BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIÓLOGICAS

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 que para obtener el título de

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

ERIKA CHICO JUÁREZ

DIRECTORA: DRA. ELIZABETH VICTORIANO ROMERO

CO-DIRECTORA: DRA. DULCE MARÍA FIGUEROA CASTRO

Junio 2023

Dedicatoria

A Jazmín, César, mamá y papá, que me aman no solo con las palabras sino con el sonido. Y, como una canción folclórica, nuestro amor será transmitido.

Agradecimientos

A mis padres y hermanos, que siempre me han apoyado en este proyecto y en toda mi vida para que yo pueda cumplir mis sueños, mis objetivos e inquietudes. No somos perfectos, hemos pasado por mucho, pero sé que siempre han visto por mi bienestar y espero que este proyecto sirva de agradecimiento.

A la Dra. Elizabeth Victoriano Romero, por enseñarme el extraordinario mundo de las plantas epífitas, siempre apoyándome, llevándome de la mano desde los pequeños pasos hasta la culminación de este proyecto, siempre al pendiente de cualquier duda. Gracias por todo el tiempo, por las observaciones, los conocimientos, los cuidados, los consejos, las anécdotas y las risas.

A la Dra. Dulce María Figueroa Castro, por todas las oportunidades que me dio desde el servicio social hasta la realización de la tesis. Gracias instruirme en estudio de las plantas desde el enfoque ecológico. Gracias por guiarme, la paciencia, la dedicación y los conocimientos que siempre enriquecieron y mejoraron el trabajo. Gracias a todo su apoyo he aprendido y crecido demasiado.

A José Miguel Saldaña Rojas por el apoyo en el trabajo de campo, el muestreo de epífitas es una tarea difícil, y sin duda agradezco todo el esfuerzo y tiempo que invirtió para esta parte tan importante de la investigación.

A las autoridades de Amatlán de Quetzalcóatl por las facilidades otorgadas para la realización de este estudio.

A mis revisores de tesis Dra. Rosa Emilia Pérez Pérez y el Dr. Jonas Morales Linares, por todos las observaciones, mejoras y tiempo dedicado a este proyecto.

A todas mis compañeras del Laboratorio de Interacciones Ecológicas, ha sido un placer conocerlas en este lugar, mujeres que con su ejemplo me han enseñado sobre ciencia. Siempre me hicieron sentir como en casa, las admiro mucho.

A mis profesores de la Facultad de Ciencias Biológicas de la BUAP por formarme como bióloga, la biología es inmensa y tienen tantas ramas, sus enseñanzas me han hecho conocer la ciencia desde distintos puntos de vista.

También quiero agradecer a mis primas, primos, tías y tíos, que son mi red de apoyo, que ven “la chispa en mi” y siempre me han cuidado. Ustedes han estado presentes tanto en los momentos difíciles como en los más divertidos, los quiero muchos. Espero siempre estén presentes en mi vida y que les alegre ver cumplir mis metas.

Finalmente, a mis amigas que son una parte muy importante en mi vida, ustedes le han dado muchos momentos felices a mi vida y también han apoyado mucho a la tímida Erika; desde los momentos con uniforme en la secundaria, a invitarme unas nieves después de las difíciles clases de matemáticas en la preparatoria, hasta cantarme en las salidas de campo de la universidad para calmar mi ansiedad. Gracias Vero, Bris, Lili, Sofí, Liz, Xally, Ana, Lulú, Andreé, Letty, Cinthia, Daniel y Edgar, sin ustedes mi vida no sería la misma.

Índice

Resumen ... 1
1. Introducción ... 3
2. Antecedentes ... 4
2.1. Las plantas epífitas ... 4
2.2. Estructura vertical de las comunidades de plantas epífitas ... 6
3. Justificación ... 21
4. Hipótesis ... 22
5. Objetivos ... 24
5.1. Objetivo General ... 24
5.2. Objetivo Particulares ... 24
6. Material y métodos ... 24
Sitio de estudio ... 24
Sistema de estudio ... 26
Comunidad de plantas epífitas asociadas a Cedrela dugesii ... 28
Análisis estadísticos ... 30
7. Resultados ... 31
Comunidad de epífitas vasculares asociadas a Cedrela dugesii ... 31
Estratificación vertical de epífitas vasculares ... 35
6. Discusión ... 50
6.1. Comunidad de epífitas vasculares asociadas a Cedrela dugesii ... 50
6.2. Estratificación vertical de epífitas vasculares ... 55
9. Conclusiones ... 62
8. Referencias ... 65

Resumen

Las plantas epífitas viven al menos una fase de su ciclo de vida sobre otras plantas (forofitos) sin obtener nutrientes de éstas. Las familias Orchidaceae, Bromeliaceae, Piperaceae y Polypodiaceae (helechos) son los grupos de plantas vasculares con hábito epífito más representativas. Las comunidades de epífitas presentan una estructura vertical sobre el forofito de acuerdo con sus requerimientos microambientales, así como con distintos atributos del forofito (como el tamaño y la altura de sus ramas) que contribuyen a la formación de microhábitats. En este estudio se describe la comunidad de epífitas vasculares y su estratificación vertical sobre el árbol forofito *Cedrela dugesii*, en un bosque mesófilo de montaña del Estado de Morelos, México. Para ello, se ascendió a doce individuos de *C*. *dugesii* considerando tres zonas verticales: tronco (ZI), ramas del interior (ZII) y ramas externas (ZIII). En cada zona se identificaron las especies de epífitas y se contabilizó su abundancia en macollos. Para cada epífita, se midió la altura, la inclinación y el diámetro de la rama; la cobertura vegetal, así como el diámetro a la altura del pecho (DAP) del forofito en el que se encontraba. Se determinó la riqueza, abundancia, diversidad y dominancia de la comunidad, tanto total como por zona. Se realizó un análisis de componentes principales para determinar la relación de las características del forofito sobre la distribución vertical de las epífitas. Considerando los doce forofitos muestreados, se registraron 998 individuos epífitos pertenecientes a 23 especies y 10 familias. La familia Bromeliaceae tuvo la mayor riqueza y abundancia, seguida de Polypodiaceae. El índice de diversidad de Shannon-Wiener fue de 2.09. La especie dominante fue la bromelia *Tillandsia capitata*. Al evaluar la estratificación vertical, se encontraron efectos significativos del grupo de epífitas y de la interacción grupo × zona pero no de la zona, sobre la abundancia y riqueza de epífitas. La diversidad de epífitas fue significativamente menor en la ZIII en comparación con las otras zonas, cuya diversidad no difirió entre sí. La composición de epífitas fue diferente entre las zonas I y III. Las bromelias tuvieron mayor riqueza y abundancia en la ZIII y menor en la ZI. Para otros grupos de epífitas la riqueza y abundancia no difirió entre zonas. El helecho *Pecluma*

ferruginea fue dominante en la ZI, mientras que *T. capitata* lo fue en las zonas II y III. Las bromelias se distribuyeron preferencialmente en ramas altas y delgadas, donde hay poca cobertura. Los helechos mostraron cierta tendencia a distribuirse en ramas gruesas, con mayor cobertura y de menor altura. Las peperomias y las orquídeas prefirieron ramas gruesas y alta cobertura. Se concluye que Bromeliaceae y Polypodiaceae son los grupos de epífitas más representativos asociados a *Cedrela dugesii*. Las bromelias dominan las ramas más altas y exteriores. La distribución vertical encontrada pone en evidencia los diferentes requerimientos microambientales de cada grupo de epífitas.

1. Introducción

Las epífitas vasculares representan cerca del 10 % de las plantas vasculares de todo el mundo (Zotz, *et al*., 2021). Son plantas que germinan sobre otras plantas, generalmente árboles denominados forofitos u hospederos, sin parasitarlos (Benzing, 1990). Son elementos importantes de las zonas tropicales debido a su alta riqueza y abundancia (Gentry & Dodson, 1987; Taylor *et al*., 2022). Las familias con más especies de epífitas son los helechos de la familia Polypodiaceae y las angiospermas de las familias Orchidaceae, Bromeliaceae y Piperaceae (Zotz, 2013).

Los bosques mesófilos de montaña poseen una gran diversidad de epífitas (Gotsch *et al*., 2016; Taylor *et al*., 2022), llegando a registrarse hasta 134 especies de epífitas vasculares en este tipo de bosques (Bøgh, 1992). La alta diversidad de epífitas en ellos se atribuye a diversos factores. Por un lado, son ecosistemas con una alta humedad atmosférica, lo cual las beneficia (Rzedowski, 2006; Taylor *et al*. 2022). Por otro lado, la existencia de diferencias microclimáticas (principalmente de humedad y radiación) a lo largo de cada forofito (y en el bosque; Zotz, 2016), así como la arquitectura (inclinación y diámetro de las ramas; Zotz, 2007; Woods *et al*. 2015) y características particulares de los forofitos (capacidad de retener agua, tipo de corteza, entre otras; Callaway *et al*., 2002; Hernández-Pérez *et al*., 2018), ofrecen un mosaico de microhábitats y generan una variedad de nichos que son ocupados por diferentes especies de epífitas (Hietz & Briones, 1998). Diversos trabajos han encontrado una marcada zonificación vertical de las epífitas vasculares a lo largo del forofito (Johansson, 1974; Hietz & Hietz-Seifert, 1995a; Krömer *et al*., 2007; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Hernández-Pérez *et al*., 2018; Flores-Argüelles *et al*., 2022). De manera general, los helechos (en especial de la familia Hymenophyllaceae, llamados helechos película) predominan en los estratos bajos del árbol (tronco), mientras que orquídeas y bromelias lo hacen en la copa del árbol (Zotz & Büche, 2000; Zotz, 2016). Sin embargo, Pérez-Lugo, (2016) encontró que los helechos se distribuían uniformemente en todas las zonas del árbol. Los distintos patrones de estratificación vertical reportados pueden deberse al tipo de vegetación (Flores-Argüelles *et al.*, 2022), o a las distintas

regiones del mundo en que se realiza cada estudio [Por ejemplo: la familia Bromeliaceae no se distribuye en el viejo mundo; excepto *Pitcairnia feliciana* y por lo tanto no se ve reflejado en los patrones de estas regiones; Hirata *et al*., 2008], así como a las características intrínsecas de los forofitos (Cardelús, 2007). Una manera de controlar la variación entre especies de forofitos es trabajar con una sola especie (Woods *et al.*, 2015). Por tal motivo, este trabajo se enfoca en evaluar la estratificación vertical de epífitas vasculares en el forofito *Cedrela dugesii* (Meliaceae), que es el segundo árbol más abundante en la localidad de estudio (Victoriano-Romero & Figueroa-Castro, *datos no publicados*) y se encuentra reportado por la IUCN (2023) como especie en peligro de extinción.

