BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Comunidad de epífitas vasculares asociadas a *Annona cherimola* Mill. (Annonaceae) en un bosque mesófilo de montaña en el Estado de Morelos

Tesis para obtener el título de

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

Diana Pérez Rosas

DIRECTORA: DRA. Elizabeth Victoriano Romero

CO-DIRECTORA: DRA. Dulce María Figueroa Castro

AGOSTO, 2024

Dedicatoria

A mamá, quien con su amor infinito me enseñó a florecer.

Agradecimientos

A mamá, mi mejor amiga, mi confidente, mi consejera y mi compañera de aventuras. Muchas gracias por todo tu amor y apoyo incondicional en todo lo que hago, gracias por nunca dudar de mí y por escuchar siempre lo que tengo que decir. Gracias por enseñarme todo lo que has aprendido, eres la persona más increíble que he conocido, te amo siempre.

A papá, gracias por todo tu apoyo, por siempre estar dispuesto a escucharme y aconsejarme. A toda mi familia, por las risas y los momentos especiales que llevo siempre en el corazón, pero sobre todo por su apoyo en momentos difíciles, por no dejarme sola. A mi madrina, la Dra. Elizabeth Rojas Ramírez, por su apoyo incondicional todos estos años, por su gran corazón y por ser una constante fuente de motivación para mí.

A la Dra. Elizabeth Victoriano Romero, por compartir conmigo su pasión por las plantas epífitas, gracias por instruirme y apoyarme en cada etapa de este proyecto. Gracias por todo su conocimiento, experiencia, comentarios y paciencia, que fueron esenciales para culminar este proyecto.

A la Dra. Dulce María Figueroa Castro, porque sin conocerme me aceptó en su laboratorio y me enseñó pacientemente todo el mundo desconocido y maravilloso de las interacciones ecológicas. Gracias por brindarme esta oportunidad, por compartir sus conocimientos conmigo, por ser una gran persona y por ser tan dedicada en todo.

A todo el laboratorio de Interacciones Ecológicas, por recordarme todos los días que las mujeres seguimos haciendo ciencia, gracias también por el compañerismo, el apoyo, las risas y las críticas constructivas siempre con el objetivo de mejorar. En especial quiero agradecer a Erika Chico Juárez, por su apoyo tanto en campo como en la escritura de la tesis y porque siempre tuvo una sonrisa para mí.

A mis revisores de tesis Dr. Carlos Castañeda Posadas y Dr. Jonas Morales Linares, por todas sus valiosas observaciones a este proyecto.

A todas mis amigas y amigos, gracias por acompañarme en las diferentes etapas de este viaje, desde el maternal hasta la universidad, gracias por ser mi red de apoyo, porque siempre han estado en mis momentos más difíciles y en los más felices, los amo y admiro.

Índice

Resumen.....

1. Introducción..... 1

2. Antecedentes..... 2

2.1. Diversidad de epífitas vasculares..... 2

2.1.1. Diversidad de epífitas vasculares a nivel global..... 2

2.1.2. Diversidad de epífitas vasculares en México..... 5

2.1.3. Diversidad de epífitas vasculares en bosques mesófilos de montaña..... 6

2.2. Estratificación vertical de epífitas vasculares..... 7

2.3. Especies exóticas y sus efectos sobre las comunidades..... 13

3. Justificación..... 20

4. Hipótesis..... 22

5. Objetivos..... 23

5.1. General..... 23

5.2. Particulares..... 23

6. Métodos..... 23

6.1. Sitio de estudio..... 23

6.2. Especie de estudio..... 26

6.3. Comunidad de epífitas vasculares asociadas a Annona cherimola..... 28

6.4. Análisis estadísticos..... 30

7. Resultados..... 33

7.1. Comunidad de epífitas vasculares asociadas a Annona cherimola..... 33

7.2. Estratificación vertical de las epífitas vasculares asociadas a Annona cherimola 36

8. Discusión..... 54

8.1. Comunidad de epífitas vasculares asociadas a Annona cherimola..... 54

8.2. Estratificación vertical de epífitas vasculares asociadas a Annona cherimola... 59

8.2.1. Efecto del gradiente microambiental..... 59

8.2.2. Efecto de los atributos del forofito..... 64

8.3. El papel de la especie exótica Annona cherimola como hospedero de epífitas vasculares..... 68

9. Conclusiones..... 71

10. Literatura citada..... 72

Resumen

Las epífitas vasculares son plantas que se establecen sobre otras plantas, generalmente árboles (forofitos) utilizándolas únicamente como soporte estructural, sin parasitarlas. A lo largo del tallo y ramas de los forofitos existen distintos microhábitats generados por las condiciones microambientales y los atributos intrínsecos del forofito. De acuerdo con las condiciones microambientales imperantes a lo largo del forofito y de los requerimientos fisiológicos de cada especie de epífita, se distingue una distribución heterogénea de las epífitas. En los últimos años, el aumento en la introducción de especies exóticas en nuevos ecosistemas de diferentes partes del mundo se ha hecho más evidente. Estas especies pueden integrarse al ecosistema receptor o bien, volverse invasoras, ocasionando una disminución en la riqueza, abundancia y diversidad de la comunidad de plantas nativas. Una vez que las especies exóticas se establecen en los bosques pueden fungir como forofitos de distintos organismos epífitos. Sin embargo, son escasos los estudios que hayan evaluado el rol de los forofitos exóticos en ecosistemas naturales. Por ello, el objetivo de este estudio fue caracterizar la diversidad y la distribución vertical de la comunidad de epífitas vasculares asociadas al forofito exótico *Annona cherimola* en un fragmento de bosque mesófilo de montaña en el norte del Estado de Morelos. Para ello, se muestrearon 11 individuos de *A. cherimola* tomando en cuenta tres zonas (I: tronco principal; II: ramas internas; III: ramas externas). En cada zona se contabilizaron e identificaron todas las epífitas vasculares. Para cada epífita, se midió la altura, diámetro e inclinación, así como la cobertura vegetal de la rama donde se encontraba, además del diámetro a la altura del pecho del forofito en el que estaba. Con los datos obtenidos se estimaron las diversidades verdaderas (riqueza, abundancia y dominancia), los factores de uniformidad, la cobertura del muestreo y se describió la composición florística. Estos parámetros se describieron para toda la comunidad y se compararon entre zonas de los forófitos. Para determinar la relación entre los atributos del forofito y la estratificación vertical se realizaron dos análisis de componentes principales, uno a nivel de grupo de epífitas (bromelias, helechos, y peperomias) y otro a nivel de especie. Se registraron 217 individuos de epífitas pertenecientes a 10 especies,

cinco géneros y cuatro familias (Bromeliaceae, Polypodiaceae, Piperaceae y Orchidaceae). Las diversidades verdaderas indicaron que la comunidad de epífitas vasculares asociadas a *A*. *cherimola* está conformada por 10 especies (^{0}D), 6.85 especies efectivas igualmente abundantes (^{1}D) y 6.03 especies efectivas igualmente dominantes (^{2}D). Las bromelias fueron las más abundantes en la comunidad, siendo *Tillandsia capitata* la especie dominante. En cuanto a la estratificación vertical, se encontró que la zona II fue significativamente mayor en las diversidades verdaderas a los órdenes 1 y 2 (^{1}D: 5.96 y ^{2}D: 5.35, respectivamente) en comparación con las otras dos zonas. Las zonas II y III tuvieron un número de especies (^{0}D) significativamente mayor al de la zona I. La riqueza específica y la abundancia promedio de epífitas por árbol, fueron similares entre zonas. La composición de epífitas difirió entre las zonas I y III. Las bromelias se establecieron preferentemente en la zona III, sobre ramas altas, delgadas y con poca cobertura vegetal. Helechos y peperomias tendieron a establecerse en la zona I, sobre ramas bajas, gruesas y con gran cobertura vegetal. Estas diferencias en composición entre zonas parecen estar determinadas por los requerimientos morfofisiológicos de cada grupo de epífitas; las bromelias presentan adaptaciones para la sequía, mientras que los helechos y las peperomias presentan crecimiento de tipo rastrero que se ve favorecido en ramas gruesas, como las de la zona I. En comparación con un forofito nativo de la misma localidad, el forofito exótico *Annona cherimola* tuvo menor riqueza y abundancia de epífitas vasculares. Pese a esto, puede considerarse como un forofito relativamente importante para las epífitas en este remanente de bosque mesófilo, ya que alberga el 22% de la riqueza de epífitas vasculares registradas en la localidad. No obstante, dado que las especies exóticas pueden desplazar a las nativas, es importante vigilar la dinámica poblacional de *A*. *cherimola* para evitar que llegue a desplazar a los forofitos nativos y con ello, afectar negativamente a la comunidad de epífitas asociadas.

1. Introducción

Las plantas epífitas se establecen sobre otras plantas, generalmente árboles (denominadas forofitos), sin parasitarlas (Benzing, 2004). De las plantas vasculares registradas a nivel mundial, una de cada 10 es de hábito epífito (Taylor et al., 2021). Las familias con más especies de epífitas son Orchidaceae, Polypodiaceae, Bromeliaceae y Piperaceae (Taylor et al., 2021). Aunque las epífitas vasculares se encuentran presentes en diversas regiones del mundo, el Neotrópico es la región más diversa, debido a que cuenta con las condiciones óptimas de temperatura y humedad para el establecimiento y desarrollo de las epífitas (Gentry y Dodson, 1987). De entre los diferentes biomas, los bosques mesófilos de montaña se reconocen como los que sostienen una mayor diversidad de epífitas vasculares (Espejo-Serna et al., 2021).

Dentro de los bosques, las plantas epífitas se distribuyen heterogéneamente a lo largo de sus hospederos (Mora-Olivo et al., 2018). Esta distribución está determinada por factores microclimáticos (humedad, temperatura, luz y viento) y por las características intrínsecas del forofito (fenología foliar, diámetro e inclinación de las ramas y las propiedades de la corteza; Shaw, 2004; Ding et al., 2016). Las epífitas presentan diversas adaptaciones morfofisiológicas a la sombra o a la sequía, lo que les permite habitar distintos estratos a lo largo del árbol (Johansson, 1974). En general, se reconoce que los helechos se distribuyen en la base del tronco, las orquídeas en la zona media del árbol y las bromelias en la copa del árbol (Benzing, 1990).

Otro aspecto que influye tanto en la riqueza, abundancia, diversidad y composición de las comunidades de epífitas es el tipo de forofito que las alberga (nativo o exótico). Se ha reportado que los forofitos exóticos pueden provocar una disminución en la riqueza y abundancia de algunos grupos de plantas como las epífitas (Medeiros et al., 1993; Bhatt et al., 2015; Möller et al., 2021).

En México, las epífitas vasculares son un grupo diverso, pues se calcula que hay aproximadamente 1,813 especies distribuidas en 37 familias vegetales. Entre las más representativas se encuentran Orchidaceae, Bromeliaceae, Polypodiaceae,

Piperaceae, Cactaceae, Araceae y Gesneriaceae (Aguirre-León, 1992; Espejo-Serna et al., 2021). Las epífitas vasculares en México se encuentran distribuidas en diversos biomas como el bosque de *Quercus* L. y el bosque tropical caducifolio; no obstante, el bosque mesófilo de montaña es el bioma que presenta mayor diversidad de epífitas vasculares (Espejo-Serna et al., 2021). Desafortunadamente el bosque mesófilo de montaña se encuentra altamente fragmentado (Rzedowski, 1996), haciéndolo más susceptible al establecimiento y proliferación de especies exóticas (Saunders et al., 1991).

Annona cherimola Mill. (Annonaceae) es una especie originaria de Sudamérica que ha sido introducida en diversos países (Argentina, Bolivia, Brasil, Ecuador, México y Perú) y biomas, incluyendo al bosque mesófilo de montaña, debido a la importancia económica que tienen sus frutos (Luna-Vega, 1999; Villaseñor y Espinosa-García, 2004; Ortiz-Rodríguez et al., 2015; Martínez-Velarde et al., 2017; Vargas-Rueda, 2018). Además, tiene importancia médica ya que posee diversas sustancias bioactivas (González-Vega, 2013). En este trabajo se describe la riqueza, abundancia, diversidad y composición de epífitas vasculares asociadas al forofito exótico *Annona cherimola* en un bosque mesófilo de montaña severamente fragmentado en el centro de México (Rzedowski, 1996).

2. Antecedentes

2.1. Diversidad de epífitas vasculares

2.1.1. Diversidad de epífitas vasculares a nivel global

Las epífitas vasculares son un grupo de plantas cuya principal característica es establecerse y cumplir su ciclo de vida anclándose sobre una planta terrestre denominada forofito, la cual utilizan solo como soporte mecánico (Benzing, 2004). De acuerdo con su relación con el forofito, las epífitas pueden clasificarse como epífitas verdaderas u holoepífitas, y hemiepífitas (Zotz, 2016). Estas últimas se clasifican a su vez en primarias y secundarias (Kress, 1986; Zotz, 2016). Las hemiepífitas secundarias también son conocidas como enredaderas nómadas (Zotz, 2016). Adicionalmente, Kress (1986) también reconoce a las epífitas casuales

o facultativas. Las epífitas verdaderas son aquellas que pasan todo su ciclo de vida ancladas sobre otra planta. Las hemiepífitas primarias inician su ciclo de vida sobre otra planta y eventualmente se vuelven terrestres; mientras que las hemiepífitas secundarias inician su ciclo de vida ancladas al suelo y posteriormente se establecen sobre un forofito (Kress, 1986; Zotz, 2016). Las epífitas casuales son especies que, entre sus miembros, algunos se ajustan a la definición de epífitas verdaderas y otros son plantas terrestres (Kress, 1986). Por último, las accidentales son aquellas especies típicamente terrestres con crecimiento oportunista como epífitas en un microhábitat adecuado (Hoeber y Zotz, 2022).

Actualmente, de las plantas vasculares conocidas a nivel mundial, las epífitas representan el 10%, con entre 27,850 y 31,311 especies pertenecientes a entre 68 y 79 familias vegetales (Taylor et al., 2021; Zotz et al., 2021). Sin embargo, la distribución de las epífitas no es homogénea en todo el planeta. Su patrón de distribución depende de factores bióticos y abióticos, los cuales inciden en el establecimiento de las epífitas (Woods et al., 2015; Ding et al., 2016; Spicer y Woods, 2022). Entre los factores abióticos destacan la latitud, la altitud, la temperatura y la humedad (Gentry y Dodson, 1987). Se ha descrito la existencia de una relación negativa entre la latitud y el número de especies de epífitas (Gentry y Dodson, 1987; Taylor et al., 2021). Por el contrario, se ha documentado una relación positiva entre la precipitación pluvial y el número de especies de epífitas (Gentry y Dodson, 1987; Gentry, 1988; Benzing, 1990; Aguirre-León, 1992), de tal forma que en regiones donde se incrementa la precipitación y la humedad también lo hace la ocurrencia de epífitas (Aguirre-León, 1992). En cuanto a la temperatura, se registra que las bajas temperaturas limitan el establecimiento y crecimiento de las epífitas vasculares (Zotz, 2016). Por último, numerosos estudios realizados en bosques lluviosos neotropicales reportan un aumento en la diversidad de epífitas vasculares a elevaciones intermedias de entre 1000 y 2000 msnm (Gentry y Dodson, 1987; Wolf y Flamenco-Sandoval, 2003; Küper et al., 2004; Krömer et al., 2005; Cardelús et al., 2005).

A nivel global, debido a la baja temperatura, las regiones biogeográficas más cercanas a los polos registran pocas especies de epífitas en comparación con aquellas regiones que se encuentran más cercanas a los trópicos (Gentry y Dodson, 1987; Benzing, 1990). La región Neártica tiene una baja diversidad de epífitas con solo 786 especies distribuidas en 33 familias, representando el 3% de las especies de epífitas a nivel mundial (Taylor et al., 2021). Por su parte, en la región Paleártica solo se encuentra distribuido el 4% de las epífitas, esto es, 1,219 especies pertenecientes a 35 familias (Taylor et al., 2021). Aunque las regiones tropicales presentan una mayor diversidad de especies epífitas, esto no se cumple en África tropical (Gentry y Dodson, 1987; Taylor et al., 2021). Esta región presenta 1,714 especies de epífitas distribuidas en 40 familias, que representan 6% de la riqueza global de epífitas. En comparación, la región tropical de Australasia alberga 4,602 especies de epífitas distribuidas en 38 familias, representando 17% de la riqueza global de epífitas (Taylor et al., 2021). La segunda región más diversa es la Indomalaya, con 4,984 especies de epífitas distribuidas en 43 familias, representando el 18% de la diversidad total. Sin embargo, el Neotrópico es por mucho la región biogeográfica con más diversidad de epífitas en el mundo, con 17,433 especies pertenecientes a 51 familias, lo que representa el 63% de la diversidad total (Gentry y Dodson, 1987; Taylor et al., 2021).

Del mismo modo, la representatividad de distintas familias de epífitas vasculares no es homogénea en el mundo (Gentry y Dodson, 1987; Taylor et al., 2021). En general, la familia Orchidaceae, al presentar el mayor nivel de epifitismo, con más del 75% de sus especies adaptadas a este estilo de vida, es la familia dominante a nivel mundial (Kress, 1986; Gentry y Dodson, 1987; Benzing, 1990; Zotz, 2013; Givnish et al., 2015; Taylor et al., 2021). La segunda familia de epífitas con mayor dominancia a nivel mundial es Polypodiaceae, la cual comprende cerca del 50% de todas las especies de helechos epífitos (Zotz, 2013; Taylor et al., 2021). Aunque Orchidaceae y Polypodiaceae son las familias con mayor dominancia y presentan una distribución cosmopolita, otros grupos taxonómicos dominan en ciertas regiones geográficas (Taylor et al., 2021). Por ejemplo, en las regiones neotropicales, la segunda familia más diversa es Bromeliaceae, con alrededor del

60% de sus especies con hábito epífito (Zotz, 2013; Taylor et al., 2021). Otras familias vegetales, como Piperaceae, Araceae, Ericaceae y Gesneriaceae también se destacan por el alto nivel de especies epífitas que presentan (Kress, 1986; Gentry y Dodson, 1987; Zotz, 2013, 2016).

2.1.2. Diversidad de epífitas vasculares en México

Aunque gran parte del territorio mexicano se ubica en el Neotrópico, en México convergen las regiones neártica y neotropical (Mardocheo et al., 2001; Morrone, 2014). Esta ubicación privilegiada provee de condiciones favorables para que se albergue una gran cantidad de especies y formas de vida, entre ellas, las epífitas (Ceja-Romero et al., 2008). Espejo-Serna et al. (2021) estiman que en México se distribuye un total de 1,813 especies de epífitas vasculares pertenecientes a 37 familias vegetales, lo que representa aproximadamente el 7% de la flora vascular mexicana. De manera general, entre la diversidad de plantas vasculares reconocidas para México, resaltan las angiospermas con 21,841 especies (Villaseñor y Ortiz, 2014). De estas, 992 especies son epífitas, de las cuales el 38.5% (382 especies) son endémicas de México (Villaseñor y Ortiz, 2014). A nivel mundial, la familia Orchidaceae presenta una alta incidencia de epífitas (Kress, 1986; Gentry y Dodson, 1987; Benzing, 1990; Zotz, 2013; Givnish et al., 2015; Taylor et al., 2021); esto es consistente con la riqueza de orquídeas en la flora mexicana, ya que a nivel nacional se registran 899 especies de orquídeas con hábito epífito (Espejo-Serna et al., 2021). El segundo lugar, en cuanto a diversidad de especies epífitas, lo ocupa la familia Bromeliaceae con 234 especies y, en tercer lugar, figuran los helechos con 122 especies (Espejo-Serna et al., 2021). Otras familias con hábito epífito comunes en la flora mexicana son Piperaceae, Cactaceae, Araceae y Gesneriaceae (Aguirre-León, 1992; Espejo-Serna et al., 2021). A un nivel taxónomico más fino, los géneros *Tillandsia* L. (Bromeliaceae), *Epidendrum* L. (Orchidaceae) y *Peperomia* Ruiz & Pav. (Piperaceae) comprenden una alta riqueza de especies epífitas (Espejo-Serna et al., 2021). Entre los helechos, los géneros *Polypodium* L. (Polypodiaceae) y *Asplenium* L. (Aspleniaceae) resaltan con una alta riqueza de especies epífitas (Ceja-Romero et al., 2010).

A nivel de bioma, en México las epífitas se distribuyen en una amplia gama de ecosistemas, desde los bosques húmedos tropicales hasta los matorrales xerófilos (Aguirre-León, 1992; Espejo-Serna et al., 2021). Sin embargo, el bosque mesófilo de montaña se considera el bioma con mayor incidencia de epífitas (Aguirre-León, 1992; Rzedowski, 1996; Espejo-Serna et al., 2021), registrando 1,079 especies de epífitas distribuidas en 34 familias vegetales. Por su parte, el bosque de *Quercus* registra 879 especies de epífitas en 29 familias; mientras que en el bosque tropical caducifolio se han registrado 306 especies en 19 familias, y en biomas más secos como el matorral xerófilo solo se han reportado 43 especies distribuidas en nueve familias vegetales (Espejo-Serna et al., 2021).

2.1.3. Diversidad de epífitas vasculares en bosques mesófilos de montaña

El bosque mesófilo de montaña es un tipo de vegetación que se encuentra a una altitud variable, que va de los 1000 a los 2800 msnm (Rzedowski, 2006). La temperatura media anual en este tipo de bosques oscila entre 12 y 23°C, y la precipitación media anual es de entre 1000 y 3000 mm (Rzedowski, 2006). A nivel mundial, las epífitas que dominan en este tipo de bosques son las orquídeas y los helechos (Johansson, 1974; Mucunguzi, 2007; Keppel y Thomas, 2009; Zhao et al., 2015; Ding et al., 2016; Wang et al., 2016; Adhikari et al., 2017; Adubasim et al., 2019; Mangosongo y Griffiths, 2019). El número de especies con hábito epífito encontradas alrededor del mundo en bosques con características similares al bosque mesófilo de montaña es diverso, variando entre siete y 153 especies (Johansson, 1974; Mucunguzi, 2007; Keppel y Thomas, 2009; Zhao et al., 2015; Ding et al., 2016; Wang et al., 2016; Adhikari et al., 2017; Adubasim et al., 2019; Mangosongo y Griffiths, 2019). En bosques mesófilos de montaña neotropicales se ha encontrado una alta incidencia de epífitas, sobre todo en bosques ubicados entre los 1000 y 1500 msnm (Küper et al., 2004; Krömer et al., 2005; Cardelús et al., 2005). Los grupos dominantes en los bosques mesófilos de montaña neotropicales son las orquídeas y los helechos, seguidos de las bromelias y las aráceas (Küper et al., 2004; Krömer et al., 2005; Cardelús et al., 2005).

El bosque mesófilo de montaña se distribuye en 20 de los 32 estados de la República Mexicana (Villaseñor, 2010); sin embargo, se encuentra severamente fragmentado, ocupando solo entre el 0.5 y 1% del territorio nacional (Rzedowski, 1996). A pesar de su distribución notoriamente fragmentada, es uno de los ecosistemas que alberga una alta diversidad de plantas epífitas (Aguirre-León, 1992; Villaseñor, 2010; Williams-Linera, 2015; Espejo-Serna et al., 2021). Espejo-Serna et al. (2021) estiman que cerca de 1,079 especies de epífitas habitan los bosques mesófilos de montaña de México. En particular, los Estados de Chiapas, Veracruz, Puebla e Hidalgo figuran por su alta diversidad de epífitas con 1,173, 569, 265 y 163 especies, respectivamente. De las especies de epífitas registradas en dichos estados, entre 50% y 58% se distribuyen en zonas de bosque mesófilo de montaña (Wolf y Flamenco-Sandoval, 2003; Ceja-Romero et al., 2010; Krömer et al., 2020; Miguel-Vázquez et al., 2020). Los géneros mejor representados en los bosques mesófilos de montaña de México son *Peperomia* (Piperaceae) y *Tillandsia* (Bromeliaceae) con 68 especies cada uno, *Lepanthes* Sw. (Orchidaceae) con 63 especies y *Epidendrum* (Orchidaceae) con 61 especies. En menor medida, también figuran los géneros *Asplenium* (Aspleniaceae) con 26 especies y *Pleopeltis* Humb. & Bonpl. ex Willd. (Polypodiaceae) con 23 especies (Espejo-Serna et al., 2021).

2.2. Estratificación vertical de epífitas vasculares

Los bosques se caracterizan por ofrecer diversos microhábitats a la flora y fauna que los habitan. Estos microhábitats se encuentran organizados a lo largo del eje vertical de los árboles en lo que se denominan zonas o estratos verticales (Shaw, 2004; Smith, 1973). En el caso de las epífitas, la estratificación vertical está determinada en gran medida por la variación en distintos factores microclimáticos. Entre ellos, los que tienen una mayor influencia en la estratificación vertical de las epífitas son la temperatura, la humedad, la intensidad del viento y la cantidad de luz (Johansson, 1974; Shaw, 2004; Wagner et al., 2013). De manera general, se reconoce que la humedad alcanza sus valores máximos en el sotobosque, cerca del suelo y disminuye hacia el dosel (Benzing, 1995; Shaw, 2004; Krömer et al.,

2007). Inversamente, la luz alcanza sus valores máximos en el dosel y disminuye hacia el sotobosque, lo que provoca que también la temperatura alcance sus valores máximos en la parte exterior del dosel, que se encuentra expuesta directamente a la radiación solar (Benzing, 1995; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Shaw, 2004; Krömer et al., 2007). También, en el dosel exterior, el impacto directo del viento es mayor que en el estrato cercano al sotobosque (Shaw, 2004; Krömer et al., 2007).

Para el estudio de la estratificación vertical de epífitas vasculares, los forofitos con alturas de entre 30 y 50 metros suelen dividirse típicamente en cinco zonas verticales (Johansson, 1974; Krömer et al., 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008; Jiménez-López et al., 2017). Sin embargo, en trabajos realizados con forofitos de menor altura (<15 m) se ha empleado una estratificación reducida a tres zonas: el tronco principal (zona I), las ramas internas (zona II) y las ramas externas del árbol (zona III; De Souza-Werneck y Do Espírito-Santo, 2002; Ruiz-Cordova et al., 2014; Dias-Pereira et al., 2022).

Diversos aspectos de la comunidad de epífitas vasculares (riqueza, diversidad, abundancia y composición) varían de acuerdo con la estratificación vertical (Ter Steege y Cornelissen, 1989; Krömer et al., 2007). La mayor riqueza, abundancia y diversidad se ha reportado en las ramas internas del árbol (Ter Steege y Cornelissen, 1989; Pérez-Lugo, 2016; Thomas y Jameson, 2020; Flores-Argüelles et al., 2022). Por su parte, la composición de la comunidad de epífitas vasculares a lo largo de los estratos verticales del forofito depende de las adaptaciones y requerimientos fisiológicos de cada especie (Johansson, 1974; Benzing, 1995; Shaw, 2004; Krömer et al., 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008). Por ejemplo, los helechos tienden a distribuirse preferencialmente en zonas donde la luz es escasa y la humedad es alta, esto es, en la base del tronco (Johansson, 1974; Benzing, 1990; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Krömer et al., 2007). Los helechos adaptados a estas zonas presentan hojas delgadas y una baja densidad estomática, lo que las hace poco tolerantes a la radiación solar directa (Hietz y Briones, 1998; Briones y Riaño, 2014). De manera similar, las aráceas también se encuentran

mayoritariamente en la base del tronco puesto que no son tolerantes a la sequía (Benzing, 1990; Acebey y Krömer, 2001).

