



IPICYT

**INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACION
CIENTIFICA Y TECNOLÓGICA, A.C**

POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

***“Tillandsia recurvata* como parásita estructural de *Prosopis laevigata*: Evidencia experimental en el sur del Desierto Chihuahuense”**

Tesis que presenta

Francisco Javier Pérez Noyola

Para obtener el grado de

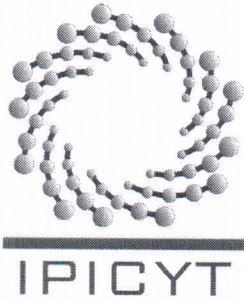
Maestro en Ciencias Ambientales

Director de la Tesis:

Dr. Joel David Flores Rivas

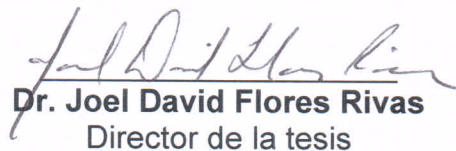
San Luis Potosí, S.L.P.

Agosto de 2015

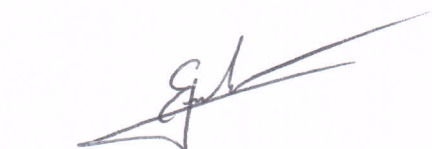


Constancia de aprobación de la tesis

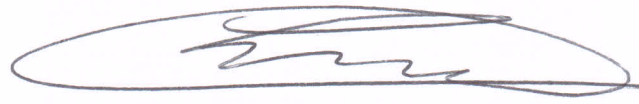
La tesis "*Tillandsia recurvata* como parásita estructural de *Prosopis laevigata*: Evidencia experimental en el sur del Desierto Chihuahuense" fue presentada para obtener el Grado de Maestro en Ciencias Ambientales fue elaborada por **Francisco Javier Pérez Noyola** y aprobada el **veinticuatro de agosto del dos mil quince** por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.



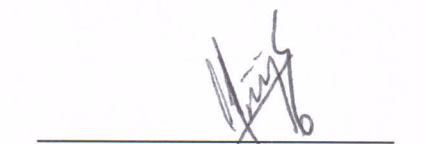
Dr. Joel David Flores Rivas
Director de la tesis



Dr. Enrique Jurado Ybarra
Miembro del Comité Tutorial



Dr. Ernesto Iván Badano
Miembro del Comité Tutorial



Dra. Laura Yáñez Espinosa
Miembro del Comité Tutorial

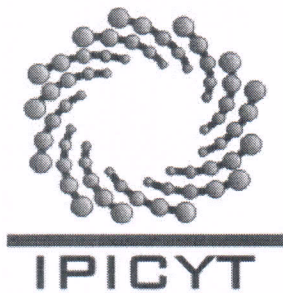


Créditos Institucionales

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 (CONACYT-296804).

Este proyecto fue financiado mediante el proyecto CB-2010-01-156205 cuyo responsable técnico es el Dr. Joel David Flores Rivas.



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 021 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Maestría en Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 24 días del mes de agosto del año 2015, se reunió a las 11:45 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dr. Enrique Jurado Ybarra	Presidente	UANL
Dr. Ernesto Iván Badano	Secretario	IPICYT
Dr. Joel David Flores Rivas	Sinodal	IPICYT
Dra. Laura Yáñez Espinosa	Sinodal externo	UASLP

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

MAESTRO EN CIENCIAS AMBIENTALES

sustentó el C.

Francisco Javier Pérez Noyola

sobre la Tesis intitulada:

Tillandsia recurvata como parásita estructural de Prosopis laevigata: Evidencia experimental en el sur del Desierto Chihuahuense

que se desarrolló bajo la dirección de

Dr. Joel David Flores Rivas

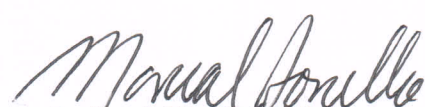
El Jurado, después de deliberar, determinó

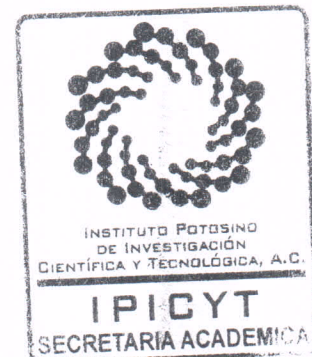
APROBARLO

Dándose por terminado el acto a las 13:00 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 24 días del mes de agosto de 2015.


Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez
Jefa del Departamento del Posgrado


Dr. Marcial Bonilla Marín
Secretario Académico



DEDICATORIAS

Mi maestría y mi proyecto de investigación es dedicada principalmente a mi familia que ha sido fuente de inspiración a lo largo de mi vida, a mis padres que desde el momento de traerme al mundo se comprometieron a dar lo mejor de ellos para formar de mí una persona de bien, a mi madre principalmente por estar ahí en los momentos más importantes de mi vida, renunciar a su desarrollo profesional para estar al pendiente del desarrollo tanto mío como el de mis hermanos.

A mi padre por velar que nunca faltara lo necesario en nuestro hogar, enseñándonos que para alcanzar las cosas hay que trabajar con muchas ganas y perseverancia.

A mis hermanos Fernando, Lupita, Chuy, Luis y Jorge (+) por compartir su vida a mi lado, dándome bellos y gratos momentos, cada uno contribuyendo con su granito de arena en formar a la persona que hoy soy.

A mis Abuelos que me enseñaron lo que es el amor de familia, a ver que la vida es una oportunidad de crecer y que a pesar de las adversidades hay que ver el lado positivo de la vida.

A mis tías Matilde, Esperanza y Josefina por su apoyo y amistad.

A todos mis compañeros de maestría por su amistad, ya que en esta experiencia cada uno contribuyó en mi desarrollo tanto profesional como personal.

A mi director de tesis al Dr. Joel Flores por su amistad, por haber creído en mí y haber aceptado ser mi guía en este maravilloso mundo de la investigación.

A mis amigos Martín Díaz y Martín Gascón por la gran amistad que me han brindado a través del tiempo.

A Dios por darme todas estas bendiciones a lo largo de mi vida.

A todos mil gracias.

AGRADECIMIENTOS

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

Al proyecto CB-2010-01-156205 cuyo responsable técnico es el Dr. Joel David Flores Rivas, por financiar la presente tesis.

Al Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica por ser la institución que me abrió sus puertas para la realización de mis estudios de maestría.

Al Instituto de Investigación de Zonas Desérticas (IIZD) de la UASLP, en cuyas instalaciones hice los cortes histológicos y los estudios anatómicos en general.

Al Dr. Joel Flores por haber aceptado ser mi director de tesis, por haber creído en mí en la realización de este proyecto, por su amistad, su tiempo y por ser mi guía en el maravilloso mundo de la investigación

A la Dra. Laura Yáñez por todo su tiempo y dedicación en mi proceso de formación de maestría, por todo el conocimiento compartido, por haberme abierto las puertas de su laboratorio proporcionándome sin ninguna condición equipo y reactivos, por sus grandes consejos y puntos de vista.

Al Dr. Ernesto I. Badano por las horas clases impartidas, por sus observaciones y comentarios, por su conocimiento compartido.

Al Dr. Enrique Jurado por aceptar formar parte de mi comité tutorial, por sus observaciones, consejos y puntos de vista.

A la Dra. Claudia González Salvatierra, por su enseñanza en el uso del mini-pam, por acompañarme a mis salidas de campo, por ayudarme a usar la amplia gama de paquetes estadísticos, por su valioso tiempo.

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

A mi familia por estar siempre conmigo y por ser la fuente de mi inspiración.

A mis 19 compañeros amigos de generación, ya que cada uno de ellos contribuyó en mi desarrollo personal y profesional, por el tiempo compartido en el salón de clases, salidas de campo, fiestas, congresos y reuniones, cada uno fue pieza clave en esta bella experiencia.

A Erick, Neto y Ángel que me ayudaron en mis salidas a campo, así como a Deyanira que me ayudó con su gran habilidad en la realización de cortes anatómicos.

A Orlando y sus papás (Sr. Humberto y Sra. Mercedes) por habernos permitido realizar experimentos con los mezquites de su rancho, y sobre todo por el trato especial que nos daban al recibirnos en su hogar.