2. Antecedentes

2.1. Las plantas epífitas

Las plantas epífitas son perennes, de crecimiento lento (Silvera & Lasso, 2016) y han desarrollado adaptaciones fisiológicas y morfológicas para la vida en el dosel (Benzing, 1990; Hietz & Hietz-Seifert, 1995a), ya que, al no tener contacto con el suelo, no pueden obtener los minerales y el agua que se encuentran en él, por lo que deben obtenerlos del microambiente donde viven (Silvera & Lasso, 2016). Por ejemplo, obtienen el agua necesaria para su subsistencia a partir de la lluvia, del rocío o del agua presente en forma de vapor en la niebla (Benzing, 1990). Para ello, las plantas epífitas presentan órganos y tejidos especializados para su absorción, tales como tricomas peltados (Givnish *et al*., 2014) o raíz de velamen (en el caso particular de las orquídeas; Zotz & Winkler, 2013). Para facilitar el almacenamiento de agua presentan hojas suculentas, pseudobulbos, u hojas dispuestas de tal manera que se forma un tanque (Zotz & Thomas, 1999; Yang *et al*., 2016). También existen varias especies con metabolismo CAM, el cual les ayuda a ocupar el agua de manera eficiente; así como hojas con cutícula gruesa que ayudan a reducir la pérdida de agua (Zotz & Hietz, 2001; Yang *et al*., 2016). Se ha sugerido que el 84% de las epífitas son dispersadas por el viento (anemócoras), lo cual les ha ayudado a colonizar los árboles de manera rápida (Madison, 1977). Estas adaptaciones han favorecido su éxito como habitantes del dosel, así como su diversificación (Zotz, 2016).

En el mundo existen alrededor de 28,000 especies de epífitas vasculares, pertenecientes a 912 géneros y 73 familias vegetales, lo que equivale al 10% de las plantas vasculares conocidas (Zotz, *et al*., 2021). Los grupos de plantas vasculares con un alto número de taxa epífitos, son los helechos de la familia Polypodiaceae y las angiospermas de las familias Orchidaceae, Bromeliaceae y Piperaceae (Zotz, 2013). La familia Polypodiaceae representa cerca del 50% de todos los helechos epífitos (Schneider *et al*., 2004; Zotz, 2013). La familia Orchidaceae presenta cerca de 19,000 especies epífitas, pertenecientes a 543 géneros, por lo que aproximadamente el 70% de las especies de esta familia presenta el hábito epífito (Chase *et al.*, 2003). En la familia Bromeliaceae, la mitad de las 3,160 especies reconocidas actualmente, son epífitas (Zotz, 2013). Dentro de la familia Piperaceae, el género *Peperomia* comprende alrededor de 43% de las especies con hábito epífito (cerca de 700; Zotz, 2013). En conjunto, estas familias vegetales representan el 80% de las especies con hábito epífito alrededor del mundo (Zotz, 2013). En general, se han reportado especies de 73 familias vegetales con hábito epífito (Zotz, 2013). La mayoría de ellas distribuidas en regiones tropicales (Gentry & Dodson, 1987).

En cuanto a su abundancia, las plantas con este hábito representan el 49% de la abundancia de la flora total, lo que las convierte en un elemento importante de la biodiversidad de estas regiones (Gentry & Dodson, 1987; Wolf & Flamenco, 2003). Esta alta abundancia de epífitas es crucial para diversos grupos de artrópodos, ya que representan un microhábitat disponible para ellos (Stuntz *et al*., 2002). Por ejemplo, Nadkarni y Longino (1990) encontraron que la densidad de animales invertebrados del suelo del bosque era similar a la que habitaba en las epífitas. No obstante, incluso para algunos vertebrados, las epífitas ofrecen hábitats disponibles. Por ejemplo, algunos anfibios usan las bromelias como un refugio, mientras que otros pasan todo su ciclo de vida en ellas (Teixeira *et al*., 2002). Entre otros beneficios, las epífitas ofrecen alimento e incluso pueden fungir como un almacén de agua disponible para diversos organismos del dosel; sus flores también representan un recurso importante para distintos polinizadores, incluyendo a insectos, aves y murciélagos (Sazima *et al*., 2003; Cestari & Pizo,

2008; Aguilar-Rodríguez *et al*., 2016). Por último, las epífitas también participan en los ciclos de nutrientes (Cardelús & Mack, 2010). En consecuencia, dada la gran abundancia de las plantas epífitas en los bosques tropicales, su existencia es de gran relevancia en los ecosistemas. Sin embargo, aún faltan estudios que determinen patrones ecológicos generales en las comunidades de plantas epífitas.

Algunos autores han sugerido que la gran diversidad y riqueza de epífitas vasculares a nivel local se debe a la disponibilidad de distintos microhábitats sobre los forofitos en un gradiente vertical, así como a gradientes horizontales (diversidad de forofitos y de condiciones ambientales) que se encuentran en los bosques (Gentry & Dodson, 1987; Benzing, 1990). Ambos factores favorecen la partición de nichos, lo que disminuye la competencia entre especies (Hietz & Hietz-Seifert, 1995a). En este marco, se dice que las epífitas presentan una estratificación vertical sobre los forofitos en los que se distribuyen, fenómeno que ha sido explicado en función de la existencia de variación en condiciones microclimáticas a lo largo del árbol y a su arquitectura, generando un hábitat heterogéneo y por lo tanto, incrementando la diversidad de especies sobre un mismo forofito (Woods *et al.*, 2015).

2.2. Estructura vertical de las comunidades de plantas epífitas

Las plantas epífitas se distribuyen de manera diferencial a lo largo de los forofitos sobre los que se establecen (Krömer *et al*., 2007), es decir que las comunidades de epífitas presentan una estratificación vertical. Dicha estratificación podría estar determinada por la existencia de gradientes microclimáticos, así como por características específicas del hospedero (*i.e*., características de la corteza asociadas con la retención de humedad y la producción de sustancias alelopáticas, así como la arquitectura y altura, longitud y grosor del árbol y de sus ramas; Benzing, 1990; Hietz & Hietz-Seifert, 1995a; Shaw, 2004). El primer trabajo que describió la estratificación vertical de la comunidad de epífitas fue el de Van Oye (1924) con la palmera *Elaeis guineensis* Jacq. Actualmente, aún no se ha encontrado un patrón claro que explique la distribución vertical de las epífitas, por

lo que se siguen haciendo este tipo de trabajos (Fardhani *et al.*, 2020; Flores-Argüelles *et al.*, 2022).

Los estudios de estratificación vertical se han realizado en diversos lugares del planeta, incluyendo países del viejo mundo como Japón, Indonesia e India, así como países latinoamericanos (Tabla 1). Se ha trabajado en distintos tipos de vegetación, incluyendo bosques templados, pastizales, manglares, bosques de galería, bosques con distinto grado de perturbación y bosques mesófilos de montaña (Tabla 1). La mayoría de los trabajos (13 de 20 en los últimos 30 años; Bøgh, 1992; Acebey & Krömer, 2001; Krömer *et al*., 2007; Martínez-Meléndez *et al.,* 2008; Hirata *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Hernández-Pérez *et al*., 2018, Mora-Olivo *et al*., 2018; Fardhani *et al*., 2020; Thomas & Jameson, 2020; Román-Rodríguez, 2021; Flores-Argüelles *et al*., 2022) han descrito la estratificación vertical de las epífitas a partir de la metodología propuesta por Johansson (1974); la cual consiste en dividir al forofito en cinco zonas verticales: zona I, correspondiente a la base del tronco (hasta 3 m de altura); zona II, que abarca de los 3 m de altura hasta la primera ramificación; zona III, correspondiente a la base de las ramas; zona IV, conformada por la parte media de las ramas; y zona V, correspondiente a las ramas exteriores del árbol (Fig. 1). Sin embargo, otros estudios han empleado una zonificación distinta (ter Steege & Cornelissen, 1989; Ruiz-Cordova *et al*., 2014; Furtado & Menini Neto, 2015; Hurtado-Alza *et al*., 2017; Jiménez-López *et al*., 2017; Santana *et al*., 2017; Robles-Molina *et al.*, 2018; Francisco *et al*., 2019) modificada a partir de la propuesta por Johansson (1974). Dichos estudios disminuyen las zonas a 3 o 4, o las aumentan a 6, de acuerdo con la altura del forofito y el gradiente microclimático (Nieder & Zotz, 1998).