A su vez, las orquídeas se encuentran en las ramas internas del árbol, donde hay una buena cantidad de luz, sin una exposición solar directa, esto implica que las condiciones tanto de luz como de sequía no son extremas (Benzing, 1990; Krömer et al., 2007). Adicionalmente, en esta zona hay una gran abundancia de sustrato orgánico (*i.e*., suelo suspendido; Woods et al., 2015; Victoriano-Romero et al., 2020), lo que favorece el establecimiento y el desarrollo de las epífitas. Las orquídeas cuentan con adaptaciones como las raíces de velamen que sirven para absorber eficientemente agua y nutrientes directamente de la atmósfera (Johansson, 1974; Zotz y Winkler, 2013; Silvera y Lasso, 2016; Zotz, 2016). Además, diversas especies presentan pseudobulbos, esto es, tallos modificados capaces de almacenar agua (Silvera y Lasso, 2016; Yang, et al., 2016). Consecuentemente, todas estas características favorecen el establecimiento de las orquídeas en esta zona (Johansson, 1974; Benzing, 1990; Krömer et al., 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008; Silvera y Lasso, 2016).

Por último, las bromelias se encuentran en la parte del dosel exterior de los árboles, donde se recibe una incidencia directa de los rayos solares (Fischer y Araujo, 1995; Krömer et al., 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008). Las bromelias poseen diversas adaptaciones que les permiten establecerse en sitios donde hay condiciones de sequía y alta radiación solar. Por ejemplo, algunas bromelias presentan el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM, por sus siglas en inglés), donde el dióxido de carbono se fija en las noches, de modo que los estomas permanecen abiertos durante la noche y cerrados durante el día, reduciendo la pérdida de agua (Winter y Smith, 1996; Silvera y Lasso, 2016). Otra adaptación es la disposición de las hojas en forma de tanque, donde pueden almacenar y tener un suministro constante de agua, lo que les permite resistir las condiciones de sequía (Zotz y Hietz, 2001; Reyes-García et al., 2012). Existen además las bromelias tipo nebulofita que se caracterizan por presentar hojas largas y delgadas con gran cantidad de tricomas, a través de los cuales obtienen nutrientes, agua y minerales

directamente de la atmósfera, lo que favorece su establecimiento en el estrato de ramas exteriores del forofito (Reyes-García et al., 2022). Aun cuando se han descrito estos patrones de distribución vertical para distintos grupos de epífitas, la mayoría se distribuyen en más de un estrato (Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Krömer et al., 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008), lo que sugiere un empalme de nicho, de tal manera que dos o más especies pueden compartir los recursos disponibles (Hietz y Hietz-Seifert, 1995).

Otros factores que influyen en la estratificación vertical de las epífitas vasculares son la composición y las características específicas de las especies de árboles que fungen como forofitos, tales como fenología foliar altura, diámetro e inclinación de las ramas, y las propiedades de la corteza (Johansson, 1974; Nadkarni, 1994; Shaw, 2004). La fenología foliar del árbol, entendida como los cambios en la densidad del follaje de acuerdo con la estacionalidad, puede influir en el microclima alterando las condiciones de temperatura y humedad (Cardelús y Chazdon, 2005). Esto se debe a que la densidad del follaje regula la cantidad de luz que pasa a través de la copa del árbol. De esta forma, árboles perennifolios (*i.e.*, que tienen follaje a lo largo del año) permiten un paso restringido de la luz, mientras que en árboles caducifolios (*i.e.*, que pierden sus hojas durante la estación seca), la luz pasa directamente (Einzmann et al., 2015). Por lo tanto, los árboles caducifolios, presentan una incidencia de luz directa, por lo que la temperatura es mayor y la humedad disminuye. En comparación, las especies perennifolias presentan condiciones microambientales poco cambiantes, ya que el follaje impide la incidencia directa de la luz. De este modo, la temperatura y la humedad en forofitos perennes suelen ser más constantes en el tiempo (Cardelús y Chazdon, 2005; Einzmann et al., 2015). Debido a las diferencias en el microclima presente en especies con fenología foliar contrastante, la abundancia y la diversidad de especies epífitas tienden a ser menores en árboles caducifolios. Además, la composición también puede verse afectada (Cardelús, 2007; Einzmann et al., 2015) Los helechos tienden a estar mayormente asociados con árboles perennifolios, ya que no poseen las adaptaciones necesarias para sobrevivir en ambientes que presenten altas temperaturas y baja humedad (Cardelús, 2007). Por otro lado, bromelias y

cactáceas tienden a asociarse más fácilmente con árboles caducifolios debido a sus adaptaciones para subsistir en ambientes xéricos donde predominan altas temperaturas y baja humedad (Cardelús, 2007).

El diámetro de las ramas también es un factor importante en el establecimiento de las epífitas (Wagner et al., 2015). Las ramas más longevas ubicadas en la zona cercana al tronco y la zona que comprende las ramas internas del árbol presentan diámetros mayores; estas ramas no se encuentran directamente expuestas a la luz solar y presentan mayor espacio disponible para la colonización de epífitas (Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Zotz, 2007; Ruiz-Cordova et al., 2014). En contraste, las ramas jóvenes de la zona superior del árbol se encuentran expuestas a la incidencia directa de luz solar, tienen un diámetro menor, por lo que presentan menos espacio disponible para la colonización de epífitas, además de ser más susceptibles al daño mecánico (Wagner et al., 2015). Se ha documentado que distintos grupos de epífitas se distribuyen preferencialmente en ramas de distintos diámetros (Zimmerman y Olmsted, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Hietz et al., 2006; Zotz, 2007). Por ejemplo, los helechos pertenecientes a la familia Hymenophyllaceae predominan en ramas con diámetros medios (10-20 cm); otros helechos, como los de la familia Aspleniaceae prefieren ramas más gruesas (> 20 cm; Zotz, 2007). Las orquídeas tienden a establecerse en ramas de grosor variable (5 - 20 cm; Zimmerman y Olmsted, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Hietz et al., 2006; Zotz, 2007). Las bromelias se caracterizan por establecerse en ramas delgadas cuyos diámetros son menores a los 5 cm. Algunas especies pertenecientes al género *Tillandsia* se establecen preferentemente en ramas que no superan 1 cm de diámetro (Zimmerman y Olmsted, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Hietz et al., 2006; Zotz, 2007). Algunos otros grupos, como las peperomias se distribuyen en ramas de diámetro variable (4 - 20 cm; Zotz, 2007).

La altura de las ramas a la que se encuentran las epífitas, también ha sido registrada en algunos trabajos como otra variable que incide en la estratificación vertical de las epífitas vasculares (De Souza-Werneck y Do Espírito-Santo, 2002; Hietz et al., 2006; Zotz, 2007). Algunos grupos de epífitas se distribuyen

preferencialmente en ciertas alturas. Por ejemplo, las bromelias y orquídeas predominan en alturas medias a altas (4 - 16 m); mientras que familias como Polypodiaceae y Piperaceae tienden a encontrarse a alturas menores (0 - 10 m; De Souza-Werneck y Do Espírito-Santo, 2002; Hietz et al., 2006; Zotz, 2007).

La inclinación de la rama es otro factor que influye en el establecimiento de las epífitas (Ter Steege y Cornelissen, 1989). Dentro del árbol, se pueden encontrar ramas con una amplia variación en inclinación, desde aquellas completamente horizontales (con una inclinación de 0°) hasta aquellas totalmente verticales (con una inclinación de 90°; Ter Steege y Cornelissen, 1989; Zotz, 2007). En general, las ramas horizontales están expuestas a una mayor cantidad de luz (Ter Steege y Cornelissen, 1989) y podrían presentar una mayor acumulación de suelo suspendido sobre todo en bosques húmedos, lo que aumenta la disponibilidad de agua, nutrientes y semillas, favoreciendo el establecimiento exitoso de las epífitas (Nadkarni y Matelson, 1991; Freiberg, 1996; Woods et al., 2015; Victoriano-Romero et al., 2020). Por su parte, las ramas verticales interceptan una menor cantidad de semillas, luz, agua y nutrientes, y presentan menor acumulación de suelo, lo que podría limitar el establecimiento de las epífitas (Ter Steege y Cornelissen, 1989). Algunos trabajos han evaluado el efecto de la inclinación de las ramas sobre la distribución de distintos grupos de epífitas en el hospedero. Se ha encontrado que los helechos pertenecientes a las familias Hymenophyllaceae y Aspleniaceae predominan en ramas cuya inclinación es de 90°. Por su parte, las orquídeas se establecen comúnmente en ramas con un rango de inclinación que va desde los 25° hasta los 60°. De igual forma, las bromelias se establecen en ramas con un amplio rango de inclinación (15 - 90°; Hietz et al., 2006; Zotz, 2007). Otros grupos como las peperomias se establecen en ramas casi verticales (75 - 90°; Zotz, 2007).

Finalmente, la corteza de los forofitos posee características que son importantes en el establecimiento de las plantas epífitas (Valencia-Díaz et al., 2010). La textura de la corteza puede variar dependiendo de la longevidad de las ramas, siendo más fisurada en ramas viejas y más lisa en las jóvenes (Wagner et al., 2015). En general, se reconoce que las epífitas se establecen mejor en cortezas fisuradas,

que tienen una buena retención de agua, lo que favorece su establecimiento desde la germinación (Wagner et al., 2015). Por otro lado, se ha encontrado que algunas especies de forofitos producen sustancias alelopáticas en la corteza, lo que disminuye la germinación de plantas epífitas (Valencia-Díaz et al., 2010).

En síntesis, existen varios factores propios de cada especie de forofito, que varían a lo largo de él y que influyen en el establecimiento diferencial de las epífitas. No obstante, existen otros factores que están influyendo severamente en las comunidades de epífitas, tal como la presencia de especies exóticas.

2.3. Especies exóticas y sus efectos sobre las comunidades biológicas

En los últimos años, las actividades antropogénicas han incrementado el transporte de especies más allá de sus rangos de distribución natural, donde pueden llegar a establecerse y proliferar (Westbrooks, 1998; Richardson et al., 2000; Gioria et al., 2023). Estas especies se conocen como exóticas (Bellard et al., 2016). Muchas especies de plantas han sido reportadas como exóticas en diversas partes del mundo, ya que han sido introducidas en distintos hábitats por su importancia ornamental o alimenticia (Vitousek et al., 1996; Richardson y Rejmánek, 2011). Las plantas exóticas pueden presentar diversas características que favorecen su establecimiento y proliferación en nuevos hábitats. Por ejemplo, pueden tener ciclos de vida cortos, crecimiento rápido, altas tasas fotosintéticas, semillas pequeñas y abundantes, capacidad de dispersión a larga distancia, raíces o rizomas con grandes reservas de nutrientes y producción de sustancias alelopáticas que pueden suprimir el crecimiento de otras plantas (Westbrooks, 1998; Gioria et al., 2023). En general, se reconoce que las especies exóticas pueden ocasionar una disminución en la riqueza, abundancia y diversidad (Westbrooks, 1998; Vilà et al., 2006, 2011; Hejda et al., 2009; Pyšek et al., 2012), así como cambios en la composición de especies (Hejda et al., 2009) de la comunidad de plantas nativas, pudiendo llegar a ocasionar extinciones de plantas tanto a nivel local como global (Bellard et al., 2016; Pyšek et al., 2016).

Algunas especies exóticas pueden fungir como forofitos de organismos con hábito epífito. Se ha documentado que la diversidad y composición de las comunidades de epífitas pueden modificarse en función de los cambios en la estructura y composición de la comunidad de forofitos disponibles en un lugar dado (Gentry y Dodson, 1987; Morales-Linares et al., 2020). Algunos estudios han analizado los cambios en los parámetros de las comunidades de líquenes, briofitas y plantas vasculares con hábito epífito de acuerdo con el tipo de forofito que las sostiene (nativo o exótico) (Medeiros et al., 1993; Haro-Carrión et al., 2009; Käffer et al., 2009; Boelter et al., 2011; Krömer et al., 2014; Ardila-Rios et al., 2015; Bhatt et al., 2015; Nadège et al., 2016; Jagodziński et al., 2018; Simijaca et al., 2018; Silva-Martins et al., 2020; González-Motelongo y Pérez-Vargas, 2021; Möller et al., 2021). La mayoría de estos estudios describen los cambios en riqueza y abundancia y, en menor medida en la diversidad. Algunos estudios también han evaluado los efectos del tipo de forofito sobre la dominancia y la composición de especies epífitas (Tabla 1; Haro-Carrión et al., 2009; Käffer et al., 2009; Boelter et al., 2011; Ardila-Rios et al., 2015; Simijaca et al., 2018; Silva-Martins et al., 2020; González-Motelongo y Pérez-Vargas, 2021).

Tabla 1. Estudios a nivel de bosque y de especies individuales de forofitos que han evaluado riqueza (R), abundancia (A) y diversidad (D) de las comunidades de organismos epífitos en forofitos nativos y exóticos en distintas partes del mundo. NE indica parámetro no evaluado. N-ES indica no especificado.

Grupo de epífitas	País	Sitio de estudio	Forofito	Tipo de forofito	Parámetro de la comunidad			Referencia
					R	A	D	
Bosque								
Líquenes	Brasil	Bosque de *Araucaria*	*Araucaria*	Nativo	27	1559	1.0	Käffer et al., 2009
		Plantación	*Araucaria*	Nativo	49	2129	1.3	
		Plantación	*Eucalyptus*	Exótico	30	551	1.0	
			Pinus	Exótico	27	626.3	1.1	
	Colombia	Bosque de *Quercus*	*Quercus*	Nativo	41	128	NE	Ardila-Rios et al., 2015
		Plantación	*Eucalyptus*	Exótico	14	166	NE	
	Islas Canarias	Bosque de *Laurisilva*	*Laurisilva*	Nativo	113	NE	8.79*	González-Motelongo y Pérez-Vargas, 2021
		Bosque de Castaño	*Castanea sativa*	Exótico	95	NE	7.52	
	Especies individuales de forofito							
	Colombia	Reserva	*Quercus*	Nativo	108	NE	4.18	Simijaca et al., 2018
			Pinus	Exótico	116	NE	4.15	
	Alemania	Zona urbana	*Tilia cordata*	Nativo	31	198	NE	Möller et al., 2021
			Tilia tomentosa	Exótico	31	168	NE	
			Quercus robur	Nativo	32*	165	NE	
			Quercus rubra	Exótico	19	95	NE	
			Acer plantanoides	Nativo	32*	132	NE	
			Acer saccharinum	Exótico	19	74	NE	

Tabla 1. Continuación

Grupo de epífitas	País	Sitio de estudio	Forofito	Tipo de forofito	Parámetro de la comunidad			Referencia
					R	A	D	
Bosque								
Briofitas	Polonia	Zona minera en recuperación	*Quercus robur*	Nativo	22	NE	NE	Jagodziński et al., 2018
			Quercus rubra	Exótico	14	NE	NE	
Bosque								
Plantas vasculares	Ecuador	Bosque tropical	N-ES	Nativo	29	138	NE	Haro-Carrión et al., 2009
		Plantación	*Theobroma cacao*	Exótico	15	101	NE	
	Brasil	Bosque de *Araucaria*	*Araucaria*	Nativo	54	3117	NE	Boelter et al., 2011
		Plantación	*Araucaria angustifolia*	Nativo	26	2730	NE	
		Plantación	*Pinus*	Exótico	8	262	NE	
			Eucalyptus	Exótico	6	28	NE	
	México	Bosque mesófilo de montaña	N-ES	Nativo	93	NE	NE	Krömer et al., 2014
		Bosque perturbado	N-ES	Exótico	46	NE	NE	
		Acahual	N-ES	Exótico	38	NE	NE	
		Plantación	*Theobroma cacao*	Exótico	32	NE	NE	
	Especies individuales de forofito							
	Estados Unidos	Bosque lluvioso	*Cibotium chamissoi*	Nativo	21	11.4	NE	Medeiros et al., 1993
			Cibotium glaucum	Nativo	19	20.2	NE	
			Cyathea cooperi	Exótico	10	1.1	NE	
	Brasil	Zona urbana	*Cedrela fisilis*	Nativo	22	NE	2.68	Silva-Martins et al., 2020
			Piptademia gonoacantha	Nativo	20	NE	2.54	
			Mangifera indica	Exótico	26	NE	2.94	
			Eriobotrya japonica	Exótico	15	NE	2.27	

Tabla 1. Continuación

Grupo de epífitas	País	Sitio de estudio	Forofito	Tipo de forofito	Parámetro de la comunidad			Referencia
					R	A	D	
Plantas vasculares	Sudáfrica	Zona urbana	*Brachychiton acerifolium*	Exótico	2	NE	NE	Bhatt et al., 2015
			Casuarina equisitifolia	Exótico	4	NE	NE	
			Colvillea racemosa	Exótico	2	NE	NE	
			Delonix regia	Exótico	7	NE	NE	
			Jacaranda mimosifolia	Exótico	7	NE	NE	
			Phoenix reclinata	Nativo	6	NE	NE	
			Pleiogynium timorense	Exótico	4	NE	NE	
			Raphia australis	Nativo	13	NE	NE	
			Trichilia dregeana	Nativo	5	NE	NE	
	Camerún	Agro-ecosistema	*Cola anomala*	Nativo	19	NE	NE	Nadège et al., 2016
			Spathodea campanulata	Nativo	12	NE	NE	
			Dacryoides edulis	Nativo	8	NE	1.75	
			Croton macrostachyus	Nativo	13	NE	NE	
			Persea americana	Exótico	19	NE	2.53	

La mayoría de los estudios enfocados en describir la diversidad de líquenes, briofitas y plantas vasculares con hábito epífito se han realizado a nivel de bosque (Tabla 1). Estos estudios se enfocaron en comparar la diversidad de epífitas en bosques con especies nativas y exóticas (Haro-Carrión et al., 2009; Käffer et al., 2009; Boelter et al., 2011; Krömer et al., 2014; Ardila-Rios et al., 2015; Jagodziński et al., 2018; González-Motelongo y Pérez-Vargas, 2021). Además, algunos estudios con líquenes y plantas vasculares se han realizado a nivel de especies individuales de forofito. Estos estudios se enfocaron en comparar la diversidad de epífitas entre especies nativas y especies exóticas (Medeiros et al., 1993; Bhatt et al., 2015; Nadège et al., 2016; Simijaca et al., 2018; Silva-Martins et al., 2020; Möller et al., 2021).

En general, tanto la riqueza como la abundancia de líquenes y briofitas epífitas es mayor en los bosques y especies individuales de forofitos nativos; sin embargo, la diversidad parece no diferir entre forofitos nativos y exóticos (Tabla 1; Käffer et al., 2009; Simijaca et al., 2018). El único estudio en el que se ha descrito la dominancia de especies en estos grupos de organismos no encontró diferencias entre forofitos nativos y exóticos (Simijaca et al., 2018).

En cuanto a los estudios con epífitas vasculares a nivel de bosque, se ha encontrado que, tanto la riqueza como la abundancia son mayores en bosques nativos (Tabla 1; Haro-Carrión et al., 2009; Boelter et al., 2011; Krömer et al., 2014). No obstante, a la fecha, ningún estudio ha descrito la diversidad de epífitas vasculares a este nivel (Tabla 1). La dominancia sólo ha sido descrita en un estudio, encontrando que fue significativamente mayor en el bosque nativo (Haro-Carrión et al., 2009). De manera similar, la composición sólo ha sido evaluada para un estudio (Boelter et al., 2011). Los autores reportan que las familias Araliaceae, Blenchnaceae, Cactaceae, Commelinaceae, Dicksoniaceae, Gesneriaceae, Griselineaceae, Hymenophyllaceae, Myrsinaceae, Myrtaceae, Piperaceae, Pteridaceae y Sapindaceae se encuentran exclusivamente en el bosque nativo. Aspleniaceae y Orchidaceae se encuentran tanto en el bosque nativo como en la

plantación nativa y las plantaciones exóticas. Por último, Bromeliaceae y Polypodiaceae se encuentran tanto en zonas con vegetación nativa como exótica.

Entre los estudios a nivel de especies individuales de forofito, la mitad de los estudios encontraron que la riqueza de epífitas vasculares es mayor en forofitos nativos mientras que la otra mitad reporta una riqueza similar entre forofitos nativos y exóticos (Medeiros et al., 1993; Bhatt et al., 2015; Nadège et al., 2016; Silva-Martins et al., 2020). El único estudio a este nivel que ha evaluado la abundancia reporta que los forofitos nativos presentan una mayor abundancia de epífitas vasculares (Medeiros et al., 1993). Sólo dos estudios han reportado índices de diversidad, siendo más altos en los forofitos exóticos (Tabla 1; Nadège et al., 2016; Silva-Martins et al., 2020). Finalmente, solo un estudio evaluó la composición y estratificación vertical entre forofitos nativos y exóticos (Silva-Martins et al., 2020). Este estudio reporta que las familias Araceae, Arecaceae, Oxalidaceae, Zingiberaceae y Solanaceae se encuentran exclusivamente en forofitos exóticos; mientras que Euphorbiaceae, Urticaceae y Thelypteridaceae son exclusivas de forofitos nativos. Polypodiaceae, Bromeliaceae, Orchidaceae, Moraceae, Commelinaceae, Balsaminaceae, Pteridaceae y Cactaceae se encontraron tanto en forofitos nativos como exóticos. En cuanto a la estratificación vertical de epífitas vasculares, la mayor riqueza se encontró en las ramas externas de la copa (Silva-Martins et al., 2020).

En conjunto, estos resultados indican que la riqueza, abundancia y dominancia son mayores en forofitos nativos, mientras que la diversidad lo es en los exóticos. Además, queda en evidencia la falta de estudios que analicen estos aspectos, así como los cambios en estratificación vertical en forofitos exóticos. Estudiar dichos parámetros podría ayudar a esclarecer la influencia de las especies de hospederos exóticos sobre las comunidades de epífitas. Además, es importante mencionar que la mayoría de los estudios se han realizado en zonas urbanas o altamente perturbadas (Bhatt et al., 2015; Krömer et al., 2014; Nadège et al., 2016; Jagodzińsk et al., 2018; Silva-Martins et al., 2020 Möller et al. 2021). En consecuencia, se necesitan más estudios que profundicen dicha respuesta en

ecosistemas naturales, ya que los efectos negativos de las especies exóticas tienden a exacerbarse en las zonas con perturbación humana (Gioria et al., 2023), por lo que los patrones descritos podrían cambiar en ecosistemas naturales. Analizar los parámetros de la estructura (riqueza, abundancia, diversidad, y composición) de las comunidades de epífitas vasculares, así como su estratificación vertical en una sola especie exótica, excluye la influencia de variaciones propias de otros rasgos presentes en distintas especies de forofitos (Cardelús, 2007; Woods et al., 2015). Por ello, en este trabajo se determina la estructura y estratificación vertical de la comunidad de epífitas vasculares asociadas a la especie exótica *Annona cherimola*, en un fragmento de bosque mesófilo de montaña del Estado de Morelos.

3. Justificación

Las epífitas vasculares son un componente importante de los bosques, teniendo una contribución significativa a su diversidad, riqueza y biomasa (Gentry y Dodson, 1987; Benzing, 1990). Además, son elementos importantes en los ciclos de agua y de nutrientes (Zotz, 2016) y establecen interacciones ecológicas con otros organismos presentes en el dosel, proveyéndoles de alimento, refugio y microhábitat (Benzing, 1990; Krömer, 2014). Las epífitas vasculares interactúan estrechamente con sus forofitos, por lo que cualquier cambio en la estructura y composición del estrato arbóreo podría ocasionar cambios en la diversidad y composición de epífitas vasculares (Morales-Linares et al., 2020).

En los últimos años, la creciente comunicación global ha permitido el transporte de especies más allá de sus rangos de distribución nativa (*i.e*., especies exóticas; Richardson et al., 2000; Bellard et al., 2016; Meyerson y Mooney, 2007; Gioria et al., 2023). Las especies exóticas pueden establecerse y sus poblaciones proliferar en los nuevos hábitats, pudiendo afectar negativamente a las plantas epífitas (Medeiros et al., 1993; Bhatt et al., 2015; Möller et al., 2021). No obstante, poco se sabe sobre los efectos de los forofitos exóticos sobre las comunidades de epífitas vasculares en ambientes naturales.

Annona cherimola es una especie exótica en México (Villaseñor y Espinosa-García, 2004), originaria de Sudamérica (Ortiz-Rodríguez et al., 2015). Es una especie de importancia médica debido a las sustancias bioactivas que posee (González-Vega, 2013). Además, tiene importancia económica por sus frutos que son ampliamente cultivados en zonas con distintas condiciones ambientales y tipos de vegetación (Ortiz-Rodríguez et al., 2015; Martínez-Velarde y Fonseca-Juárez, 2017). Por ello, la introducción de esta especie ha sido reportada en bosques de coníferas, bosques tropicales caducifolios, bosques de *Juniperus,* bosques de *Quercus* y en remanentes de bosque mesófilo (Luna-Vega, 1999; Martínez-Velarde y Fonseca-Juárez, 2017; Vargas-Rueda, 2018).

Aunque algunos estudios han evaluado los cambios en las comunidades de epífitas vasculares de acuerdo con la naturaleza del forofito que las sostiene (nativo o exótico) (Medeiros et al., 1993; Haro-Carrión et al., 2009; Boelter et al., 2011; Krömer et al., 2014; Bhatt et al., 2015; Nadège et al., 2016; Silva-Martins et al., 2020), la mayoría se han realizado en zonas urbanas o altamente perturbadas, por lo que el papel de las especies de forofitos exóticos en ecosistemas naturales sobre la estructura de las comunidades de epífitas vasculares no está del todo claro. Los bosques mesófilos de montaña mexicanos están altamente fragmentados, y ocupan menos del 1% de la superficie del territorio nacional (Rzedowski, 1996). Consecuentemente, es importante identificar la posible influencia de las especies de forofitos exóticos sobre las epífitas en estos ecosistemas, controlando el efecto del árbol al utilizar una sola especie de forofito (Cardelús, 2007; Woods et al., 2015). Esto podría apoyar en futuros planes de manejo y conservación que tomen en cuenta las interacciones forofito-epífita. Por ello, el presente trabajo analiza la diversidad de epífitas vasculares que se encuentran asociadas al forofito exótico *Annona cherimola,* así como la estratificación de las epífitas a lo largo del forofito en un bosque mesófilo de montaña en el centro de México.

