulación se rompieron los ramets de tres plantas. En cada zona se seleccionaron seis árboles y cada uno en ellos se amarró un máximo de 5 tubos de barro a alturas entre 3-4 m. Las rosetas que se sortearon a cada localidad no difirieron en su altura, peso humeado, ni en el número de hojas (prueba de t para datos pareados, Cuadro 1).

Cuadro 1. Altura, peso y número de hojas (promedio \pm desviación estándar) de las rosetas de *Catopsis nutans* sembradas en dos localidades de bosque tropical caducifolio de Morelos.

Variable	Zona		t	P
	Nueva Santa María (n=27)	San Andrés de la Cal (n=27)		
Altura (cm)	18.28 \pm 4.77	16.07 \pm 4.53	1.04	0.31
Peso (g)	24.25 \pm 16.22	23.02 \pm 11.67	0.076	0.94
Número de hojas	10 \pm 3	10 \pm 2	0.446	0.66

Las plantas fueron visitadas quincenalmente y se registró la presencia de herbívoros y/o de signos de herbivoría, su supervivencia, el crecimiento de ramets laterales y/o de inflorescencias. En caso de encontrar herbívoros causantes de daño, una muestra fue colectada para su determinación taxonómica. Después de un año, las plantas fueron recolectadas y se tomaron nuevamente las medidas de altura, número de hojas y peso. Durante el experimento se evitó que las plantas introducidas a San Andrés de la Cal dispersaran semillas (quitando infrutescencias inmaduras), para evitar la propagación de las plantas introducidas.

Análisis estadístico

Para estimar el peso seco, se seleccionaron 27 plantas de la muestra total con diferentes alturas (7cm a 30cm). Las plantas seleccionadas fueron medidas y secadas en un horno de convección (FD 115-UL, Binder), a 40°C, durante 4 días para obtener el peso seco. Una vez obtenido el peso seco se realizó un análisis de regresión lineal múltiple (Zar 2010) para obtener un modelo que permitiera conocer el peso seco de las plantas no sacrificadas. El modelo que se obtuvo ($F = 38.58$, g. l. = 2, 23, $P < 0.0001$, $r^2 = 0.877$) para estimar el peso seco de toda la muestra, acotando la ordenada al origen, fue:

$$\text{Peso Seco} = 0.513 \times \text{altura} + 0.444 \times \text{número hojas}$$

Las tasas de crecimiento relativo para el crecimiento en número de hojas (ΔH), peso húmedo (Δc), y altura (Δa) se calcularon con las fórmulas:

$$\Delta H = \frac{\# \text{Hojas}_{\text{final}} - \# \text{Hojas}_{\text{inicial}}}{\# \text{Hojas}_{\text{final}}}$$

$$\Delta c = \frac{\text{Peso}_{\text{final}} - \text{Peso}_{\text{inicial}}}{\text{Peso}_{\text{final}}}$$

$$\Delta a = \frac{\text{Altura}_{\text{final}} - \text{Altura}_{\text{inicial}}}{\text{Altura}_{\text{final}}}$$

Las tasas de crecimiento se compararon entre zonas (sitio original y sitios de trasplante) con pruebas de t para muestras no independientes (pareadas; Zar 2010). Este análisis permite controlar el efecto de la identidad de la planta (genet) y comparar el efecto del tratamiento experimental.

Para comparar la frecuencia de herbivoría en inflorescencias entre ramets y la mortalidad por herbívoros se utilizó el método binomial de comparación de más de dos proporciones basado en el estadístico χ^2 (Zar 2010).

Para medir el efecto en la adecuación, se multiplicó una cohorte hipotética de 100 plantas por las probabilidades de transición entre eventos (e.g. con florivoría y sin florivoría) en el ciclo de crecimiento anual de esta especie. La adecuación relativa(\hat{w}) se calculó como el cociente entre el número final de plantas reproductivas con herbivoría en cada población entre el número final de plantas reproductivas sin herbivoría más alto observado en las poblaciones.