CONTENIDO

	Pág.
Constancia de aprobación de tesis.....	II
Créditos institucionales.....	III
Acta de examen.....	IV
Dedicatorias.....	V
Agradecimientos.....	VI
Índice.....	VII
Lista de Figuras	VIII
Resumen.....	IX
Abstract.....	X

ÍNDICE

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
1. MATERIALES Y METODOS	3
1.1 Hipótesis.....	3
1.2 Objetivo particular	3
1.3 Objetivos específicos	3
1.4 Características de las especies de estudio.....	3
1.5 Área de estudio	4
1.6 Diseño experimental.....	4
1.6.1 Experimento 1. Determinación del efecto de <i>T. recurvata</i> en la eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}) de <i>P.</i> <i>laevigata</i>	4
1.6.2 Experimento 2. Evaluación del flujo de agua en ramas de <i>P.</i> <i>laevigata</i> con y sin <i>T. recurvata</i>	6
1.6.3 Experimento 3	
1.6.4	
1.6.5 . Evaluación de cambios anatómicos en la corteza de <i>P.</i> <i>laevigata</i> provocados por individuos juveniles y adultos reproductivos de <i>T. recurvata</i>	9
1.6.6 Analisis Estadísticos.....	10
2. RESULTADOS	10
2.1 Experimento 1. Determinación del efecto de <i>T. recurvata</i> en la eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}) de <i>P.</i> <i>laevigata</i>	10
2.2 Experimento 2. Evaluación del flujo de agua en ramas de <i>P.</i> <i>laevigata</i> con y sin <i>T. recurvata</i>	11
2.3 Experimento 3. Evaluación de cambios anatómicos en la corteza de <i>P. laevigata</i> provocados por individuos juveniles y adultos reproductivos de <i>T. recurvata</i>	16
3. DISCUSIÓN	23
4. CONCLUSIONES	27
5. BIBLIOGRAFÍA	28

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Individuo de <i>Tillandsia recurvata</i> pequeño (< 5 cm), seleccionado para realizar el experimento ecofisiológico.....	5
Figura 2. Corte en rama de <i>P. laevigata</i> junto a individuo de <i>T. recurvata</i> para evaluación de flujo de agua.....	7
Figura 3. Marcha diurna de la conductancia estomática de <i>Tillandsia recurvata</i>	9
Figura 4. Eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}) de <i>P. laevigata</i> con presencia y ausencia de <i>T. recurvata</i> , a través del tiempo.....	11
Figura 5. Patrón de flujo de agua en rama de <i>P. laevigata</i> sin <i>T. recurvata</i>	12
Figura 6. Patrón de flujo de agua en rama de <i>P. laevigata</i> con <i>T. recurvata</i> reproductiva.....	12
Figura 7. Patrón de flujo de agua en rama de <i>P. laevigata</i> con <i>T. recurvata</i> juvenil.....	13
Figura 8. Diagrama en el que se muestra cómo <i>T. recurvata</i> modifica el patrón de flujo de agua de su hospedero, disminuyendo el área efectiva de conducción y el número de vasos después de su punto de unión.....	14
Figura 9. Efecto de <i>T. recurvata</i> juveniles y reproductivos en el porcentaje de vasos en ramas de <i>P. laevigata</i>	15
Figura 10. Efecto de <i>T. recurvata</i> juveniles y reproductivos en el área efectiva de conducción en ramas de <i>P. laevigata</i>	

Figura 11. Raíz de <i>T. recurvata</i> en rama de <i>P. laevigata</i> donde se observa el repliegue de la madera y la corteza.....	16
Figura 12. Establecimiento de la raíz de <i>T. recurvata</i> sobre su hospedero <i>P. laevigata</i>	17
Figura 13. Daño en corteza de rama de <i>P. laevigata</i> provocado por la raíz de <i>T. recurvata</i>	18
Figura 14. Repliegue de la corteza y de la madera (xilema) de la rama de <i>P. laevigata</i> por la raíz de <i>T. recurvata</i>	19
Figura 15. Daño en corteza provocado por la raíz de <i>T. recurvata</i>	20
Figura 16. Sección transversal.	22

RESUMEN

La interacción entre epífitas y sus plantas hospederas comúnmente implica el desarrollo de las epífitas sin que éstas dañen a las hospederas. Sin embargo, recientemente se ha encontrado que algunas epífitas tienen efectos perjudiciales directos sobre sus anfitriones (forofitos), provocando mortalidad de brotes y ramas. *Tillandsia recurvata* es una epífita con elevado éxito reproductivo en zonas áridas y semiáridas de México, presentándose principalmente en árboles de *Prosopis laevigata*, especie de importancia ecológica y económica que ha mostrado alta mortalidad de brotes, ramas y hasta de individuos completos en el centro-norte del país. El objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto de *T. recurvata* en individuos chicos y grandes de *P. laevigata*. La zona de estudio se localizó en el municipio de Mexquitic, SLP, donde se ubicaron ramas con y sin presencia de *T. recurvata*. Se evaluaron variables de respuesta a nivel ecofisiológico (eficiencia fotoquímica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}) y patrón de flujo de agua). También se evaluaron variables de respuesta anatómicas como el número de vasos y el área efectiva de conducción, así como cambios estructurales en floema, xilema y peridermis. Para el experimento del patrón de flujo de agua se seleccionaron ramas de diámetro chico (4.5 cm) y grande (8 cm). Por otra parte, para el experimento de anatomía se escogieron individuos de *T. recurvata* juveniles y reproductivos y se evaluó el daño causado por sus raíces en las ramas hospederas. *Tillandsia recurvata* modifica la anatomía (xilema, floema y peridermis) del hospedero *P. laevigata*; a su vez, estas modificaciones estructurales afectan el flujo de agua (xilema) y disminuyen la eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}). El efecto negativo de *T. recurvata* en la Φ_{PSII} es más fuerte en la época de sequía y precisamente en esta época se encontró la modificación en el flujo del agua. Además, a mayor desarrollo de *T. recurvata* mayor es el daño anatómico ocasionado a *P. laevigata*. Todas estas

modificaciones en las ramas de *P. laevigata* son las causantes de la alta mortalidad de las mismas. La bromelia *T. recurvata* no absorbe agua ni nutrientes de su hospedero, pero si modifica el flujo de agua que es de suma importancia en los procesos fotosintéticos por lo que se considera como “parásita estructural” de *P. laevigata* en el sur del Desierto Chihuahuense.

Palabras clave: Anatomía, Bromeliaceae, ecofisiología, epífita, flujo de agua, fluorescencia de la clorofila, mezquite.

ABSTRACT

The interaction between epiphytes and their host plants implies that the development of the former does not damage the host. However, it has been recently found that some epiphytes have negative effects on their hosts (forophytes), provoking death of branches. *Tillandsia recurvata* is an epiphyte having elevated reproductive success in arid and semi-arid zones of México, growing mainly on *Prosopis laevigata* trees, a species of ecological and economical importance, having high mortality of branches and even of complete trees in Central-Northern México. The aim of this research was to evaluate the effect of *T. recurvata* in small and large *P. laevigata* individuals. The study zone is located in the Municipality of Mexquitic, SLP, where *P. laevigata* branches with and without *T. recurvata* were marked. The response variables evaluated were: (i) ecophysiological: the effective quantum yield of photosystem II (Φ_{PSII}) and the water flux pattern, and (ii) anatomical: the number of vessels and the effective area of conduction, as well as structural changes in phloem, xilem, and peridermis. In a water flux pattern experiment, branches of small diameter (4.5 cm) and large diameter (8 cm) were chosen. For the anatomical experiment, juvenile and reproductive *T. recurvata* individuals were chosen and the damage caused by the roots in the hosts was evaluated. *Tillandsia recurvata* modifies the anatomy (xilem, phloem y periderm) of the host *P. laevigata*; and these structural modifications affect the the water flux (xilema) and diminish the effective quantum yield of photosystem II (Φ_{PSII}). The negative effect of *T. recurvata* in the Φ_{PSII} is higher in the drought period, and in this period water flux modifications were found. In addition, at higher development of *T. recurvata* higher is the anatomical damage caused to *P. laevigata*. All these modifications in the *P. laevigata* branches are the cause of their high mortality. The bromeliad *T. recurvata* do not absorb water nor nutrients from it host, but modifies the water flux that is very important for the photosynthetic proceses. Thus, it is considered as “structural parasite” of *P. laevigata* in the Southern Chihuahuan Desert.

Key words: Anatomy, Bromeliaceae, chlorophyll fluorescence, ecophysiology, epiphyte, mesquite, water flux.

1. INTRODUCCIÓN

Las interacciones bióticas pueden ser clasificadas como positivas, neutras o negativas, de acuerdo al tipo de consecuencias sobre los organismos con los que existe la interacción (Begon *et al.*, 1986, Silvertown y Lovett-Doust, 1993). En el caso de interacciones interespecíficas al mismo nivel trófico, específicamente en interacciones planta-planta, se ha hecho mucho énfasis en interacciones negativas tales como competencia (Keddy, 1989; Tilman, 1994), o bien, positivas tales como la interacción nodriza-protégida (Niering *et al.*, 1963; Franco y Nobel, 1989; Flores y Jurado, 2003). Sin embargo, otro tipo común de interacción planta-planta en la naturaleza es el epifitismo, referido aquí como epifitismo no parasítico para distinguirlo de las plantas de la familia Loranthaceae que presentan haustorios y que son hemi u holoparásitas (Begon *et al.*, 1986; Benzig, 1990; Sáyago *et al.*, 2013).

El “epifitismo” es la capacidad de ciertas plantas de vivir sobre otras sin extraerles agua ni nutrientes, solamente las utilizan como soporte (Begon *et al.*, 1986; Benzig, 1990; Sáyago *et al.*, 2013). La palabra “epífita” proviene de la unión de dos términos griegos, epi (sobre) y phyton (planta). Una de las principales familias de plantas epífitas es la Bromeliaceae, a cuyas plantas se les conoce típicamente como “bromelias”. Estas plantas, junto con el resto de las epífitas, son de primordial importancia para el funcionamiento de ciertos ecosistemas, ya que contribuyen notablemente a la riqueza de especies, ocupan un lugar importante dentro del ciclo de nutrimentos y establecen un gran número de interacciones con otros organismos (Gentry *et al.*, 1987; Flores-Palacios *et al.*, 2014).