4. Hipótesis

En trabajos en los que se describe la comunidad de epífitas asociadas a especies individuales de forofitos exóticos se ha reportado una riqueza de 2 a 26 especies de epífitas vasculares (Medeiros et al., 1993; Bhatt et al., 2015; Nadège et al., 2016; Silva-Martins et al., 2020). Por lo tanto, en *Annona cherimola* se espera una riqueza similar. El único trabajo que evaluó la abundancia de epífitas vasculares en forofitos nativos encontró un promedio de entre 11.4 y 22.2 individuos por árbol (Medeiros et al., 1993). Dado que *A. cherimola* es una especie exótica, se espera una menor abundancia, que es el patrón reportado para otros grupos epífitos (*i.e.*, líquenes) (Käffer et al., 2009; Möller et al., 2021). Por último, se espera que la comunidad esté conformada por especies de las familias Orchidaceae, Polypodiaceae y Bromeliaceae, tal y como se ha reportado para otros bosques mesófilos de montaña (Krömer et al., 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008), tanto para forofitos nativos como exóticos (Silva-Martins et al., 2020).

En cuanto a la estratificación vertical, de manera general se ha reportado que las ramas internas del árbol presentan la mayor riqueza, abundancia y diversidad de epífitas vasculares (Ter Steege y Cornelissen, 1989; Pérez-Lugo, 2016; Thomas y Jameson, 2020; Flores-Argüelles et al., 2022). Sin embargo, en forofitos exóticos se ha reportado una mayor diversidad en las ramas externas del árbol (Silva-Martins et al., 2020). Por lo tanto, se espera que en *A. cherimola* la mayor diversidad se observe en las ramas externas del árbol.

Las características intrínsecas del hospedero también influyen en la estratificación vertical de las epífitas. Por ejemplo, el tronco principal (con el mayor diámetro y una fuerte tendencia a ser vertical, a menor altura donde la cobertura vegetal es alta, hay una menor incidencia de luz y la temperatura es menor) suele tener una comunidad de epífitas dominada por helechos (Johansson, 1974; Ter Steege y Cornelissen, 1989; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Krömer et al., 2007; Zotz, 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008). Por el contrario, en las ramas de la copa del forofito (de menor diámetro, con una tendencia a ser más horizontales, ubicadas a mayor altura donde la cobertura vegetal es baja y la incidencia de luz alta) la

diversidad de epífitas es mayor, siendo orquídeas y bromelias los grupos dominantes (Johansson, 1974; Benzing, 1990; De Souza-Werneck y Do Espírito-Santo, 2002; Hietz et al., 2006; Zotz, 2007; Krömer et al., 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008). De acuerdo con esto, se espera un patrón similar en *Annona cherimola*.

5. Objetivos

5.1. General

Caracterizar la diversidad y la distribución vertical de la comunidad de epífitas vasculares asociadas al forofito exótico *Annona cherimola* en un fragmento de bosque mesófilo de montaña en el Estado de Morelos.

5.2. Particulares

I. Describir la diversidad y composición de especies de epífitas vasculares asociadas al forofito exótico *Annona cherimola.*

II. Determinar la estratificación vertical de epífitas vasculares sobre el forofito exótico *Annona cherimola.*

III. Describir la relación entre la distribución de las epífitas vasculares y algunos atributos (diámetro a la altura del pecho; altura, diámetro e inclinación de la rama, y cobertura vegetal) del forofito *Annona cherimola.*

6. Métodos

6.1. Sitio de estudio

El estudio se realizó en la localidad de Amatlán de Quetzalcóatl (18°58’44.566 N, 99°02’10.343 O; INEGI, 2023) que se ubica en el municipio de Tepoztlán, Morelos, México (Fig. 1). La comunidad de Amatlán de Quetzalcóatl (de aquí en adelante Amatlán) se encuentra dentro del corredor biológico Chichinautzin, localizado a su vez en el eje volcánico transversal (Bilbatúa-Navarrete, 2019; CONANP, 2022). El corredor cuenta con una superficie de 37,302.40 ha (CONANP, 2022) donde convergen las regiones neotropical y neártica, por lo que es una zona que comprende una alta diversidad biológica y una gran cantidad de especies

endémicas (Mardocheo et al., 2001). Amatlán presenta un gradiente altitudinal que va desde los 1230 hasta los 2350 msnm (Bilbatúa-Navarrete, 2019). Comprende varios subtipos de clima, aunque de manera general presenta un clima semicálido subhúmedo, con una temperatura que oscila entre 18 y 22°C y una precipitación media anual de entre 800 y 1500 mm (Madrigal-Calle et al., 1999; Bilbatúa-Navarrrete, 2019). Tanto el amplio gradiente altitudinal como los subtipos de clima que se encuentran en la localidad, favorecen el establecimiento de varios tipos de vegetación: bosque de pino, bosque de encino, bosque tropical caducifolio y bosque mesófilo de montaña (Hernández-Cárdenas et al., 2014; INEGI, 2015; CONANP, 2016; Bilbatúa-Navarrete, 2019).

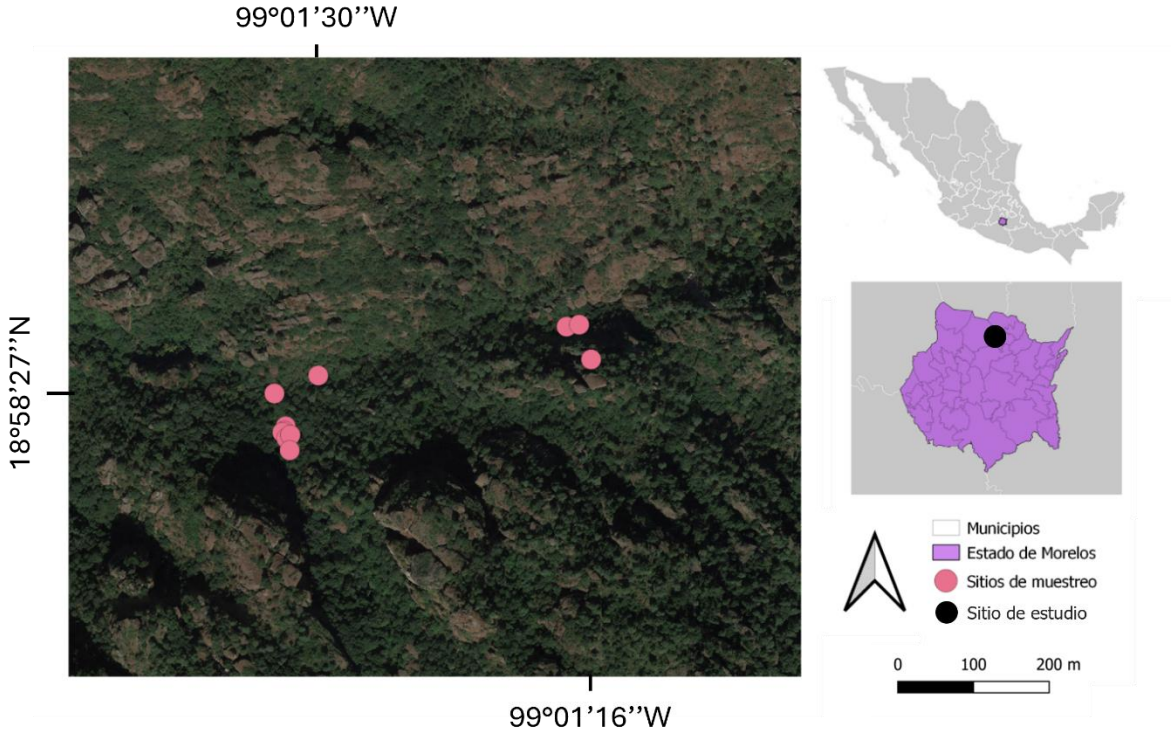

Figura 1. Ubicación del área de estudio en Amatlán de Quetzalcóatl, Morelos, México. Los puntos muestran los individuos de *Annona cherimola* muestreados.

Existe poca información sobre el bosque mesófilo de montaña de Amatlán de Quetzalcóatl, por lo que la descripción que a continuación se incluye está basada

en la información disponible para bosques mesófilos aledaños a la localidad de estudio. Los bosques mesófilos de montaña cercanos a Amatlán de Quetzalcóatl se encuentran en sitios de alta humedad, a una altitud de alrededor de los 1800 msnm (Contreras-MacBeath, et al., 2006; Hernández-Cárdenas et al., 2014). Se distribuyen en pequeños fragmentos ubicados cerca de cuerpos de agua que colindan con zonas montañosas (Contreras-MacBeath, et al., 2006; Hernández-Cárdenas et al., 2014). El bosque es denso en follaje, el cual se mantiene generalmente a lo largo del año, debido a que está conformado por árboles tanto perennes como caducifolios de 15 a 25 m de altura (Fig. 2). Entre las especies que componen el dosel, se encuentran *Meliosma dentata* (Liebm.) Urb. (Sabiaceae), *Styrax Ramirezii* Greenm. (Styracaceae), *Cornus disciflora* DC. (Cornaceae), *Carpinus caroliniana* Walter. (Betulaceae), *Quercus laurina* Bonpl. (Fagaceae) y *Arbutus xalapensis* Kunth. (Ericaceae) (Hernández-Cárdenas et al., 2014). Para el estrato arbustivo Hernández-Cárdenas et al. (2014) mencionan que está conformado por las especies *Archibaccharis schiedeana* (Benth.) J.D. Jacks., *Montanoa frutescens* Mairet ex DC. (Asteraceae), *Brachistus stramoniifolius* (Kunth) Miers. (Solanaceae), *Fuchsia arborescens* Sims. (Onagraceae), *Monnina ciliolata* Sessé & Moc. ex DC. (Polygalaceae), *Oreopanax peltatus* Linden ex Regel. (Araliaceae) y *Piper amalago* L. (Piperaceae). Para el estrato herbáceo, dichos autores reportan a las especies *Adiantum andicola* Liebm., *Pteris orizabae* M. Martens & Galeotti. (Pteridaceae), *Arisaema macrospathum* Benth. (Araceae), *Asplenium sessilifolium* Desv. (Aspleniaceae), *Parietaria macrophyla* Rob. & Greenm. (Urticaceae), *Periptera punicea* (Lag.) DC. (Malvaceae) y *Tournefortia hirsutissima* L. (Heliotropiaceae). El área cuenta con una gran presencia de epífitas vasculares, resaltando especies pertenecientes a las familias Orchidaceae, Bromeliaceae, Polypodiaceae y Piperaceae (Contreras-MacBeath, et al., 2006; Hernández-Cárdenas et al., 2014; Chico-Juárez, 2023).

Desafortunadamente, tanto el corredor biológico Chichinautzin como la comunidad de Amatlán de Quetzalcóatl se encuentran sujetos a perturbación y fragmentación del hábitat, causados por diversas actividades antrópicas. Por ejemplo, el ecoturismo ha propiciado la expansión del suelo urbano, mientras que

el aumento de cultivos agrícolas ha favorecido el establecimiento de un alto porcentaje de vegetación exótica (Madrigal-Calle et al., 1999; Bilbatúa-Navarrete, 2019; Puente-Uribe, 2019; CONANP, 2022).

Figura 2. Bosque mesófilo de montaña de Amatlán de Quetzalcóatl, Morelos, México

6.2. Especie de estudio

Annona cherimola Mill. (Annonaceae), comúnmente conocida como chirimoya, es un árbol pequeño, de entre 3 y 9 m de alto, caducifolio, con tallos glabrescentes de más de 15 cm de diámetro en la base (Fig. 3; Ortiz-Rodríguez et al., 2015; Gayoso-Bazán y Chang-Chávez, 2017; Martínez-Velarde y Fonseca-Juárez, 2017). Sus hojas poseen peciolos de entre 0.6 y 1.8 cm de largo, las láminas son lanceoladas o elípticas. La especie produce inflorescencias de tipo racimo con flores axilares. Las flores son pediceladas, con tres sépalos y tres pétalos de color verde-

amarillento, el gineceo presenta más de 20 carpelos. La floración ocurre durante los meses de mayo y julio. Los frutos son verdes, globosos, ovoides o cónicos, de hasta 15 cm de largo y de hasta 10 cm de ancho, con numerosas semillas. El periodo de fructificación abarca de agosto a octubre (Ortiz-Rodríguez et al., 2015; Martínez-Velarde y Fonseca-Juárez, 2017). Aunque la especie es nativa de Sudamérica, su distribución abarca gran parte del neotrópico, incluyendo localidades en México, Argentina, Colombia, Bolivia, Ecuador, Brasil y Perú.

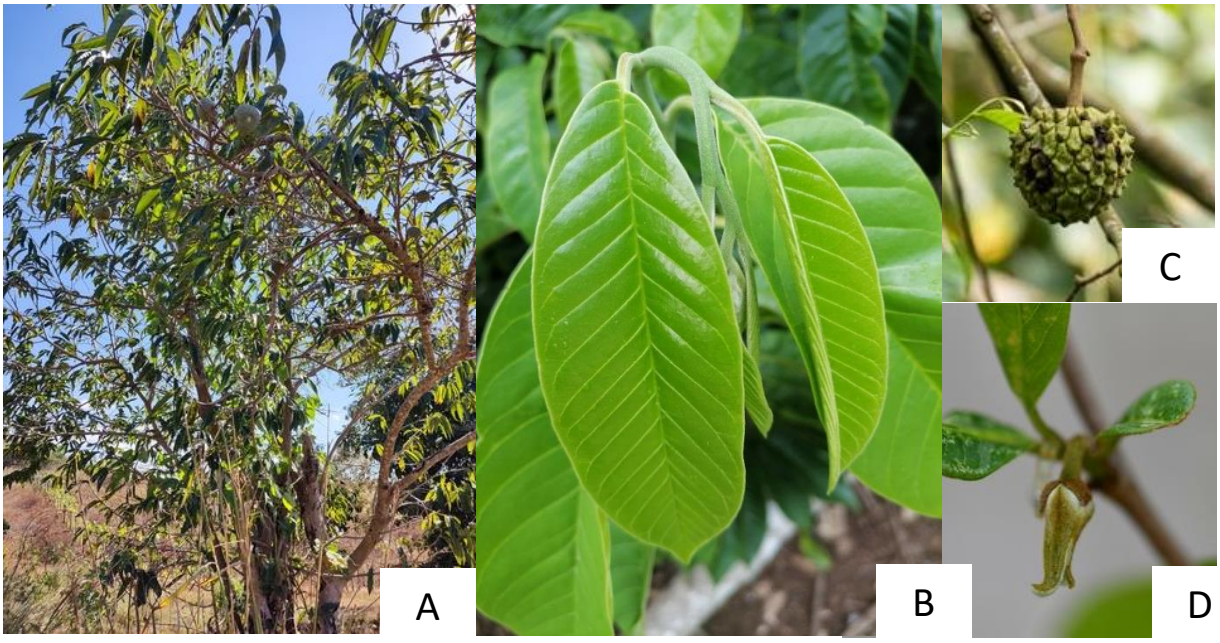

Figura 3. Estructuras reproductivas y vegetativas de *Annona cherimola* (Annonaceae). A) Forma de vida, B) Hojas, C) Fruto, D) Flor.

Annona cherimola es una especie ampliamente cultivada por el consumo y comercialización de sus frutos, lo que la convierte en una especie de gran importancia económica (Martínez-Velarde y Fonseca-Juárez, 2017). Se reporta como especie exótica en 17 estados de la República Mexicana (Villaseñor y Espinosa-García, 2004). Se encuentra en un rango altitudinal de entre 1300 y 1900 m snm, en distintos tipos de vegetación, incluyendo bosque de *Juniperus*, bosque

de encino, bosque de coníferas, bosque tropical caducifolio, bosque mesófilo de montaña y algunas zonas perturbadas (Luna-Vega, 1999; Martínez-Velarde y Fonseca-Juárez, 2017; Vargas-Rueda, 2018).

6.3. Comunidad de epífitas vasculares asociadas a Annona cherimola

El trabajo de campo se llevó a cabo durante el mes de diciembre de 2021 en Amatlán de Quetzalcóatl, Morelos, México. En la localidad de estudio, *Annona cherimola* es la tercera especie de árbol más abundante, representando 4.93% de la abundancia total de árboles (Victoriano-Romero y Figueroa-Castro, 2024). Por ello y por ser una especie exótica fue seleccionada para realizar este estudio. Para el muestreo, se tomaron en cuenta todos los individuos (11) de *A. cherimola* localizados en un área de 0.25 ha (Fig. 1). En cada individuo de *A. cherimola* se contabilizaron e identificaron todas las epífitas vasculares. Para ascender a los forofitos y contabilizar las epífitas se utilizó el método de una sola cuerda (Jepson, 2000) y una escalera de 5.6 m, de acuerdo con la altura de cada árbol muestreado. El conteo de epífitas se realizó siguiendo la recomendación de Sanford (1968) quien sugiere hacerlo por macollos, es decir, cada planta o conjunto de tallos y hojas individuales que estén separados espacialmente de otro conjunto de su misma especie. Las epífitas fueron clasificadas como verdaderas (*i.e.*, que pasan todo su ciclo de vida ancladas sobre otra planta), o facultativas (*i.e.*, aquellas en las que algunos individuos se encuentran anclados al suelo, mientras otros se establecen sobre otras plantas; Kress, 1986). Las epífitas accidentales (*i.e.,* plantas terrestres que raramente crecen como epífitas y que no completan todo su ciclo de vida sobre los forofitos; Zotz, 2016) fueron registradas, pero se excluyeron de los análisis estadísticos. Todas las epífitas fueron identificadas a nivel de especie, con excepción del grupo *Tillandsia* spp., correspondiente a todos los individuos de ese género que no presentaban estructuras reproductivas o remanentes de ellas, que son necesarias para su identificación. Las epífitas fueron identificadas empleando literatura especializada. Para los helechos se utilizó la guía de Mickel y Smith (2004), mientras que para las bromelias se empleó el libro de González-Rocha et

al. (2016). Cuando no fue posible hacer la identificación de las especies en campo, se colectaron algunos ejemplares para la comparación e identificación en los herbarios de la Universidad Autónoma de Morelos y de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

Para determinar la distribución de epífitas vasculares entre estratos verticales se dividió al forofito en tres zonas: (I) tronco, (II) ramas internas, (III) ramas externas (Fig. 4). Esta zonificación se realizó a partir de la propuesta por Johansson (1974) para forofitos de hasta 50 m de altura y modificada por otros autores, como Bøgh (1992), para árboles de menor altura, como *A*. *cherimola* que alcanza una altura máxima de 9m (Ortiz-Rodríguez et al., 2015; Martínez-Velarde y Fonseca-Juárez, 2017). Bajo la estratificación en tres zonas, la zona I (tronco) corresponde a las zonas I y II de Johansson; la zona II (ramas internas) equivale a las zonas III y IV de Johansson; mientras que la zona III (ramas externas) corresponde a la zona V propuesta por Johansson. Otros estudios han analizado las comunidades de epífitas vasculares empleando una estratificación vertical con tres zonas (De Souza-Werneck y Do Espírito-Santo, 2002; Ruiz-Cordova et al., 2014; Dias-Pereira et al., 2022; Chico-Juárez, 2023). Al mismo tiempo que se realizó la cuantificación de las epífitas, se tomaron las siguientes variables del forofito: i) diámetro a la altura del pecho (DAP, de aquí en adelante) de cada árbol muestreado; ii) altura a la que se encontraba la epífita sobre el forofito; iii) diámetro de la rama donde se encontraba la epífita; iv) inclinación de la rama o tronco sobre el que se encontraba la epífita, y v) cobertura vegetal del punto en el que estaba establecida la epífita. El DAP y los diámetros de la rama fueron medidos con una cinta diamétrica de 5 m (marca Forestry Supliers Inc); la altura con una cinta métrica de 50 m (marca Forestry Supliers Inc); la inclinación se midió con un clinómetro (marca SUUNTON TANDEM), y la cobertura vegetal se estimó con un densiómetro esférico cóncavo (marca Forestry Supliers Inc). Para estimar la cobertura vegetal, se tomaron las medidas de cobertura en los cuatro puntos cardinales (norte, sur, este y oeste) respecto al punto donde se encontraba cada epífita y se promediaron para obtener la cobertura vegetal. En los casos en que el macollo se extendiera a lo largo de la superficie de

la corteza del árbol, se tomaron varias medidas de cada variable y se obtuvo un promedio de ellas.

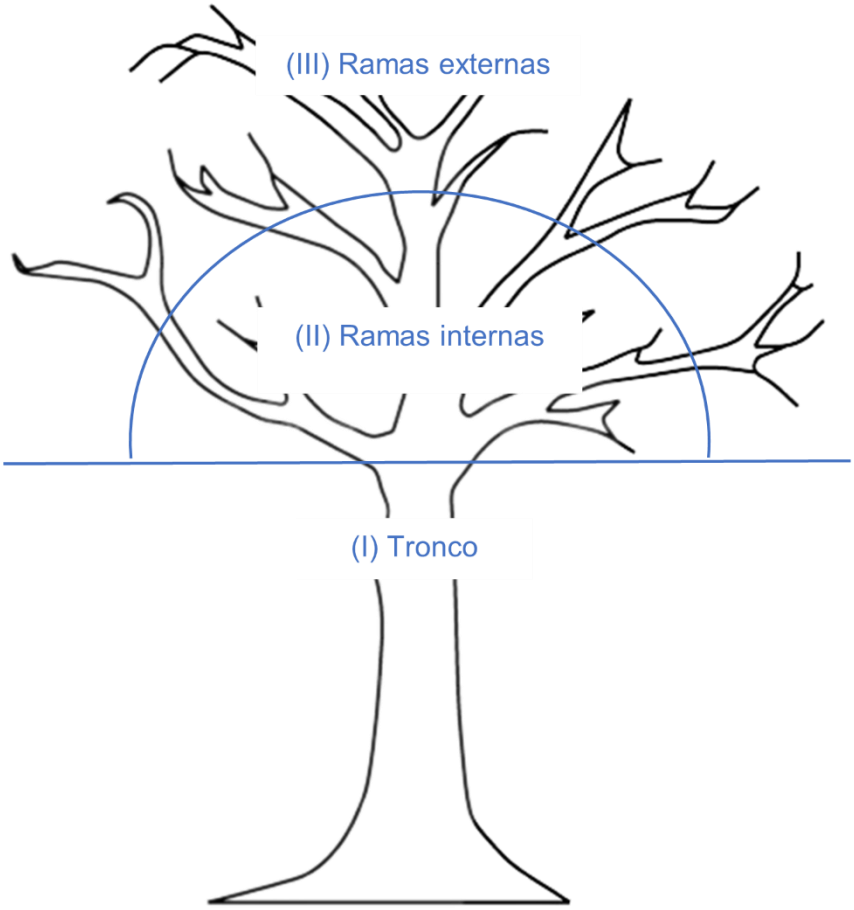

Figura 4. Esquema de las zonas en las que fueron divididos los individuos de *Annona cherimola* (modificado de Johansson, 1974) para analizar la estratificación vertical de la comunidad de epífitas vasculares: (I) tronco, (II) ramas internas, y (III) ramas externas.

6.4. Análisis estadísticos

Con los datos obtenidos en campo, se describió la composición florística, y la diversidad verdadera (riqueza, abundancia y dominancia) de la comunidad de epífitas vasculares asociadas a *Annona cherimola*. Para ello se calculó a nivel de comunidad el número de especies efectivas con la siguiente fórmula:

$$^{q}D = \left(\sum_{i=1}^{S} p_i^{q}\right)^{1/(1-q)}$$

donde ^{q}D es la diversidad verdadera, p_i la abundancia relativa, S la riqueza de especies y q es el orden de la diversidad, además se calculó la cobertura del muestreo (Jost, 2006). Se consideró q a tres órdenes: ^{0}D que se refiere a la riqueza de especies, ^{1}D que indica las especies efectivas que son igualmente abundantes y ^{2}D que indica las especies efectivas que son igualmente dominantes (Jost, 2006, 2019). Además, se estimaron dos factores de uniformidad (EF), al orden 1 y al orden 2 ($EF_{0,2}$). $EF_{0,1}$, que indica la proporción de especies igualmente abundantes, se estimó dividiendo ^{1}D entre ^{0}D. Por su parte, $EF_{0,2}$, que indica la proporción de especies igualmente dominantes, se estimó dividiendo ^{2}D entre ^{0}D (Jost, 2006).

Todos estos parámetros fueron estimados, y descritos tanto para la comunidad de epífitas vasculares completa, como para las comunidades comprendidas en cada zona vertical. Se consideró que hubo diferencias significativas entre zonas cuando no hubo un traslape entre los intervalos de confianza de cada zona (Jost, 2006). Las diversidades verdaderas fueron estimadas empleando el programa R, versión 4.3.1 con la paquetería “iNEXT” (Hsieh et al., 2016). Para determinar la dominancia de especies de toda la comunidad y por zonas se construyeron curvas de rango-abundancia con el logaritmo natural de Pi (abundancia relativa), utilizando el programa Excel.

Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de dos vías (Zar, 2010) para evaluar si existen diferencias significativas en la riqueza y abundancia de especies por individuo entre estratos. Se emplearon como factores fijos la zona y el grupo de epífitas [helechos, bromelias, y peperomias (dado que solo se registró una especie de orquídea con un único individuo, fue excluida de todos los análisis ANOVA)], y como variables dependientes la riqueza o la abundancia de epífitas. Para cumplir con los supuestos de normalidad, ambas variables fueron transformadas como $\sqrt{x + 0.5}$ (Zar, 2010). Cuando el ANOVA resultó significativo se realizaron pruebas post-hoc de Tukey para observar las diferencias específicas entre los factores (Zar,

2010). Estos análisis fueron realizados en el programa PAST 3.24 (Hammer et al., 2001).

Para evaluar si la composición florística difería entre estratos verticales, se estimó el índice de similitud de Sorensen. Además, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés) que evalúa las proximidades existentes entre estratos a partir de la composición de especies en cada uno de ellos, para ello se utilizó el índice de similitud de Bray-Curtis y la abundancia de epífitas en cada zona. Por último, la existencia de diferencias significativas en la composición de especies entre estratos se evaluó con un análisis permutado de la varianza (PERMANOVA) de una vía (Clarke et al., 2014). Adicionalmente, se realizaron pruebas de pares para evaluar entre que zonas existía una diferencia significativa. Estos análisis se realizaron en el programa PAST 3.24 (Hammer et al., 2001).

Para determinar si las especies de epífitas presentaban una distribución homogénea a lo largo del forofito se empleó una prueba de χ^2 (Siegel y Castellan, 2005; Vergara-Torres et al., 2010; Ruiz-Cordova et al., 2014). Cuando esta resultó significativa se obtuvieron los residuales estandarizados de Haberman, para determinar si la abundancia de epífitas dentro de cada zona era más alta de lo esperado por el azar (valores >2; sugiriendo una preferencia por esa zona), dentro de lo que se esperaba por el azar (valores de entre 2 y -2) o menor a lo esperado por el azar (valores < −2; sugiriendo un déficit en esa zona) (Haberman, 1973; Vergara-Torres et al., 2010; Ruiz-Cordova et al., 2014). Estos análisis se realizaron en el programa Excel.