Tabla 1. Estudios de estratificación vertical de epífitas vasculares. S= riqueza específica; N= abundancia; n.e.= no especificado.

Tipo de Vegetación	País	S (N) total	Estratificación vertical		Referencia
			S (N)	Grupos dominantes	
Bosque tropical perennifolio	Guyana	106 (n.e)	ZI: 4 (n.e)	Hymenophyllaceae (*Trichomanes punctatum*)	ter Steege & Cornelissen (1989)
			ZII: 16 (n.e)	Bromeliaceae (*Guzmania lingulata*), Orchidaceae (*Stelis argentata*, *Pleurothallis orbicularis*)	
			ZIII: 40 (n.e)		
			ZIV: 63 (n.e)	Orchidacaeae (*Maxillaria* spp., *Pleurothallis* spp., *Dichaea picta*), Dryopteridaceae (*Elaphoglossum glabellum*), Polypodiaceae (*Xiphopteris nana*)	
			ZV: 44 (n.e)	Orchidaceae (*Scaphyglottis violacea*, *Maxillaria* spp.)	
			ZVI: 37 (n.e)	Orchidaceae (*Encyclia diurna*, *Epidendrum* sp., *Orleanesia amazonica*, *Ornithocephalus bicornis*, *Plectrophora iridifolia*), Bromeliaceae (*Tillandsia anceps*, *T. bulbosa*, *T. spiculosa*)	
	Bolivia	242 (5,942)	ZI: n.e (n.e)	Araceae, Pteridophyta y Piperaceae	Krömer *et al*., (2007)
			ZII: n.e (n.e)		
			ZIII: n.e (n.e)	Orchidaceae	
			ZIV: n.e (n.e)		
			ZV: n.e (n.e)	Orchidaceae Bromeliaceae	
	México	35 (n.e)	ZI: 14 (20)	Araceae (*Monstera acuminata*)	Pérez-Lugo (2016)
			ZII: 11 (15)		
			ZIII: 18 (25)	Araceae (*Monstera acuminata*), Piperaceae (*Peperomia glabela*)	
			ZIV: 11 (14)		
			ZV: 7 (10)	Aspleniaceae (*Asplenium sphaerosporum*)	
	Perú	308 (15,520)	ZI: n.e (n.e)	Orchidaceae	Hurtado-Alza *et al.*, (2017)
			ZII: n.e (n.e)		
			ZIII: n.e (n.e)		
Acahual derivado de bosque tropical perennifolio	México	19 (n.e)	ZI: 8 (16)	Araceae (*Syngonium neglectum, S. podophyllum, Monstera acuminata*)	Pérez-Lugo, (2016)
			ZII: 9 (13)		
			ZIII: 9 (15)		
			ZIV: 4 (5)	Araceae (*Syngonium podophyllum*)	
			ZV: 0 (0)	No presentó	

Tabla 1. Continuación

Tipo de Vegetación	País	S (N) total	Estratificación vertical		Referencia
			S (N)	Grupos dominantes	
Bosque templado	Japón	21(n.e)	ZI, ZII, ZV: n.e (n.e)	Pteridophyta	Hirata *et al*., (2008)
			ZIII-IV: n.e (n.e)	Pteridophyta, Orchidaceae	
	México	11 (n.e)	ZI: 3 (n.e)	Bromeliaceae	Flores-Argüelles *et al*., (2022)
			ZII: 2 (n.e)	Orchidaceae	
			ZIII: 6 (n.e)	Bromeliaceae y Orchidaceae	
			ZIV: 7 (n.e)		
			ZV: 3 (n.e)	Bromeliaceae	
		12 (n.e)	ZI: 0 (n.e)	No presentó	
			ZII: 1 (n.e)	Bromeliaceae	
			ZIII: 7 (n.e)	Orchidaceae	
			ZIV: 9 (n.e)		
			ZV: 3 (n.e)	Bromeliaceae	
Bosque tropical subcaducifolio	México	9 (n.e)	ZI: 3 (n.e)	Araceae	Flores-Argüelles *et al*., (2022)
			ZII: 5 (n.e)		
			ZIII: 4 (n.e)		
			ZIV: 3 (n.e)	Araceae, Orchidaceae, Cactaceae	
			ZV: 1 (n.e)	Araceae	
		13 (n.e)	ZI: 1 (n.e)	Araceae	
			ZII: 3 (n.e)	Araceae	
			ZIII: 5 (n.e)	Araceae, Bromeliaceae	
			ZIV: 7 (n.e)	Bromeliaceae	
			ZV: 6 (n.e)		

Table 1. Continuación.

Tipo de Vegetación	País	S (N) total	Estratificación vertical		Referencia
			S (N)	Grupos dominantes	
Bosque de galería	México	15 (n.e)	ZI: 3 (n.e)	Araceae, Cactaceae, Orchidaceae	Flores-Argüelles *et al*., (2022)
			ZII: 2 (n.e)	Orchidaceae, Bromeliaceae	
			ZIII: 5 (n.e)	Orchidaceae	
			ZIV: 7 (n.e)	Orchidaceae, Bromeliaceae	
			ZV: 4 (n.e)	Bromeliaceae	
		23 (n.e)	ZI: 4 (n.e)	Moraceae, Cactaceae, Orchidaceae, Araceae	
			ZII: 7 (n.e)	Bromeliaceae, Orchidaceae	
			ZIII: 14 (n.e)		
			ZIV: 16 (n.e)		
			ZV: 8 (n.e)	Bromeliaceae	
Bosque de Pie de Monte	Bolivia	147 (n.e)	ZI: 25 (n.e)	Araceae	Acebey & Krömer (2001)
			ZII: 68 (n.e)	Araceae, Pteridophyta, Orchidaceae	
			ZIII: 48 (n.e)	Orchidaceae, Pteridofitas	
			ZIV: 28 (n.e)		
			ZV: n.e (n.e)	Bromeliaceae	
Manglar	México	17 (n.e)	ZI: 14 (n.e)	Orchidaceae, Bromeliaceae	Jiménez-López *et al.,* (2017)
			ZII: 6 (n.e)	Orchidaceae, Cactaceae	
			ZIII: 11 (n.e)	Bromeliaceae, Orchidaceae, Cactaceae	
			ZIV: 5 (n.e)	Bromeliaceae	
			ZV: 1 (n.e)	Cactaceae	
Bosque semideciduo estacional montano	Brasil	47 (432)	ZI: 21 (49)	Bromeliaceae (*Billbergia horrida*, *Portea petropolitana*)	Santana *et al*., (2017)
			ZII: 29 (101)	Bromeliaceae (*Billbergia horrida*), Polypodiaceace (*Microgramma squamulosa*)	
			ZIII: 23 (115)		
			ZIV: 20 (167)		

Tabla 1. Continuación

Tipo de Vegetación	País	S (N) total	Estratificación vertical		Referencia
			S (N)	Grupos dominantes	
Bosque mesófilo de montaña	Brasil	66 (3,888)	ZI: 60 (1,116)	Bromeliaceae (*Nidularium* sp), Hymenophyllaceae (*Hymenophyllum*), Piperaceae *Peperomia blanda*)	Francisco *et al*., (2019)
			ZII: 42 (700)	Bromeliaceae, Orchidaceae	
			ZIII: 31 (700)		
			ZIV: 33 (1322)	Bromeliaceae (*Tillandsia* spp)	
	Ecuador	138 (3, 459)	ZI: n.e (n.e)	Aspleniaceae (*Asplenium cuspidatum*), Dryopteridaceae (*Elaphoglossum cf. Lloense*), Hymenophyllaceae (*Hymenophyllum fucoides*), Pteridaceae (*Vittaria remota*), Bromeliaceae (*Guzmania gloriosa*), Orchidaceae (*Stelis*)	Bøgh (1992)
			ZII, ZIII: n.e (n.e)	Orchidaceae, Bromeliaceae (*Tillandsia* spp., *Vriesea* sp.)	
			ZIV, ZV: n.e (n.e)	Bromeliaceae	
		16 (494)	ZI: 3 (6)	Orchidaceae (*Epidendrum tenuicaule*)	Román-Rodríguez (2021)
			ZII: 6 (70)	Orchidaceae (*Epidendrum* sp, *Cyrtochilum angustatum*)	
			ZIII: 13 (159)		
			ZIV: 13 (226)	Orchidaceae (*Cyrtochilum angustatum, Lepanthes sp.*)	
			ZV: 9 (33)	Orchidaceae (*Lepanthes sp.*)	
	México	43 (90,763)	ZI: 16 (n.e)	Orchidaceae (*Dichaea suaveolens, Dracontia tuerckheimii, Lepanthes matudana, Specklinia aff. lewisiae*, *S. villosa*), Bromeliaceae (*Tillandsia* cf. *Juncea*), Dryopteridaceae (*Elaphoglossum peltatum*)	Martínez-Meléndez *et al.,* (2008)
			ZII: 18 (n.e)		
			ZIII: 16 (n.e)	Orchidaceae (*Arpophyllum alpinum, Lepanthes tenuiloba, Maxillaria* sp., *Stelis cf. ovatilabia*)	
			ZIV:14 (n.e)		
			ZV: 15 (n.e)	Bromeliaceae (*Tillandsia guatemalensis*, *T. ponderosa*, *T. vicentina*, *Werauhia pycnantha)*	
		23 (n.e)	ZI: 8 (15)	Polypodiaceae (*Pleopeltis polylepis, Polypodium plebeium*)	Pérez-Lugo (2016)
			ZII: 10 (20)		
			ZIII: 10 (22)	Polypodiaceae (*Pleopeltis polylepis, Polypodium plebeium, Plecluma sursumcurrens*), Dryopteridaceae (*Elaphoglossum guatemalense*)	
			ZIV: 12 (26)		
			ZV: 8 (17)	Polypodiaceae (*Pleopeltis polylepis, Polypodium plebeium*)	