Se considera que el epifitismo es un tipo de comensalismo (Barbour *et al.*, 1987), dado que la planta que da soporte a la epífita (el forofito *sensu* Benzing, 1990) no es afectada negativamente por última, la cual de hecho se beneficia del soporte físico proveído por el forofito (see Begon *et al.*, 1986; Sáyago *et al.*, 2013). Sin embargo; se ha propuesto que algunas epífitas pueden ocasionar efectos perjudiciales directos sobre sus anfitriones, ya que al tener una gran cantidad de biomasa reducen el crecimiento y aumentan la mortalidad de brotes y ramas; en estos casos se les considera como “parásitos estructurales”, en esta interacción

el forofito simplemente por el contacto con su hospedero le produce un efecto negativo sin necesidad de extraer agua o nutrientes a partir de su sistema vascular (Stevens, 1987).

Tillandsia recurvata (Bromeliaceae), conocida comúnmente como musgo bola, tiene un éxito reproductivo elevado en diversos árboles y arbustos de las zonas áridas y semiáridas del país, pero aparentemente éste se hace más notorio en ambientes perturbados, cubriendo grandes áreas de las ramas de árboles y arbustos (Montaña *et al.*, 1997). Se ha reportado que la sobrepoblación de *Tillandsia recurvata* sobre las ramas de la leguminosa arbustiva *Parkinsonia praecox*, en el Valle de Tehuacán, es causa de modificaciones en la arquitectura y crecimiento de individuos en esta última especie, debido a la producción de un súber de lesión, que conlleva a la pérdida de los tejidos epidérmico y fotosintético de la corteza (Páez-Gerardo *et al.*, 2005).

Otra especie arbustiva del Valle de Tehuacán que se ha visto afectada por *T. recurvata* es el mezquite (*Prosopis laevigata*); Aguilar-Rodríguez *et al.* (2007) encontraron que esta epífita afecta diferentes tejidos del mezquite, los cambios se manifiestan por la formación de súber de reacción y de células con contenido obscuro, probablemente de naturaleza fenólica y como barrera química al establecimiento de enfermedades. Los mismos autores sugirieron que cuando la fijación de la epífita es mayor, se observan diferentes grados de invaginación que pueden llegar a la madera y alterar su patrón típico, es decir, causar una reducción en el número y diámetro de vasos, y que el impacto que la epífita causa sobre el forofito puede favorecer el ataque de patógenos en los tejidos de los hospederos.

En el centro norte de México, específicamente en las zonas Altiplano y Centro de San Luis Potosí, *T. recurvata* tiene una biomasa de hasta 0.4 ton/ha en las ramas de *P. laevigata* y muchos de los forofitos se ven dañados e incluso muertos (Flores-Palacios *et al.*, 2015). Sin embargo; se desconoce si la presencia de *T. recurvata* pudiera ser la causante de la alta mortalidad de ramas y de individuos completos de *P. laevigata* en la región.

1.1 Hipótesis

Dado que se ha observado que *Tillandsia recurvata* causa daño en las ramas de *Prosopis laevigata*, se espera que los individuos de *T. recurvata* causen daño anatómico y funcional en *P. laevigata* y que el daño aumente con el tamaño de la epífita.

1.2 Objetivo particular

Determinar si las raíces de *T. recurvata* causan algún daño en la corteza de las ramas de *P. laevigata*, afectando directamente su desarrollo fisiológico y anatómico.

1.3 Objetivos específicos

- ▶ Determinar el efecto de *T. recurvata* en la eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}) de *P. laevigata*.
- ▶ Determinar si la presencia de *T. recurvata* afecta el flujo de agua de *P. laevigata*.
- ▶ Determinar cambios anatómicos en la corteza de *P. laevigata* provocados por individuos de *T. recurvata* de diferentes tamaños.

1.4 Características de las especies de estudio

Prosopis laevigata (mezquite)

Los mezquites son árboles caducifolios que llegan a medir entre 6 y 9 m de altura, aunque es común encontrarlos como arbustos. Tienen hojas angostas, bipinnadas compuestas, de 5 a 7.5 cm de largo, con puntas suaves y espinas en sus ramas;

dan una fruto, también llamado mezquite, donde se encuentra su semilla, el nombre de mezquite proviene del náhuatl “mizquitl” (Lesur, 2011).

Es una especie característica del paisaje de las zonas áridas y semiáridas de México, desde el noreste del país hasta el Valle de Tehuacán-Cuicatlán en Puebla y Oaxaca. Tiene importancia económica por los productos que se obtienen del mismo, como carbón, leña, curtientes, alimento animal y humano, medicamentos, entre otros; así como su igualmente alta importancia ecológica dado que contribuye en la recarga de acuíferos, preservación de suelos, captación de dióxido de carbono, mantenimiento de la biodiversidad, entre otros (Gómez *et al.*, 1970).

1.5 Área de estudio

El área de estudio se localizó en la comunidad de “El Porvenir”, ubicada en el municipio de Mexquitic de Carmona, SLP, a 22 km de la ciudad de San Luis Potosí. Se encuentra en las coordenadas geográficas 22° 16' de latitud norte, y 101° 07' de longitud oeste. La vegetación es matorral xerófilo, con una precipitación anual promedio de 422.7 mm y una temperatura media de 16.7°C.

1.6 Diseño Experimental

1.6.1 Experimento 1. Determinación del efecto de *T. recurvata* en la eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}) de *P. laevigata*.

Se escogieron cinco árboles de *P. laevigata* de cada una de las siguientes categorías: juveniles (2.5 m de altura) y adultos (>4 m). En cada árbol se marcaron seis ramas, tres con *T. recurvata* y tres sin la misma. El tamaño de *T. recurvata* que se seleccionó fue < 5 cm, con el fin de evaluar el efecto desde que son plántulas (Fig. 1). Se escogió tamaño pequeño de *T. recurvata* debido a que en las ramas en donde había individuos adultos de esta especie no se pudieron encontrar hojas de mezquite, ya que al parecer estaban muertas las ramas.

Se cuidó que cada rama seleccionada tuviera hojas en óptimas condiciones. Las hojas del mezquite están compuestas por folíolos, por lo tanto desde el primer día se marcó el foliolo en donde se llevarían a cabo las mediciones de fluorescencia de la clorofila. En las ramas con presencia de *T. recurvata*, las mediciones se efectuaron en hojas ubicadas a una distancia no mayor de 10 cm de la misma.

Se realizaron siete mediciones quincenales de la eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}), utilizando un medidor portátil de la eficiencia de la fotosíntesis (Mini-PAM, Walz). El experimento inició el 8 de noviembre del 2014 y terminó el 7 de febrero del 2015, última fecha en la que se encontraron hojas en buenas condiciones. Se realizaron en total siete mediciones.



Figura 1. Individuo de *Tillandsia recurvata* pequeño (< 5 cm), seleccionado para realizar el experimento ecofisiológico.

Variables de respuesta evaluadas

Las mediciones de la eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}) hicieron posible caracterizar los efectos y modos de acción en presencia de *T. recurvata*. Este método de análisis se aplica *in situ* a cloroplastos aislados, siendo no invasivo, no destructivo, rápido y sensible (Maxwell y Johnson, 2000).

Se midió la eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}) bajo condiciones naturales, a través del registro de la fluorescencia *in vivo* emitida por la clorofila (Φ), de manera no destructiva (Rascher *et al.*, 2000). Esto es posible debido a que una fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por las moléculas de clorofila se disipa en forma de calor y de fluorescencia (Reigosa y Weiss, 2001).

La fluorescencia ocurre de manera complementaria y simultánea al transporte de electrones en las reacciones lumínicas o fotoquímica de la fotosíntesis. La cuantificación de la fluorescencia de la fotosíntesis puede proporcionar información sobre la capacidad de las plantas para soportar el estrés ambiental y el daño del aparato fotosintético (Maxwell y Johnson, 2000). La fluorescencia se registró de manera instantánea, lo que permitió conocer las diferencias y variaciones en la eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}).

La eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}) se midió al mediodía, el tiempo del día de mayor temperatura y radiación solar. Se obtuvo con la fórmula $\Phi_{\text{PSII}} = (F'_m - F_t) / F'_m$, donde F_t es la fluorescencia de la clorofila emitida por las plantas bajo un estado de iluminación estable (por ejemplo, bajo condiciones de luz en el campo) y F_0 es la fluorescencia máxima emitida por las clorofilas cuando se da un pulso de luz actínica con niveles ambientales de luz (Genty *et al.*, 1989). Los valores de Φ_{PSII} deben disminuir con el aumento del estrés, así que las hojas con *T. recurvata* a un lado deberían presentar valores menores que las hojas sin la bromelia.