Resultados

Durante el monitoreo de las plantas que se encontraban en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, el 44.4% de las plantas introducidas produjeron inflorescencia durante los meses de julio a octubre, de las cuales el 22% presentaron daño por herbivoría en inflorescencia. (Figura3). En el sitio de colecta original, (Nueva Santa María) el 59% de las plantas produjeron inflorescencia durante los meses de junio a octubre y se registró que el 7.5% de las plantas tenían daño por herbivoría en inflorescencia.

El análisis estadístico no mostró diferencia significativa ($\chi^2=1.33$, $P > 0.05$) en la proporción de plantas que produjeron inflorescencia entre ambas zonas; sin embargo, se encontraron diferencias significativas ($\chi^2=3.18$, $P < 0.05$) en la proporción de inflorescencias con herbivoría, siendo la herbivoría más frecuente en San Andrés de la Cal.



Figura 3. Inflorescencias de *Catopsis nutans* con daño por herbivoría.

En cuanto a la presencia de herbivoría en las plantas que se encontraban en San Andrés de la Cal, el 22.2% presentaron daño foliar causado por herbívoros (Figura4). En la zona de Nueva Santa María el 15% de las plantas se observó porcentaje de plantas con daño foliar provocado por herbívoros, en esta localidad no se registró mortalidad de las plantas por efecto de la herbivoría (Cuadro 2). El análisis estadístico no mostró diferencia significativa ($\chi^2= 0.750$, $P > 0.05$) en cuanto a la proporción de plantas con daño por herbívoros entre las zonas de estudio. Sólo en San Andrés de la Cal se registró la muerte de un individuo por la acción de los herbívoros (Cuadro 2, Figura 5).



Figura 4. Daño foliar y de tallo causado por herbívoros en un ejemplar de *Catopsis nutans* en el bosque de San Andrés de la Cal.

Cuadro 2. Porcentaje de mortalidad de plantas de *Catopsis nutans* por herbívoros después de un año de monitoreo en dos zonas de bosque tropical caducifolio de Morelos.

Zona de estudio	N	% de mortalidad
San Andrés de la Cal	27	4%
Nueva Santa María	27	0%



Figura 5. A) Individuo de *C. nutans* con herbivoría de tallo. B) Tallo de *C. nutans* con herbivoría. C) Ejemplar de *C. nutans*, muerto por efecto de la herbivoría de tallo en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos.

Las tasas de crecimiento relativo para la altura de las plantas, el peso y el número de hojas fueron similares entre las zonas de estudio (Cuadro 3), lo que sugiere que el desempeño de las plantas es similar entre las localidades del bosque.

Cuadro 3. Tasas de crecimiento relativas (promedio \pm desviación estándar) de las rosetas de *Catopsis nutans* sembradas en dos localidades de bosque tropical caducifolio de Morelos. Las tasas de crecimiento de altura de la roseta, peso seco y número de hojas fueron calculadas para 27 pares de rosetas hermanas después de un año de sembradas.

	Tasa de crecimiento			
	Nueva Santa María	San Andrés de la Cal	t	P
Altura (cm)	0.229 \pm 0.253	0.264 \pm 0.267	0.469	0.642
Peso (g)	0.285 \pm 0.213	0.137 \pm 0.421	1.557	0.131
Número de hojas	0.400 \pm 0.196	0.351 \pm 0.164	0.862	0.396

Durante el monitoreo de las plantas en la zona de San Andrés de la Cal se registró la presencia de una pupa de lepidóptero en una planta con señales de herbivoría foliar, esta se conservó hasta la eclosión del adulto y corresponde a una especie de la familia Pyralidae (Figura 6).



Figura 6. Ejemplar de polilla perteneciente a la familia Pyralidae

Al concatenar la secuencia de eventos que ocurren en las poblaciones de *C. nutans* y estimar la adecuación relativa, incluyendo la supervivencia de plantas y la producción de inflorescencias (Figura 7), la adecuación en San Andrés de la Cal fue menor debido a la mayor presión por herbivoría que en la localidad donde la presión por herbívoros es menor (Nueva Santa María).