Tabla 1. Continuación

Tipo de Vegetación	País	S (N) total	Estratificación vertical		Referencia
			S (N)	Grupos dominantes	
Bosque mesófilo de montaña	México	23 (4,204)	ZI: 5 (57)	Orchidaceae (*Stelis rufobrunnea*)	Hernández-Pérez *et al*. (2018)
			ZII: 23 (1,180)	Orchidaceae (*Rhynchostele candidula*, *Stelis rufobrunnea*)	
			ZIII: 21 (2,517)	Orchidaceae *(Epidendrum camposii, E. eximium*, *E. greenwodii*, *Prosthechea hastata)*	
			ZIV: 9 (393)	Orchidaceae (*Maxillaria rhombea*)	
			ZV: 7 (57)	Orchidaceae (*Anathallis scariosa*, *Artorima erubescens*)	
		33 (115,069)	ZI: 24 (n.e)	Polypodiaceae (*Campyloneurum angustifolium*)	Mora-Olivo *et al.,* (2018)
			ZII: 28 (n.e)		
			ZIII: 27(n.e)	Polypodiaceae (*Pleopeltis polylepis*), Orchidaceae	
			ZIV: 25 (n.e)		
			ZV: 9 (n.e)	Polypodiaceae (*Pleopeltis polylepis)* Bromeiaceae (*Tillandsia* sp)	
		10 (3,445)	ZI: 7 (886)	Bromeliaceae (*Catopsis berteroniana*)	Robles-Molina *et al.,* (2018)
			ZII: 9 (1,565)	Bromeliaceae (*Catopsis berteroniana, C. sessiliflora*, *C. wangerinii*)	
			ZIII: 8 (980)	Bromeliaceae (*Catopsis nutans*, *Tillandsia ponderosa, T. fasciculata*, *T. guatemalensis, T. multicaulis*)	
	Indonesia	39 (1,731)	ZI: 0 (0)	No presentes	Fardhani *et al.,* (2020)
			ZII: 22 (99)	Orchidaceae (*Appendicula angustifolia*, *Bulbophylum ovalivolium*, *B. salaccense*, *Ceratostylis capitata*, *Schoenorchis juncifolia*)	
			ZIII: 31 (444)	Orchidaceae (*Bulbophyllum stelis*, *Coelogyne miniata*, *Dendrobium* sp., *Eria multiflora*)	
			ZIV: 25 (618)	Orchidaceae (*Ceratostylis backeri*, *Pholidota carnea*, *P. globossa*)	
			ZV: 27 (570)	Orchidaceae (*Ceratostylis backeri*, *Dendrochillum cornutum Pholidota carnea*, *P. globossa*)	
	India	40 (n.e)	ZI: 2 (n.e)	Hymenophyllaceae, Piperaceae	Thomas & Jameson (2020)
			ZII a: 7 (n.e)	Pteridophyte	
			ZII b: 8 (n.e)	Orchidaceae, Pteridophyte	
			ZIII: 16 (n.e)		
			ZIV: 11 (n.e)		
			ZV: 2 (n.e)	Orchidaceae	

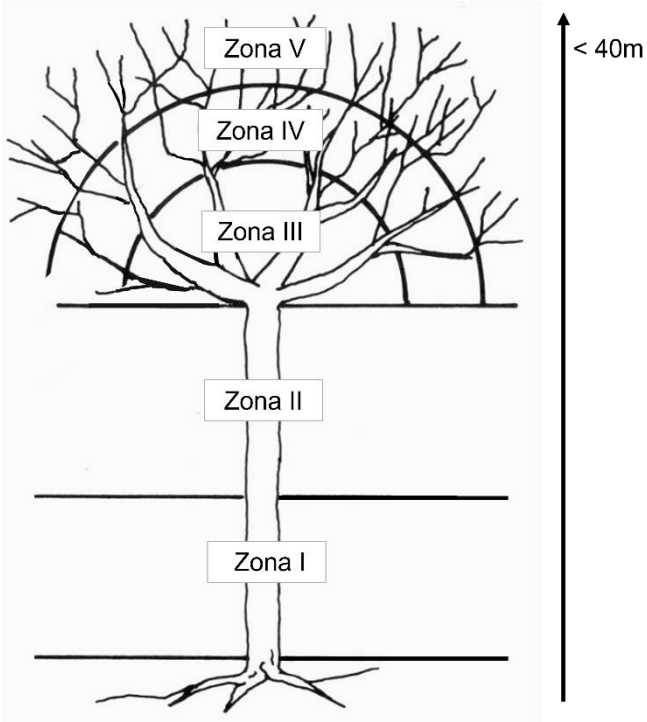

Figura 1. Zonificación propuesta por Johansson (1974) para árboles de hasta 40 m de altura, conformada por cinco zonas. Esquema modificado de Bøgh (1992).

De manera general, en los estudios que abordan el análisis de la estratificación vertical de las epífitas vasculares, se reporta una riqueza específica total de entre 9 y 308 especies a lo largo del forofito (Tabla 1). En cuanto a la abundancia total de epífitas, solo once trabajos la mencionan (Bøgh, 1992; Krömer *et al*., 2007; Martínez-Meléndez *et al.,* 2008; Hurtado-Alza *et al.*, 2017; Santana *et al*., 2017; Hernández-Pérez *et al*., 2018; Mora-Olivo *et al*., 2018; Robles-Molina *et al*., 2018; Francisco *et al*., 2019; Fardhani *et al*., 2020; Román-Rodríguez, 2021), reportando entre 432 y 115,069 individuos (Tabla 1). Desafortunadamente la mayoría de los trabajos no proporcionan información sobre la riqueza y abundancia de las especies de epífitas por zona (Tabla 1). Entre los estudios que sí lo hacen, se reporta una riqueza de entre 1 y 68 especies y una abundancia de entre 5 y 2,517 individuos por zona. Las zonas más ricas son aquellas que

pertenecen al interior de la copa en la parte media y base de las ramas (zonas IV y III, respectivamente, *sensu* Johansson, 1974; ter Steege & Cornelissen, 1989; Krömer *et al.*, 2007; Hirata *et al.*, 2008; Pérez-Lugo, 2016; Hernández-Pérez *et al*., 2018; Mora-Olivo *et al*., 2018; Fardhani *et al*., 2020; Thomas & Jameson, 2020; Flores-Argüelles *et al.*, 2022). Esto sugiere que la mayor diversidad de epífitas se encuentra en las zonas intermedias superiores del árbol.

Entre los trabajos realizados en sitios con un tipo de vegetación distinto al bosque mesófilo de montaña (15 estudios; ter Steege & Cornelissen, 1989; Acebey & Krömer, 2001; Krömer *et al.*, 2007; Hirata *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Hurtado-Alza *et al*., 2017; Jiménez-López *et al*., 2017; Santana *et al*., 2017; Flores-Argüelles *et al*., 2022) se observa que en las zonas más bajas del árbol (base y tronco del árbol) se distribuyen diversos grupos de epífitas, incluyendo a las familias Orchidaceae, Bromeliaceae y Pteridofitas de la familia Polypodiaceae, aunque la familia Araceae es la predominante (Tabla 1; Acebey & Krömer, 2001; Krömer *et al.*, 2007; Pérez-Lugo, 2016; Flores-Argüelles *et al*., 2022). Por su parte, en las zonas internas de la copa del árbol (partes basal y media de las ramas) el grupo de epífitas predominante es la familia Orchidaceae (ter Steege & Cornelissen, 1989; Acebey & Krömer, 2001; Krömer *et al.*, 2007; Hirata *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Hurtado-Alza *et al*., 2017; Jiménez-López *et al*., 2017; Flores-Argüelles *et al*., 2022) aunque también se registra a la familia Bromeliaceae y a las Pteridofitas (Tabla 1). Por último, en la zona más expuesta del árbol (ramas externas), la familia dominante es Bromeliaceae (Tabla 1; ter Steege & Cornelissen, 1989; Acebey & Krömer, 2001; Krömer *et al.*, 2007; Jiménez-López *et al*., 2017; Santana *et al*., 2017; Flores-Argüelles *et al*., 2022). De manera general, estos estudios muestran que los helechos y las aráceas se encuentran más frecuentemente distribuidos en la parte baja del árbol, mientras que en las zonas más expuestas de la copa del árbol los grupos que predominan son las orquídeas y las bromelias (Tabla 1).