1.6.2 Experimento 2. Evaluación del flujo de agua en ramas de *P. laevigata* con y sin *T. recurvata*.

Este experimento se realizó en el período que se terminó el experimento anterior, en la época de sequía. El objetivo de este experimento fue determinar si hay conexión entre los tejidos de *P. laevigata* y *T. recurvata*, así como si se permite el

flujo de agua y nutrientes vía xilema. Se utilizó la técnica utilizada por Reyes-García *et al.* (2012) con algunas modificaciones.

Se seleccionaron doce ramas de *P. laevigata* con plantas de *T. recurvata*: cuatro ramas sin *T. recurvata* (control), cuatro ramas de 4.5 cm de diámetro con individuos de *T. recurvata* juveniles y cuatro ramas más de 8 cm de diámetro con *T. recurvata* adultos reproductivos. En cada una de estas ramas se hizo una perforación de 1 cm de profundidad con un sacabocados de 2 mm de diámetro, a una distancia de 15 cm del punto de unión *T. recurvata* – *P. laevigata*. En la perforación se introdujeron 2 ml de solución saturada de safranina, posteriormente se tapó la perforación con silicón y se cubrió con parafilm, seccionando dos horas después las ramas para examinarlas en el laboratorio (Fig. 2). Posteriormente, en el laboratorio se realizaron los cortes de las ramas antes y después del punto de unión *T. recurvata* – *P. laevigata*. Usando este procedimiento fue posible distinguir los vasos funcionales (teñidos con rojo) y el área efectiva de conducción en el xilema (teñida con rojo).



Figura 2. Corte en rama de *P. laevigata* junto a individuo de *T. recurvata* para evaluación de flujo de agua.

Cabe mencionar que antes de este experimento, se realizó una prueba piloto en la cual se hizo exactamente lo mismo en ramas de *P. laevigata* pero sin carga epífita, con el fin de conocer el tiempo que tarda la safranina en recorrer una distancia de 30 cm desde el punto donde se realizó la perforación, teniendo con certeza que después de dos horas el colorante recorrió dicha distancia.

Este experimento se realizó al mediodía, con base en las horas del día en que se tiene la mayor tasa de transpiración. Para conocer la transpiración de *Tillandsia recurvata* se realizó un monitoreo de un día completo con la ayuda de un porómetro, cada 3 horas, iniciando a las 12 pm y terminando a las 9 am del día siguiente. La mayor tasa de transpiración ocurre entre las 9 y las 12 de la mañana (Fig. 3). Este monitoreo se realizó con plantas de *T. recurvata* juveniles (<5 cm) y adultos reproductivos (> 5cm). Se utilizó el software Image J para medir el área efectiva de conducción y el número de vasos funcionales, después los datos obtenidos se procesaron con un factor de corrección debido al diferencial alométrico del sistema conductor de las plantas. Se utilizaron las siguientes fórmulas:

Factor de corrección de vasos = (Promedio de vasos de entrada testigo – Promedio de vasos de salida testigo) * 100 / Promedio de vasos de entrada.

Factor de corrección de área efectiva = (Promedio de área efectiva de conducción de entrada – Promedio de área efectiva de conducción de salida) * 100 / Promedio de área efectiva de conducción entrada.

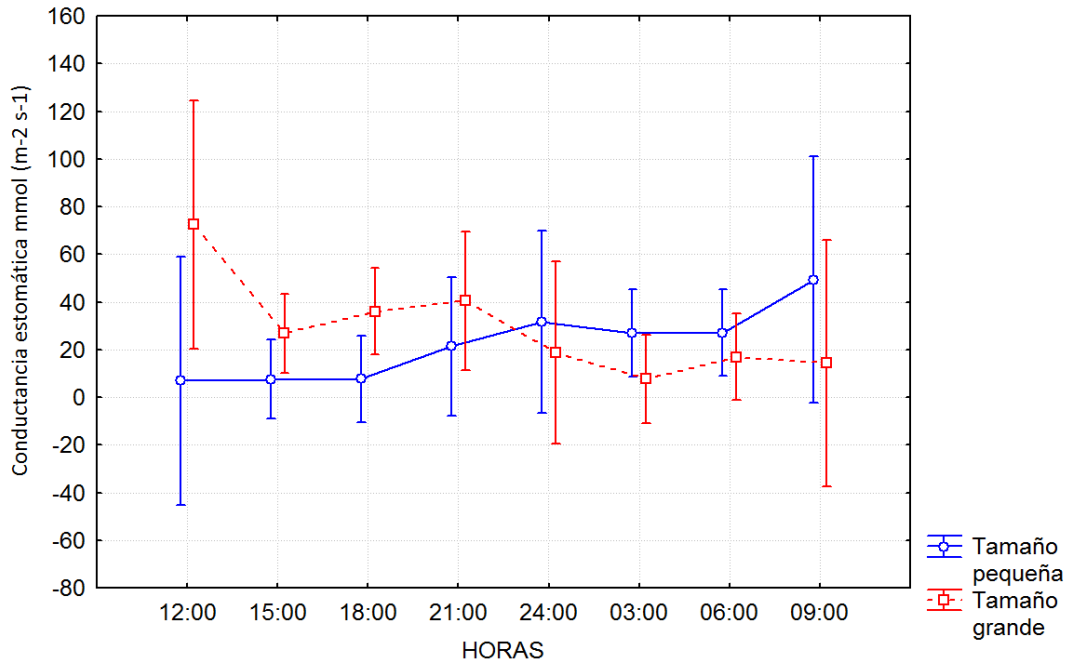


Figura 3. Marcha diurna de la conductancia estomática de *Tillandsia recurvata*.

1.6.3 Experimento 3. Evaluación de cambios anatómicos en la corteza de *P. laevigata* provocados por individuos juveniles y adultos reproductivos de *T. recurvata*.

Se tomaron muestras de madera de la unión de *T. recurvata* con su hospedero *P. laevigata* en dos diferentes estadios de desarrollo (ramas con *T. recurvata* juveniles y ramas con *T. recurvata* reproductivos), con tres repeticiones cada una, para identificar la relación existente en estas etapas.

En un microscopio esteroscópico con cámara digital integrada (Leica EZ4D) se observó la orientación de los elementos del xilema y la posición de la raíz de *T. recurvata* en *P. laevigata* y se tomaron imágenes digitales.

Posteriormente se utilizó la microtecnica convencional de cortes anatómicos para observar el daño estructural del xilema. Se colectaron las muestras y se fijaron en FAA (formol: etanol: ácido glacial acético). Se realizaron cortes con microtomo de deslizamiento y rotatorio, previa inclusión de la muestra en resina (glicolmetacrilato, Technovit 7100) siguiendo el procedimiento de Ponce *et al.*

(2012). Se usó la coloración azul brillante de cresilo y posteriormente se observaron las muestras en un microscopio óptico (Leica DM2000) con sistema de captura digital de imágenes (LEICA EC3).

1.6.4 Análisis estadísticos

Para interpretar los resultados del experimento ecofisiológico se llevó a cabo un análisis de varianza bifactorial de medidas repetidas. Los factores fueron el tamaño del árbol (con dos niveles) y la presencia de *T. recurvata* (dos niveles). Para el experimento de flujo de agua se realizó un ANOVA de una vía con el fin de conocer cambios significativos entre el testigo y ramas con *T. recurvata* juveniles y adultos reproductivos, con el objetivo de determinar si afecta en el número de vasos conductores del xilema y el área efectiva de conducción del forofito. El experimento con variables de respuesta anatómicas fue únicamente descriptivo, con el fin de conocer los daños estructurales referentes al experimento de flujo de agua.

2. RESULTADOS

2.1 Experimento 1. Determinación del efecto de *T. recurvata* en la eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}) de *P. laevigata*.

Se encontraron efectos significativos de la presencia de *T. recurvata* ($F = 6.28$; $P = 0.015$), del tiempo ($F = 36.29$; $P < 0.00001$) y de las interacciones tiempo X tamaño de árbol ($F = 3.13$; $P = 0.005$) y tiempo X presencia de *T. recurvata* ($F = 5.31$; $P < 0.0001$). Hubo mayor Φ_{PSII} en las últimas tres mediciones (Fig. 4).

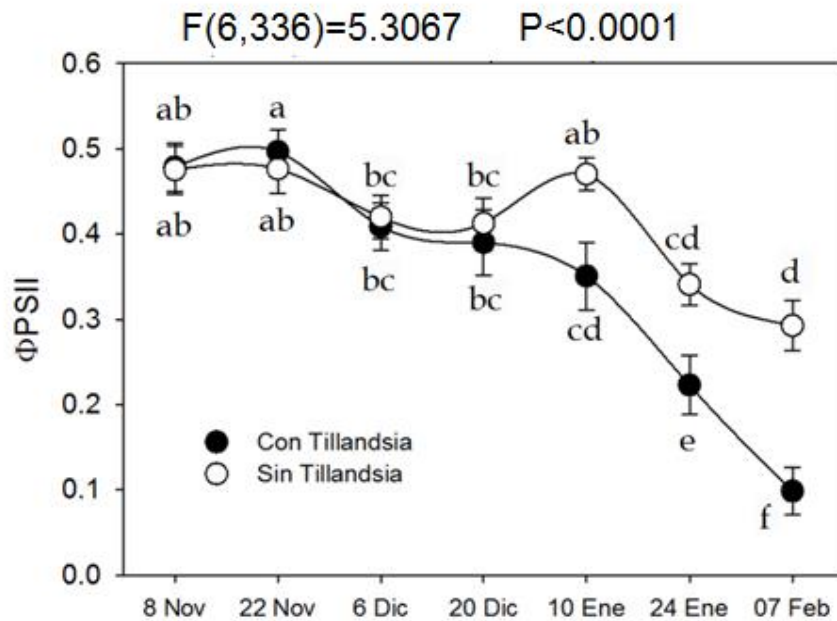


Figura 4. Eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}) de *P. laevigata* con presencia y ausencia de *T. recurvata*, a través del tiempo.