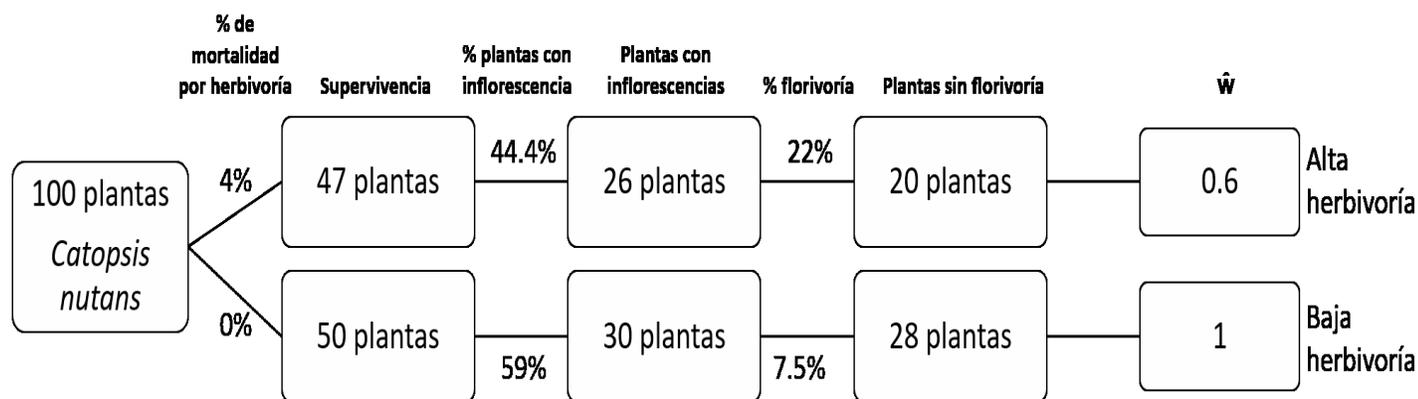


Figura 7. Efecto de la herbivoría en la adecuación relativa de *Catopsis nutans* en dos poblaciones donde la presión por herbívoros difiere (baja herbivoría y alta herbivoría).

Discusión

La herbivoría es una de las interacciones más importantes debido a que los herbívoros pueden reducir la adecuación de las plantas al eliminar área foliar disponible para capturar energía, y como consecuencia disminuir el crecimiento y la reproducción o directamente disminuir la oferta de flores, la producción de frutos u ocasionar muerte de la planta (Schmidt y Zotz 2000, 2002; Winkler *et al.* 2005; Orozco-Ibarrola *et al.* 2015). Nosotros probamos experimentalmente, en un bosque tropical caducifolio, si la ausencia de *C. nutans* es ocasionada por efecto de la herbivoría y nuestros resultados apuntan a que la herbivoría en esta zona disminuye la fecundidad y aumenta la mortalidad de *C. nutans*.

El tipo de vegetación en el cual habitan las epífitas vasculares es importante, ya que genera escenarios micro-ambientales que proveen las condiciones necesarias para el mantenimiento de sus poblaciones (Hietz *et al.* 2006; Rojas-Zárate y Mondragón 2016). En el bosque tropical caducifolio la abundancia de bromelias epífitas es baja, comparada con bosques con climas más lluviosos y frescos (e.g. Bosque mesófilo de montaña) (Gentry y Dodson 1987), lo que sugiere que en el bosque tropical caducifolio falta lluvia para el desarrollo de una flora epífita más abundante (Gentry y Dodson 1987; García-Franco 1996; Zotz y Hietz 2001; De La Rosa-Manzano *et al.* 2014). Debido a la marcada estacionalidad del bosque tropical caducifolio, durante la estación seca se modifican las condiciones microambientales a lo largo de la copa de los árboles, como la incidencia de luz solar, la temperatura y humedad del aire, estos cambios estacionales pueden tener un efecto directo en las tasas de crecimiento y reproducción de las bromelias epífitas (Graham y Andrade 2004; Ruiz-Córdova *et al.* 2014). En nuestro estudio planteamos la posibilidad de que *Catopsis nutans* no se encuentra adaptada a las condiciones ambientales presentes en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, por lo cual esperábamos que presentara bajas tasas de crecimiento en comparación con el sitio donde aún se encuentra (Nueva Santa María). Nuestros resultados sugieren que el crecimiento de las plantas de *C. nutans* fue similar entre sitios, a pesar de las condiciones ambientales presentes en cada sitio. En general las plantas epífitas presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permiten reducir la temperatura foliar, enfrentar condiciones de alta irradiancia o de