Por su parte, entre los trabajos realizados en bosques mesófilos de montaña se distingue una menor diversidad de grupos de epífitas en las zonas

inferiores del árbol (base y tronco), siendo las Pteridofitas el grupo dominante (Tabla 1; Bøgh, 1992; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Mora-Olivo *et al*., 2018; Francisco *et al*., 2019; Thomas & Jameson, 2020). En las zonas internas de la copa (parte basal y media de las ramas) predomina la familia Orchidaceae; mientras que en las zonas más expuestas (ramas exteriores) domina la familia Bromeliaceae (Tabla 1; Bøgh, 1992; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Hernández-Pérez *et al*., 2018; Mora-Olivo *et al*., 2018; Robles-Molina *et al*., 2018; Francisco *et al*., 2019; Fardhani *et al*., 2020; Thomas & Jameson, 2020; Román-Rodríguez, 2021). No obstante, en las ramas expuestas también se encuentra la familia Orchidaceae, pero su riqueza de especies y abundancia en esta zona son menores en comparación con las zonas internas de la copa (Hernández-Pérez *et al*., 2018; Thomas & Jameson, 2020; Román-Rodríguez, 2021).

De los 10 trabajos realizados en bosques mesófilos de montaña en los últimos 30 años, tres de ellos están enfocados exclusivamente a la familia Orchidaceae (Hernández-Pérez *et al*., 2018; Fardhani *et al*., 2020; Román-Rodríguez, 2021) y uno a bromelias (Robles-Molina *et al.*, 2018). Por lo tanto, aunque estos estudios proporcionan información importante sobre los cambios en la riqueza y abundancia de las familias Orchidaceae y Bromeliaceae en las distintas zonas del forofito, se desconocen estos cambios para el resto de los grupos de epífitas vasculares. Además, aunque la mayoría de los trabajos coinciden en los grupos de epífitas dominantes en cada zona, algunos estudios como el de Pérez-Lugo, (2016) muestran que el mismo grupo de epífitas (helechos de la familia Polypodiaceae) predominan en todas las zonas del árbol. Por tanto, son relevantes más estudios que ayuden a dilucidar un patrón general de estratificación vertical en este tipo de bosques, así como tomar en cuenta la diversidad de grupos epífitos.

Por otro lado, se reconoce que la variación presente en los atributos del forofito contribuye a la formación de un hábitat heterogéneo para las epífitas, lo que contribuye a su estratificación vertical (Sillett & Bailey, 2003). Por ello, algunos

trabajos evalúan los atributos del forofito (altura, diámetro e inclinación de la rama y diámetro a la altura del pecho del forofito) para determinar si el establecimiento preferencial de las epífitas está asociado con ellos (Tabla 2; Hietz & Hietz-Seifert, 1995a; Hietz,1997; Werneck & Espírito-Santo, 2002; Hietz *et al.*, 2006; Zotz, 2007; Kersten *et al*., 2009; Woods *et al.*, 2015).

El diámetro a la altura del pecho (DAP) es una medida indirecta del tamaño y edad del forofito. De manera general, se ha planteado la existencia de una relación positiva entre el tamaño del árbol y la riqueza de epífitas (Flores-Palacios & García-Franco, 2006; Martínez-Meléndez *et al.*, 2008). Sin embargo, este patrón no siempre se cumple, ya que se ha encontrado que forofitos con un DAP bajo pueden albergar ciertas especies de epífitas (Tabla 2; Gradstein *et al.*, 2003; Krömer *et al*., 2007; Woods *et al.*, 2015). Estos forofitos presentan características microclimáticas similares al sotobosque, esto es, bajas temperaturas y alto nivel de humedad, lo cual también influye en el establecimiento de especies epífitas que prefirieran condiciones sombrías (Krömer *et al*., 2007).

En forofitos con un DAP de entre 2.5 y 30 cm se han registrado epífitas de las familias Polypodiaceae y Piperaceae (Zotz, 2007; Woods *et al.*, 2015). Por su parte, en forofitos con DAP de 30 a 70 cm se han registrado epífitas pertenecientes a distintas familias vegetales, como Araceae, Bromeliaceae, Orchidaceae, Aspleniaceae, Hymenophyllaceae, Polypodiaceae y Dryopteridaceae. Por último, se ha encontrado que en forofitos con un DAP mayor a 70 cm, las epífitas dominantes pertenecen a las familias Bromeliaceae, Orchidaceae, Dryopteridaceae y Pteridaceae (Tabla 2; Zotz, 2007; Woods *et al.*, 2015).

Tabla 2. Atributos del hospedero preferidos para el establecimiento de distintos grupos de epífitas vasculares.

Atributo del forofito		Grupos de epífitas vasculares	Referencias
Diámetro de la rama (cm)	< 5	Bromeliaceae (*Catopsis* spp., *Tillandsia deppeana*, *T. imperialis*, *Vriesea oligantha*), Orchidaceae (*Epidendrum saxatile, Sophrontis brevipe-dunculata*), Piperaceae (*Peperomia quadrifolia*), Polypodiaceae (*Campyloneurum micranthum*, *Dicranoglossum panamense*, *Microgramma reptans*)	Hietz & Hietz -Seifert (1995a), Hietz (1997), Werneck & Espírito-Santo (2002), Hietz *et al.,* (2006), Zotz (2007)
	5-20	Araceae (*Anthurium acutangulum*), Bromeliaceae (*Catopsis* spp.*, Tillandasia anceps*, *T. butzii*, *T. deppeana, T. imperialis*, *T. juncea*, *T. multicaulis*, *T. punctulata*), Dryopteridaceae (*Elaphoglossum glaucum*, *E. sporadolepis*), Hymenophyllaceae (*Trichomanes angustifrons, T. ekmannii*), Orchidaceae (*Dichaea neglecta*, *Encyclia ochraceae*, *Epidendrum difforme, Jacquiniella leucomelana, J. teretifolia, Lycaste aromatica*, *Maxillaria uncata, Notylia alba*, *Prosthechea vespa*, *Scaphyglottis prolifera*, *Sophrontis brevipe-dunculata*), Piperaceae (*Peperomia quadrifolia*, *P. tetraphylla*, *P. aff. alata*), Polypodiaceae (*Campyloneurum occultum*, *Niphidium crassifolium*, *Polypodium* spp.), Pteridaceae (*Ananthacorus angustifolius*)	
	> 20	Orchidaceae (*Lycaste aromatica*), Polypodiaceae (*Pleopeltis mexicana*)	
Tamaño del árbol medido como diámetro a la altura del pecho (DAP; cm)	2.5 – 15	Piperaceae (*Peperomia rotundifolia*), Polypodiaceae (*Microgramma reptans*)	Zotz (2007), Woods *et al*., (2015)
	15.1 – 30	Piperaceae (*Peperomia rotundifolia*), Polypodiaceae (*Campyloneurum micranthum*, *Dicranoglossum panamense*, *Microgramma reptans*)	
	30.1 – 70	Araceae (*Anthurium acutangulum*), Aspleniaceae (*Asplenium juglandifolium*), Bromeliaceae (*Catopsis sessiliflora*, *Tillandsia anceps*), Dryopteridaceae (*Elaphoglossum sporadolepis*, *Trichosalpinx orbicularis*), Hymenophyllaceae (*Trichomanes angustifrons, T. ekmannii*), Orchidaceae (*Epidendrum difforme, Maxillaria uncata, Notylia alba*, *Scaphyglottis prolifera*), Polypodiaceae (*Campyloneurum occultum*, *Niphidium crassifolium*), Pteridaceae (*Ananthacorus angustifolius*)	
	> 70	Dryopteridaceae (*Elaphoglossum herminieri*, *E. latifolium*), Bromeliaceae (*Tillandsia bulbosa*, *T. monadelpha*, *Vriesea vittata*), Orchidaceae (*Nidema boothii*), Pteridaceae (*Vittaria linea*)	

Tabla 2. Continuación

Atributo del forofito		Grupos de epífitas vasculares	Referencias
Altura de la rama (m)	0 – 2	Araceae (*Monstera adansonii*), Bromeliaceae (*Catopsis sessiliflora*), Hymenophyllaceae (*Trichomanes krausii*), Orchidaceae (*Constancia cipoensis*, *Epidendrum saxatile, Prosthechea vespa*, *Sophronitis brevipe-dunculata*), Piperaceae (*Peperomia urocarpa*), Polypodiaceae (*Campyloneurum acrocarpon*),	Werneck & Espírito-Santo (2002), Hietz *et al.,* (2006), Zotz (2007), Kersten *et al.,* (2009)
	2 – 4	Araceae (*Anthurium acutangulum*), Bromeliaceae (*Catopsis sessiliflora*), Hymenophyllaceae (*Trichomanes angustifrons, T. ekmannii*), Orchidaceae (*Specklinia* spp.), Polypodiaceae (*Campyloneurum occultum*)	
	4 – 6	Orchidaceae (*Acianthera nudicaulis, Lycaste aromatica*, *Specklinia* spp.)	
	6 – 8	Bromeliaceae (*Catopsis sessiliflora, Tillandsia multicaulis, T*. *punctulata*, *Vriesea gigantea*, *V. vagans*), Orchidaceae (*Jacquiniella leucomela*, *Lycaste aromatica*), Polypodiaceae (*Pleopeltis hirsutissima*)	
	8 – 10	Bromeliaceae (*Catopsis sessiliflora, Tillandsia multicaulis, T*. *punctulata*, *Vriesea gigantea*, *V. vagans*), Orchidaceae (*Epidendrum rigidum*, *Jacquiniella leucomela*, *Lycaste aromatica*), Polypodiaceae (*Campyloneurum micranthum*, *Dicranoglossum panamense*, *Microgramma reptans*, *Pleopeltis hirsutissima, Serpocaulon catharinae*)	
	10 – 12	Bromeliaceae (*Catopsis sessiliflora, Tillandsia anceps*, *T. deppeana, T*. *juncea*, *T. multicaulis*, *Vriesea procera*), Orchidaceae (*Jacquiniella leucomelana, J*. *teretifolia*), Pteridaceae (*Ananthacorus angustifolius*)	
	12 – 14	Bromeliaceae (*Catopsis sessiliflora, Tillandasia deppeana, T*. *juncea*, *T. multicaulis*, *T. tenuifolia*), Orchidaceae (*Jacquiniella leucomelana, J*. *teretifolia*)	
	14 – 16	Bromeliaceae (*Catopsis sessiliflora, Tillandasia multicaulis*, *Vriesea procera*), Orchidaceae (*Jacquiniella leucomelana, J*. *teretifolia*)	
	>16	Bromeliaceae (*Catopsis sessiliflora*, *Tillandsia deppeana*, *T*. *juncea, T. punctulata*), Orchidaceae (*Epidendrum difforme, Maxillaria uncata*, *Notylia alba*, *Scaphyglottis prolifera*, *Trichosalpinx orbicularis*), Polypodiaceae (*Niphidium crassifolium*)	