Finalmente, para describir la relación entre la abundancia de epífitas y ciertos atributos del forofito (diámetro a la altura del pecho; altura; diámetro e inclinación de la rama y cobertura vegetal) se realizaron dos análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés) (Johnson y Wichern, 2002). Un análisis se realizó por grupo de epífitas (helechos, bromelias, peperomias; esto es, los grupos que tuvieron una abundancia >5 macollos). El segundo análisis se realizó por especie de epífitas, en el que se excluyeron especies con abundancias menores a 10 macollos. Estos

análisis permitieron visualizar cómo influyen los atributos del forofito en la distribución vertical de las epífitas. Los PCA se realizaron en el programa PAST 3.24 (Hammer et al., 2001).

7. Resultados

7.1. Comunidad de epífitas vasculares asociadas a Annona cherimola

Se registró un total de 221 individuos de epífitas vasculares pertenecientes a 12 especies (incluido el complejo *Tillandsia* spp.), siete géneros y cuatro familias (Tabla 2). Del total de especies registradas, el 83% fueron epífitas verdaderas (nueve especies, además del complejo *Tillandsia* spp.) y 17% accidentales (dos especies) (Tabla 2). La cobertura del muestreo (*Ĉ*m) fue del 99% para toda la comunidad de epífitas vasculares. Los valores de diversidades verdaderas obtenidos para la comunidad fueron de 10 especies de holoepífitas (^{0}D), 6.85 especies abundantes (^{1}D) y 6.03 especies dominantes (^{2}D) (Fig. 5).

La proporción de especies igualmente abundantes ($EF_{0, 1}$) fue del 68%; mientras que la proporción de especies igualmente dominantes ($EF_{0, 2}$) fue de 60%. La familia Bromeliaceae presentó la mayor riqueza de especies (cinco, 41 %) y abundancia (105 individuos; 47%), seguida de la familia Polypodiaceae que presentó tres especies (25%) y 79 individuos (36%). Las familias Piperaceae y Orchidaceae estuvieron representadas con una especie en ambos casos (8%) y con 32 (15%) y un individuo (0.45%), respectivamente (Tabla 2). Las especies más abundantes fueron *Tillandsia capitata* con 52 individuos (Bromeliaceae; 24%), el complejo *Tillandsia* spp. con 41 individuos (Bromeliaceae; 19%), *Pleopeltis acicularis* con 39 individuos (Polypodiaceae; 18%) y *Peperomia tetraphylla* con 32 individuos (Piperaceae; 15%). El resto de las especies estuvieron representadas por entre 1 y 22 individuos (Tabla 2).

Tabla 2. Listado de las especies de epífitas vasculares asociadas al forofito *Annona cherimola* y sus abundancias totales, en un fragmento de bosque mesófilo en Tepoztlán, Morelos.

Especie	Tipo de epífita	Abundancia total
Araliaceae		
Oreopanax peltatus Linden ex Regel.	Accidental	3
Bromeliaceae		
Tillandsia achyrostachys È. Morren ex Baker.	Verdadera	2
Tillandsia capitata Griseb.	Verdadera	52
Tillandsia hubertiana Matuda.	Verdadera	7
Tillandsia schiedeana Steud.	Verdadera	3
Tillandsia spp.	Verdadera	41
Orchidaceae		
Prosthechea linkiana (Klotzsch) W.E. Higgins	Verdadera	1
Piperaceae		
Peperomia tetraphylla (G. Forst.) Hook. & Arn.	Verdadera	32
Poaceae		
Oplismenus burmani (Retz.) P. Beauv	Accidental	1
Polypodiaceae		
Pecluma ferruginea (M. Martens & Galeotti) M. G. Prince.	Verdadera	18
Pleopeltis acicularis (Weath.) A.R.Sm. & Krömer.	Verdadera	39
Pleopeltis furfuraceae (Schltdl. & Cham.) A.R.Sm. & Tejero.	Verdadera	22
Total		221

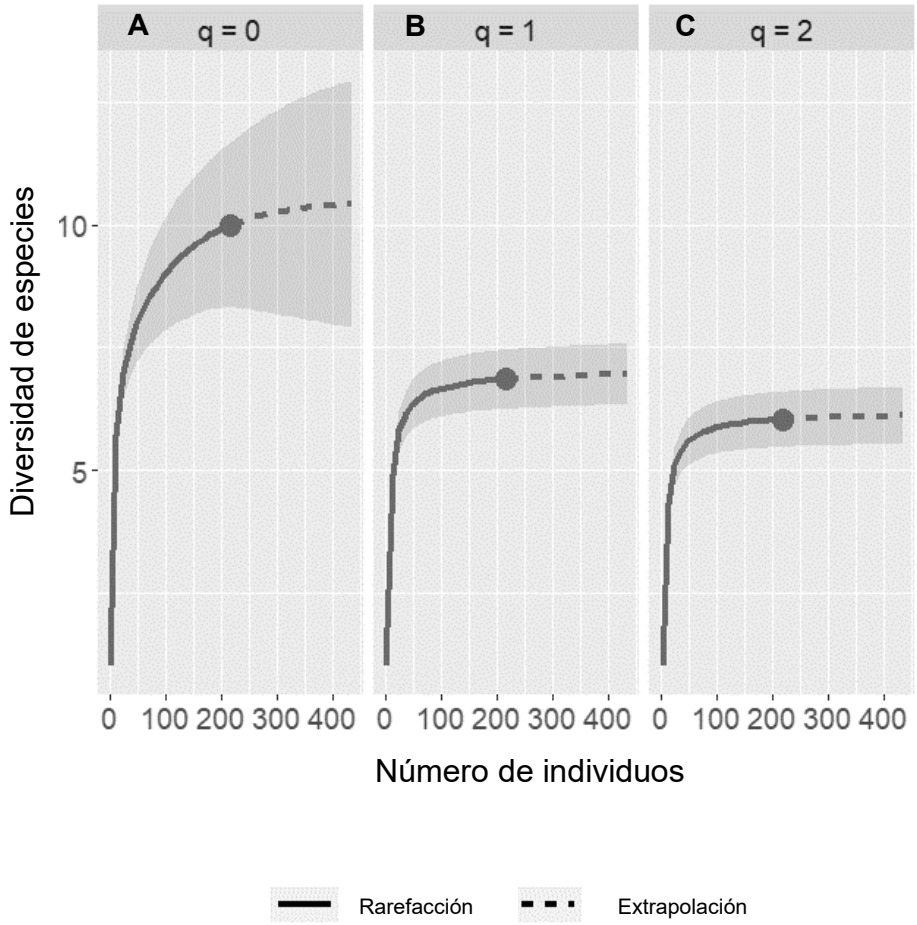

Figura 5. Diversidades verdaderas de la comunidad de epífitas vasculares asociadas al forofito *Annona cherimola*. A) Riqueza de especies (^{0}D), B) especies igualmente abundantes (^{1}D), C) especies igualmente dominantes (^{2}D).

La curva rango-abundancia de toda la comunidad de epífitas vasculares mostró que las especies dominantes fueron *Tillandsia capitata*, el complejo *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae), *Pleopeltis furfuracea* (Polypodiaceae) y *Peperomia tetraphylla* (Piperaceae). Por otro lado, las especies con menor dominancia fueron *Pleopeltis furfuracea*, *Pecluma ferruginea* (Polypodiaceae), *Tillandsia hubertiana*, *T. schiedeana* y *T. achyrostachys* (Bromeliaceae), que estuvieron representadas por entre 2 y 22 individuos, mientras que *Prosthechea linkiana* estuvo representada por solo un individuo, ubicándose al final de la curva (Fig. 6; Tabla 2).

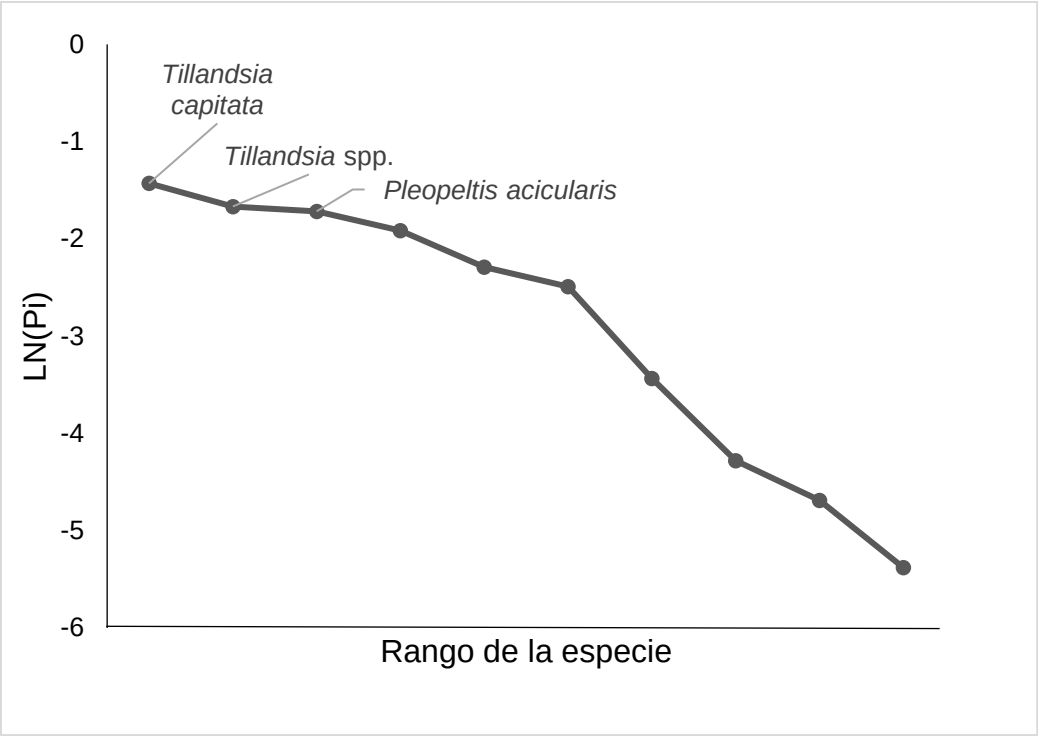

Figura 6. Curva rango-abundancia de la comunidad de epífitas vasculares asociadas a *Annona cherimola*. LN(Pi) indica la abundancia relativa. Se muestran las cuatro especies más dominantes.

7.2. Estratificación vertical de las epífitas vasculares asociadas a Annona cherimola

El número de especies de epífitas vasculares efectivas (^{0}D) en la zona I fue de tres: *Pleopeltis acicularis*, *Pecluma ferruginea* (Polypodiaceae) y *Peperomia tetraphylla* (Piperaceae) (Tablas 3, 4; Fig. 7). En la zona II se encontraron nueve especies efectivas (^{0}D) (Tabla 3; Fig. 7), pertenecientes a las familias Bromeliaceae, Polypodiaceae, Piperaceae y Orchidaceae. La familia Bromeliaceae tuvo la mayor riqueza con cuatro especies, todas pertenecientes al género *Tillandsia*: *T. capitata*, el complejo *Tillandsia* spp., *T. schiedeana* y *T. hubertiana*. La familia Polypodiaceae presentó tres especies: *Pleopeltis acicularis*, *P. furfuracea* y *Pecluma ferruginea*. Las familias Piperaceae y Orchidaceae estuvieron representadas por una sola especie, *Peperomia tetraphylla* y *Prosthechea linkiana*, respectivamente (Tabla 4).

Por otra parte, en la zona III se registraron siete especies efectivas (^{0}D), todas pertenecientes a las familias Bromeliaceae y Polypodiaceae (Tabla 3; Fig. 7). La familia Bromeliaceae estuvo representada con cinco especies, todas pertenecientes al género *Tillandsia*: *T*. *capitata*, el complejo *Tillandsia* spp., *T*. *hubertiana*, *T*. *achyrostachys* y *T*. *schiedeana*. Por su parte, la familia Polypodiaceae solo presentó dos especies, *Pleopeltis furfuracea* y *P*. *acicularis* (Tabla 4). La diversidad verdadera al orden ^{0}D fue significativamente menor en la zona I, en comparación con las zonas II y III. La diversidad verdadera al orden ^{0}D no difirió significativamente entre estas dos zonas (Tabla 3; Fig. 7).

Tabla 3. Análisis de diversidades verdaderas de la comunidad de epífitas vasculares registradas en tres zonas a lo largo del forofito *Annona cherimola.* Se muestra la cobertura del muestreo, los factores de uniformidad ($EF_{0, 1}$, $EF_{0, 2}$), la riqueza de especies (^{0}D), el número de especies igualmente abundantes (^{1}D) y el número de especies igualmente dominantes (^{2}D). Para los tres órdenes de q (0, 1 y 2) se muestran en paréntesis los intervalos de confianza al 95% (inferior - superior).

Zona	Cobertura del muestreo	$EF_{0,1}$	$EF_{0,2}$	^{0}D	^{1}D	^{2}D
I	100%	1	1	3 (3-3)	3 (2.95-3.18)	3 (2.91-3.37)
II	97%	0.66	0.59	9 (9-16.30)	5.96 (5.53-7.08)	5.35 (4.99-6.18)
III	98%	0.59	0.47	7 (7-11.32)	4.18 (3.47-5.34)	3.32 (2.79-4.10)

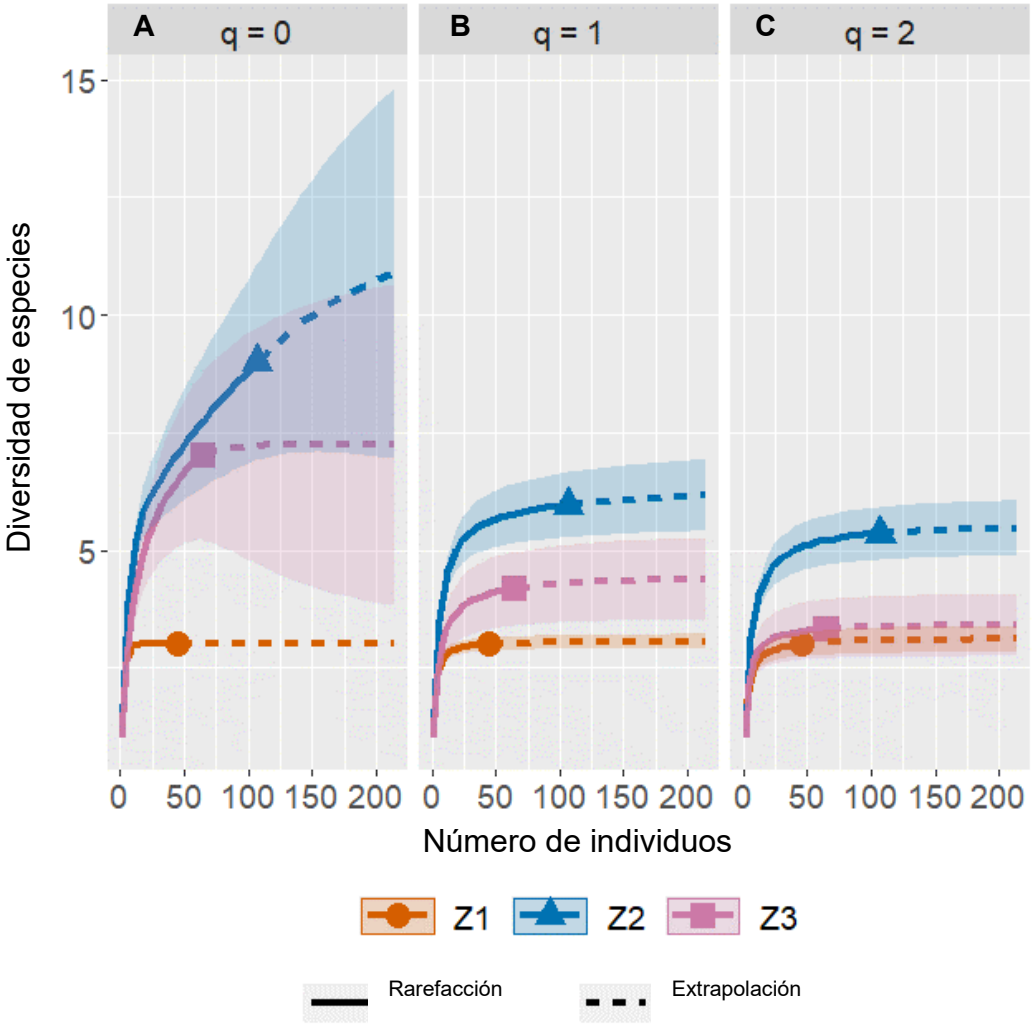

Figura 7. Diversidades verdaderas por zona vertical de la comunidad de epífitas vasculares asociadas al forofito *Annona cherimola*. A) Riqueza de especies (^{0}D); B) especies igualmente abundantes (^{1}D); C) especies igualmente dominantes (^{2}D). Se muestra en rojo la zona I, en azul la zona II y en rosa la zona III.

El ANOVA de dos vías mostró un efecto significativo de la interacción grupo de epífitas × zona ($F_{4, 98}$ = 3.88, P < 0.05) y del grupo de epífitas ($F_{2, 98}$ = 3.705, P < 0.05) pero no de la zona ($F_{2, 98}$ = 1.04, P > 0.05) sobre la riqueza de especies epífitas por individuo (Figs. 8, 9). La riqueza promedio de epífitas por árbol no mostró diferencias significativas entre las zonas (ZI: 0.90 ± 0.36; ZII: 1.81 ± 2.56; ZIII: 1.63 ± 0.57; P < 0.05). Por otro lado, en la interacción de los grupos de epífitas por la zona se encontraron algunas diferencias. Las bromelias tuvieron una riqueza

promedio por individuo (0.72 ± 0.21) significativamente mayor a las peperomias (0.15 ± 0.06) pero no difirieron significativamente de los helechos cuya riqueza promedio por individuo fue de 0.57 ± 0.15. La riqueza promedio de helechos fue similar a la de peperomias (Fig. 8).

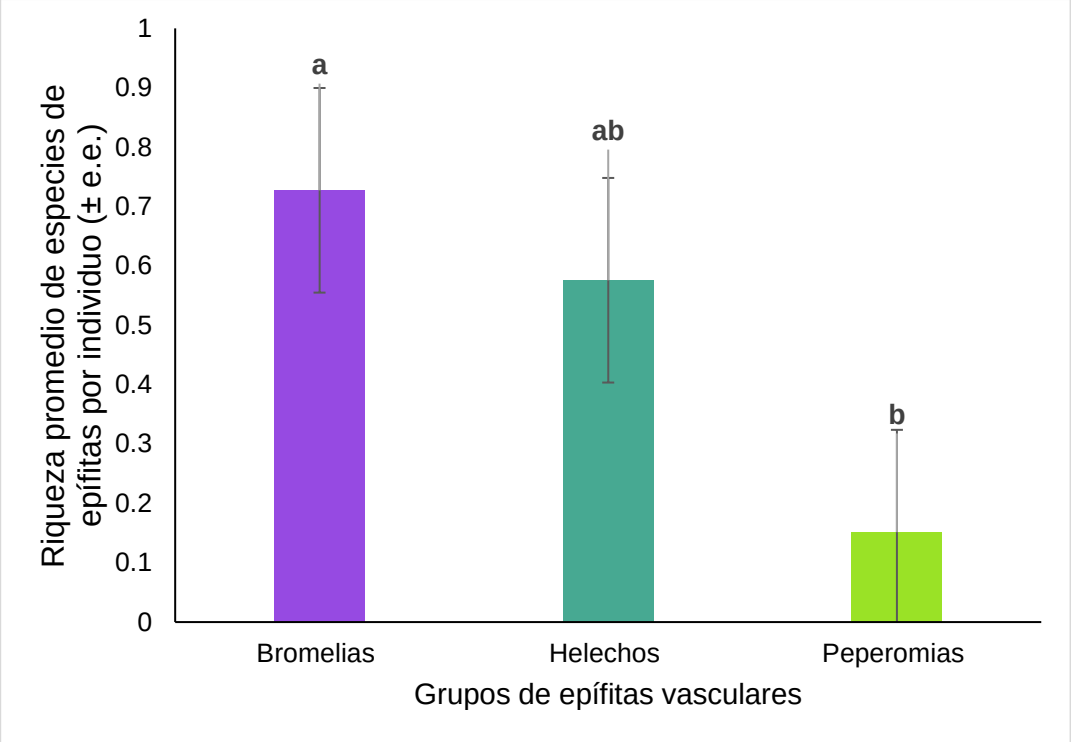

Figura 8. Riqueza promedio de especies ($\overline{X}$ ± e.e) de distintos grupos de epífitas vasculares asociadas a los individuos de *Annona cherimola*. Letras distintas indican diferencias significativas.

La riqueza promedio de helechos y de peperomias no difirió significativamente entre zonas (helechos: ZI = 0.72 ± 0.27 especies; ZII = 0.72 ± 0.33 especies; ZIII = 0.64 ± 0.19 especies; peperomias: ZI= 0.18 ± 0.12 especies, ZII= 0.27 ± 0.14 especies, ZIII= 0.0 ± 0.0 especies) (Fig. 9). En la zona I no se registraron bromelias; mientras que la riqueza promedio de bromelias por individuo en las zonas II y III fue de 0.81 ± 0.40 y 1.36 ± 0.43 especies, respectivamente. La riqueza promedio de bromelias fue significativamente mayor en la zona III respecto a la zona I, pero la riqueza promedio de bromelias de la zona II no difirió

significativamente de la registrada en las otras dos zonas (Fig. 9). La riqueza promedio de especies de bromelias de la ZIII fue significativamente mayor a la riqueza de peperomias de la ZIII. No se encontraron diferencias significativas entre el resto de las comparaciones.

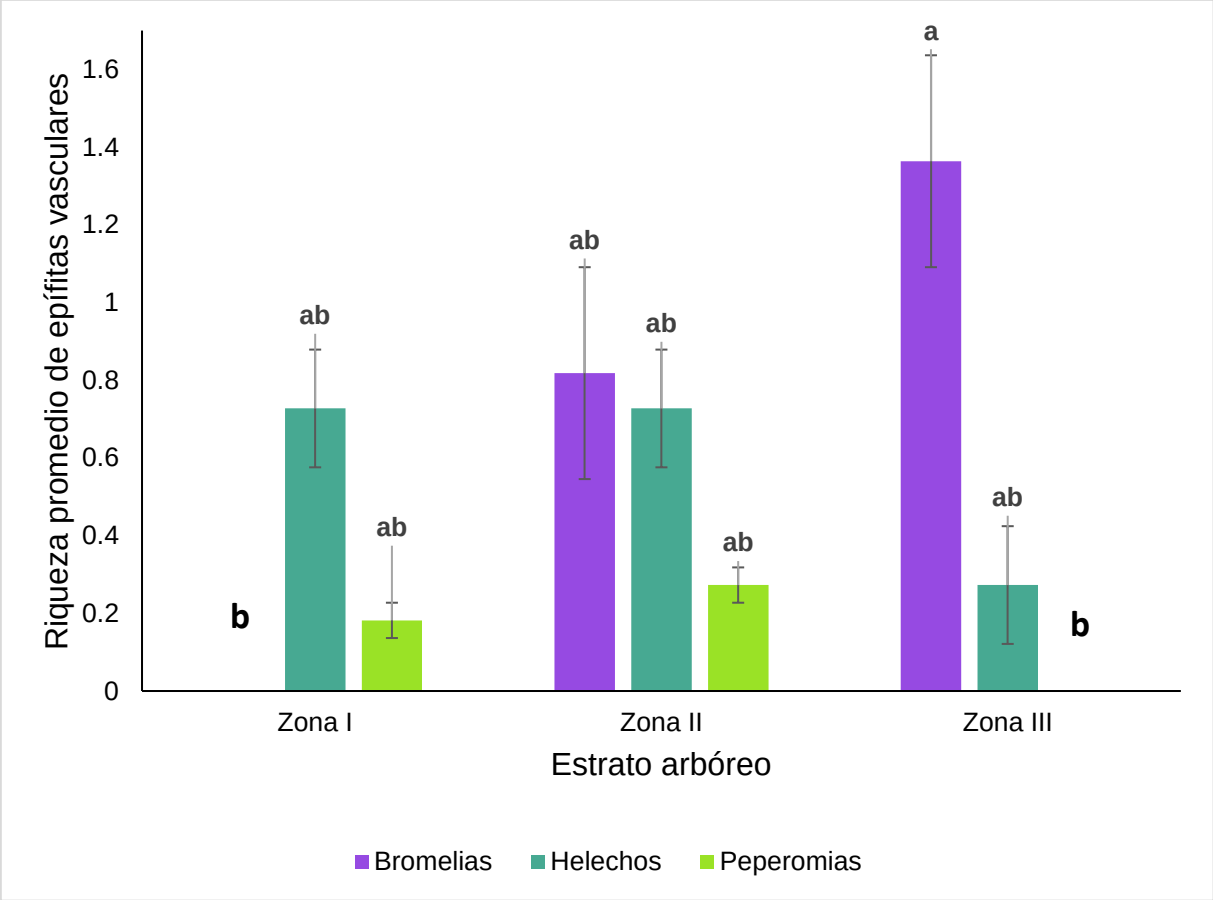

Figura 9. Riqueza promedio de especies ($\overline{X}$ ± e.e) de distintos grupos de epífitas vasculares en tres zonas a lo largo de *Annona cherimola*. Letras diferentes indican diferencias significativas.

En cuanto a abundancia, en la zona I se encontraron 45 individuos, tres especies efectivas fueron igualmente abundantes (^{1}D) (Tabla 3; Fig. 7) (Tabla 4). La familia Polypodiaceae fue la más abundante con 30 individuos, mientras que la familia Piperaceae presentó 15 individuos. A nivel de especie *Pecluma ferruginea, Pleopeltis acicularis* (Polypodiaceae) y *Peperomia tetraphylla* (Piperaceae) presentaron la misma abundancia de 15 individuos (Tabla 4).

La zona II presentó la mayor abundancia de epífitas vasculares, con un total de 107 individuos, y seis especies efectivas con la misma abundancia (^{1}D) (Tabla 3; Fig. 7). En la zona II, la familia más abundante fue Bromeliaceae con 46 individuos, seguida de Polypodiaceae con 43 individuos. La familia Piperaceae presentó 17 individuos y la familia Orchidaceae solo un individuo (Tabla 4). Las especies más abundantes en la zona II fueron *Tillandsia capitata* (Bromeliaceae, 27 individuos) y *Pleopeltis acicularis* (Polypodiaceae, 23 individuos). El resto de las especies tuvieron una abundancia de entre uno y 17 individuos (Tabla 4).