2.2 Experimento 2. Evaluación del flujo de agua en ramas de *P. laevigata* con y sin *T. recurvata*.

Se presentaron alteraciones funcionales y anatómicas en la madera de *P. laevigata* ocasionadas por *T. recurvata*, particularmente en donde se fija, que incluyeron disminución del área efectiva de conducción (incremento del embolismo) y del número de vasos funcionales.

En las ramas marcadas como control o testigo no disminuyó el área efectiva de conducción ni número de vasos funcionales y el patrón del flujo de agua paralelo al eje longitudinal de la rama no cambia de dirección (Fig. 5).



Figura 5. Patrón de flujo de agua en rama de *P. laevigata* sin *T. recurvata* donde se observan los vasos funcionales teñidos con rojo (safranina).

En las ramas con *T. recurvata* disminuyó el área efectiva de conducción, el porcentaje de vasos funcionales (hubo mayor porcentaje de vasos embolizados) y el patrón del flujo de agua cambió de dirección, desviándose hacia los lados después de su punto de unión (invaginación) (Figs. 6 y 7).

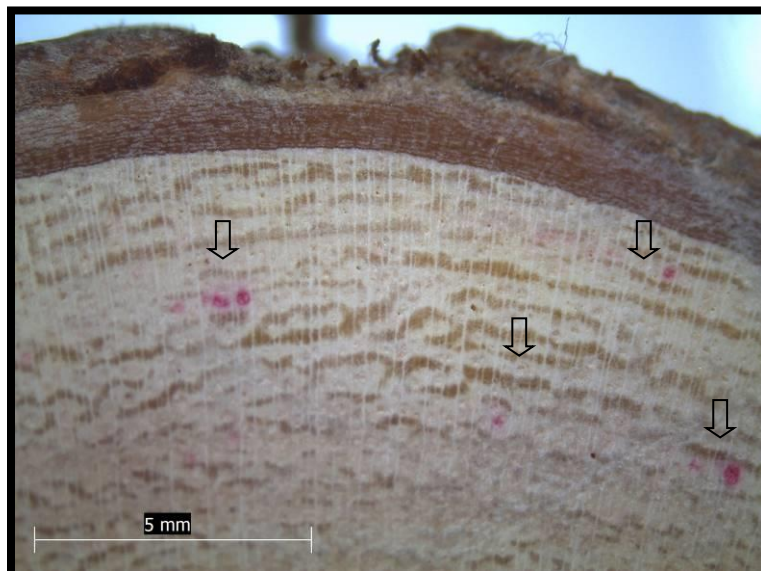


Figura 6. Patrón de flujo de agua en rama de *P. laevigata* con *T. recurvata* reproductiva. Los vasos funcionales están teñidos de rojo (flecha).

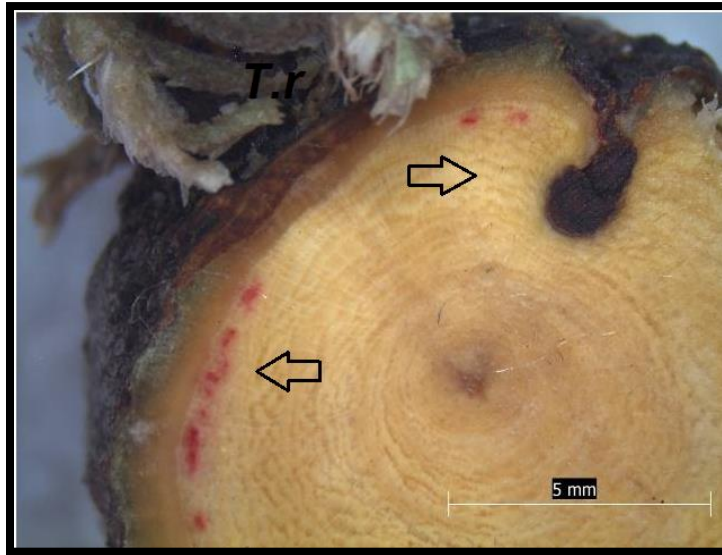


Figura 7. Patrón de flujo de agua en rama de *P. laevigata* con *T. recurvata* juvenil.

En la Fig. 8 se muestra cómo *T. recurvata* modifica el patrón de flujo de agua de su hospedero, disminuyendo el porcentaje de área efectiva y del número de vasos después de su punto de unión.

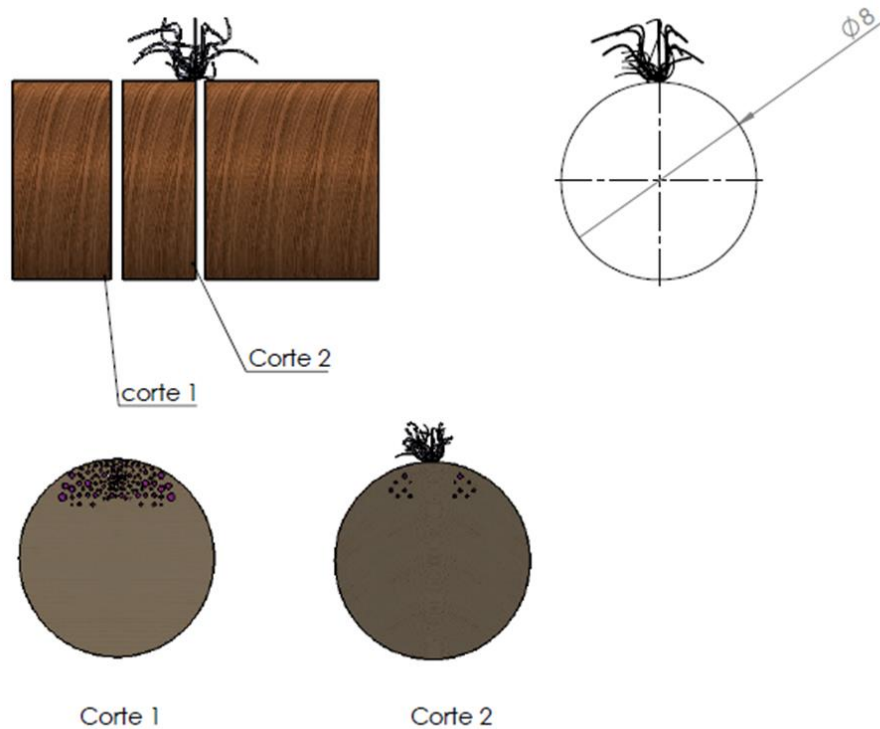


Figura 8. Diagrama de patrón de flujo de agua en rama de plantas de *P. laevigata* con *T. recurvata*. Se observa como la epífita modifica el patrón de flujo de agua de su hospedero, disminuyendo el porcentaje de área efectiva de conducción y del número de vasos después de su punto de unión.

El análisis estadístico mostró que en los puntos de la aplicación del colorante safranina en las ramas de *P. laevigata* sin *T. recurvata* (ramas control), a una distancia dentro de un rango de 10 cm, el flujo de xilema de acuerdo a la tinción del tejido no tuvo cambio significativo. Sin embargo, en el área próxima al punto de unión de *T. recurvata* – *P. laevigata* en ramas tanto grandes como chicas hubo disminución de porcentaje de vasos funcionales (Fig. 9), así como de porcentaje de área efectiva de conducción (Fig. 10).

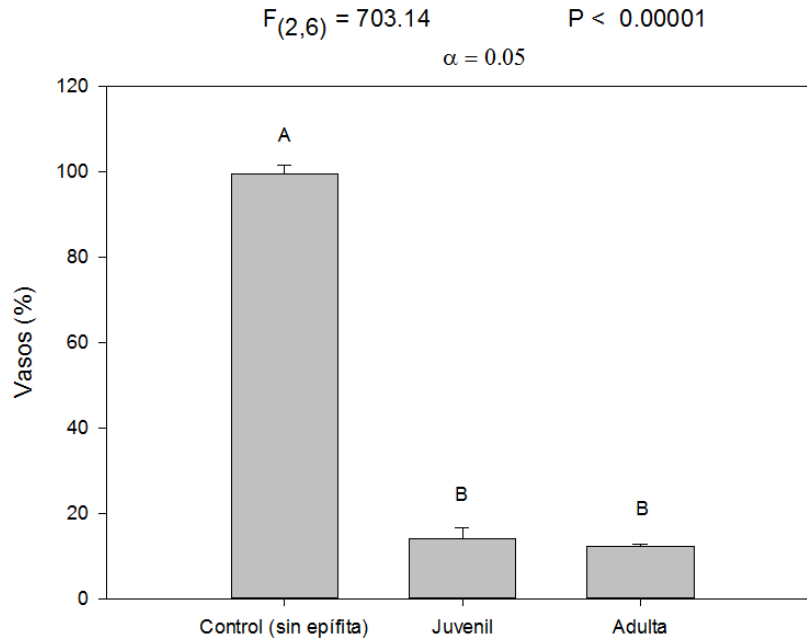


Figura 9. Efecto de *T. recurvata* juveniles y reproductivos en el porcentaje de vasos en ramas de *P. laevigata*.