Tabla 2. Continuación

Atributo del forofito		Grupos de epífitas vasculares	Referencias
Inclinación de la rama (º)	0 – 15	Bromeliaceae (*Catopsis sessiliflora*, *Tillandsia deppeana*)	Hietz *et al.,* (2006), Zotz (2007)
	15 – 30	Bromeliaceae (*Catopsis sessiliflora*, *Tillandsia deppeana*), Orchidaceae (*Lycaste aromatica*)	
	30 – 45	Bromeliaceae (*Catopsis sessiliflora*, *Tillandsia deppeana*, *T. multicaulis*, *T. punctulata*), Orchidaceae (*Epidendrum difforme*, *Lycaste aromatica, Notylia alba*, *Scaphyglottis prolifera*)	
	45 – 60	Bromeliaceae (*Catopsis sessiliflora*, *Tillandsia juncea*), Orchidaceae (*Jacquiniella leucomelana, J. teretifolia*)	
	60 – 75	Bromeliaceae (*Tillandsia juncea*), Dryopteridaceae (*Elaphoglossum sporadolepis*), Orchidaceae (*Maxillaria uncata*), Polypodiaceae (*Niphidium crassifolium*)	
	>75	Araceae (*Anthurium acutangulum*), Aspleniaceae (*Asplenium juglandifolium*), Bromeliaceae (*Tillandsia anceps*), Hymenophyllaceae (*Trichomanes angustifrons, T. ekmannii*), Orchidaceae (*Trichosalpinx orbicularis*), Polypodiaceae (*Campyloneurum micranthum*, *C. occultum*, *Dicranoglossum panamense*, *Microgramma reptans*), Pteridaceae (*Ananthacorus angustifolius*)	

Un atributo importante que ofrecen los forofitos a las epífitas es el tamaño del sustrato (*i.e*., diámetro de la rama). Ramas con mayor diámetro presentan más superficie y tienen mayor longevidad, lo que se traduce en un mayor tiempo para la colonización por parte de las epífitas; mientras que las ramas delgadas tienen menor superficie y son más jóvenes (Sillett & Bailey, 2003; Zotz, 2007). Otras características del sustrato asociadas con el grosor de las ramas son la rugosidad y su capacidad para retener agua (Zotz, 2007). Esto a su vez puede determinar qué grupos de epífitas pueden colonizar ramas de distinto grosor. Por ejemplo, se ha reportado que en ramas delgadas (0 a 5 cm) el grupo dominante es la familia Bromeliaceae (Hietz & Hietz-Seifert, 1995a; Hietz, 1997; Werneck & Espírito-Santo, 2002; Hietz *et al.*, 2006), aunque también se registran epífitas de las familias Poypodiaceae, Piperaceae y Orchidaceae (Tabla 2). En ramas de 5 a 20 cm de diámetro se reporta una gran diversidad de grupos de epífitas, incluyendo a las familias Araceae, Bromeliaceae, Piperaceae, Orchidaceae, Polypodiaceae, Dryopteridaceae, Pteridaceae, e Hymenophyllaceae (Tabla 2). Por último, en ramas con un diámetro mayor a 20 cm, las únicas familias que predominan son Orchidaceae y Polypodiaceae (Tabla 2).

Algunos estudios han registrado la altura a la que se encuentran las epífitas, encontrando que pueden distribuirse a alturas desde los 0 m hasta más de 16 m (Tabla 2). A menor altura tiende a haber una mayor diversidad de familias vegetales, entre las que figuran Araceae, Bromeliaceae, Orchidaceae, Piperaceae, Hymenophyllaceae y Polypodiaceae. En contraste, conforme aumenta la altura de las ramas hay menor diversidad de grupos de epífitas, tendiendo a predominar las familias Bromeliaceae, Orchidaceae, Pteridaceae, Polypodiaceae y Dryopteridaceae (Werneck & Espírito-Santo, 2002; Hietz *et al.,* 2006; Zotz, 2007; Kersten *et al.*, 2009).

Por último, otro factor que se ha considerado importante en la distribución de las epífitas a lo largo del forofito es la inclinación de la rama sobre la que se establecen. Si la rama está más horizontal (0º) incrementa la intercepción de luz y agua, el establecimiento de semillas y esporas es mayor, y la acumulación de

materia orgánica aumenta (ter Steege & Cornelissen, 1989). De manera general, se ha observado que la familia Bromeliaceae se distribuye en ramas con un amplio rango de inclinación, desde los 0º (*i.e*., horizontales) hasta los 75º (Hietz *et al.*, 2006; Zotz, 2007). De manera similar, las orquídeas se distribuyen en ramas con un rango de inclinación amplio, que va de 15° a 90° (Hietz *et al.*, 2006; Zotz, 2007). Además, en ramas con inclinación de 60° a 75° se encuentran helechos de las familias Polypodiaceae y Dryopteridaceae (Hietz *et al.*, 2006; Zotz, 2007), mientras que en ramas con inclinación de 75° a 90° se reporta a las familias Polypodiaceae, Pteridaceae, Aspleniaceae, Hymenophyllaceae y Araceae (Zotz, 2007).

3. Justificación

En la actualidad, los bosques mesófilos de montaña cubren menos del 1% de la superficie nacional, y se encuentran fuertemente amenazados por las actividades antrópicas y el cambio climático (Rzedowski, 1996; Ponce-Reyes *et al*., 2012; Sánchez-Ramos & Dirzo, 2014). Los bosques mesófilos se caracterizan por presentar un clima templado y un alto nivel de humedad atmosférica, lo que reduce el estrés hídrico y favorece la alta diversidad de epífitas albergadas en ellos (Taylor *et al*., 2022). Además, a nivel local, la generación de una gran heterogeneidad microambiental a lo largo de los forofitos permite explicar la gran diversidad de epífitas vasculares (Martínez-Meléndez *et al*., 2008). Numerosos estudios han descrito los patrones de distribución vertical de las epífitas vasculares sobre sus forofitos (ter Steege & Cornelissen, 1989; Acebey & Krömer, 2001; Krömer *et al.*, 2007; Hirata *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Hurtado-Alza *et al*., 2017; Jiménez-López *et al*., 2017; Santana *et al*., 2017; Flores-Argüelles *et al*., 2022). El patrón de distribución vertical de las epífitas vasculares en bosques mesófilos aún muestra ciertas discrepancias (Bøgh, 1992; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Hernández-Pérez *et al*., 2018; Mora-Olivo *et al*., 2018; Fardhani *et al*., 2020; Thomas & Jameson, 2020; Román-Rodríguez, 2021). Además, la mayoría de los trabajos describen a la comunidad completa de epífitas

en el bosque y solo un pequeño porcentaje de ellos se enfocan en la comunidad de epífitas asociadas a una sola especie de forofito (Werneck & Espírito-Santo, 2002; Furtado & Menini Neto, 2015; Woods *et al*., 2015). Analizar el patrón de distribución vertical de las epífitas en una sola especie de forofito excluye la influencia de variaciones en los patrones de ramificación, características físicas y químicas de la corteza y efectos de la historia de vida de los forofitos cuando se estudian varias especies simultáneamente (Cardelús, 2007; Woods *et al*., 2015), por lo que es necesario realizar trabajos que contemplen una sola especie de hospedero. Por ello, el presente trabajo pretende evaluar la estratificación vertical de las epífitas vasculares asociadas a *C. dugesii* en un bosque mesófilo de montaña del estado de Morelos.

4. Hipótesis

Los bosques mesófilos de montaña se caracterizan por tener una alta humedad atmosférica, la cual beneficia a las epífitas dando como resultado una gran diversidad de epífitas en este tipo de ecosistema (Rzedowski, 2006; Gotsch *et al*., 2016; Taylor *et al.*, 2022). En trabajos en que se describe a la comunidad de epífitas en este tipo de bosques, se ha encontrado una riqueza de entre 23 y 138 especies y una abundancia de entre 3,459 y 115,069 individuos (Bøgh, 1992; Hietz & Hietz-Seifert, 1995a; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Mora-Olivo *et al*., 2018; Francisco *et al*., 2019; Thomas & Jameson, 2020). Por su parte, en trabajos en los que se describe a la comunidad de epífitas asociadas a un solo hospedero, se ha encontrado una riqueza de entre 7 y 97 especies y una abundancia de entre 75 y 6,250 individuos (Werneck & Espírito-Santo, 2002; Woods *et al*., 2015; Einzmann *et al*., 2015). Por lo tanto, se espera encontrar una riqueza de entre 7 y 138 especies y una abundancia de entre 75 y 115,069 epífitas. En cuanto a la composición de la comunidad de epífitas, estará mayormente conformada por especies de la familia Orchidaceae, seguida por las familias Polypodiaceae y Bromeliaceae, tal y como se ha encontrado en bosques mesófilos neotropicales (Bøgh, 1992; Hietz & Hietz-Seifert, 1995a; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Mora-Olivo *et al*., 2018).