En la zona III se encontró un total de 65 individuos y 4 especies efectivas igualmente abundantes (^{1}D) (Tablas 3, 4; Fig. 7). La familia más abundante fue Bromeliaceae con 59 individuos; mientras que la familia Polypodiaceae presentó seis individuos. Las especies más abundantes fueron *Tillandsia capitata* (25 individuos) y el complejo *Tillandsia* spp. (24 individuos; Bromeliaceae). El resto de las especies tuvieron una abundancia de entre uno y seis individuos (Tabla 4). La diversidad verdadera al orden ^{1}D difirió significativamente entre todas las zonas, siendo significativamente mayor en la zona II, seguida por la zona III (Tabla 3; Fig. 7). La zona I tuvo significativamente menos especies efectivas de epífitas vasculares que las otras dos zonas (Tabla 3; Fig. 7).

Por su parte, el ANOVA mostró que no hubo un efecto significativo del grupo de epífitas ($F_{2, 26}$ = 0.54, P > 0.05), de la zona ($F_{2, 26}$ = 1.62, P > 0.05) ni de la interacción grupo × zona ($F_{4, 26}$ = 2.50, P > 0.05) en la abundancia de epífitas vasculares. En cuanto a las zonas, en promedio, la zona I presentó una abundancia de 4.09 ± 2.38 individuos por árbol, la zona II una abundancia de 9.63 ± 5.80 individuos por árbol y la zona III presentó una abundancia de 5.90 ± 2.88 individuos

por árbol. En cuando a los grupos de epífitas, en promedio, las bromelias presentaron una abundancia de 3.18 ± 1.27 individuos por árbol, los helechos presentaron una abundancia promedio de 2.39 ± 0.95 individuos y las peperomias de 0.96 ± 0.49 individuos por árbol.

Las abundancias promedio entre grupos de epífitas por zona fueron similares. La abundancia promedio de bromelias por árbol en las zonas II y III fue de 4.18 ± 2.77 y 5.36 ± 2.49 individuos, respectivamente. No se registraron bromelias en la zona I. Los helechos presentaron una abundancia promedio de 2.72 ± 1.31 individuos en la zona I, de 3.90 ± 2.49 individuos en la zona II y de 0.54 ± 0.45 individuos en la zona III. Finalmente, las peperomias, presentaron en la zona I una abundancia promedio de 1.36 ± 1.17 individuos y en la zona II de 1.54 ± 0.92 individuos. No se registraron peperomias en la zona III.

El número de especies efectivas igualmente dominantes (^2D) fue significativamente mayor en la zona II (seis especies), en comparación con las zonas I y III, las cuales tuvieron una abundancia similar de especies igualmente dominantes (tres especies efectivas; Tabla 3, Fig. 7). Por su parte, las curvas rango-abundancia muestran que las comunidades de epífitas de II y III tienen mayor dominancia que la zona I. Las zonas I y III están dominadas por especies diferentes (Fig. 10). En la zona I, la comunidad estuvo dominada por las únicas tres especies registradas en ella *Pleopeltis acicularis*, *Pecluma ferruginea* (Polypodiaceae) y *Peperomia tetraphylla* (Piperaceae). Las tres especies más dominantes en la zona II fueron *Tillandsia capitata*, el complejo *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) y *Pleopeltis acicularis* (Polypodiaceae). En la zona III las bromelias *Tillandsia capitata*, el complejo *Tillandsia* spp. y *Tillandsia hubertiana* fueron las especies más dominantes (Fig. 10).

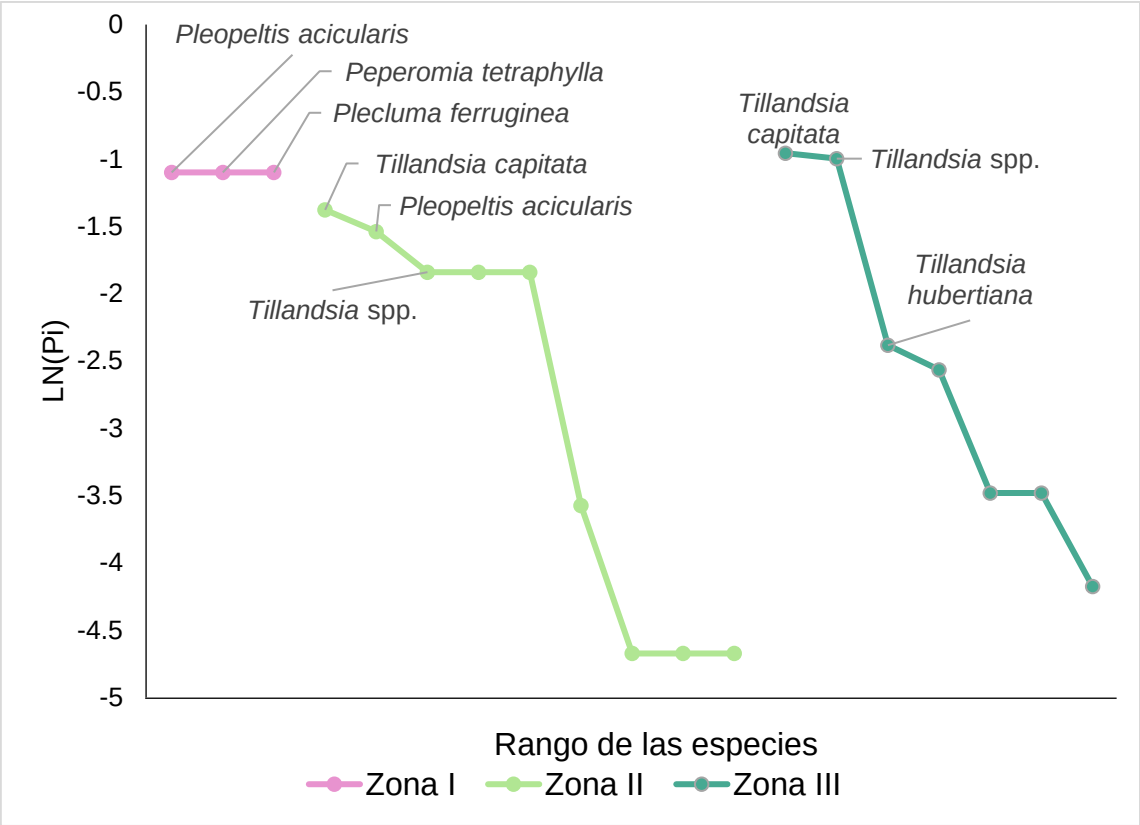

Figura 10. Curvas rango-abundancia de las comunidades de epífitas vasculares asociadas a distintas zonas del forofito *Annona cherimola*. LN(Pi) indica la abundancia relativa. Se muestran las tres especies más dominantes para cada zona.

En cuanto a la composición de especies de la comunidad de epífitas asociadas a *Annona cherimola*, el NMDS mostró que las zonas I y II, así como las zonas II y III se empalman entre sí, sugiriendo cierta similitud en la composición de esas zonas (Fig. 11). Por su parte, las zonas I y III no presentan empalme alguno, sugiriendo que la composición de especies es distinta entre ellas. El PERMANOVA indicó que no hay diferencias significativas en la composición de especies entre zonas ($F_{1, 9}$= 1.57, P> 0.05). Sin embargo, la prueba por pares indicó que existe una diferencia significativa en la composición de especies entre la zona I y la zona III ($F_{1, 9}$= 2.92, P< 0.05). Esto coincide con el índice de Sorensen, que muestra una similitud del 20% entre las zonas I y III; mientras que para las zonas I y II la similitud

en la composición de especies fue del 50% y para las zonas II y III fue del 75% (Fig. 12).

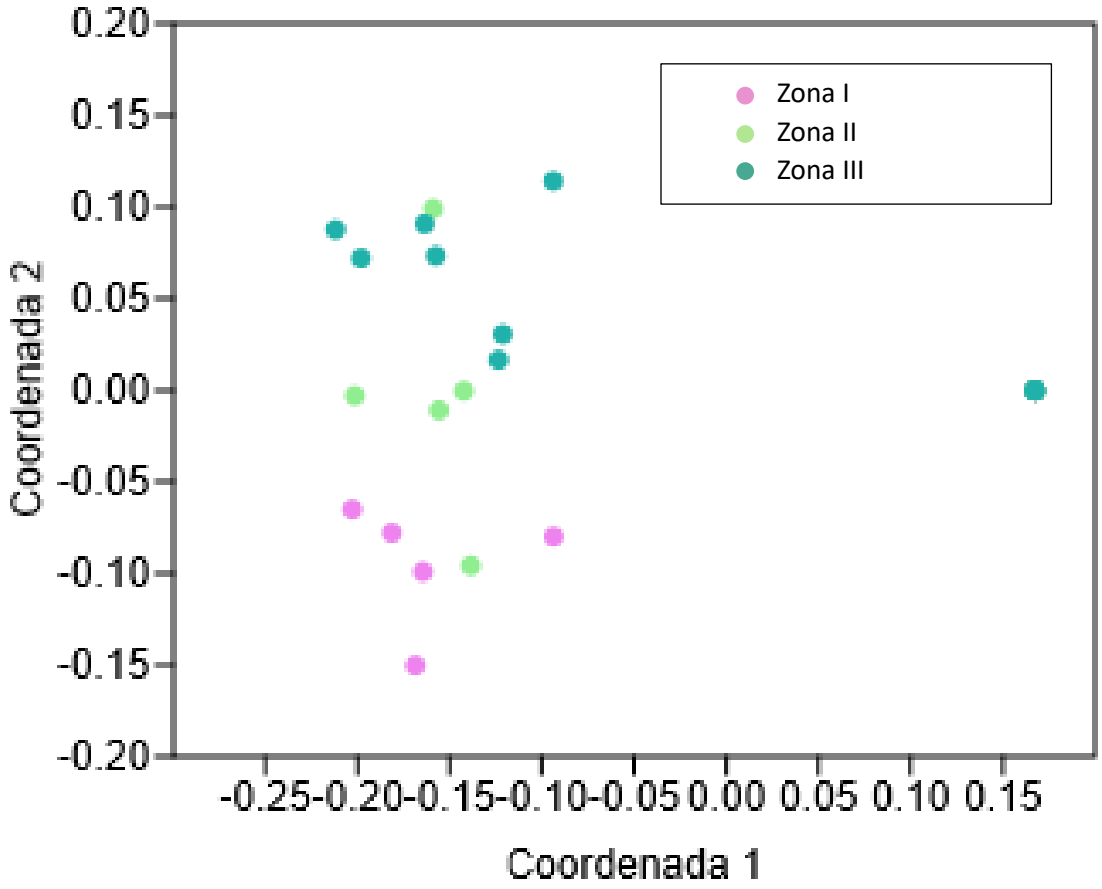

Figura 11. Composición de especies de las comunidades de epífitas vasculares asociadas a distintas zonas del forofito *Annona cherimola* en un fragmento de bosque mesófilo de montaña en Tepoztlán, Morelos.

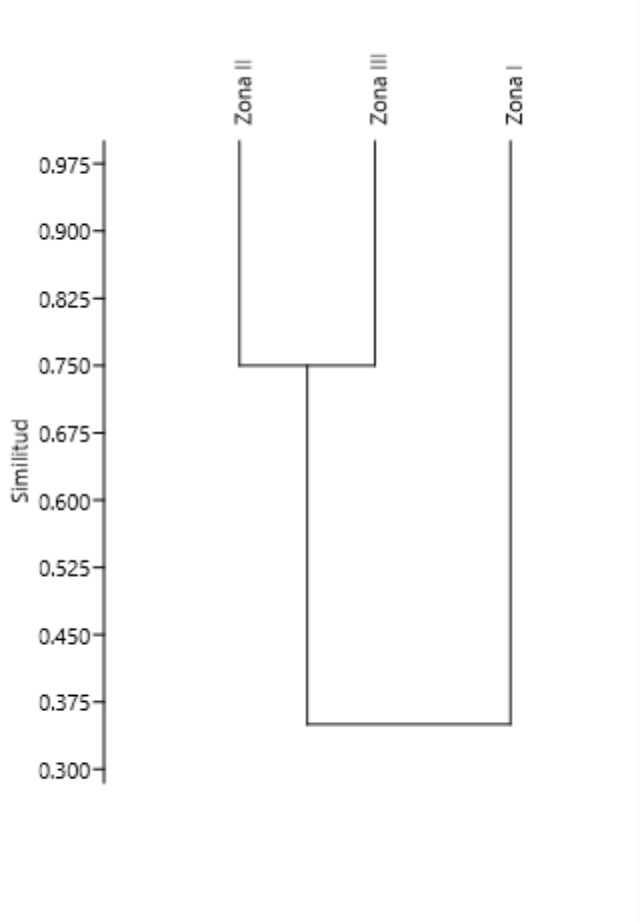

Figura 12. Índice de similitud de Sorensen entre las comunidades de epífitas vasculares pertenecientes a tres zonas diferentes a lo largo del forofito *Annona cherimola* en un fragmento de bosque mesófilo de montaña en Tepoztlán, Morelos.

Los resultados de la prueba de χ^2 indicaron que siete de las 10 especies de epífitas analizadas presentan una distribución heterogénea a lo largo del forofito (Tabla 4). Los residuales estandarizados de Haberman indicaron que en la zona II todas las especies de epífitas presentan abundancias dentro de lo que se espera por el azar (Fig. 13). En la zona III, solo *Tillandsia capitata*, *T. hubertiana* y el complejo *Tillandsia* spp. presentaron una abundancia mayor a lo esperado por el azar (residuales estandarizados de Haberman >2). En contraste, los helechos *Pleopeltis acicularis* y *Pecluma ferruginea,* así como la piperácea *Peperomia tetraphylla* tuvieron un déficit de su abundancia en esta zona (residuales

estandarizados de Haberman <−2). El resto de las especies de epífitas presentaron abundancias dentro de lo que se espera por el azar para esa zona (valores de residuales de entre 2 y −2; Fig. 13). Por último, los helechos *Pleopeltis acicularis*, *Pecluma ferruginea* y la peperomia *Peperomia tetraphylla* estuvieron sobrerrepresentados en la zona I (residuales estandarizados de Haberman >2). Por el contrario, las bromelias *Tillandsia capitata* y el complejo *Tillandsia* spp., así como el helecho *Pleopeltis furfuracea* fueron menos abundantes de lo que se esperaba por el azar (residuales estandarizados de Haberman <−2) en esta zona. Las especies restantes tuvieron valores de residuales entre 2 y −2, lo que indica que sus abundancias fueron acordes con lo que se esperaba por azar (Fig. 13).

Tabla 4. Abundancia de especies de epífitas vasculares en tres zonas a lo largo del forofito *Annona cherimola*. Se muestran los valores de las pruebas de χ^2 realizadas para comparar la abundancia de cada especie entre zonas. En negritas se indican las especies de epífitas cuya abundancia fue significativamente diferente ($P < 0.05$) entre zonas. En todos los casos, grados de libertad = 2.

Especie	**Zona**			**χ^2**	***P***
	I	**II**	**III**		
Bromeliaceae					
Tillandsia achyrostachys	0	0	2	4	0.13
Tillandsia capitata	0	27	25	26.11	**<0.001**
Tillandsia hubertiana	0	1	6	8.85	**0.012**
Tillandsia schiedeana	0	1	2	2	0.368
Tillandsia spp.	0	17	24	22.29	**<0.001**
Orchidaceae					
Prosthechea linkiana	0	1	0	2	0.368
Piperaceae					
Peperomia tetraphylla	15	17	0	16.18	**0.0003**
Polypodiaceae					
Pecluma ferruginea	15	3	0	21	**<0.001**
Pleopeltis acicularis	15	23	1	19.07	**<0.001**
Pleopeltis furfuraceae	0	17	5	20.81	**<0.001**
Total	**45**	**107**	**65**		

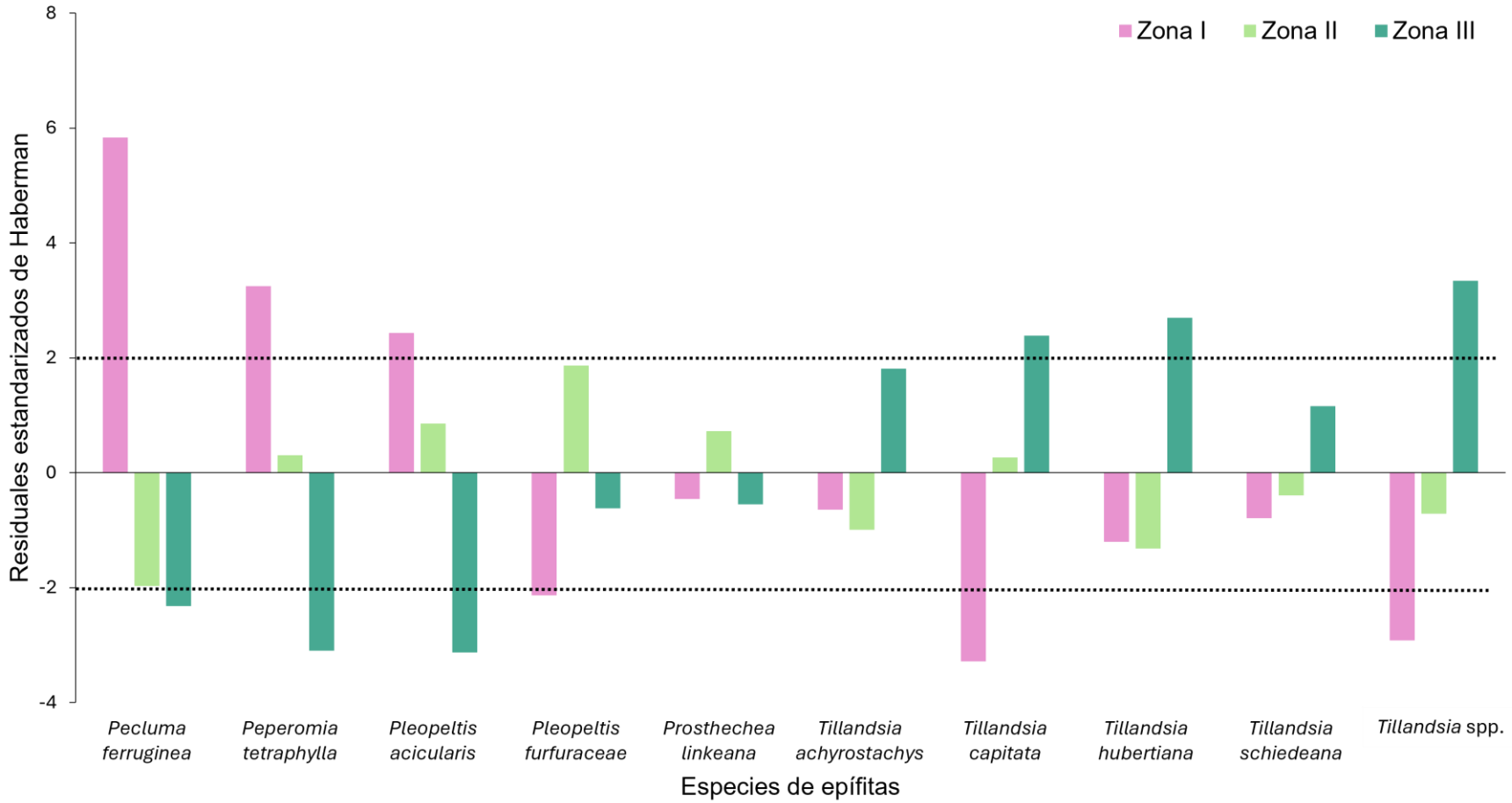

Figura 13. Residuales estandarizados de Haberman que muestran la abundancia de cada especie de epífita vascular asociada a distintas zonas del forofito *Annona cherimola.* Las líneas punteadas indican el intervalo (residuales de Haberman con valores de entre -2 y 2) en el que la frecuencia de las epífitas se ajusta a lo esperado por el azar. Barras con valores superiores a 2, indican una abundancia significativamente mayor a la esperada por el azar; mientras que barras con valores inferiores a -2 indican una abundancia significativamente menor a la esperada por el azar.

En el análisis de componentes principales por grupos de epífitas, el primer componente explicó el 39.64% de la varianza, mientras que el segundo explicó el 22. 91% de la varianza (Fig. 14). En conjunto, ambos componentes explicaron el 62.55% de la varianza (Tabla 5). Para el primer componente, el diámetro de la rama se asoció positivamente (r = 0.57), mientras que la altura de la rama lo hizo negativamente (r = -0.62) (Tabla 5; Fig. 14). Para el segundo componente, el DAP se correlacionó positivamente (r = 0.77) y la inclinación de la rama lo hizo negativamente (r = -0.53) (Tabla 5; Fig. 14). En general, los grupos de epífitas vasculares (bromelias, helechos, peperomias) no mostraron una agrupación clara, sin embargo, las bromelias tienden a establecerse en las ramas más altas, de menor diámetro y que están más expuestas a la luz (Fig. 14). Aunque los helechos se establecen a lo largo de todo el forofito, se observa una mayor tendencia hacia lugares con una menor altura, donde la exposición a la luz es menor y hay una mayor humedad. De manera similar, las peperomias tienden a establecerse en lugares de menor altura, con un mayor DAP y ramas con un mayor diámetro e inclinación (Fig. 14).

Tabla 5. Valores de correlación de las variables del forofito *Annona cherimola* (diámetro a la altura del pecho; altura, diámetro e inclinación de la rama y cobertura vegetal) con los dos primeros componentes en el análisis de PCA por grupos de epífitas. En negritas se muestran los valores de correlación con una intensidad moderada a alta.

Variable	**Componente 1**	**Componente 2**
DAP	-0.018	**0.77**
Diam ram	**0.57**	0.11
Altura	**-0.62**	0.002
Inclinación	0.33	**-0.53**
Cobertura	0.40	0.30
Total de la varianza explicada	39.64%	22.91%

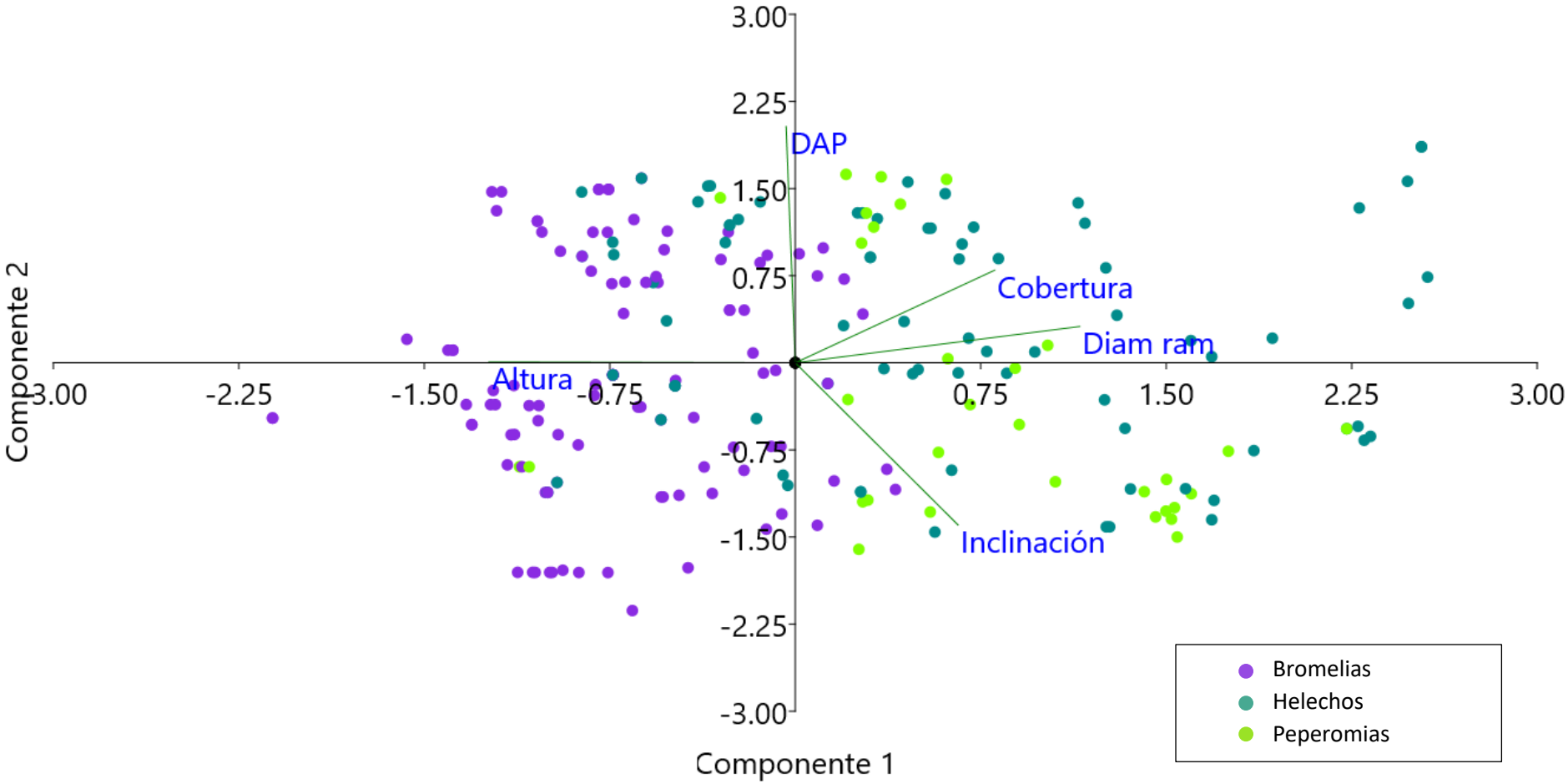

Figura 14. Análisis de componentes principales (PCA) de las características [diámetro a la altura del pecho (DAP); altura, diámetro (Diam ram) e inclinación de la rama y cobertura vegetal] del árbol *Annona cherimola* sobre los grupos de epífitas (bromelias, helechos, orquídeas y peperomias) asociados a él.

Para el análisis de componentes principales a nivel de especie de epífitas el primer componente explicó un 39.77% de la varianza y el segundo componente explicó el 23.71% de la varianza (Fig. 15). En conjunto, ambos componentes explicaron el 63.48% de la varianza. Para el primer componente, el diámetro de la rama se asoció positivamente (r= 0.56) mientras que la altura de la rama lo hizo negativamente (r= -0.62) (Tabla 6). Para el segundo componente, el DAP se asoció positivamente (r= 0.76) mientras que la inclinación de la rama lo hizo negativamente (r= -0.54) (Tabla 6). En general, no se observan grupos claramente separados; sin embargo, las bromelias *Tillandsia capitata* y el complejo *Tillandsia* spp. se encuentran empalmadas, con una tendencia a establecerse en las ramas más altas, de menor diámetro y que están expuestas a la luz (Fig. 15). A diferencia de las bromelias, los helechos presentan diversos patrones en su distribución, *Pecluma ferruginea* tiende a ocupar los lugares de menor altura donde hay una gran cobertura vegetal y ramas con mayor diámetro. *Pleopeltis furfuracea* tiende a establecerse en ramas de mayor altura y con poca inclinación. Por último, *Pleopeltis acicularis* se encuentra a lo largo de todo el forofito, pero muestra una tendencia a establecerse en ramas gruesas, de poca altura, con gran cobertura vegetal. La única especie de peperomia, *Peperomia tetraphylla*, muestra una asociación con ramas gruesas e inclinadas, de poca altura, en árboles con un gran DAP (Fig. 15).