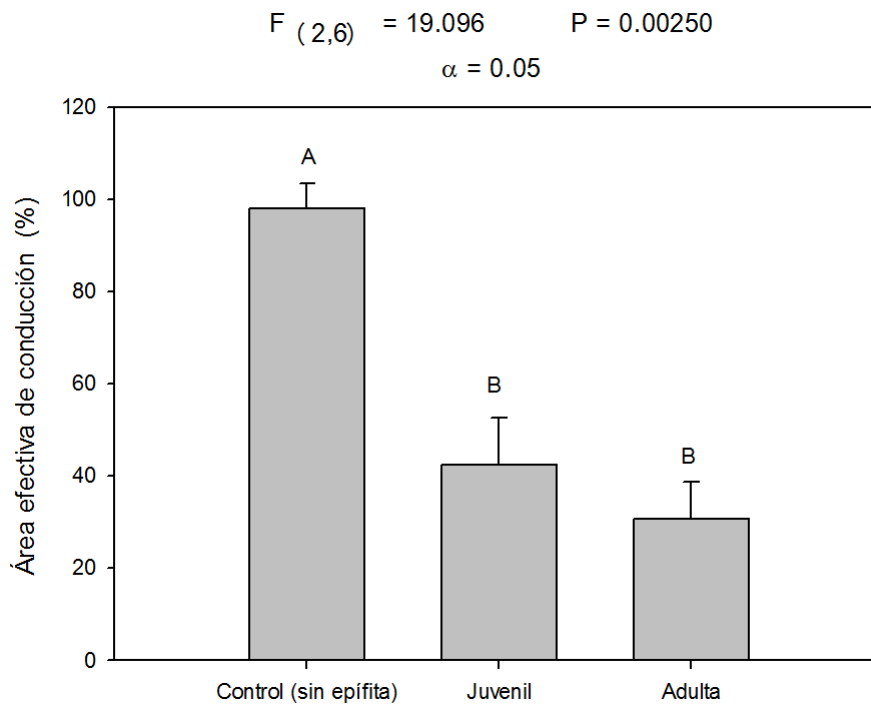


Figura 10. Efecto de *T. recurvata* juveniles y reproductivos en el área efectiva de conducción en ramas de *P. laevigata*.

2.3 Experimento 3. Evaluación de cambios anatómicos en la corteza de *P. laevigata* provocados por individuos juveniles y adultos reproductivos de *T. recurvata*.

El objetivo de este experimento es conocer el mecanismo y el proceso de los daños estructurales en *P. laevigata* por acción de *T. recurvata*. Los daños se observaron en la peridermis (Figs. 11 - 14), así como en zonas más profundas como el floema (Figs. 11 y 16).

Se observó que la raíz de *T. recurvata* se adhiere a la rama de *P. laevigata*, estableciéndose en las fisuras de la corteza del hospedero. A través del tiempo se llegan a ver cambios en corteza y xilema, cambiando la forma común de la rama del hospedero (Figura 12).



Figura 11. Raíz de *T. recurvata* en rama de *P. laevigata* donde se observa el repliegue de la madera y la corteza.



Figura 12. Establecimiento de la raíz de *T. recurvata* sobre su hospedero *P. laevigata*.

Las raíces de *T. recurvata* dejan una lesión en la corteza de las ramas de *P. laevigata* (Fig. 13). Es probable que esta lesión tenga su origen después del establecimiento de las plántulas de la epífita, ya que con el paso del tiempo adquieren mayor tamaño y el árbol en respuesta repliega la madera y la corteza en donde se localizan las raíces de *T. recurvata* por ser un objeto externo a su naturaleza.

También se observó repliegue de la corteza y de la madera (xilema) de la rama de *P. laevigata* por la raíz de *T. recurvata* (Fig. 14).

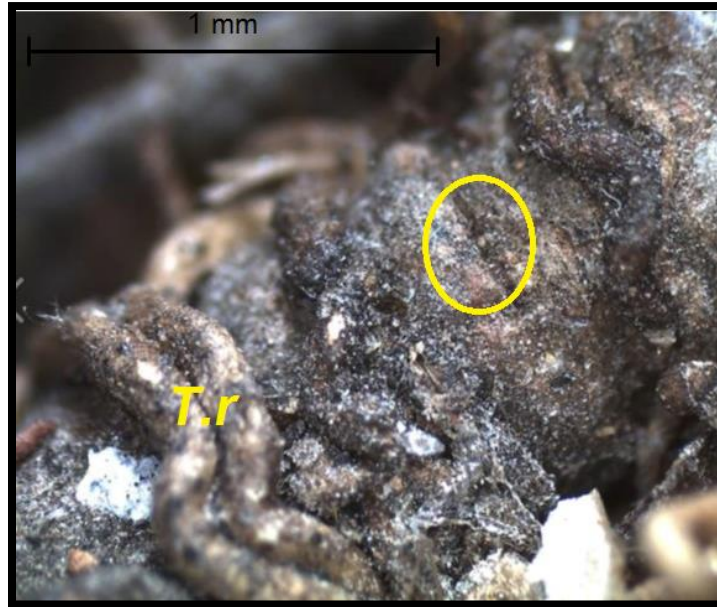


Figura 13. Daño en corteza de rama de *P. laevigata* provocado por la raíz de *T. recurvata*. a) raíces cubriendo la rama; b) cuando se retiran manualmente las raíces se observan canales profundos en la superficie de la rama que ocasionan el repliegue de la corteza hacia la madera.



Figura 14. Repliegue de la corteza y de la madera (xilema) de la rama de *P. laevigata* por la raíz de *T. recurvata*. La flecha indica el lugar en el cual la raíz está fijada en la corteza de la rama. r = raíz, c = corteza, x = xilema.

Se observó también que después del daño ocasionado a la corteza de *P. laevigata*, esta última deja salir una especie de goma como respuesta al daño (Fig. 15).

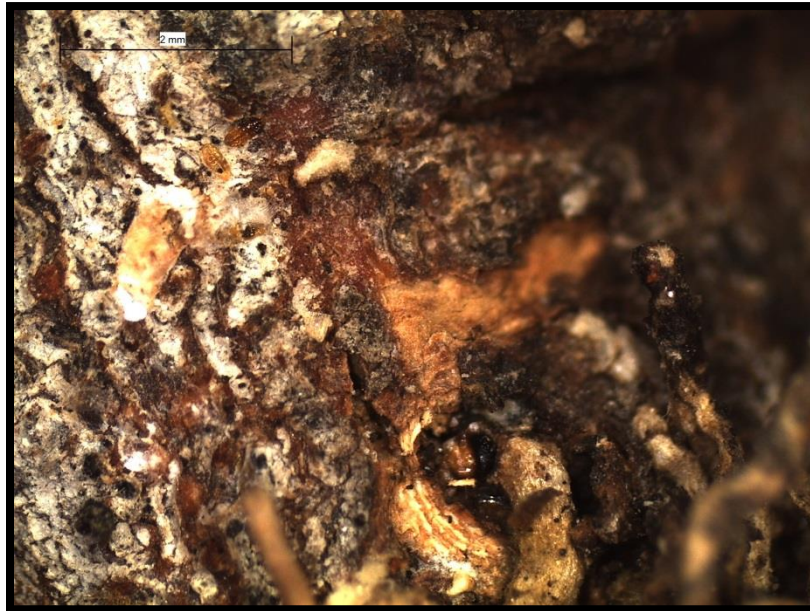


Figura 15. Daño en corteza provocado por la raíz de *T. recurvata*

La estructura anatómica de la madera de *P. laevigata* se caracteriza por su porosidad anular con parénquima paratraqueal, vasicéntrico, aliforme, confluyente; también con parénquima apotraqueal difuso, radios uniseriados muy finos y multiseriados muy frecuentes.

En la corteza se observan cuatro zonas: floema no colapsado y floema colapsado, una zona cortical (córTEX) y la peridermis (Fig. 16 A). El floema no colapsado se organiza en dos estratos separados por una banda discontinua de fibras. A partir de la segunda banda discontinua de esclerénquima se distingue la zona de floema colapsado donde los elementos de tubo criboso se colapsan, observándose pequeños estratos que se separan en sus márgenes tangenciales por el parénquima axial organizado en hileras tangenciales. La peridermis está formada por felodermis, felógeno y felema (súber), organizados en hileras radiales.

Tillandsia recurvata juvenil afecta a su hospedero replegando la peridermis y el floema colapsado de *P. laevigata*, sin observar daños en floema no colapsado ni xilema (Fig. 16B). En cambio, el daño ocasionado por *T. recurvata* reproductivo se observa como una hendidura que provoca el repliegue de peridermis, floema

colapsado y no colapsado hasta que no se pueden distinguir, perdiendo su continuidad y formando una zona de súber. La madera también se repliega y pierde su continuidad, por lo que se observan menos vasos y también el tejido pierde su orientación paralela al eje longitudinal y se orienta en distintos grados de forma perpendicular a éste (Fig. 16C).