Por otra parte, a lo largo del forofito se observan diferencias microambientales que influyen en la estratificación vertical de las epífitas sobre su hospedero. El tronco y la copa interna del árbol suelen presentar mayor humedad relativa, menor temperatura y menor radiación solar; mientras que lo opuesto ocurre en las ramas más expuestas (Krömer *et al.*, 2007; Woods *et al*., 2015). En los bosques mesófilos de montaña se ha encontrado una mayor diversidad de epífitas vasculares en el tronco y la copa interna de los árboles, sugiriendo una preferencia por zonas sombrías y húmedas, evitando las condiciones más expuestas de la copa (Bøgh, 1992; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Mora-Olivo *et al*., 2018; Francisco *et al*., 2019; Thomas & Jameson, 2020). Así mismo, se ha reportado que los helechos se encuentran asociados al tronco; las orquídeas suelen distribuirse en la parte interna de la copa, mientras que, en las ramas externas de la copa, las bromelias son el grupo predominante (Bøgh, 1992; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Hernández-Pérez *et al*., 2018; Mora-Olivo *et al*., 2018; Thomas & Jameson, 2020; Román-Rodríguez, 2021). Por lo tanto, se espera encontrar estos patrones de estratificación de los diferentes grupos de epífitas.

La arquitectura del hospedero (cobertura, diámetro, altura e inclinación de las ramas, y DAP; Zotz, 2007; Kersten *et al.,* 2009; Woods *et al*., 2015) contribuye a la formación de microhábitats que influyen de manera importante en la estratificación vertical de las epífitas. Por ejemplo, en hospederos con DAP alto, la zona inferior presenta ramas con mayor diámetro y cobertura vegetal así como una mayor tendencia a ser verticales, donde se establece una gran diversidad de epífitas (Flores-Palacios & García-Franco, 2006; Martínez-Meléndez *et al.*, 2008), figurando los helechos, y las plantas de las familias Araceae y Piperaceae (Zotz, 2007; Woods *et al.*, 2015). Por su parte, epífitas establecidas en ramas altas están expuestas a menor cobertura, sobre ramas delgadas, con una inclinación tendiente a la horizontal, donde los grupos dominantes serán las familias Orchidaceae y Bromeliaceae (Werneck & Espírito-Santo, 2002; Hietz *et al.,* 2006; Zotz, 2007; Kersten *et al.,* 2009). Por lo anterior, se espera encontrar un patrón vertical similar de los grupos de epífitas en *C. dugesii*.

5. Objetivos

5.1. Objetivo General

Describir la comunidad de epífitas vasculares asociadas a *Cedrela dugesii* en un bosque mesófilo de montaña del estado de Morelos.

5.2. Objetivo Particulares

1.- Determinar la riqueza específica, la abundancia, la diversidad y la composición de especies de la comunidad de plantas epífitas asociadas a *Cedrela dugesii.*

2.- Describir la estratificación vertical de la comunidad de epífitas vasculares asociadas a *Cedrela dugesii*.

3.- Establecer la importancia de algunas variables del forofito (diámetro del tronco a la altura del pecho; altura, diámetro e inclinación de la rama; así como cobertura vegetal) sobre la estratificación vertical de las plantas epífitas.

6. Material y métodos

Sitio de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en la localidad de Amatlán de Quetzalcóatl (18° 58' N, 99° 02' O), la cual se encuentra a una altitud de 1,634 msnm a 7 km al este de la cabecera municipal de Tepoztlán, al norte del Estado de Morelos (INEGI, 2010). El clima es templado subhúmedo. La temperatura media anual entre 18-20°C (Bilbatúa-Navarrete, 2019), siendo los meses de marzo, abril y mayo, los más calurosos. La precipitación pluvial anual es de 1384 mm, registrándose un periodo de lluvias de junio a octubre (Quiroz-Rosas, 2015).

La localidad de estudio presenta una gran biodiversidad, ya que se ubica entre las regiones neártica y neotropical (López-García & Oliver-Guadarrama, 2010). Además, pertenece al Corredor Biológico Chichinautzin, área natural protegida que se encuentra cerca del Parque Nacional El Tepozteco (Fig. 2). Amatlán de Quetzalcóatl está rodeado de bloques rocosos de piedra volcánica y caliza (Zamora-Díaz, 2007). Este suelo accidentado ha permitido el establecimiento de diversos tipos de vegetación, tales como bosque de *Quercus*, bosque de coníferas, bosque tropical caducifolio y, en menor proporción, en las

laderas de barrancas húmedas se distinguen remanentes de bosque mesófilo de montaña (Hernández-Cárdenas *et al*., 2014; Bilbatúa-Navarrete, 2019). Este tipo de vegetación está conformado por diversas especies leñosas, figurando por su abundancia *Eugenia crenularis* (Myrtaceae), *Cedrela dugesii* (Meliaceae), *Anonna cherimola* (Anonaceae), *Prunus samydoides* (Rosaceae), P. *ferruginea* (Rosaceae),

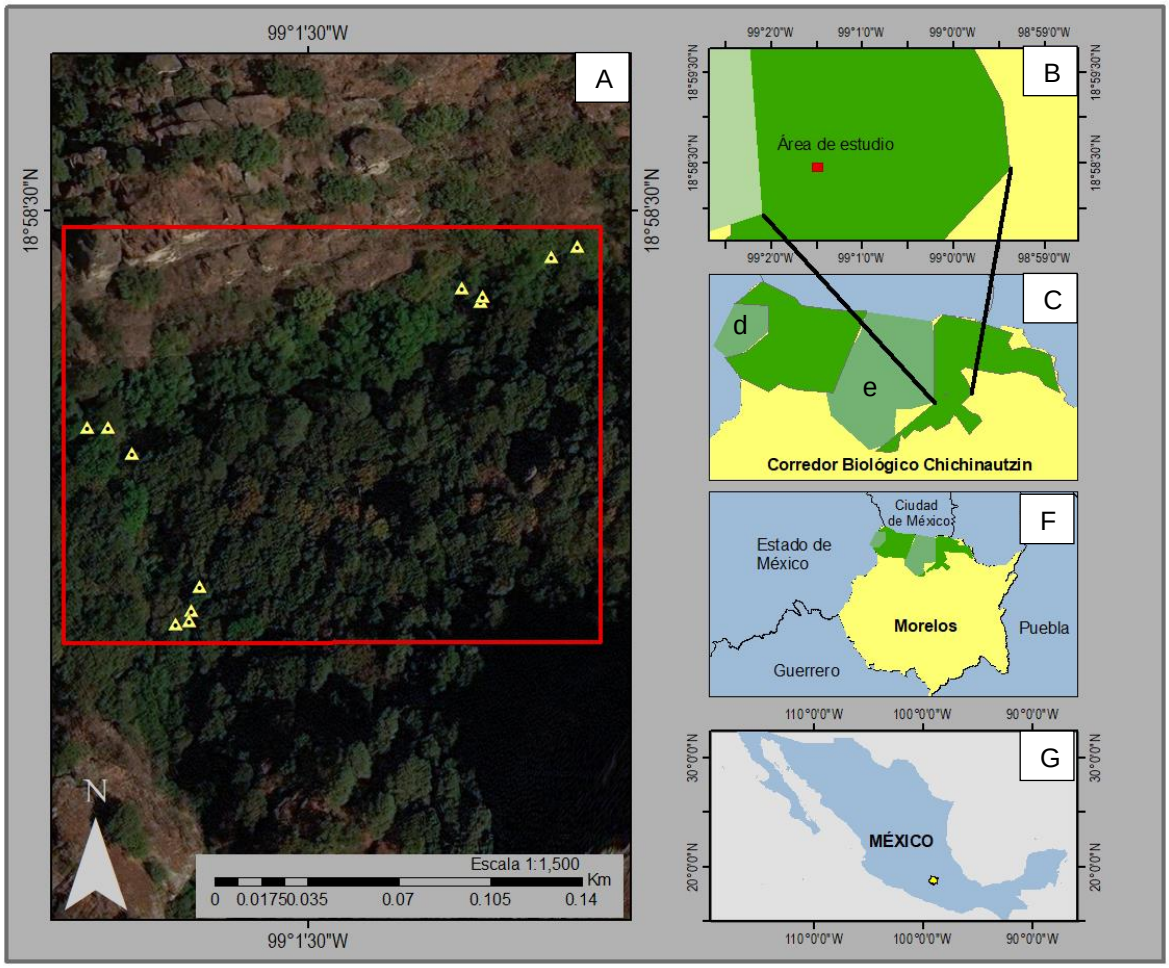

Figura 2. Localización de la zona de estudio en Amatlán de Quetzalcóatl, Municipio de Tepoztlán, Morelos. A) Ubicación de los ejemplares de *Cedrela dugesii* muestreados. B) Polígono de estudio. C) Corredor Biológico Chichinautzin dentro del cual se localizan los Parques Nacionales Lagunas de Zempoala (d), y El

Tepozteco (e). F) Estado de Morelos G) México (mapa elaborado por Martínez-Lendech, N.E).