Tabla 6. Valores de correlación de las variables del forofito *Annona cherimola* (diámetro a la altura del pecho; altura, diámetro e inclinación de la rama y cobertura vegetal) con los dos primeros componentes en el análisis de PCA por especies de epífitas En negritas se muestran los valores de correlación con una intensidad moderada a alta.

Variable	**Componente 1**	**Componente 2**
DAP	-0.05	**0.76**
Altura de la rama	**-0.62**	0.004
Diámetro de la rama	**0.56**	0.13
Inclinación de la rama	0.30	**-0.54**
Cobertura vegetal	0.43	0.31
Total de la varianza explicada	39.77%	23.71%

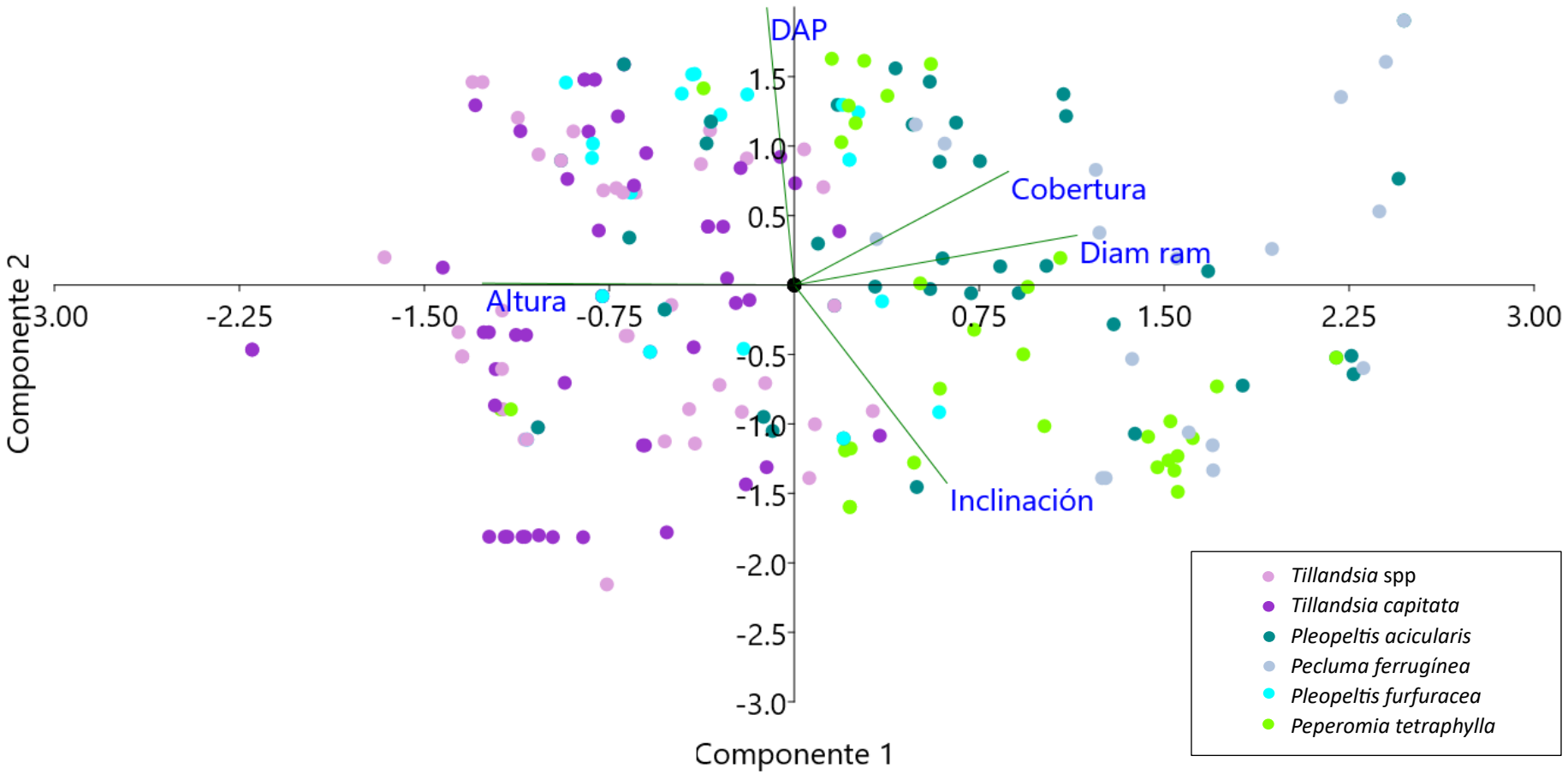

Figura 15. Análisis de componentes principales (PCA) de las características [diámetro a la altura del pecho (DAP); altura, diámetro (Diam ram) e inclinación de la rama y cobertura vegetal] del árbol *Annona cherimola* sobre las especies de epífitas asociadas a él

8. Discusión

8.1. Comunidad de epífitas vasculares asociadas a Annona cherimola

En el presente estudio, se encontró que la riqueza de epífitas vasculares asociadas al forofito exótico *Annona cherimola* en un bosque mesófilo de montaña en la localidad de Amatlán de Quetzalcóatl es de 10 especies. Esta riqueza de especies se encuentra dentro del rango reportado en otros estudios a nivel de especies individuales de forofitos exóticos (2-26 especies; Medeiros et al., 1993; Bhatt et al., 2015; Nadège et al., 2016; Silva-Martins et al., 2020). Las especies de forofitos exóticos en las que se ha reportado una mayor riqueza de epífitas vasculares [*Mangifera indica* L. (Anacardiaceae): 26 especies; *Persea americana* Mill. (Lauraceae): 19 especies] alcanzan una altura mayor (>20 m) a la de *A. cherimola* (9 m; Álvarez et al., 2015; Ortiz-Rodríguez et al., 2015; Derese et al., 2017) y son perennifolias. Forofitos de mayor tamaño ofrecen una mayor superficie para la colonización de epífitas, lo que favorece el incremento en la diversidad de la comunidad de epífitas vasculares (Flores-Palacios y García-Franco, 2001; Woods et al., 2015). Además, las especies perennifolias, al contar con follaje a lo largo de todo el año, permiten el paso restringido de la luz, lo que implica que las condiciones microambientales a lo largo del forofito son poco cambiantes, favoreciendo una mayor riqueza de epífitas vasculares en comparación con las especies caducifolias (Cardelús, 2007; Einzmann et al., 2015).

La riqueza de especies encontrada en este estudio también coincide con el rango de valores reportados en estudios a nivel de especies individuales de forofitos nativos (5-23 especies; Medeiros et al., 1993; Bhatt et al., 2015; Nadège et al., 2016; Silva-Martins et al., 2020; Chico-Juárez, 2023). No obstante, la mayoría de estos estudios fueron realizados en zonas urbanas o agroecosistemas que presentan cierto grado de perturbación humana (Bhatt et al., 2015; Nadège et al., 2016; Silva-Martins et al., 2020). El sitio en donde se llevan a cabo los estudios es relevante, ya que los efectos negativos de las especies exóticas tienden a exacerbarse en las zonas con perturbación humana (Gioria et al., 2023). Solo dos estudios (Medeiros et al., 1993; Chico-Juárez, 2023) se llevaron a cabo en ecosistemas naturales (bosque lluvioso y bosque mesófilo de montaña, respectivamente). En estos

estudios se reportó una riqueza de entre 19 y 23 especies. En comparación con estos resultados, *A*. *cherimol*a presenta una menor riqueza (10 especies). Además de la zona de estudio, estas diferencias pueden deberse a la retención de agua que presentan los forofitos nativos. Los helechos arborescentes como *Cibotium chamissoi* Kaulf. y *C*. *glaucum* (Sm.) Hook. & Arn. (Cibotiaceae) presentan manto radicular (Medeiros et al., 1993) mientras que *Cedrela dugesii* S. Watson. (Meliaceae) una corteza fisurada (Chico-Juárez, 2023). Ambas características se relacionan con una mayor capacidad de retención de agua y, por lo tanto, las epífitas serían favorecidas en su establecimiento y crecimiento (Mehltreter et al., 2005; Wagner et al., 2015).

Por otro lado, la abundancia de epífitas registradas en *A*. *cherimola* fue de 217 individuos con un promedio de 19.72 individuos por árbol. Esto contrasta con lo reportado por Medeiros et al. (1993), quienes encontraron un promedio de 1.1 individuos por árbol en el forofito exótico *Cyathea cooperi* (F. Muell.) Domin. (Cyatheaceace). Esta diferencia puede deberse a que *C*. *cooperi* es una especie de helecho arborescente que cuenta con pocas ramificaciones a lo largo del árbol, lo que limita el espacio disponible para la colonización de epífitas (Woods et al., 2015).

En otro estudio realizado en la misma localidad en la que se llevó a cabo el presente estudio, se registró una riqueza de 23 especies con un total de 698 individuos (en promedio 58.2 por árbol) en el forofito nativo *Cedrela dugesii* (Chico-Juárez, 2023). Tanto la riqueza como la abundancia fueron menores en *A*. *cherimola* en comparación con lo reportado para *C*. *dugesii*. Ambos árboles tienden a presentar alturas similares (*A. cherimola*: 9 m; *C*. *dugesii*: 10 m) y son caducifolios (Calderón y Germán, 1993; Ortiz-Rodríguez et al., 2015), sin embargo, difieren en cuanto a algunas de sus características químicas y arquitectónicas. Por ejemplo, *Cedrela dugesii* tiene en promedio una mayor área basal (678 ± 182 cm^2) que *Annona cherimola* (428 ± 103 cm^2) (Victoriano-Romero y Figueroa-Castro, datos no publicados). Por otro lado, se tiene el registro de que la familia Annonaceae produce una gran cantidad de metabolitos secundarios (Leboeuf et al., 1980) los cuales podrían influir negativamente en el establecimiento de las epífitas vasculares

(Valencia-Díaz et al. 2010). Estos factores en conjunto podrían explicar que *A. cherimola* presente una menor riqueza y abundancia de epífitas. No obstante, es necesario considerar la condición exótica de *A. cherimola*. Para otros organismos epífitos (*i.e.*, líquenes) se ha reportado que los forofitos exóticos presentan una menor riqueza y abundancia (Möller et al., 2021). Las epífitas podrían preferir árboles nativos debido a su historia evolutiva compartida como se ha reportado para otras interacciones ecológicas (*i.e.*, planta-insecto; Fenster et al., 2004).

En cuanto a la composición de especies, la familia Bromeliaceae presentó un mayor número de especies (5), seguida de la familia Polypodiaceae (3). Aunque estas familias aparecen con frecuencia en otros estudios realizados en bosques mesófilos de montaña, la familia Orchidaceae se reporta con la mayor riqueza en esos estudios (10-48 especies; Bøgh, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Küper et al., 2004; Martínez-Meléndez et al., 2008; Mora-Olivo et al., 2018). Esto pareciera contrastar con lo encontrado en el presente estudio, donde la familia Orchidaceae solo estuvo representada por una especie. No obstante, coincide con lo reportado en otro estudio realizado en Amatlán de Quetzalcóatl, donde la riqueza de orquídeas también fue de una especie (Chico-Juárez, 2023). De manera similar, otro estudio realizado en un bosque mesófilo de montaña cercano (aproximadamente a 3 km de distancia) a la comunidad de Amatlán de Quetzalcóatl reportó una baja riqueza de orquídeas epífitas (cuatro especies) en comparación con las bromelias (10 especies) y los helechos (siete especies) (Hernández-Cárdenas et al., 2014). La baja representatividad de la familia Orchidaceae reportada en estos estudios puede deberse a ciertas particularidades de la región. Primero, este es un remanente de bosque mesófilo de montaña que cuenta con condiciones más secas (800-1500 mm de precipitación pluvial; Bilbatúa-Navarrrete, 2019) de las normalmente reportadas para bosques mesófilos de montaña (1000-3000 mm de precipitación pluvial; Rzedowski, 2006). Segundo, al ser un bosque altamente fragmentado, las condiciones de baja humedad y alta radiación solar, así como mayor incidencia del viento se acrecientan debido al efecto de borde (Williams-Linera et al., 2002). En bosques con estas condiciones, caracterizados por un microambiente más seco, el establecimiento de las orquídeas tiende a disminuir, puesto que las orquídeas se

establecen mejor en condiciones donde la temperatura y humedad sean moderadas (Werner y Gradstein, 2008).

Por su parte, los helechos son otro de los grupos comúnmente encontrados en estudios realizados en bosques mesófilos de montaña (6-20 especies; Bøgh, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Martínez-Meléndez et al., 2008; Mora-Olivo et al., 2018). En el presente estudio solo se registraron tres especies. Al igual que las orquídeas, esta menor presencia de helechos podría deberse a las características del bosque de Amatlán, donde las condiciones microambientales son más secas (Bilbatúa-Navarrrete, 2019). No obstante, los helechos encontrados en el presente estudio pertenecen a los géneros *Pleopeltis* y *Pecluma* que han sido reportados como tolerantes a la desecación (Hietz, 2010; Layton et al., 2010; dos Santos-Silva et al., 2023), lo que explicaría su presencia en el sitio de estudio.

Contrario a lo esperado, la familia Bromeliaceae fue la mejor representada en el bosque mesófilo de montaña de la región estudiada. Esto podría deberse a que las bromelias cuentan con diversas adaptaciones que les permiten habitar microclimas más secos (Fischer y Araujo, 1995). Por ejemplo, dentro de la comunidad se encuentran especies de dos tipos de forma de vida: de tipo tanque (*Tillandsia hubertiana, T*. *achyrostachys,* y *T*. *capitata*; Benzing y Burt, 1970; González-Rocha et al., 2016) y de tipo nebulofita o atmosférica (*T*. *schiedeana*; Chilpa-Galván, 2015). Las especies de tipo tanque se caracterizan porque sus hojas se disponen en forma de roseta, de modo que se forma un tanque donde pueden almacenar agua y disponer de un suministro constante de ésta (Zotz y Hietz, 2001; Reyes-García et al., 2012). Por otro lado, las especies de tipo nebulofita o atmosféricas obtienen agua y nutrientes directamente de la atmósfera y de esta manera hacen frente a la desecación (Reyes-García et al., 2022). Para ello, cuentan con la presencia de un gran número de tricomas peltados en sus hojas (Reyes-García et al., 2022). En cuanto a su ruta fotosintética, algunas especies de bromelias encontradas en este estudio presentan el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) (*Tillandsia schiedeana, T*. *capitata, T*. *achyrostachys*; Crayn et al., 2015). Las plantas que poseen este metabolismo abren sus estomas durante la noche, lo que

evita la pérdida de agua por evapotranspiración (Winter y Smith, 1996; Silvera y Lasso, 2016). Este conjunto de adaptaciones morfofisiológicas permiten a las bromelias habitar bosques fragmentados que presenten condiciones donde la incidencia del sol es alta y la humedad relativamente baja (Fischer y Araujo, 1995; Krömer et al., 2007).

Las especies de epífitas con mayor dominancia en la comunidad fueron *Tillandsia capitata*, el complejo *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) y *Pleopeltis furfuracea* (Polypodiaceae). Tanto el género *Tillandsia* como el género *Pleopeltis* han sido reportados como dominantes en otros estudios realizados en bosques mesófilos (Bøgh, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Mora-Olivo et al., 2018), así como en especies individuales de forofitos, tanto nativos como exóticos (Silva-Martins et al., 2020). Ambos géneros de epífitas han sido reportados como tolerantes a la desecación (Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Werner y Gradstein, 2008). De manera particular, *T. capitata* es una bromelia de tipo tanque, mientras que el complejo *Tillandsia* spp. comprende las formas de crecimiento de tipo tanque y nebulofita. Ambas formas de crecimiento les permiten resistir condiciones de sequía (Zotz y Hietz, 2001; Reyes-García et al., 2012). Adicionalmente, las bromelias de tipo tanque han sido reportadas como generalistas (Woods et al., 2015), lo que favorece su establecimiento en forofitos tanto exóticos como nativos (Silva-Martins et al., 2020). Por otro lado, especies del género *Pleopeltis* han sido documentadas como helechos con poiquilohídria (Hietz, 2010). Esto les permite plegar sus hojas en condiciones secas, de manera que hay una disminución del área foliar por lo que se reduce el daño oxidativo por absorción de luz (Helseth y Fischer, 2005). Al plegar sus hojas también hay una disminución de sus funciones metabólicas por lo que pueden permanecer en este estado hasta que la humedad ambiental aumente, momento en que se rehidratan activando nuevamente su metabolismo (Layton et al., 2010; Prats y Brodersen, 2021). En ambos géneros de epífitas, estas adaptaciones xerotolerantes favorecen su dominancia en bosques altamente fragmentados sometidos al efecto de borde, donde las condiciones de luz y temperatura se acrecientan mientras la humedad disminuye (Werner y Gradstein, 2008).

En general, se reporta que la riqueza y abundancia de epífitas es menor en el forofito exótico *Annona cherimola*, en comparación con forofitos nativos evaluados en ecosistemas naturales (Medeiros et al., 1993; Chico-Juárez, 2023). La composición tiende a presentar especies reportadas como xerotolerantes como el género *Tillandsia* y el género *Pleopeltis* debido a las características más secas del bosque de estudio (Werner y Gradstein, 2008; Bilbatúa-Navarrrete, 2019).

8.2. Estratificación vertical de epífitas vasculares asociadas a Annona cherimola

8.2.1. Efecto del gradiente microambiental

De manera general, se ha documentado que las ramas internas del árbol (Zona II) presentan la mayor riqueza y abundancia de epífitas vasculares (Ter Steege y Cornelissen, 1989; Krömer et al., 2007; Pérez-Lugo, 2016; Mora-Olivo et al., 2018; Thomas y Jameson, 2020; Flores-Argüelles et al., 2022). Esta zona se caracteriza por presentar condiciones microambientales moderadas en cuanto a luz, temperatura y humedad (Krömer et al., 2007), por lo que tiende a albergar una mayor riqueza de epífitas. Aunque en el presente estudio la zona II sí tuvo la mayor riqueza de especies efectivas (nueve), no difirió significativamente de la registrada en la zona III (siete especies efectivas). Esto podría explicarse por la altura que alcanza el forofito *A. cherimola* (9 m; Ortiz-Rodríguez et al., 2015). Al ser un árbol no tan alto, las condiciones microambientales a lo largo del gradiente vertical presentan poca variación (Woods et al., 2015), lo que ocasiona que distintas zonas de la copa del árbol alberguen una riqueza similar.

En contraste, la riqueza de la zona I (tres especies efectivas) fue significativamente menor a la registrada en las otras dos zonas. Esto puede deberse a que la base del tronco tiende a tener un ambiente más sombrío, húmedo y con menor temperatura (Krömer et al., 2007; Ruiz-Cordova et al., 2014). En este ambiente las epífitas podrían presentar una menor tasa fotosintética, por lo que sólo se encontraran especies de epífitas adaptadas a estas condiciones (Cervantes et al., 2005). Un aspecto adicional que podría influir en la baja riqueza de la zona I es su arquitectura menos ramificada y, por lo tanto, menos compleja en comparación

con la copa del árbol (Pos y Sleegers, 2010; Woods et al., 2015). Esta escasa ramificación ofrece menos espacio para el establecimiento de las epífitas, lo que limitaría la riqueza de especies en la zona I (Pos y Sleegers, 2010; Woods et al., 2015). Adicionalmente, la localidad de Amatlán se ha descrito como turística (Bilbatúa-Navarrete, 2019; Puente-Uribe, 2019). Algunos estudios coinciden en que el turismo puede representar una amenaza a la riqueza de especies de epífitas, ya que se ha documentado el saqueo de especies con valor ornamental o medicinal por turistas visitantes (Nurfadilah, 2015; Rankin et al., 2015). La zona I, al ser la parte inferior de los árboles, es la más accesible a los visitantes y por lo tanto más susceptible a dicho saqueo. Por lo tanto, la baja riqueza registrada en esta zona podría deberse, en parte, al saqueo de especies.

Por otra parte, al evaluar la riqueza y la abundancia promedio de epífitas por árbol no se encontraron diferencias significativas entre zonas (riqueza: ZI: 0.90 ± 0.36; ZII: 1.81 ± 2.56; ZIII: 1.63 ± 0.57; abundancia: ZI: 4.09 ± 2.38; ZII: 9.63 ± 5.80; ZIII: 5.90 ± 2.88). En otros estudios realizados en bosques mesófilos de montaña, la zona II además de presentar la mayor riqueza, suele presentar la mayor abundancia (Pérez-Lugo, 2016; Robles-Molina et al., 2018; Román-Rodríguez, 2021) debido a sus condiciones moderadas de luz, temperatura y humedad (Krömer et al., 2007). Algunos trabajos tampoco han encontrado diferencias significativas en esos parámetros entre zonas (Gomes-Furtado y Menini-Neto, 2015; Deziderio-Santana et al., 2017; Chico-Juárez, 2023). Esto puede deberse a la altura del árbol. Los árboles que alcanzan poca altura tienden a presentar condiciones microambientales similares a lo largo del árbol (Woods et al., 2015). Otro aspecto adicional que contribuye a que las condiciones microambientales de temperatura y humedad sean relativamente constantes en el árbol es la presencia cercana de cuerpos de agua (Gomes-Furtado y Menini-Neto, 2015; Deziderio-Santana et al., 2017; Chico-Juárez, 2023). En la zona de estudio, el fragmento de bosque mesófilo está restringido a cañadas y barrancas, donde pueden encontrarse cuerpos de agua temporales (Contreras-MacBeath, et al., 2006; CONABIO, 2010; Hernández-Cárdenas et al., 2014). La cercanía con esos cuerpos de agua podría contribuir a

amortigüar las diferencias microambientales, explicando la ausencia de diferencias significativas en la riqueza y abundancia promedio de epífitas entre zonas.

Por su parte, se encontraron diferencias significativas en la composición de la comunidad entre zonas, específicamente entre las zonas I y III. Cambios en la composición de especies entre zonas han sido reportados en otros estudios (Johansson, 1974; Benzing, 1995; Shaw, 2004; Krömer et al., 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008). Las diferencias encontradas entre las zonas I y III pueden deberse a las especies que dominan en cada una de ellas, de acuerdo con las adaptaciones fisiológicas y requerimientos de luz, temperatura y humedad que tiene cada especie (Johansson, 1974; Benzing, 1995; Shaw, 2004; Krömer et al., 2007).

La zona I destaca por recibir poca luz, tener temperatura baja y una alta humedad (Krömer et al., 2007). En esta zona se encontraron tres especies igualmente dominantes, dos de ellas pertenecientes a la familia Polypodiaceae. Esto concuerda con el patrón general de estratificación que se ha descrito en distintos estudios donde se reconoce que los helechos predominan en la base del tronco (Zona I; Johansson, 1974; Benzing, 1990; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Krömer et al., 2007). En esta zona, las especies encontradas fueron *Pleopeltis acicularis*, *Pecluma ferruginea* (Polypodiaceae) y *Peperomia tetraphylla* (Piperaceae). Estas especies presentan crecimiento de tipo rastrero (Mickel y Smith, 2004; Vergara-Rodríguez, 2013). Este tipo de crecimiento es frecuente en el tronco principal de los árboles, ya que les proporciona una superficie grande y continua donde las especies rastreras puede tener varios puntos de sujeción, lo que favorece su establecimiento (Krömer et al., 2007; Wyse y Burns, 2011). Además, *P. tetraphylla* presenta la ruta fotosintética de tipo C_3, la cual a diferencia de la ruta fotosintética CAM, puede ser menos eficiente en cuanto a la retención de agua (Holthe et al., 1992), por ello es probable que se encuentre mayormente en sitios húmedos con poca incidencia solar.

Por otro lado, la zona III estuvo dominada por tres especies de bromelias, todas pertenecientes al género *Tillandsia.* Esto concuerda con lo esperado, pues diversos estudios han registrado a las bromelias en las ramas externas de la copa

(Zona III; Benzing, 1990; Bøgh, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Krömer et al., 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008). La riqueza promedio de bromelias aumentó de manera significativa de la zona I a la zona III. Además, la riqueza promedio de bromelias presentes en la zona III difirió significativamente de la riqueza de peperomias en esa misma zona. Este aumento en la riqueza denota la dominancia de las bromelias en la zona III. En general, la zona III se caracteriza por presentar altas temperaturas y periodos prolongados de sequía, así como vientos fuertes (Krömer et al., 2007). Las bromelias cuentan con ciertas adaptaciones que les permiten dominar las ramas externas de la copa (Fischer y Araujo, 1995). Entre estas adaptaciones se encuentra el metabolismo CAM, la disposición de sus hojas en forma de tanque y la presencia de tricomas peltados para la absorción de nutrientes directamente de la atmósfera (Zotz y Hietz, 2001; Reyes-García et al., 2012; Silvera y Lasso, 2016; Reyes-García et al., 2022). En conjunto, estas adaptaciones les permiten tolerar condiciones xéricas caracterizadas por una alta temperatura y baja humedad (Fischer y Araujo, 1995; Zotz y Hietz, 2001; Krömer et al., 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008; Reyes-García et al., 2022). La zona III también se caracteriza por presentar ramas de diámetro pequeño, mismas que forman una red que facilita la captura de semillas con apéndices comosos, como las de las bromelias del género *Tillandsia* (Ruiz-Cordova et al., 2014; Victoriano-Romero et al., 2017). Todo lo anterior favorece la sobrerrepresentación de bromelias en la zona III.

En diversos estudios se ha documentado que las orquídeas son un elemento dominante en las ramas internas del árbol (Zona II; Benzing, 1990; Krömer et al., 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008). En contraste, en el presente estudio las especies dominantes en la zona II fueron *T*. *capitata*, *P*. *acicularis* y el complejo *Tillandsia* spp. La baja presencia de orquídeas en la zona II puede deberse a las condiciones microambientales hostiles que ofrece *A*. *cherimola* al ser un forofito caducifolio. Los árboles caducifolios al perder sus hojas durante la estación seca permiten la incidencia de luz directa, haciendo que la temperatura se incremente y la humedad disminuya (Cardelús y Chazdon, 2005; Einzmann et al., 2015). En estas condiciones, las orquídeas podrían disminuir su establecimiento, ya que dependen

en gran medida de condiciones moderadas de humedad y temperatura para su germinación y desarrollo (Rasmussen et al., 2015). Las orquídeas también dependen del establecimiento de una asociación micorrícica para su germinación (Rasmussen et al., 2015; Favre-Godal et al., 2020). Debido a que carecen de endospermo, esta asociación les provee de los nutrientes necesarios para su desarrollo (Rasmussen et al., 2015; Favre-Godal et al., 2020). Además, el establecimiento de las asociaciones micorrícicas se ve favorecido por la humedad (Rasmussen et al., 2015); por lo que las condiciones relativamente xéricas que ofrece la zona II, podrían limitar el establecimiento exitoso de las orquídeas.