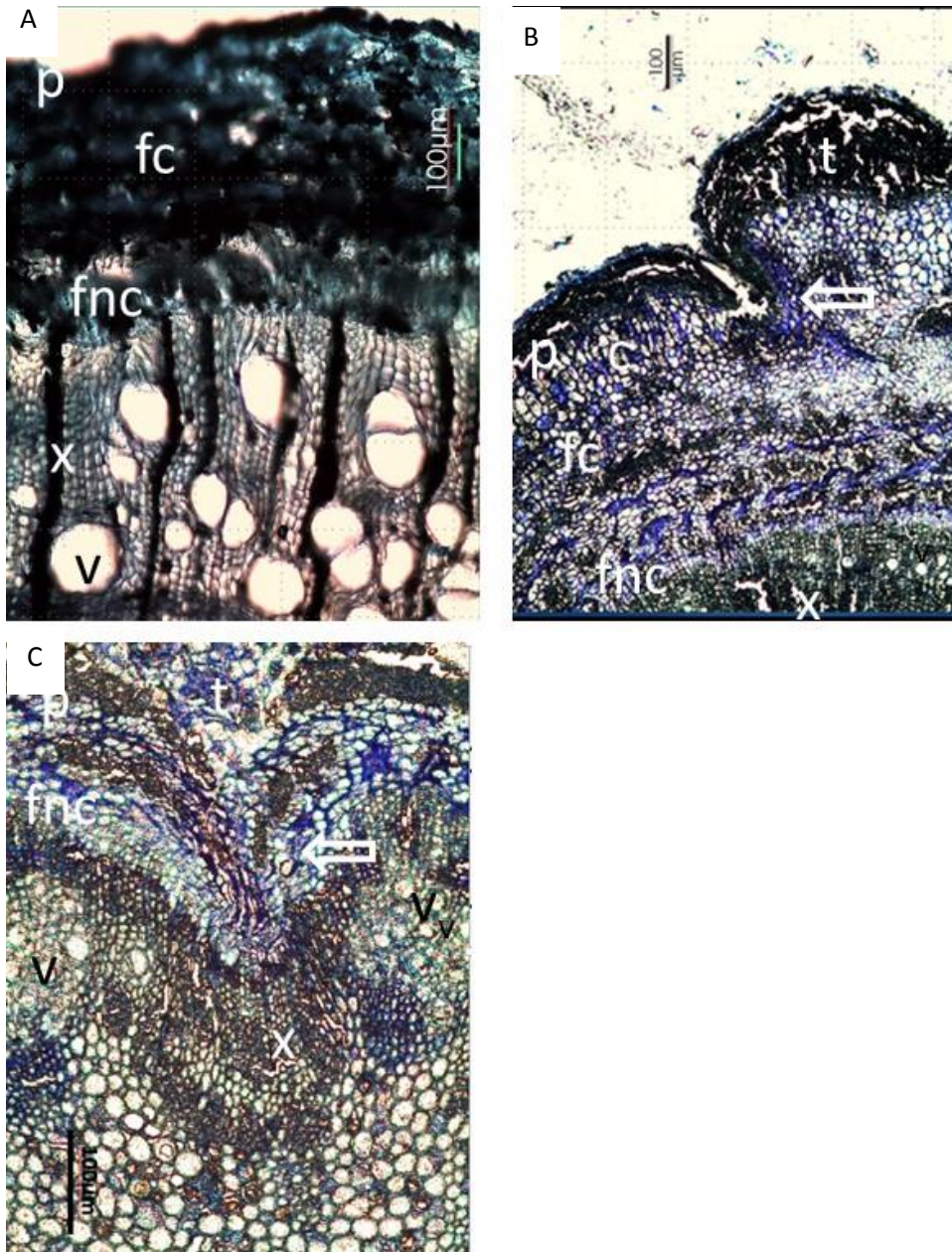


Figura 16. Sección transversal. A) Xilema con porosidad anular y corteza diferenciada en la región de floema no colapsado, floema colapsado y peridermis, sin presencia de *T. recurvata*; B) *T. recurvata* afectando la región de cortex y

floema no colapsado, donde se observa repliegue del tejido (flecha), con la región de floema no colapsado y xilema intctos; C) *T. recurvata* ocasionando daño a floema y xilema, causando un repliegue de Iso tejidos (flecha). p = peridermis, fc = floema colapsado, fnc = floema no colapsado, c=cortex, x=xilema, v=vaso.

3. DISCUSIÓN

Tillandsia recurvata ha sido objeto de un gran número de estudios de relaciones bióticas (Benzing y Seeman, 1978; Stevens, 1987; Montaña *et al.*, 1997; Páez Gerardo *et al.*, 2005; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2007, Flores-Palacios *et al.*, 2014, 2015;). Sin embargo, a pesar de su clasificación como planta epífita algunos autores han descrito daños sobre sus forofitos. Por ejemplo, Benzing y Seeman (1978) mencionan que *T. recurvata* puede ser considerada como pirata nutricional, debido a que captura basura orgánica en forma de lixiviados del dosel de su forofito *Quercus virginiana*, la cual ya no estará disponible para el forofito en el ciclo de nutrimentos. Por su parte, Montaña *et al.* (1997) encontraron que a mayor presencia de *T. recurvata* en el hospedero *Cercidium praecox* se encontraba mayor número de brotes muertos, probablemente por la inhibición de fotosíntesis debido al sombreado de las epifitas. Así, estos autores sugirieron que *T. recurvata* es una “parásita estructural”, definición tomada de Stevens (1987) que engloba la relación planta-planta donde el "parásito" tiene un efecto negativo en su hospedero sin necesidad de extraer el agua o los nutrientes de su sistema vascular, simplemente por estar en contacto con su anfitrión.

Más recientemente Soria *et al.* (2014) encontraron que *Prosopis alba* en zonas semiáridas de Argentina se ve afectada negativamente por la presencia de epifitas del género *Tillandsia*, las cuales provocan la disminución de la producción de nuevas hojas. Tales autores coinciden en llamarle “parásita estructural” a la *Tillandsia*. Por su parte, Flores-Palacios *et al.* (2014) documentaron que las ramas de *Prosopis laevigata* con cobertura de *T. recurvata* > 50% presentan más brotes muertos y menos vivos que las ramas con <50% de cobertura de *T. recurvata*.

Los estudios mencionados anteriormente sugieren que *T. recurvata* causa daño a las ramas de *P. laevigata*, pero sin conocer los mecanismos del daño. En esta investigación se realizaron tres experimentos con el fin de determinar mecanismos ecofisiológicos y anatómicos del daño. Se encontró que efectivamente *T. recurvata* afecta la fisiología de las hojas ya que provocaron disminución de la eficiencia fotosintética, sobretodo en combinación con las bajas temperaturas invernales. Este resultado apoya la hipótesis de Montaña *et al.*

(1997) de inhibición de la fotosíntesis en los hospederos por efecto de *T. recurvata*; sin embargo, a diferencia de ellos, en esta investigación se encontró que el efecto no se debe a la sombra que producen las plantas de *T. recurvata* sobre las hojas del forofito, debido a que las hojas seleccionadas en este trabajo se encontraban a una distancia de 10 cm, evitando el sombreado, además que en nuestro experimento se evaluó el daño provocado por *Tillandsia recurvata* de tamaño pequeño (< 5 cm) las cuales no contribuyen al sombreado.

Las plantas terrestres son completamente dependientes de un sistema pasivo de transporte de agua para su supervivencia, donde el xilema tiene un papel sumamente importante al ser un tejido no vivo y el cual no tiene la capacidad a corto plazo de aclimatarse o ajustarse a la demanda hidráulica, existiendo un extraordinario grado de coordinación entre el sistema hidráulico y el fotosintético (Brodribb, 2009). Entre los efectos negativos que provoca *T. recurvata* en su hospedero *P. laevigata* está el cambio en el patrón de flujo de agua, encontrando que en el área próxima al punto de unión de la raíz de *T. recurvata* – *P. laevigata*, los vasos conductores del xilema no se tiñeron con la misma cantidad y cambiaron de posición en comparación con las ramas sin *T. recurvata*, por lo que se deduce que pierden su función y afectan la fotosíntesis, por lo que a mediano o largo plazo ocurre la muerte de la rama.

Se puede decir que los cambios en el flujo de agua tienen repercusión directa en la baja eficiencia fotosintética del hospedero y, al no conducir la misma cantidad de agua en los vasos, es probable que se encuentren cavitados. Además, los resultados tanto de flujo de agua como de bajos niveles de eficiencia fotosintética, se pueden correlacionar con los severos daños anatómicos que sufre *P. laevigata* por la presencia de *T. recurvata*, los cuales aumentan con el desarrollo de la epífita.