sombra y tolerar la escasez de agua en el dosel (Benzing 2000, Graham y Andrade 2004; Silvestro *et al.* 2014), el cual es el principal factor limitante en el crecimiento y supervivencia de estas plantas (Zotz *et al.*, 2010). Una de las modificaciones principales en las bromeliáceas epífitas son los tricomas foliares, especializados en la captación de agua, nutrientes y protección contra la radiación solar, la cubierta y densidad de los tricomas varían de acuerdo con la especie. *Catopsis nutans* es una especie con una densidad media de tricomas, que tienen como principal función la fotoprotección, ya que pueden reflejar del 20 al 40% de la luz (Palací *et al.* 2004), y también presenta ceras epicuticulares, las cuales reflejan la luz y se ha demostrado que en sitios con una demanda evaporativa alta, disminuyen la permeabilidad de la cutícula y reducen la evapotranspiración (Helbsing *et al.* 2000). Nuestros resultados sugieren que la población de *C. nutans* de Nueva Santa María tiene suficiente plasticidad fisiológica para colonizar otros sitios de bosque tropical caducifolio de Morelos, y la ausencia de *C. nutans* en estas áreas es ocasionada por otros factores que limitan la dispersión o la supervivencia de plantas que migran a ellos. Esta plasticidad fisiológica ya se ha observado en otras epífitas vasculares y permite que las plantas enfrenten las altas variaciones microclimáticas que ocurre en el dosel a lo largo del día (De la Rosa Manzano *et al.* 2014).

La herbivoría de hojas puede tener un impacto negativo debido a que la reducción del área foliar disminuye la capacidad fotosintética y puede disminuir el crecimiento de la planta (Marquis 1992). En este estudio estimamos que el porcentaje anual de daño en hojas y herbivoría de tallo de *C. nutans* en San Andrés de la Cal fue 22% con una mortalidad del 4%. En la misma zona de estudio, Gómez-Rosas (2015) reportó que la mortalidad anual por efecto de la herbivoría de tallo en *Tillandsia hubertiana* fue del 5.5%, en *Tillandsia* spp. (tipo tanque) fue de 4.7% y en *T. caput-medusae* fue del 3.5%, con un porcentaje general de mortalidad de 4.4%, similar al registrado en nuestro estudio. El porcentaje de daño y mortalidad registrado en San Andrés de la Cal es similar con otros estudios realizados en herbivoría de bromelias epífitas. Magalhães *et al.* (2012) encontraron que en la bromelia *Aechmea blanchetiana* la pérdida de área foliar fue menor del 5%. Schmidt y Zotz (2000, 2002), encontraron en *Vrisea sanguinolenta* tasas anuales de folivoría que oscilaron entre 4.1% y 8.4%, con una tasa media anual de mortalidad del 2.2% y hasta un 81%. Winkler *et al.* (2005) registraron un promedio general de área foliar pérdida del 1.3% en orquídeas y

bromelias epífitas y la mortalidad por herbivoría de tallos oscilo entre 1% en *Catopsis sessiliflora* y 31% en *T. deppeana*. Resalta que la mortalidad que se observó en el presente estudio en *C. nutans*, es mayor que la observada en *C. sessiliflora* (Winkler *et al.* 2005).