Por otro lado, las bromelias dominantes de la zona II pertenecen al género *Tillandsia.* Como ya se mencionó, en *A. cherimola*, las zonas II y III podrían presentar condiciones microclimáticas similares debido a la baja altura del forofito (Woods et al., 2015). Otros estudios han reportado que las epífitas tienden a distribuirse en estratos contiguos cuando éstos presentan condiciones microclimáticas similares (Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Krömer et al., 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008). El género *Tillandsia* se caracteriza por presentar adaptaciones a las condiciones relativamente xéricas que ofrece la zona II. Por ejemplo, *Tillandsia capitata* presenta la forma de vida tanque y el metabolismo CAM (Benzing y Burt, 1970; Crayn et al., 2015), que favorecen la captura y uso eficiente del agua (Zotz y Hietz, 2001; Reyes-García et al., 2012; Silvera y Lasso, 2016). De igual manera, el único helecho dominante en la zona II pertenece al género *Pleopeltis,* el cual también ha sido reportado como poiquilohídrico y, por lo tanto, xerotolerante (Hietz, 2010).

En general, las zonas II y III presentaron la mayor riqueza. Sin embargo, la abundancia y riqueza promedio por árbol no difirieron entre zonas. Esto parece indicar que el gradiente microambiental no es tan marcado, probablemente debido a la baja altura del forofito (Ortiz-Rodríguez et al., 2015; Woods et al., 2015) y a la presencia de cuerpos de agua temporales en la zona de estudio (Gomes-Furtado y Menini-Neto, 2015; CONABIO, 2010), lo que ocasiona que distintas zonas del árbol presenten una riqueza y abundancia similares. La composición entre zonas fue

similar entre las zonas II y III, pero diferente entre las zonas I y III. En general, los helechos dominaron en la zona I, debido a su crecimiento de tipo rastrero (Krömer et al., 2007; Wyse y Burns, 2011). Por otro lado, tanto la zona II y III presentan condiciones más xéricas por lo que estuvieron dominadas por especies (principalmente bromelias) que cuentan con diversas adaptaciones a la sequía (Benzing y Burt, 1970; Hietz, 2010; Crayn et al., 2015).

8.2.2. Efecto de los atributos del forofito

En cuanto al papel que desempeñaron los atributos del forofito (diámetro a la altura del pecho; altura, diámetro e inclinación de la rama sobre la que se encontraron las epífitas, y cobertura vegetal) no se encontró una agrupación clara de las epífitas vasculares, ni a nivel de grupo (bromelias, helechos y peperomias), ni a nivel específico. Sin embargo, se detectaron algunas tendencias. Por ejemplo, se encontró que todos los grupos de epífitas (bromelias, helechos y peperomias) se establecieron en árboles con una gran heterogeneidad en DAP (14.3 - 61 cm). Esto concuerda con lo reportado por Zotz (2007) quién también encontró a estos grupos de epífitas en forofitos con un amplio rango de DAP (21.4 - 58.4 cm). Sin embargo, en el análisis a nivel de especie se encontró que *Pecluma ferruginea* y *Pleopeltis furfuraceae* mostraron una tendencia por establecerse en forofitos con troncos relativamente gruesos. El 58% de los individuos de *P. ferruginea* se establecieron en troncos con un DAP mayor a 25 cm; mientras que el 64% de los individuos pertenecientes a *P. furfuraceae* lo hicieron en troncos con un DAP mayores a 56.9 cm. Ambas especies cuentan con crecimiento de tipo rastrero (Mickel y Smith, 2004), por lo que los troncos de mayor grosor podrían ofrecerles una mayor superficie para su establecimiento. Por el contrario, el 63% de los individuos de *Peperomia tetraphylla* se establecieron en forofitos con un DAP menor a 25 cm. La preferencia de *P. tetraphylla* por árboles de diámetros pequeños puede estar relacionada con el papel que tienen como colonizadoras en los procesos sucesionales de las epífitas sobre sus hospederos (Acuña-Tarazona et al., 2015; Woods, 2017). Las especies colonizadoras se encuentran preferentemente en árboles jóvenes, de menor tamaño (Yeaton y Gladstone, 1982; Woods, 2017), esto

explicaría porque las peperomias en este estudio se encontraron en árboles con DAP pequeños.

Por su parte, se observó que a medida que las ramas alcanzan una mayor altura, tanto el diámetro de éstas como la cobertura vegetal disminuyen. Esto implica que, a mayor altura, hay una mayor incidencia de luz y del viento, mayor temperatura, y menor humedad (Benzing, 1995; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Shaw, 2004; Krömer et al., 2007). Las bromelias (tanto a nivel de grupo como por especie) tendieron a establecerse en ramas altas, de diámetros pequeños y con poca cobertura vegetal. Esto concuerda con lo reportado en otros estudios (Zimmerman y Olmsted, 1992; Fischer y Araujo, 1995; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Ter Steege y Cornelissen, 1989; Hietz et al., 2006; Zotz, 2007; Chico-Juárez, 2023). Un factor que puede explicar este patrón, son las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de las bromelias epífitas a ambientes xéricos. Por ejemplo, la presencia del metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) les permite cerrar sus estomas durante la noche, de modo que la pérdida de agua se ve reducida lo cual es favorable en las condiciones xéricas donde se encuentran (Winter y Smith, 1996; Silvera y Lasso, 2016). Algunas de las bromelias registradas en este trabajo presentan el metabolismo CAM (*Tillandsia schiedeana, T. capitata, T. achyrostachys*; Crayn et al., 2015). Además, su forma de crecimiento les permite almacenar agua en una estructura conocida como fitotelmata (en el caso de las bromelias de tipo tanque), y obtener agua y nutrientes directamente de la atmósfera a través de la gran densidad de tricomas presentes en sus hojas (en el caso de las bromelias de tipo nebulofita; Zotz y Hietz, 2001; Reyes-García et al., 2012). En el presente estudio se encontraron bromelias con ambos tipos de crecimiento (tanque: *Tillandsia hubertiana, T. achyrostachys, T. capitata*; nebulofita: *T. schiedeana*; Benzing y Burt, 1970; Chilpa-Galván, 2015; González-Rocha et al., 2016), por lo que son especies con una alta eficiencia para la obtención de agua, lo que las habilita para estar presentes en ramas de mayor altura donde las condiciones microclimáticas son secas.

Otro factor importante que favorece la presencia de las bromelias como grupo en esta zona es su dispersión de tipo anemócora (Ruiz-Cordova et al., 2014; Victoriano-Romero et al., 2017). Las ramas que se encuentran en la parte alta con diámetros pequeños pueden formar una red de captura que facilita la adherencia de los apéndices comosos de las semillas de especies del género *Tillandsia* (Ruiz-Cordova et al., 2014; Victoriano-Romero et al., 2017).

En cuanto a la inclinación de las ramas, en el presente estudio las bromelias se encontraron en un amplio rango de inclinaciones (0-90°). Esto concuerda con lo reportado en otros estudios en los que las bromelias también se encontraron en un amplio rango de inclinaciones (15-90°; Zotz, 1997, 2007; Hietz et al., 2006). No obstante, en el presente estudio, el 65.71% de las bromelias se establecieron en ramas que tendieron a ser horizontales (0-45°). Esto debido a que las ramas horizontales presentan el beneficio de estar mayormente expuestas a la luz (Ter Steege y Cornelissen, 1989), lo que favorece su captación e incrementa la tasa fotosintética, por lo que podría haber una mayor disponibilidad de recursos para las plantas (Monteith, 1972). Adicionalmente, las ramas horizontales presentan una mayor estabilidad en cuanto a que representan bajo riesgo de caída para las epífitas que se establecen sobre ellas (Wagner et al., 2015), por lo que la supervivencia de las bromelias en ramas con esta inclinación será mayor.

Por otro lado, a medida que la altura de las ramas disminuye, tanto su diámetro como la cobertura vegetal aumentan. Esto conlleva a una menor incidencia solar y del viento, menor temperatura, y mayor humedad (Benzing, 1995; Shaw, 2004; Krömer et al., 2007). Las peperomias (representadas por sólo una especie) y los helechos se encontraron en gran parte del forofito; sin embargo, tendieron a establecerse en ramas de menor altura, con diámetros gruesos, tendientes a la verticalidad y con una gran cobertura vegetal. Esto concuerda con lo reportado en otros estudios, donde especies de esos grupos de epífitas se distribuyen principalmente en las estructuras bajas del árbol (Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Hietz et al., 2006; Krömer et al., 2007; Zotz, 2007). Krömer et al. (2007) y Francisco et al. (2019) sugieren que las epífitas del género *Peperomia* y los helechos (*Pleopeltis*

acicularis y *Pecluma ferruginea*) se encuentran mayormente restringidos al tronco principal (*Pleopeltis acicularis* y *Pecluma ferruginea*), donde la incidencia solar es baja y las ramas son gruesas y verticales, debido a su forma de crecimiento rastrera. Este tipo de crecimiento se ve favorecido en sustratos con una amplia superficie, por ello, estas epífitas pueden extenderse sobre las ramas de mayor diámetro y más cercanas al tronco principal (Benzing, 1990; Krömer et al., 2007; Vergara-Rodríguez, 2013). Adicionalmente, la única especie de peperomia encontrada en este estudio (*Peperomia tetraphylla*) cuenta con metabolismo C_3, por lo que es relativamente menos eficiente en cuanto a la retención de agua durante la fotorrespiración (Holthe et al., 1992), lo que favorece su presencia en las zonas bajas del árbol. En el caso de los helechos, el PCA realizado a nivel específico mostró que *Pleopeltis furfuraceae* se estableció en ramas más altas, con diámetro pequeño y poca cobertura vegetal. En estas condiciones la incidencia del sol aumenta, por lo que la temperatura también es mayor, y la humedad es menor (Benzing, 1995; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Shaw, 2004; Krömer et al., 2007). *Pleopeltis furfuraceae* es un helecho que presenta tolerancia a la desecación pues es poiquilohídrico, esto es, que tiene la capacidad de plegar sus hojas y reducir sus funciones metabólicas al mínimo hasta que la humedad del ambienta vuelva a ser óptima (Hietz, 2010), lo que explica su distribución en ramas altas.

En resumen, los resultados obtenidos muestran un patrón heterogéneo en la distribución vertical de los grupos de epífitas a lo largo del forofito *Annona cherimola*. En general, las bromelias se establecieron sobre ramas altas, delgadas y con poca cobertura vegetal; mientras que las peperomias y los helechos tendieron a establecerse en ramas bajas, gruesas, tendientes a la verticalidad y con una gran cobertura vegetal. Este patrón de distribución vertical de los distintos grupos de epífitas es consistente con lo reportado en otros estudios (Zimmerman y Olmsted, 1992; Fischer y Araujo, 1995; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Ter Steege y Cornelissen, 1989; Hietz et al., 2006; Krömer et al., 2007; Zotz, 2007; Francisco et al., 2019; Chico-Juárez, 2023).

8.3. El papel de la especie exótica Annona cherimola como hospedero de epífitas vasculares

En general, se ha reportado que la riqueza de organismos epífitos es mayor en forofitos nativos respecto a lo encontrado en aquellos que son exóticos. En promedio, los forofitos nativos presentan 8.25 más especies que los exóticos (Medeiros et al., 1993; Bhatt et al., 2015; Jagodziński et al., 2018; Möller et al., 2021). La abundancia también se ha reportado mayor en los forofitos nativos. Se ha encontrado que los forofitos nativos albergan entre 10.3 y 70 epífitas más que los forofitos exóticos (Medeiros et al., 1993; Möller et al., 2021). En el presente estudio se encontró que el forofito exótico *A. cherimola* sostiene una comunidad de epífitas vasculares conformada por 217 individuos de 10 especies distintas. Estos valores son menores respecto a lo reportado para el árbol nativo *Cedrela dugesii* (riqueza: 23 especies; abundancia: 698 individuos) en la misma localidad de estudio (Chico-Juárez, 2023). En otros ambientes, como zonas urbanas, los árboles exóticos han reportado una riqueza de epífitas vasculares menor a cinco especies (Bhatt et al., 2015). De igual forma, en árboles nativos presentes en una zona urbana y un agroecosistema se ha registrado una riqueza de entre seis y 13 especies (Bhatt et al., 2015; Nadège et al., 2016). En ecosistemas naturales como en la zona de estudio, aunque *A. cherimola* alberga menos epífitas que los forofitos nativos, parece ser un forofito relativamente importante, pues alberga el 22% de la riqueza de especies de epífitas vasculares (Victoriano-Romero y Figueroa-Castro, 2024).

Los estudios que han evaluado la diversidad de epífitas vasculares sostenidas por forofitos exóticos en distintos estratos verticales del árbol son escasos (Silva-Martins et al., 2020). No obstante, se ha encontrado que los estratos con mayor diversidad son las ramas externas de la copa [*Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl.: 9.39 especies efectivas (^{1}D), *Manguifera indica*: 18.35 especies efectivas (^{1}D); Silva-Martins et al., 2020]. En el presente estudio, la zona II presentó la mayor diversidad (^{1}D: 5.96 especies efectivas). Esta diferencia en cuanto a la zona más diversa del forofito puede deberse a las diferencias en la fenología foliar de las especies; pues tanto *Manguifera indica* como *Eriobotrya japonica* son especies perennifolias, mientras que *A. cherimola* es caducifolia (Ortiz-Rodríguez et

al., 2015; Silva-Martins et al., 2020). Las especies perennifolias se caracterizan por presentar follaje a lo largo de todo el año, lo que restringe el paso de la luz hacia la parte inferior del árbol (Einzmann et al., 2015). Esto permite el establecimiento de las epífitas en la parte externa de la copa, debido a que no enfrentan la incidencia directa de la luz solar, misma que ocasiona condiciones microambientales más secas (Cardelús y Chazdon, 2005; Einzmann et al., 2015). Por el contrario, las especies caducifolias al perder sus hojas durante la estación seca permiten el paso directo de la luz, por lo que las condiciones en la parte externa de la copa son más secas en comparación con lo que ocurre en las especies perennifolias (Cardelús y Chazdon, 2005; Einzmann et al., 2015). En *A. cherimola*, las epífitas podrían preferir las ramas internas del árbol para evitar la luz directa de las ramas externas de la copa y con ello, las condiciones de sequía asociadas. Esto coincide con lo encontrado en otro forofito nativo y caducifolio presente en la zona de estudio, el cual tuvo una mayor diversidad de epífitas en la base del tronco y las ramas internas del árbol (zonas I y II; Chico-Juárez, 2023).

Además, los atributos intrínsecos del forofito también influyen en la interacción forofito-epífita (Johansson, 1974; Nadkarni, 1994; Shaw, 2004). En general, se reconoce que la fenología foliar de tipo perennifolia, la corteza fisurada, forofitos de gran altura y una copa densamente ramificada son atributos que favorecen el establecimiento de las epífitas (Flores-Palacios y García-Franco, 2001; Einzmann et al., 2015; Wagner et al., 2015; Woods et al., 2015). Forofitos con distintas características intrínsecas pueden o no favorecer el establecimiento de las epífitas (Nadège et al., 2016; Silva-Martins et al., 2020). Por ejemplo, el forofito exótico *Cyathea cooperi* (Cyatheaceace) es un helecho arborescente con poco espacio para la colonización debido a la ausencia de ramas. Se encontraron 10 especies de epífitas asociadas a *C. cooperi*, con un promedio de 1.1 individuos por helecho arborescente (Medeiros et al., 1993). En contraste, el forofito exótico *Mangifera indica* (Anacardiaceae) presenta una riqueza de 26 especies de epífitas en comparación con las especies nativas de la zona [*Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae): 22 especies; *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F. Macbr. (Fabaceae): 20 especies; Silva-Martins et al., 2020]. La relativa mayor riqueza de epífitas en el

forofito exótico se explica por las diferencias en fenología foliar; mientras las dos especies nativas son caducifolias, la especie exótica *Mangifera indica* es perennifolia (Silva-Martins et al., 2020). La especie exótica *Annona cherimola* evaluada en el presente estudio alcanza poca altura (< 9 m), es caducifolia y presenta una corteza lisa (Ortiz-Rodríguez et al., 2015). Además, produce sustancias alelopáticas (Leboeuf, 1980; González-Vega, 2013), que pueden impedir el establecimiento de las epífitas (Valencia-Díaz et al., 2010). En conjunto, estos atributos parecen limitar el establecimiento de las epífitas vasculares; sin embargo, *A. cherimola* cuenta con una copa altamente ramificada (Castro-Retana, 2007), lo que habilita que sostenga una riqueza y abundancia de epífitas vasculares (10 especies y 217 individuos) considerables en este bosque mesófilo de montaña.

Finalmente, para explicar el papel de los forofitos exóticos para la comunidad de epífitas vasculares es necesario considerar su etapa dentro del continuo de invasión (Gioria et al., 2023). *Annona cherimola* es un árbol exótico, pero no invasor en la localidad de estudio (Villaseñor y Espinosa-García, 2004), ya que su abundancia no es tan alta, por lo que no se encuentra ampliamente extendido en la comunidad. Ambas características son requisitos necesarios para categorizar a una especie como invasora (Richardson et al., 2000; Gioria et al., 2023). Se sabe que las plantas invasoras ocasionan una disminución en la riqueza, diversidad y abundancia de especies nativas (Westbrooks, 1998; Vilà et al., 2006, 2011; Hejda et al., 2009; Pyšek et al., 2012; Vilà et al. 2011). Actualmente, *A. cherimola* es una especie introducida, no invasora en la localidad de estudio, con una copa densamente ramificada (Castro-Retana, 2007), lo que le permite sostener una riqueza y abundancia de epífitas vasculares considerable (10 especies y 217 individuos). Sin embargo, es difícil saber si en el futuro podría convertirse en una especie invasora. Por ello, aunque por el momento puede considerarse como un forofito relativamente importante para la comunidad de epífitas vasculares en este remanente de bosque mesófilo, se recomienda una vigilancia continua del estado de su población para evitar que se convierta en una especie invasora que podría ocasionar una disminución drástica en la diversidad de especies de la localidad.

9. Conclusiones

Dentro de un remanente de bosque mesófilo de montaña en Amatlán, Morelos, se encontró que la comunidad de epífitas vasculares asociadas al forofito exótico *Annona cherimola* está conformada por 217 individuos pertenecientes a 10 especies, cinco géneros y cuatro familias. La familia Bromeliaceae tuvo la mayor riqueza (cinco especies) y abundancia (105 individuos), seguida de la familia Polypodiaceae. En contraste, las familias Orchidaceae y Piperaceae estuvieron escasamente representadas. La especie dominante en la comunidad fue *Tillandsia capitata* (Bromeliaceae), la cual representó el 23% de la abundancia total de epífitas. La alta dominancia de *T. capitata* puede atribuirse a que cuenta con adaptaciones para la sequía.

La comunidad de epífitas vasculares se distribuye heterogéneamente sobre el forofito exótico *Annona cherimola*. Se encontró que las zonas II y III tuvieron la mayor riqueza de especies, mientras que en la zona I la riqueza fue baja. Sin embargo, la riqueza y abundancia promedio de epífitas por árbol no difirieron entre zonas. En cuanto a la composición de especies, la zona I estuvo dominada por los helechos *Pecluma ferruginea* y *Pleopeltis acicularis* (Polypodiaceae), así como *Peperomia tetraphylla* (Piperaceae); mientras que la zona III estuvo dominada por especies pertenecientes a la familia Bromeliaceae (*Tillandsia capitata*, el complejo *Tillandsia* spp. y *T. hubertiana*). Por su parte, las especies dominantes en la zona II fueron *T. capitata*, el complejo *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) y *P. acicularis* (Polypodiaceae), mostrando cierta similitud con las zonas I y II, así como con las II y III. Dentro del patrón de estratificación vertical de las epífitas también se encontraron ciertas características del forofito que influyeron en ello. Las bromelias se encontraron preferentemente en ramas altas, de diámetros pequeños y con poca cobertura vegetal. Por otra parte, los helechos y las peperomias tendieron a establecerse en ramas bajas, gruesas, tendientes a la verticalidad y con una gran cobertura vegetal. En general, las especies con crecimiento de tipo rastrero predominaron en el tronco del forofito (zona I), mientras que en las ramas de mayor altura (zonas II y III) dominaron especies con adaptaciones a la sequía. Estos

resultados muestran la importancia del microambiente y de las características intrínsecas del forofito sobre la estratificación vertical de las epífitas.

Annona cherimola presentó una menor riqueza y abundancia de epífitas vasculares en comparación con forofitos nativos evaluados en ecosistemas naturales. Esto puede deberse a que es un árbol exótico y que cuenta con pocas características intrínsecas favorables para el establecimiento de las epífitas. No obstante, este estudio demostró que *A*. *cherimola* puede considerarse como un forofito relativamente importante en la zona de estudio, ya que alberga el 22% de la riqueza de epífitas vasculares. Considerando que las especies exóticas han sido foco de atención debido a que pueden ocasionar un desplazamiento de las especies nativas; los resultados de este estudio son importantes debido a que ayudan a esclarecer el papel de los forofitos exóticos como hospederos de las epífitas vasculares. El aumento desmedido de la población de *A. cherimola*, podría causar un desplazamiento de los forofitos nativos, afectando negativamente a las epífitas asociadas. Por lo tanto, es necesario evaluar constantemente el estado de su población y no preferirlo sobre otros forofitos nativos presentes en este fragmento de bosque mesófilo de montaña en la localidad de Amatlán, en Tepoztlán, Morelos.

10. Literatura citada

Acebey, A., Krömer, T. (2001). Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del campamento río Eslabón y de la laguna. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica, 3,* 104-123.

Acuña-Tarazona, M., Toledo-Aceves, T., Flores-Palacios, A., Sosa, V. J., Martínez, M. L. (2015). Post-stripping recolonization of vascular epiphytes in cloud-forest fragments in Mexico. *Journal of Tropical Ecology, 31,* 499-508.

Adhikari, Y. P., Fischer, A., Fischer, H. S., Rokaya, M. B., Bhattarai, P., Gruppe, A. (2017). Diversity, composition and host-species relationships of epiphytic orchids and ferns in two forests in Nepal. *Journal of Mountain Science, 14,* 1065-1075.

Adubasim, C. V., Akinnibosun, H. A., Dzekewong, S. N., Obalum, S. E. (2019). Diversity and spatial distribution of epiphytic flora associated with four tree species of partially disturbed ecosystem in tropical rainforest zone. *Agro-Science, 17,* 46-53.

Aguirre-León, E. (1992). Vascular epiphytes of Mexico: a preliminary inventory. *Selbyana*, *13,* 72-76.

Álvarez, S. P., Ávila-Quezada, G., Coto-Arbelo, O. (2015). El agucatero (*Persea americana* Mill). *Cultivos Tropicales*, 36, 111-123.

Ardila-Rios, A. I. A., Moncada, B., Lücking, R. (2015). Epiphyte homogenization and de-diversification on alien *Eucalyptus* versus native *Quercus* forest in the Colombian Andes: A case study using lirellate Graphidaceae lichens. *Biodiversity and Conservation, 24,* 1239-1252.

Bellard, C., Cassey, P., Blackburn, T. M. (2016). Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters, 12,* 20150623.

Benzing, D. H. (1990). *Vascular epiphytes: General Biology and Related Biota*. Cambridge University Press, Reino Unido.

Benzing, D. H. (1995). The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana, 16,* 159-168.

Benzing, D. H. (2004). Vascular epiphytes. Pp. 175-202. En: Lowman, M y Rinker, B. (Eds.), *Forest Canopies*. Elsevier Academic Press, Estados Unidos.

Benzing, D. H., Burt, K. M. (1970). Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club, 97,* 269-279.

Bhatt, A., Gairola, S., Govender, Y, Baijnath, H., Ramdhani, S. (2015). Epiphyte diversity on host trees in an urban environment, eThekwini Municipal Area, South Africa. *New Zealand Journal of Botany*, *53,* 24-37.

Bilbatúa-Navarrete, K. P. (2019). Diagnóstico de la vegetación de Amatlán, Morelos, México con fines de conservación y restauración. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Boelter, C. R., Zartman, C. E., Fonseca, C. R. (2011). Exotic tree monocultures play a limited role in the conservation of Atlantic Forest epiphytes. *Biodiversity and Conservation, 20,* 1255-1272.

Bøgh, A. (1992). Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian montane rainforest. *Selbyana, 13,* 23-34.

Briones, O., Riaño, K. (2014). Ecofisiología de helechos epífitos del bosque nublado. Pp 212-222. En *Botánica na América Latina, XI Congresso Latinoamericano de Botánica, Brasil.* DOI: 10.13140/2.1.1835.8723.

Calderón de R., G., Germán, M. T. (1993). Familia Meliaceae. Pp. 1-28. En: En Rzedowski, J., G. Calderón de Rzedowski (Eds.), *Flora del Bajío y regiones adyacentes*. Instituto de Ecología A. C., México.

Cardelús, C. L. (2007). Vascular epiphyte communities in the inner-crown of *Hyeronima alchorneoides* and *Lecythis ampla* at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Biotropica, 39,* 171-176.

Cardelús, C. L., Chazdon, R. L. (2005). Inner-crown microenvironments of two emergent tree species in a lowland wet forest. *Biotropica, 37,* 238-244.

Cardelús, C. L., Colwell, R. K., Watkins, J. E. (2005). Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology*, *94,* 144-156.

Castro-Retana, J. J. (2007). *Cultivo de la Annona (Annona cherimola, Mill)*. Ministerios de agricultura y ganadería, Costa Rica.

Ceja-Romero, J., Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., García-Cruz, J., Mendoza Ruiz, A., Pérez-García, B. (2008). Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias, 91,* 34–41.

Ceja-Romero, J., Mendoza-Ruiz, A., López-Ferrari, A. R., Espejo-Serna, A., Pérez-García, B., García-Cruz, J. (2010). Las epífitas vasculares del estado de Hidalgo, México: Diversidad y distribución. *Acta Botánica Mexicana, 93,* 1-39.

Cervantes, S. E., Graham, E. A., Andrade, J. L. (2005). Light microhabitats, growth and photosynthesis of an epiphytic bromeliad in a tropical dry forest. *Plant Ecology*, *179*, 107-118.

Chico-Juárez, E. (2023). Estratificación vertical de epífitas vasculares asociadas a *Cedrela dugesii* S. Watson (Meliaceae) en un fragmento de bosque mesófilo de montaña en el centro de México. Tesis de Licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México.

Chilpa-Galván, N. C. (2015). Factores que influyen en el establecimiento de especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) en selvas secas de la península de Yucatán. Tesis de Doctorado, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., Yucatán.