Los resultados obtenidos en esta investigación coinciden con Aguilar-Rodríguez *et al.* (2007) quien encontró que los cambios van desde los no apreciables a simple vista, pasando por modificaciones leves, hasta cambios notables en la corteza. Los cambios microscópicos de la corteza se caracterizan por la modificación en su estructura típica. Conforme el desarrollo de *T. recurvata*

es mayor se llega a ver un mayor daño, debido al mayor grado de invaginación, aunque esta autora lo considera una invaginación debido a la penetración de la raíz, es probable que la presencia de la raíz de *T. recurvata* en el interior de *P. laevigata* sea una respuesta del mismo árbol al tratarla de cubrirla debido a que es un agente fuera de su naturaleza. Uno de los daños más comunes se da en la peridermis, ya que ésta desaparece. Los resultados de esta investigación también coinciden con Aguilar-Rodríguez *et al.* (2007), quienes encontraron reducción de vasos debido a las modificaciones que se presentan en los tejidos, sin embargo a pesar que fue descrito un velamen bien desarrollado en las raíces de *T. recurvata*, esta no es capaz de absorber sustancias disponibles de su hospedero. Lo anterior fue claramente comprobado al realizar el experimento de patrón de flujo de agua, encontrando que en el área cercana a la raíz de la epífita hay una reducción en el número de vasos y en el área efectiva de conducción.

Teixeira-Costa y Ceccantini (2015) reportaron que las ramas de *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae) parasitadas por el muérdago *Phoradendron crassifolium* (Santalaceae) tenían aproximadamente un 25% de mayor número de vasos que las ramas no parasitadas, lo cual es contrario a nuestros resultados. Además, los mismos autores encontraron que los diámetros de los vasos de las ramas parasitadas eran 14 % más estrechos que los no parasitados y observaron una menor densidad de los vasos funcionales en la interfaz de huésped-parásito. Es probable que estos resultados sean debido a la naturaleza de *Phoradendron crassifolium* la cual es una parásita solamente de xilema.

Se desconoce si *T. recurvata* segrega alguna sustancia química (hormona, ácido, tilosa) para modificar la estructura o el patrón típico de la madera, o bien, si *P. laevigata* modifica químicamente por sí solo el patrón típico de su madera como respuesta a *T. recurvata*. Teixeira-Costa y Ceccantini (2015) mencionan que algunas plantas parásitas son capaces de causar una variedad de efectos a sus anfitriones en el proceso de formación de la madera, y que estas plantas pueden acelerar el proceso natural de embolia en el xilema del hospedero, reducir el diámetro de los vasos y hacer las paredes más delgadas.

Con los resultados obtenidos, se puede decir que *T. recurvata* no es una parásita verdadera ya que no absorbe agua ni nutrientes de su forófito, pero sí ocasiona desviación de flujo de agua (xilema) hacia ambos lados del punto de unión de la raíz de *T. recurvata* con *P. laevigata*, teniendo un comportamiento decreciente, además de que modifica el patrón típico de acomodo de los vasos. A nivel ecofisiológico también se ocasionan daños, específicamente en la eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}) durante la sequía, lo cual podría ser relacionado al daño ocasionado anatómicamente en xilema y floema, que a su vez, afecta el flujo de conducción de agua.

4. CONCLUSIONES

Tillandsia recurvata juvenil afecta mecánicamente la corteza hasta la capa de floema colapsado, dejando intacta las capas de floema no colapsado, sin embargo se observó la presencia de vasos embolizados y la reducción del área efectiva de conducción de igual magnitud que los individuos de *T. recurvata* reproductiva.

Tillandsia recurvata modifica la anatomía (xilema, floema y peridermis) del hospedero *P. laevigata*; a su vez, estas modificaciones estructurales afectan el flujo de agua (xilema) y disminuyen la eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}). El efecto negativo de *T. recurvata* en la Φ_{PSII} es más fuerte en la época de sequía y precisamente en esta época se encontró la modificación en el flujo del agua. Además, a mayor desarrollo de *T. recurvata* mayor es el daño anatómico ocasionado a *P. laevigata*.

Todas estas modificaciones en las ramas de *P. laevigata* son las causantes de la alta mortalidad de las mismas. La bromelia *T. recurvata* no absorbe agua ni nutrientes de su hospedero, pero si modifica el flujo de agua que es de suma importancia en los procesos fotosintéticos, en los cuales ocurre la fijación de carbono. Tal fijación de carbono podría incluso ser afectada con mayor fuerza con futuros cambios climáticos.

Si bien *T. recurvata* es una especie nativa del área de estudio, causa daño fuerte en las poblaciones de *P. laevigata* al ocasionar modificaciones anatómicas y, con esto, modifica severamente el flujo de agua y disminuye la eficiencia fotosintética. Por lo tanto, se propone que *T. recurvata* es “parásita estructural” de *P. laevigata* en el sur del Desierto Chihuahuense.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar-Rodríguez S, Terrazas T, Aguirre-León E, Huidobro-Salas ME. 2007. Modificaciones en la corteza de *Prosopis laevigata* por el establecimiento de *Tillandsia recurvata*. Boletín de la Sociedad Botánica de México 81: 27–35
- Barbour MG. 1981. Plant-plant interactions. In: Goodall DW & Perry RA (Eds.). Arid-land Ecosystems: Structure, Functioning and Management, Vol. 2. pp. 33-50. Cambridge University Press, Cambridge.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR. 1986. Ecology: Individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Benzing DH, Seeman J. 1978. Nutritional piracy and host tree decline: a new perspective on the epiphyte-host relationship. Selbyana 2:133-148.
- Benzing DH. 1990. Vascular Epiphytes: General Biology and Related Biota. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brodribb TJ. 2009. Xylem hydraulic physiology: the functional backbone of terrestrial plant productivity. Plant Science 177: 245-251.
- Flores J, Jurado E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? Journal of Vegetation Science 14: 911-916.
- Flores-Palacios A, Barbosa-Duchateau CL, Valencia-Díaz S, Capistrán-Barradas A, García-Franco JG. 2014. Direct and indirect effects of *Tillandsia recurvata* on *Prosopis laevigata* in the Chihuahua Desert scrubland of San Luis Potosi, Mexico. *Journal of Arid Environments* 104: 88–95.
- Flores-Palacios A, García-Franco JF, 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: 68-75.
- Franco AC, Nobel PS. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Gentry AH, Dodson C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149-156.
- Niering WA, Whittaker RH, Lowe CH. 1963. The saguaro: a population in relation to environment. *Science* 142: 15-23.

- Gómez-Lorence F, Signoret-Poillon J, Abuín-Moreiras MDC. 1970. Mezquites y huizaches. Algunos aspectos de la economía, ecología y taxonomía de los generos, *Prosopis* y *Acacia* en México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales, Mexico D.F.
- Keddy PA. 1989. Competition. Chapman & Hall, London.
- Lesur L. 2011. Árboles de México. Ed. Trillas, S. A de C. V. México, 368 pp.
- 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.
- Maxwell K, Johnson GN. 2000. Chlorophyll fluorescence — a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659–668.
- Páez-Gerardo LE. 2005. Biología de *Tillandsia recurvata* L. (Bromeliaceae) y su importancia en aplicaciones prácticas y ecológicas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, Edo. de México, 82 pp.
- Páez-Gerardo LE, Aguilar-Rodríguez S, Terrazas T., Huidobro-Salas ME, Aguirre León E. 2005. Cambios anatómicos en la corteza de *Parkinsonia praecox* (Ruiz et Pavón) Hawkins causados por la epífita *Tillandsia recurvata* L. (Bromeliaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 77: 59–64.
- Ponce Bautista A, Flores-Rivas J, Yañez-Espinosa L, 2012. Función ecológica de la contracción de raíces bajo sequía en especies de plantas suculentas: Estudio de caso en agaváceas y cactáceas. Tesis de Maestría, División de Ciencias Ambientales, IPICYT. San Luis Potosí, SLP.
- Rascher U, Liebig M, Lüttge U. 2000. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant, Cell and Environment* 23: 1397–1405.
- Reyes-García C, Andrade JL, Simá JL, Us-Santamaría R, Jackson PC. 2012. Sapwood to heartwood ratio affects whole-tree water use in dry forest legume and non-legume trees. *Trees* 26: 1317-1330.
- Reigosa RMJ, Weiss O. 2001. *Handbook Of Plant Ecophysiology Techniques*. Edited By Manuel J. Reigosa Roger. Kluwer Academic, New York.

- Romero JC, Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, García-Cruz J, Mendoza-Ruiz A, Pérez-García B. 2009. Las plantas epífitas, su diversidad e importancia." *Ciencias* 91: 35–41.
- Sáyago R, Lopezaiza-Mikel M, Quesada M, Álvarez-Añorve MY, Cascante-Marín A, Bastida JM. 2013. Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 280: 20122821.
- Soria NF, Torres C, Galetto L. 2014. Experimental evidence of an increased leaf production in *Prosopis* after removal of epiphytes (*Tillandsia*). *Flora* 209: 580–86.
- Silvertown JW, Lovett-Doust J. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Stevens GC. 1987. Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68: 77-81.
- Teixera-Costa L, Ceccantini G. 2015. Embolism Increase and anatomical modifications caused by a parasitic plant. *IAWA Journal* 36: 138–51.
- Tilman D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.