La herbivoría de tallo tiene efectos negativos en la supervivencia y reproducción de las bromelias epífitas, debido a que el herbívoro causa la muerte de la roseta principal y puede ocasionar que no se produzcan nuevos ramets (Cooper 2008; Gómez-Rosas 2015). La persistencia de individuos adultos en las poblaciones de bromelias está ligada significativamente a la permanencia de las poblaciones (Mondragón *et al.* 2004; Zotz *et al.* 2005; Mondragón *et al.* 2015), Por lo que la mortalidad de adultos provocaría que las poblaciones de *C. nutans* no persistan en las localidades estudiadas, ya que disminuiría la fecundidad al eliminar rosetas maduras con potenciales inflorescencias y semillas para la dispersión. El efecto de un herbívoro sobre las poblaciones de bromelias epífitas implica una fuerte presión de selección, especialmente si las poblaciones son pequeñas (Duncan y Young 2000). Entonces, poblaciones con pocos individuos tienen mayor riesgo de extinción a pesar de ser perennes o clonales (Duncan y Young 2000), y este riesgo es mayor por los efectos directos de la herbivoría. Por ejemplo, en Islas oceánicas la introducción de herbívoros es una de las principales causas de la extinción de plantas. Cooper (2008) reporta que una especie de curculionido introducido a Florida es la principal amenaza para la supervivencia de las poblaciones de *Tillandsias* silvestres, pues los individuos de esta especie ovipositan en la base de las hojas y las larvas consumen los tallos causando la muerte de las plantas. Nuestro experimento muestra que, a pesar de haber introducido pocas plantas a San Andrés de la Cal, éstas fueron detectadas por la fauna de herbívoros locales y causaron mayor mortalidad que en la población de donde provenían.

La pupa de lepidóptero, perteneciente a la familia Pyralidae, fue registrada en una planta de *C. nutans* con herbivoría de tallo y hoja. El daño provocado por esta larva en el individuo de *C. nutans*, fue tan severo que causó la muerte de la planta. Gómez-Rosas (2015) en la misma zona de estudio registró la presencia de varias larvas que pertenecen a la familia Pyralidae, las cuales se encontraban consumiendo parte del tejido de la base de las hojas y tallo de *Tillandsia*, causando frecuentemente la muerte de estas plantas hospederas.

La florivoría implica todo daño ocasionado por un herbívoro a cualquier estructura reproductiva de las plantas (McCall e Irving 2006). El daño en órganos reproductivos tiene efectos negativos directos e inmediatos en la fecundidad de las plantas (McCall e Irving 2006). Winkler *et al.* (2005) observaron herbivoría en inflorescencias de tres especies de bromelias epífitas (*Tillandsia juncea*, *T. deppeana* y *T. punctulata*) en las que la fecundidad se redujo en un 18% por efecto de la herbivoría. Nosotros encontramos que, en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, el 22% de las plantas de *Catopsis nutans* presentaron daño en sus inflorescencias, lo cual sólo es superior al porcentaje de inflorescencias dañadas por florivoros en *T. recurvata*, pero menor a otras *Tillandsia* simpátricas, donde el porcentaje de plantas con inflorescencias dañadas siempre fue mayor al 40% (Orozco-Ibarrola *et al.* 2015). El daño por florivoros disminuye la producción de frutos y potencialmente el reclutamiento de nuevos individuos por vía sexual, la cual contribuye a la regeneración poblacional y a la fundación de nuevas poblaciones (Cook 1985).

De acuerdo con las características del daño provocado a las inflorescencias de *C. nutans*, éste probablemente fue ocasionado por larvas de *Eurytoma*, avispas parasitoides que ovipositan en yemas florales y cuyas larvas se alimentan de polen inmaduro de bromelias (Cascante-Marín *et al.* 2009). La presencia de daño a inflorescencias por *Eurytoma* ya ha sido sugerido por Orozco-Ibarrola *et al.* (2015) en San Andrés de la Cal, principalmente en la bromelia epífita *T. caput-medusae*, en la cual las larvas se desarrollaban en el ovario permitiendo la formación de flor, pero reducían la producción de frutos. Cascante-Marín *et al.* (2009) mencionan que la producción de frutos de la bromelia *Werauhia gladioliflora* se redujo en un 70% debido a la presencia de larvas de *Eurytoma*. Nuestros resultados muestran que el daño en inflorescencias tiene un efecto directo en la reproducción de *C. nutans*, debido a que ninguna de las plantas que presentó daño formó flores, por lo que no hubo desarrollo de frutos ni de semillas.