Clarke, K. R., Gorley, R. N., Somerfield, P. J., Warwick, R. M. (2014). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, PRIMER-E, Reino Unido.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (2010). *El bosque mesófilo de montaña: Amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2016). Mapa de las Áreas Naturales Protegidas. Recuperado de: http://sig.conanp.gob.mx/website/pagsig/mapas_serie.htm

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2022). Corredor Biológico Chichinautzin. Recuperado de: https://simec.conanp.gob.mx/ficha.php?anp=39yreg=7

Contreras-MacBeath, T., Bonilla-Barbosa, J. R., Boyás-Delgado, J. C., Bustos-Zagal, G., Caspeta-Mandujano, J. M., Castro-Franco, R., Lozano-García, M. A., Martínez-Thom, J. I., Mejía-Mojica, H., Ortiz Villaseñor, A. L., Portugal-Portugal, D., Trejo-Albarrán, R., Trejo-Loyo, A., Urbina-Torres, F. (2006). Biodiversidad. Pp. 32-53. En: Contreras-MacBeath, T., Boyás, J. C., Jaramillo, F. (Eds.), *La Diversidad Biológica en Morelos: Estudio del Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Autónoma de Morelos, México.

Crayn, D. M., Winter, K., Schulte, K., Smith, J. A. C. (2015). Photosynthetic pathways in Bromeliaceae: phylogenetic and ecological significance of CAM and C_3 based on carbon isotope ratios for 1893 species. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *178*, 169-221.

Derese, S., Guantai, E. M., Souaibou, Y., Kuete, V. (2017). *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae). Pp. 451-483. En: Kuete, V. (Eds.), *Medicinal Spices and Vegetables from Africa*. Academic Press, Estados Unidos.

De Souza-Werneck, M., Do Espírito-Santo, M. M. (2002). Species diversity and abundance of vascular epiphytes on *Vellozia piresiana* in Brazil. *Biotropica, 34,* 51-57.

Deziderio-Santana, L. D., Gomes-Furtado, S., Nardy, C., Silveira-Leite, F., Menini-Neto, L. (2017). Diversity, vertical structure and floristic relationships of vascular epiphytes in an urban remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Hoehnea, 44,* 123-138.

Dias-Pereira, J., Andrade, G. C., da Silva, L. C., Ferrari, F. B., Ribas, R. F., Neto, L. M., Azevedo, A. A. (2022). Leaf structural adaptations in vascular epiphytes from the Atlantic rainforest along phorophyte vertical stratification. *Flora, 288,* 152022.

Ding, Y., Liu, G., Zang, R., Zhang, J., Lu, X., Huang, J. (2016). Distribution of vascular epiphytes along a tropical elevational gradient: disentangling abiotic and biotic determinants. *Scientific Reports*, *6,* 1-11.

Dos Santos-Silva, D. L., Prado, J., Eisenlohr, P. V. (2023). Living on the edge: composition, biogeography, and conservation of ferns in rocky environments of Southern Amazonia. *Brazilian Journal of Botany*, *46*, 227-239.

Einzmann, H. J., Beyschlag, J., Hofhansl, F., Wanek, W., Zotz, G. (2015). Host tree phenology affects vascular epiphytes at the physiological, demographic and community level. *AoB Plants, 7,* plu073.

Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Mendoza-Ruiz, A., García-Cruz, J., Ceja-Romero, J., Pérez-García, B. (2021). Mexican vascular epiphytes: Richness and distribution. *Phytotaxa*, *503,* 1-124.

Favre-Godal, Q., Gourguillon, L., Lordel-Madeleine, S., Gindro, K., Choisy, P. (2020). Orchids and their mycorrhizal fungi: an insufficiently explored relationship. *Mycorrhiza, 30,* 5-22.

Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 35,* 375-403.

Fischer, E. A., Araujo, A. C. (1995). Spatial organization of a bromeliad community in the Atlantic rainforest, South-Eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology, 11,* 559-567.

Flores-Argüelles, A., Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Krömer, T. (2022). Diversity and vertical distribution of epiphytic Angiosperms, in natural and disturbed forests on the Northern Coast of Jalisco, Mexico. *Frontiers in Forests and Global Change, 5,* 828851.

Flores-Palacios, A., García-Franco, J. G. (2001). Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana, 2,* 181-191.

Francisco, T. M., Couto, D. R., Garbin, M. L., Muylaert, R. L., Ruiz-Miranda, C. R. (2019). Low modularity and specialization in a commensalistic epiphyte–phorophyte network in a tropical cloud forest. *Biotropica, 51,* 509-518.

Freiberg, M. (1996). Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotropica, 28,* 345-355.

Gayoso-Bazán, G., Chang-Chávez, L. (2017). *Annona cherimola* Mill. “chirimoya” (Annonaceae), una fruta utilizada como alimento en el Perú prehispánico. *Arnaldoa, 24,* 619-634.

Gentry, A. H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden, 75,* 1-34.

Gentry, A. H., Dodson, C. H. (1987). Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *74,* 205-233.

Gioria, M., Hulme, P. E., Richardson, D. M., Pyšek, P. (2023). Why are invasive plants successful? *Annual Review of Plant Biology, 74,* 635-670.

Givnish, T. J., Spalink, D., Ames, M., Lyon, S. P., Hunter, S. J., Zuluaga, A., Iles, W. J. D., Clements, M. A., Arroyo, M. T. K., Leebens-Mack, J., Endara, L., Kriebel, R., Neubig, K. M., Whitten, W. M., Williams, N. H., Cameron, K. M. (2015). Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. *Proceedings of the Royal Society B*, *282,* 20151553.

Gomes-Furtado, S. G., Menini-Neto, L. (2015). Diversity of vascular epiphytes in two high altitude biotopes of the Brazilian Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Botany, 38*, 295-310.

González-Montelongo, C., Pérez-Vargas, I. (2021). Is an invasive alien tree able to sustain a similar lichen diversity as the native forest? The case of the sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and the laurel forest in Macaronesia. *Forest Ecology and Management, 488,* 119009.

González-Rocha, E., Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Cerros-Tlatilpa, R. (2016). *Las Bromelias del Estado de Morelos*. Universidad Autónoma Metropolitana, México.

González-Vega, M. E. (2013). Chirimoya (*Annona cherimola* Miller), frutal tropical y sub-tropical de valores promisorios. *Cultivos Tropicales, 34,* 52-63.

Haberman, S. J. (1973). The analysis of residuals in cross-classified tables. *Biometrics, 29,* 205-220.

Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica, 4,* 1-9.

Haro-Carrión, X., Lozada, T., Navarrete, H., de Koning, G. H. J. (2009). Conservation of vascular epiphyte diversity in shade cacao plantations in the Chocó Region of Ecuador. *Biotropica, 41,* 520-529.

Hejda, M., Pyšek, P., Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on the species richness, diversity, and composition of invaded communities. *Journal of Ecology, 97,* 393-403.

Helseth, L. E., Fischer, T. M. (2005). Physical mechanisms of rehydration in *Polypodium polypodioides*, a resurrection plant. *Physical Review E, 71,* 061903.

Hernández-Cárdenas, R. A., Cerros-Tlatilpa, R., Flores-Morales, A. (2014). Las plantas vasculares y vegetación de la barranca de Tepeaca en el municipio de Tlayacapan, Morelos, México. *Acta Botánica Mexicana, 108,* 11-38.

Hietz, P. (2010). Fern adaptations to xeric environments. Pp. 140-176. En: Mehltreter, K., Walker, L. R., Sharpe, J. M. (Eds.), *Ferns Ecology.* Cambridge University Press, Reino Unido.

Hietz, P., Briones, O. (1998). Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia*, *114,* 305-316.

Hietz, P., Buchberger, G., Winkler, M. (2006). Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. *Ecotropica*, *12,* 103-112.

Hietz, P., Hietz-Seifert, U. (1995). Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science, 6,* 719-728.

Hoeber, V., Zotz, G. (2022). Accidental epiphytes: Ecological insights and evolutionary implications. *Ecological Monographs, 92,* e1527.

Holthe, P. A., Patel, A., Ting, I. P. (1992). The occurrence of CAM in *Peperomia*. *Selbyana, 13,* 77-87.

Hsieh, T., Ma, K., Chao, A. (2016). *A quick introduction to iNEXT via examples.* Recuperado de: http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (2015). *Guía para la interpretación de cartografía: uso del suelo y vegetación: escala 1:250 000: serie V.* Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2023). *Espacio y datos de México*. Recuperado de: https://www.inegi.org.mx/app/mapa/espacioydatos/default.aspx?ag=170200003

Jagodziński, A. M., Wierzcholska, S., Dyderski, M. K., Horodecki, P., Rusińska, A., Gdula, A. K., Kasprowicz, M. (2018). Tree species effects on bryophyte guilds on a reclaimed post-mining site. *Ecological Engineering, 110,* 117-127.

Jepson, J. (2000). *The tree climber's companion: a reference and training manual for professional tree climbers*. Drayer Fachhandel, Alemania.

Jiménez-López, D. A., Roblero-Velasco, R. D. J., Martínez-Meléndez, N., Ocampo, G., Gallardo-Cruz, J. A. (2017). Relación entre variables del forófito y la riqueza de epífitas vasculares en los Pantanos de Centla, Tabasco, México. *Acta Botánica Mexicana, 121,* 125-137.

Johansson, D. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. Tesis de Doctorado, Universidad de Uppsala, Suecia.

Johnson, R. A., Wichern, D. W. (2002). *Applied multivariate statistical analysis.* Pearson Prentice Hall, Estados Unidos.

Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos, 113,* 363-375.

Jost, L. (2019). What do you mean by diversity? The path towards quantification. *Mètode Science Studies Journal, 9,* 55-61.

Käffer, M. I., Ganade, G., Marcelli, M. P. (2009). Lichen diversity and composition in *Araucaria* forests and tree monocultures in southern Brazil. *Biodiversity and Conservation, 18,* 3543-3561.

Keppel, G., Thomas, N. T. (2009). Composition and structure of the cloud forest on Mt. Delaco, Gau, Fiji. *The South Pacific Journal of Natural and Applied Sciences, 27,* 28-34.

Kress, J. (1986). The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana, 9,* 2-22.

Krömer, T., Kessler, M., Gradstein, S. R., Acebey, A. (2005). Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography*, *32,* 1799-1809.

Krömer, T., Kessler, M., Gradstein, R. (2007). Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology, 189,* 261-278.

Krömer, T., García-Franco, J. G., Toledo-Aceves, T. (2014). Epífitas vasculares como bioindicadoras de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. Pp. 605-625. En: González-Zuarth, C. A., Vallarino, A., Pérez-Jiménez, J. C., Low-Pfeng, A. M. (Eds.), *Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental*. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC), México.

Krömer, T., Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Acebey, A. R., García-Cruz, J., Mathieu, G. (2020). Las angiospermas epífitas del estado de Veracruz, México: diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad, 91,* 1-110.

Küper, W., Kreft, H., Nieder, J., Köster, N., Barthlott, W. (2004). Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *Journal of Biogeography*, *31,* 1477-1487.

Layton, B. E., Boyd, M. B., Tripepi, M. S., Bitonti, B. M., Dollahon, M. N. R., Balsamo, R. A. (2010). Dehydration-induced expression of a 31-kDa dehydrin in *Polypodium polypodioides* (Polypodiaceae) may enable large, reversible deformation of cell walls. *American Journal of Botany, 97,* 535-544.

Leboeuf, M., Cavé, A., Bhaumik, P. K., Mukherjee, B., Mukherjee, R. (1980). The phytochemistry of the Annonaceae. *Phytochemistry, 21,* 2783-2813.

Luna-Vega, M. I. (1999). Florística y biogeografía de algunos bosques mesófilos de la Huasteca Hidalguense: Fase II (Tlahuelompa y Eloxochitlán). Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO, proyecto H102, México.

Madrigal-Calle, B. E., Aguirre-Rivera, J. R., Villalba-Anaya, V., Linares-Clavijo, C. (1999). La herbolaria en dos comunidades de origen náhuatl. *Boletín de Antropología Americana, 35,* 137-158.

Mangosongo, H., Griffiths, M. (2019). Species composition, diversity, and distribution of vascular epiphytes in the Kihansi Gorge Forest, Tanzania. *Tanzania Journal of Science, 45,* 216-225.

Mardocheo, P., Romero, J., Velásquez, A. (2001). La Cuenca de México: una revisión de su importancia biológica. *Biodiversitas, 37,* 12-15.

Martínez-Meléndez, N., Pérez-Farrera, M. A., Flores-Palacios, A. (2008). Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado en Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical, 56,* 2069-2086.

Martínez-Velarde, M. F., Fonseca-Juárez, R. M. (2017). Familia Annonaceae. Pp. 1-60. En Jiménez, J., Fonseca-Juárez, R. M., Martínez, M. (Eds.), *Flora de Guerrero*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Medeiros, A. C., Loope, L. L., Anderson, S. J. (1993). Differential colonization by epiphytes on native (*Cibotium* spp.) and alien (*Cyathea cooperi*) tree ferns in a Hawaiian rain forest. *Selbyana*, *14,* 71-74.

Mehltreter, K., Flores-Palacios, A., García-Franco, J. G. (2005). Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology, 21,* 651-660.

Meyerson, L. A., Mooney, H. A. (2007). Invasive alien species in an era of globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment, 5,* 199-208.

Mickel, J. T., Smith A. R. (2004). The pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden, 88,* 1-1054.

Miguel-Vázquez, M. I., Espejo-Serna, M. A., Ceja-Romero, J., Cerros-Tlatilpa, R. (2020). Las angiospermas epífitas de Puebla, México: riqueza y distribución. *Botanical Sciences, 98,* 585-596.

Möller, T., Oldeland, J., Schultz, M. (2021). The value of alien roadside trees for epiphytic lichen species along an urban pollution gradient. *Journal of Urban Ecology*, *7,* juab025.

Monteith, J. L. (1972). Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology, 9,* 747-766.

Morales-Linares, J., García-Franco, J. G., Flores-Palacios, A., Krömer, T., Toledo-Aceves, T. (2020). The role of shaded cocoa plantations in the maintenance of epiphytic orchids and their interactions with phorophytes. *Journal of Plant Ecology, 13,* 27-35.

Mora-Olivo, A., Estrada-Castillón, E., Pando-Moreno, M., de la Rosa-Manzano, E., Jurado, E. (2018). Distribución vertical de epífitas y su filogenia en un bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, *9,* 74-93.

Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalization of the Neotropical Region. *Zootaxa*, *3782,* 1-110.

Mucunguzi, P. (2007). Diversity and distribution of vascular epiphytes in the forest lower canopy in Kibale National Park, western Uganda. *African Journal of Ecology*, *45,* 120–125.

Nadège, M. T., Zapfack, L., Valery, N. N., Cedric, C. D., Clotèxe, T. V., Mireil, T. V., Flore, N. Y. A., Funwi, F. P., Roger, T. M. (2016). Community of vascular epiphytes on some phorophytes in the Babadjou Subdivision (Western Cameroon): Case of Bamelo. *Journal of Sustainable Forestry, 36,* 65-75.

Nadkarni, N. M. (1994). Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. *American Zoologist, 34,* 70-78.

Nadkarni, N. M., Matelson, T. J. (1991). Fine litter dynamics within the tree canopy of a tropical cloud forest. *Ecology, 72,* 2071-2082.

Nurfadilah, S. (2015). Diversity of epiphytic orchids and host trees (phorophytes) in secondary forest of Coban Trisula, Malang Regency, East Java, Indonesia. *Biotropia, 22,* 120-128.

Ortiz-Rodríguez, A.E., Sosa, V., Ruiz-Sánchez, E. (2015). Familia Annonaceae. Pp. 1-18. En Rzedowski, J., G. Calderón de Rzedowski (Eds.), *Flora del Bajío y regiones adyacentes*. Instituto de Ecología A. C., México.

Pérez-Lugo, E. R. (2016). Riqueza, composición florística y distribución de las epífitas vasculares de la Reserva Ecológica “Sierra de Otontepec”, Veracruz. Tesis de Maestría, Universidad Veracruzana, México.

Pos, E. T., Sleegers, A. D. M. (2010). Distribuição vertical e ecologia de epífitas vasculares em uma floresta tropical do Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais, 5,* 335-344.

Prats, K. A., Brodersen, C. R. (2021). Desiccation and rehydration dynamics in the epiphytic resurrection fern *Pleopeltis polypodioides*. *Plant Physiology, 187,* 1501-1518.

Puente-Uribe, B. M. (2019). Transformación agrícola y su contexto socioambiental en Amatlán de Quetzalcóatl, Morelos. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P. E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U., Vilà, M. (2012). A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology, 18,* 1725-1737.

Pyšek, P., Blackburn, T. M., García-Berthou, E., Perglová, I., Rabitsch, W. (2016). Displacement and local extinction of native and endemic species. Pp. 157-175. En: Vilà, M., Hulme, P., E. (Eds.), *Impact of biological invasions on ecosystem services*, Springer, Reino Unido.

Rankin, B. L., Ballantyne, M., Pickering, C. M. (2015). Tourism and recreation listed as a threat for a wide diversity of vascular plants: A continental scale review. *Journal of Environmental Management*, *154*, 293-298.

Rasmussen, H. N., Dixon, K. W., Jersáková, J., Těšitelová, T. (2015). Germination and seedling establishment in orchids: a complex of requirements. *Annals of Botany, 116,* 391-402.

Reyes-García, C., Mejia-Chang, M., Griffiths, H. (2012). High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist*, *193*, 745-754.

Reyes-García, C., Pereira-Zaldívar, N. A., Espadas-Manrique, C., Tamayo-Chim, M., Chilpa-Galván, N., Cach-Pérez, M. J., Ramírez-Medina, M., Benavides, A. M., Hietz, P., Zotz, G., Andrade, J. L., Cardelús, C., De Paula-Oliveira, R., Einzmann, J. R. H., Guzmán-Jacob, V., Krömer, T., Pinzón, P. J., Sarmento-Cabral, J., Wanek, W., Woods, C. (2022). New proposal of epiphytic Bromeliaceae functional groups to include nebulophytes and shallow tanks. *Plants, 11,* 3151.

Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions, 6,* 93-107.

Richardson, D. M., Rejmánek, M. (2011). Trees and shrubs as invasive alien species – a global review. *Diversity and Distributions, 17,* 788-809.

Robles-Molina, M., Martínez-Camilo, R., Martínez-Meléndez, N., Farrera, M. A. (2018). Diversidad y distribución vertical de bromeliáceas epífitas en un bosque de niebla en Chiapas, México. *Lacandonia, 12*, 7-18.

Román-Rodríguez, R. R. (2021). Influencia de las características de forófitos de dosel en la diversidad y distribución vertical de orquídeas epífitas, en un remanente de bosque de neblina montano del refugio de vida silvestre Pasochoa. Tesis de Licenciatura, Universidad Central del Ecuador, Ecuador.

Ruiz-Cordova, J. P., Toledo-Hernández, V. H., 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.

Rzedowski, J. (1996). Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, *35,* 25-44.

Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Sanford, W. W. (1968). Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in Southern Nigeria. *Journal of Ecology, 56,* 697-705.

Saunders, D. A., Hobbs, R. J., Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, *5,* 18-32.

Shaw, D. C. (2004). Vertical organization of canopy biota. Pp. 73-102. En: Lowman, M., Rinker, B. (Eds.), *Forest Canopies*. Elsevier Academic Press, Estados Unidos.

Siegel, S., Castellan, N. J. (2005). *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta.* Trillas, México.

Silva-Martins, P. L. S., Gomes-Furtado, S., Menini-Neto, L. (2020). Could epiphytes be xenophobic? Evaluating the use of native versus exotic phorophytes by the

vascular epiphytic community in an urban environment. *Community Ecology, 21,* 91-101.

Silvera, K., Lasso, E. (2016). Ecophysiology and crassulacean acid metabolism of tropical epiphytes. Pp. 25-43. En: Goldstein, G., Santiago, L. S. (Eds.), *Tropical tree physiology: adaptations and responses in a changing environment*. Springer, Suiza.

Simijaca, D., Moncada, B., Lücking, R. (2018). Oak forest or conifer plantation, what do epiphytic lichens prefer? *Colombia Forestal*, *21*, 123-141.

Smith, A. P. (1973). Stratification of temperature and tropical forests. *The American Naturalist, 107,* 671-683.

Spicer, M. E., Woods, C. L. (2022). A case for studying biotic interactions in epiphyte ecology and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *54,* 125658.

Taylor, A., Zotz, G., Weigelt, P., Cai, L., Karger, D. N., König, C., Kreft, H. (2021). Vascular epiphytes contribute disproportionately to global centers of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography, 31,* 62-74.

Ter Steege, H., Cornelissen, J. H. C. (1989). Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica, 21,* 331-339.

Thomas, A., Jameson, J. (2020). Vertical stratification of vascular epiphytes in tropical montane cloud forests of Southern Western Ghats, Kerala, India. *Albertian Journal of Multidisciplinary Studies, 2,* 46-52.

Valencia-Díaz, S., Flores-Palacios, A., Rodríguez-López, V., Ventura-Zapata, E., Jiménez-Aparicio, A. R. (2010). Effect of host-bark extracts on seed germination in *Tillandsia recurvata*, an epiphytic bromeliad. *Journal of Tropical Ecology, 26,* 571-581.

Vargas-Rueda, A. B. (2018). Diversidad, estructura e inventario florístico del bosque mesófilo de montaña de Huiloapan de Cuauhtémoc, Veracruz, México. Tesis de Maestría, Universidad Veracruzana, México.

Vergara-Rodríguez, D. (2013). Diversidad y distribución de las especies del género *Peperomia* (Piperaceae) en el estado de Veracruz. Tesis de Maestría, Universidad Veracruzana, México.

Vergara-Torres, C. A., Pacheco-Álvarez, M. C., 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., Figueroa-Castro, D. M. (2024). Neutral plant-plant associations predominate in a community of vascular epiphytes in a cloud forest in Central Mexico. *International Journal of Plant Sciences*. DOI: 10.1086/730786

Victoriano-Romero, E., García-Franco, J. G., Mehltreter, K., Valencia-Díaz, S., Toledo-Hernández, V. H., Flores-Palacios, A. (2020). Epiphyte associations and canopy soil volume: nutrient capital and factors influencing soil retention in the canopy. *Plant Biology, 22,* 541-552.

Victoriano-Romero, E., Valencia-Díaz, S., Toledo-Hernández, V. H., Flores-Palacios, A. (2017). Dispersal limitation of *Tillandsia* species correlates with rain and host structure in a central Mexican tropical dry forest. *PLOS One*, *12*, e0171614.

Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities, and ecosystems. *Ecology Letters, 14,* 702-708.

Vilà, M., Tessier, M., Suehs, C. M., Brundu, G., Carta, L., Galanidis, A., Lambdon, P., Manca, M., Médail, F., Moragues, E., Traveset, A., Troumbis, A. Y., Hulme, P. E. (2006). Local and regional assessments of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands. *Journal of Biogeography, 33,* 853-861.

Villaseñor, J. L. (2010). *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico taxonómico*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Villaseñor, J. L., Espinosa-García, F. J. (2004). The alien flowering plants of Mexico. *Diversity and Distributions, 10,* 113-123.

Villaseñor, J. L., Ortiz, E. (2014). Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad, 85,* 134-142.

Vitousek, P. M., D' Antonio, C. M., Loope, L. L., Westbrooks, R. (1996). Biological invasions as a global environmental change. *American Scientist, 84,* 468-478.

Wagner, K., Bogusch, W., Zotz, G. (2013). The role of the regeneration niche for the vertical stratification of vascular epiphytes. *Journal of Tropical Ecology, 29,* 277-290.

Wagner, K., Mendieta-Leiva, G., Zotz, G. (2015). Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB Plants, 7,* plu092.

Wang, X., Long, W., Schamp, B. S., Yang, X., Kang, Y., Xie, Z., Xiong, M. (2016). Vascular epiphyte diversity differs with host crown zone and diameter, but no orientation in a tropical cloud forest. *PLOS ONE, 11,* e0158548.

Werner, F. A., Gradstein, S. R. (2008). Seedling establishment of vascular epiphytes on isolated and enclosed forest trees in an Andean landscape, Ecuador. *Biodiversity and Conservation, 17,* 3195-3207.

Westbrooks, R. G. (1998). *Invasive plants: changing the landscape of America.* Federal Interangency Committee for the Management of Noxious and Exotic Weeds, Estados Unidos.

Williams-Linera, G. (2015). El bosque mesófilo de montaña, veinte años de investigación ecológica ¿qué hemos hecho y hacia dónde vamos? *Madera y Bosques, 21,* 51-61.

Williams-Linera, G., Manson, R. H., Vera, E. I. (2002). La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques, 8,* 73-89.

Winter, K., Smith, J. A. C. (1996). Crassulacean acid metabolism: current status and perspectives. Pp. 389-426. En: Winter, K., Smith, J. A. C (Eds.), *Crassulacean acid metabolism: biochemistry, ecophysiology and evolution*. Springer, Alemania.

Wyse, S. V., Burns, B. R. (2011). Do host bark traits influence trunk epiphyte communities? *New Zealand Journal of Ecology, 35,* 296-301.

Wolf, J. H., Flamenco-Sandoval, A. (2003). Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. *Journal of Biogeography*, *30,* 1689-1707.

Woods, C. L. (2017). Primary ecological succession in vascular epiphytes: The species accumulation model. *Biotropica, 49,* 452-460.

Woods, C. L., Cardelús, C. L., DeWalt, S. J. (2015). Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. *Journal of Ecology, 103,* 421-430.

Yang, S. J., Sun, M., Yang, Q. Y., Ma, R. Y., Zhang, J. L., Zhang, S. B. (2016). Two strategies by epiphytic orchids for maintaining water balance: thick cuticles in leaves and water storage in pseudobulbs. *AoB Plants, 8*, plw046.

Yeaton, R. I., Gladstone, D. E. (1982). The pattern of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* H.B.K.) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica, 14,* 137-140.

Zar, J. (2010). *Biostatistical analysis.* Pearson Prentice Hall, Estados Unidos.

Zhao, M., Geekiyanage, N., Xu, J., Khin, M. M., Nurdiana, D. R., Paudel, E., Harrison, R. D. (2015). Structure of the epiphyte community in a tropical montane forest in SW China. *PLOS ONE, 10,* e0122210.

Zimmerman, J. K., Olmsted, I. C. (1992). Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (tintal) in Mexico. *Biotropica, 24,* 402-407.

Zotz, G. (1997). Substrate use of three epiphytic bromeliads. *Ecography, 20,* 264-270.

Zotz, G. (2007). Johansson revisited: the spatial structure of epiphyte assemblages. *Journal of Vegetation Science, 18,* 123-130.

Zotz, G. (2013). The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society, 171,* 453-481.

Zotz, G. (2016). *Plants on plants – the biology of vascular epiphytes*. Springer, Suiza.

Zotz, G., Hietz, P. (2001). The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany, 52,* 2067-2078.

Zotz, G., Weigelt, P., Kressler, M., Kreft, H., Taylor, A. (2021). EpiList 1.0: a global checklist of vascular epiphytes. *Ecology*, 102, e03326.

Zotz, G., Winkler, U. (2013). Aerial roots of epiphytic orchids: the velamen radicum and its role in water and nutrient uptake. *Oecologia*, *171,* 733-741.