La herbivoría foliar y de tallo afecta de manera negativa a las plantas de *Catopsis nutans*, especialmente en la zona donde hipotetizamos que los herbívoros contribuyeron a su erradicación, es decir, San Andrés de la Cal. Esta fue la única localidad en la que se registró mortalidad por herbivoría y menos de la mitad de las plantas que sobrevivieron

produjeron inflorescencias (44%), mientras que exactamente la mitad (22%) de las inflorescencias generadas tuvieron daño causado por herbívoros.

Los valores de adecuación relativa entre las poblaciones muestran que la herbivoría es una fuerte presión de selección sobre de *Catopsis nutans* en San Andrés de la Cal, ya que reduce la adecuación, tanto por aumentar la mortalidad como por disminuir la reproducción y potencialmente el establecimiento de nuevas plántulas. Este es el primer estudio en demostrar el efecto de la herbivoría sobre la viabilidad poblacional de las bromelias epífitas en un bosque tropical seco. Sin embargo, son necesarios más trabajos, donde por más tiempo se entiendan los efectos de los herbívoros y se modele la dinámica demográfica de poblaciones de bromelias bajo el efecto o no de sus herbívoros.

Literatura citada

- Benzing, D. H. 1990. Vascular epiphytes: general biology and related biota. *Cambridge University Press*.
- Benzing, D. H. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. *Cambridge University Press*.
- Beyaert, I.; Köpke, D.; Stiller, J.; Hammerbacher, A.; Yoneya, K.; Gershenzon, J. y Hilker, M. 2012. Can insect egg deposition ‘warn’ a plant of future feeding damage by herbivorous larvae? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 101–108.
- Boege, K. y Del Val, E. 2011. Bichos vemos, relaciones no sabemos: diversidad e importancia de las interacciones bióticas. *Ciencias* 102: 5–11.
- Cascante-Marín, A.; Wolf, J. H. y Oostermeijer, J. G. 2009. Wasp florivory decreases reproductive success in an epiphytic bromeliad. *Plant Ecology* 203: 149–153.
- Chapman, R. F. 2009. Foraging and food choice in phytophagous insects. *Chemical Ecology*. 71–101
- Crawley, M. J. 2009. Plant–herbivore dynamics. *Plant Ecology Second Edition* 401–474
- Coley, P. D. y Barone, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305–335.
- Coley, P. D.; Bryant, J. P. y Chapin, F. S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895–899.
- Cook R.E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. *Yale University Press*. 259–296
- Cooper, T. M. 2008. Seasonality and abundance of *Metamasius callizona* (Coleoptera: Dryophthoridae), an invasive insect herbivore, on two species of *Tillandsia* (Bromeliaceae) in Florida. *Journal of Natural History* 42: 2721–2734.
- Cortes-Anzures, B. O. 2015. Distribución de epífitas entre forofitos de un bosque tropical caducifolio sobre suelo volcánico de Tepoztlán, Morelos, así como el efecto de *Quercus obtusata* y *Sapium macrocarpum* sobre la germinación de *Encyclia spatella* y *Guarianthe aurantiaca*. Tesis de Maestría (Biología Integrativa de la

- Biodiversidad y la Conservación), Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos, México.
- Dirzo, R. 1984. Insect–plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. *Springer*. 209–224
- De la Rosa-Manzano, E.; Andrade, J. L.; Zotz, G. y Reyes-García, C. 2014. Respuestas fisiológicas a la sequía, de cinco especies de orquídeas epífitas, en dos selvas secas de la península de Yucatán. *Botanical Sciences* 92:607–616.
- Duncan, R. P. y Young, J. R. 2000. Determinants of plant extinction and rarity 145 years after European settlement of Auckland, New Zealand. *Ecology* 81: 3048–3061.
- Espejo-Serna, A. 2012. El endemismo en las *Liliopsida* Mexicanas. *Acta Botanica Mexicana* 100:195–257.
- Espejo-Serna, A.; López-Ferrari, A. R. y Ramírez-Morillo, I. 2005. Bromeliaceae. Flora de Veracruz, Instituto de Ecología A.C. 136
- Espejo-Serna, A.; López-Ferrari, A. R.; Martínez-Correa, N. y Pulido-Esparza, V. A. 2007. Bromeliad flora of Oaxaca, Mexico: richness and distribution. *Acta Botánica Mexicana*, 81:71–147.
- Frank, J. H. 1983. Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes. Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities *Plexus Publishing Inc.* 101–128
- García-Franco, J.G. 1996. Distribución de epífitas vasculares en matorrales costeros de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 37:1–9.
- Gatehouse, J. A. 2002. Plant resistance towards insect herbivores: a dynamic interaction. *New phytologist* 156:145–169.
- Gentry, A. H. y Dodson, C. H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74:205–233.
- Givnish, T. J.; Barfuss, M. H.; Van Ee, B.; Riina, R.; Schulte, K.; Horres, R. 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* 98:872–895.

- Gómez-Rosas, S. 2015. Mortalidad de *Tillandsia* por herbivoría de insectos de tallo en San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- González-Rocha E., 2014, Las Bromeliaceae del estado de Morelos, México, Tesis. División de ciencias Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, México.
- Graham, E. A. y Andrade, J. L. 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany* 91:699–706.
- Granados-Sanchez, D.; Ruiz-Puga, P. y Barrera-Escorcía, H. 2008. Ecología de la herbivoría. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 14: 51–63.
- Hansen, J. D.; Emerson, C. L. y Signorotti, D. A. 1992. Visual detection of sweet potato weevil by non-Invasive methods. *The Florida Entomologist* 75: 369–375.
- Helbsing, S.; Riederer, M. y Zotz, G. 2000. Cuticles of vascular epiphytes: efficient barriers for water loss after stomatal closure? *Annals of Botany* 86:765–769.
- Hietz, P.; Buchberger, G. y Winkler, M. 2006. Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. *Ecotropica* 12:103–112.
- Jaenike, J. 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:243–273.
- Karban, R.; Baldwin, I. T.; Baxter, K. J.; Laue, G. y Felton, G. W. 2000. Communication between plants: induced resistance in wild tobacco plants following clipping of neighboring sagebrush. *Oecologia* 125: 66–71.
- Luther, H.E. 2010. An alphabetical list of bromeliad binomials. Bromeliad Society.
- Magalhães, N.; Ferreira, L. B.; Leitão, G. y Mantovani, A. 2012. Effects of leaf herbivory on the bromeliad *Aechmea blanchetiana*: a study of selective feeding by the scraper *Acentroptera pulchella*. *Acta Botanica Brasilica* 26: 944–952.
- Marquis, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226:537–539.
- Marquis, R. J. 1992. The selective impact of herbivores. Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution, and genetics. *University of Chicago Press*. 301–325
- Martínez-Ramos, M. 2008. Grupos funcionales. Capital natural de México, 1:365–412

- Martínez-Correa, N.; Espejo-Serna, A.; López-Ferrari, A. R. 2014. Una nueva especie de *Catopsis* (Bromeliaceae, Tillandsioideae, Catopsidae) de México. *Acta botánica Mexicana* 106:129–147.
- Meloni, F.; Lopez, N. P.; Varanda, E. M. 2012. The relationship between leaf nitrogen, nitrogen metabolites and herbivory in two species of Nyctaginaceae from Brazilian Cerrado. *Environmental and Experimental Botany* 75:268-276
- McCall, A. C. e Irwin, R.E. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters* 9:1351–1365.
- Mondragón, D.; Calvo-Irabien, L. M.; Benzing, D. H. 2004. The basis for obligate epiphytism in *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of tropical ecology*, 20:97–104.
- Mondragón, D.; Valverde, T.; Hernández-Apolinar M. 2015. Population ecology of epiphytic angiosperms: A review. *Tropical Ecology* 56:1–39.
- Orozco-Ibarrola, O.; Flores-Hernandez A.; Victoriano-Romero, E.; Corona-López, M. A. y Flores-Palacios, A. 2015. Are breeding system and florivory associated with the abundance of *Tillandsia* species (Bromeliaceae)? *Botanical Journal of Linnean Society* 177:50–65.
- Palací, C. A.; Brown, G. K.; Tuthill, D. E. 2004. Vegetative morphology and leaf anatomy of *Catopsis* (Tillandsioideae: Bromeliaceae). *Selbyana*, 138–150.
- Rico-Gray, V. 2001. Interspecific interaction. *eLS*.
- Rojas-Zárate, Y. y Mondragón, D. 2016. Bromelias epífitas del distrito de Zaachila, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 252–254.
- Rosenthal, G. A.; Berenbaum, M. 1991. Herbivores, their interactions with secondary plant metabolites. v. 1. The chemical participants.
- Rosenthal, J. P.;& Kotanen, P. M. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 9:145–148.
- Ruiz-Cordova, J. P.; Toledo-Hernández, V. H. y Flores-Palacios, A. 2014. The effect of substrate abundance in the vertical stratification of Bromeliad epiphytes in a tropical dry forest (Mexico). *Flora* 209:375–384.

- Ruiz-Rivera, C. 2001. San Andrés de la Cal: Culto a los señores del tiempo en rituales agrarios. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, México.
- Salgado-Luarte, C., & Gianoli, E. 2010. Herbivory on temperate rainforest seedlings in sun and shade: resistance, tolerance and habitat distribution. *PloS one*, 5:11460.
- Schmidt, G. y Zotz, G. 2000. Herbivory in the epiphyte, *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal (Bromeliaceae). *Journal of Tropical Ecology* 16: 829–839.
- Schmidt, G. y Zotz, G. 2002. Inherently slow growth in two Caribbean epiphytic species: a demographic approach. *Journal of Vegetation Science* 13: 527–534.
- Silvestro, D.; Zizka, G. y Schulte, K. 2014. Disentangling the effects of key innovations on the diversification of Bromelioideae (Bromeliaceae). *Evolution* 68:163–175.
- Stoner K.E.; Vulnec K.; Wright S.J.; Peres C.A. 2007b. Hunting and plant community dynamics in tropical forests: A synthesis and future directions. *Biotropica* 39:385–39
- Strong, D. R.; Lawton, J. H. & Southwood, S. R. 1984. Insects on plants. Community patterns and mechanisms. *Blackwell Scientific Publications*.
- Vergara-Torres, C. A.; Pacheco-Alvarez, M. C.; y Flores-Palacios, A. 2010. Host preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of central Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26: 563-570.
- Victoriano-Romero, E. 2013. Efecto de los árboles en la germinación, supervivencia y crecimiento temprano de las plantas epífitas del bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos. Tesis de Maestría, Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos, México.
- Winkler, M.; Hülber, K.; Mehlreter, K.; García-Franco, J. G.; Hietz, P. 2005. Herbivory in epiphytic bromeliads, orchids and ferns in a Mexican montane forest. *Journal of tropical ecology* 21:147–154.
- Zar, J. H. 2010. Biostatistical analysis. *Pearson Education.Inc. New Jersey*, 507.
- Zotz, G. y Hietz, P. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany* 52: 2067–2078.

- Zotz, G.; Laube, S. & Schmidt, G. 2005. Long-term population dynamics of the epiphytic bromeliad, *Werauhia sanguinolenta*. *Ecography*, 28:806–814.
- 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 Oecologica*, 36:659–665.
- Zotz, G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes—a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171:453–481.