Agonandra racemosa (Opiliaceae), *Fraxinus uhdei* (Oleaceae), *Oreopanax peltatus* (Araliaceae) y *Urera baccifera* (Urticaceae) (Victoriano-Romero & Figueroa-Castro, *datos no publicados*). En esta zona, la flora epífita está fuertemente dominada por especies de la familia Bromeliaceae, de la que se han identificado 11 especies, siendo *Tillandsia capitata* la más abundante (Victoriano-Romero & Figueroa-Castro, *datos no publicados*).

Sistema de estudio

Cedrela dugesii S. Watson (Meliaceae) es un árbol que puede alcanzar una altura de hasta 15 m, aunque por lo general no pasa de 10 m (Fig.3). El tronco primario llega a medir hasta 60 cm de longitud. La corteza del tronco es grisácea, lisa en estadio juvenil, pero fisurada en forma de placas rectangulares en la madurez. Las hojas son paripinnadas, miden de 10 a 55 cm de longitud incluyendo el peciolo. Los peciólulos se disponen de forma opuesta a subopuesta y tienen una longitud de 1 a 2 cm. Las hojas presentan de 3-5 (7) pares de foliolos, ovado - lanceolados, que miden de 3 a 17 cm de longitud y de 2 a 6.5 cm de ancho. Las inflorescencias son de tipo panícula, de entre 5 a 18 cm de largo y hasta 15 cm de ancho. Las flores se producen sobre pedicelos de 1 a 1.5 mm de largo. El cáliz es acopado, pubescente, con sépalos fusionados, de alrededor de 1.5 mm de largo, con 5 dientes triangulares cortos y anchos. La corola es tubular, con pétalos libres, aunque muy juntos, oblongos, de color verde con rojo, de 5 a 7 mm de largo y 1 mm de ancho, densamente cubiertos con una pubescencia blanquecina o ferrugínea. Los pétalos se unen en la base al androginóforo por medio de una carina. Las flores masculinas tienen 5 estambres inclusos. El androginóforo es anaranjado, de 2 mm de largo. Las flores femeninas tienen un ovario globoso, el estilo carnoso y alargado, de 2 a 2.5 mm de largo, con el estigma discoideo, a veces algo plano-convexo, de alrededor de 1 mm de ancho. Los frutos son cápsulas colgantes, leñosas, obovoides, de color café-rojizo, con lenticelas

blancas, de 2.5 a 4.5 cm de largo y de 1 a 2 cm de ancho (Fig. 3E). Las semillas son elípticas, de alrededor de 2 cm de largo y 5 mm de ancho, tienen un ala que se extiende hasta 2/3 partes de su superficie. La especie florece de marzo a junio y fructifica de abril a noviembre. Durante el periodo de sequía, los árboles pierden el follaje (Calderón & Germán, 1993; Fig. 3B).

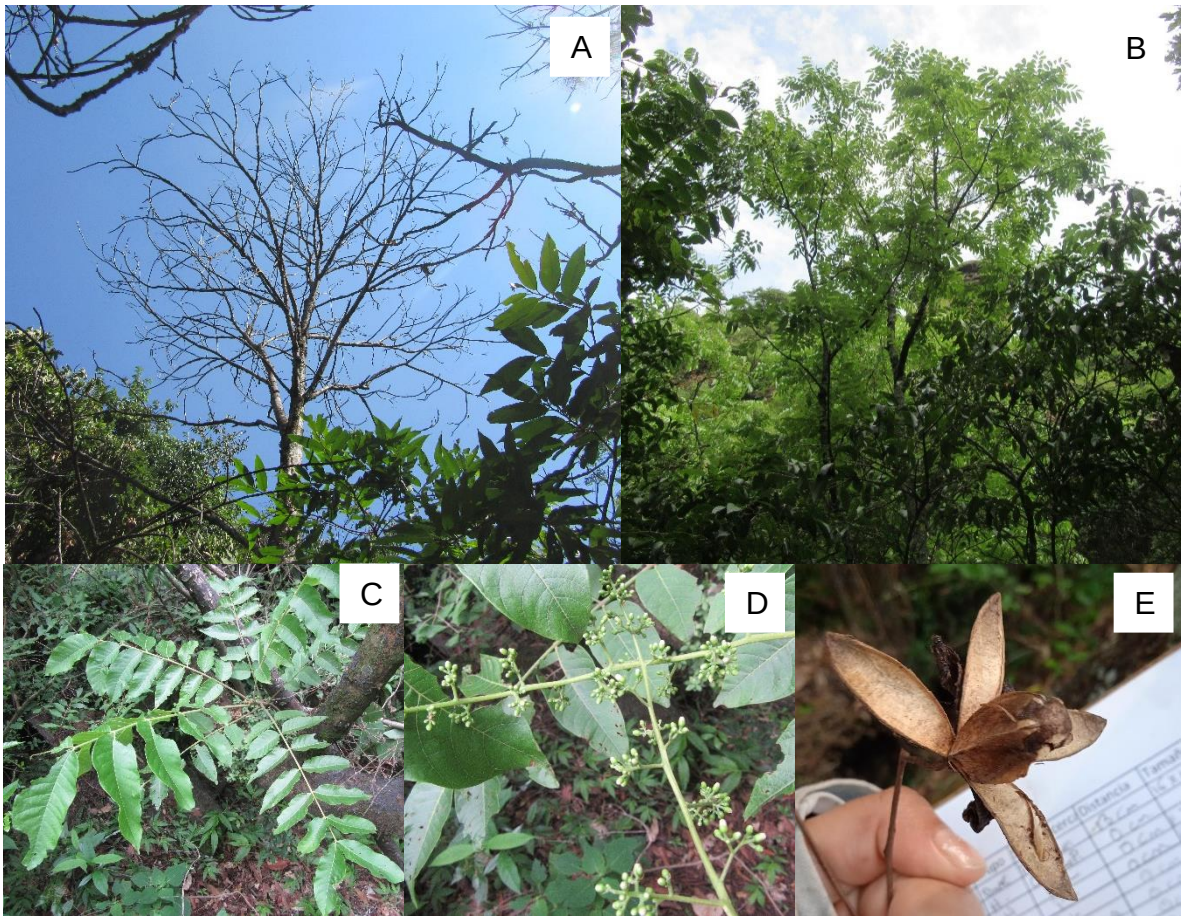

Figura 3. Características morfológicas de *Cedrela dugesii.* A. Copa del árbol durante la época seca. B. Árbol en época lluviosa. C. Hojas. D. Botones. E. Fruto (Fotos tomadas por Chico-Juárez, E. & Victoriano-Romero, E.).

La especie se distribuyen en el centro de México en suelos volcánicos, someros y afloramientos rocosos, en bosques de pino-encino en altitudes de 1800 a 2400 msnm extendiéndose a bosques tropicales caducifolios con altitudes más bajas (1500 msnm; Calderón & Germán, 1993; Pennington & Muellner, 2010). Esta

especie es el segundo árbol más abundante en el sitio de estudio (Victoriano-Romero & Figueroa-Castro, *datos no publicados*); sin embargo, *Cedrela dugesii* se encuentra reportada en la IUCN (2023) como especie en peligro crítico de extinción, ya que sus poblaciones son reducidas. Problema que se agrava aún más con el alto grado de transformación que presenta su hábitat, lo que promueve que esta especie tienda a la desaparición (Calderón & Germán, 1993; Rivera-Hernández & Espinosa-Henze, 2011; Encino-Ruiz *et al*., 2013; IUCN, 2023). Además el bosque mesófilo es uno de los ecosistemas más propensos a la perturbación (Williams-Linera *et al*., 2002); ejemplo de ello, es el correspondiente a la localidad de estudio en el estado de Morelos, el cual está muy fragmentado, por lo que representa una extensión muy pequeña limitada a laderas y barrancas húmedas (Contreras-MacBeath *et al*., 2006), lo que coloca a *Cedrela dugesii* en un estado altamente vulnerable.

Comunidad de plantas epífitas asociadas a Cedrela dugesii

En diciembre de 2021 se muestrearon las epífitas vasculares de todos los individuos de *C. dugesii* con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 5cm encontrados en un área de 0.25 ha. En esa área se encontraron 12 individuos de *C. dugesii.* Para determinar la estratificación vertical, cada hospedero se dividió en tres zonas de acuerdo con el método empleado para árboles de 10-15 m de altura, basado en la zonificación propuesta por Jonhanson (1974) y modificado por Bøgh (1992). Bajo esta metodología, la zona I corresponde al tronco principal; la zona II a las ramas del interior, y la zona III, a las ramas externas (Fig. 4; Vergara-Torres *et al*., 2010; Ruiz-Cordova *et al*., 2014; Cortés-Anzures, 2015). El acceso a los árboles se llevó a cabo con una escalera, así como con la técnica de ascenso de una sola cuerda (Jepson, 1998; Mitchell *et al.*, 2002), dependiendo de la altura de cada forofito muestreado. En cada una de las zonas se identificaron las especies de epífitas y se cuantificó el número de macollos [un grupo de rosetas (Bromeliaceae), hojas (Pteridofitas) o tallos (Orchidaceae, Piperaceae) de una sola especie, separado físicamente de otro grupo de su misma especie (Sandford, 1968)] de cada especie. Las especies de epífitas fueron identificadas en campo utilizando la guía de González-Rocha *et al*., (2016). Los helechos fueron

colectados para su posterior identificación con ayuda de la clave taxonómica de Mickel y Smith (2004). Las identificaciones fueron corroboradas revisando ejemplares de los herbarios HUMO y HUAP.

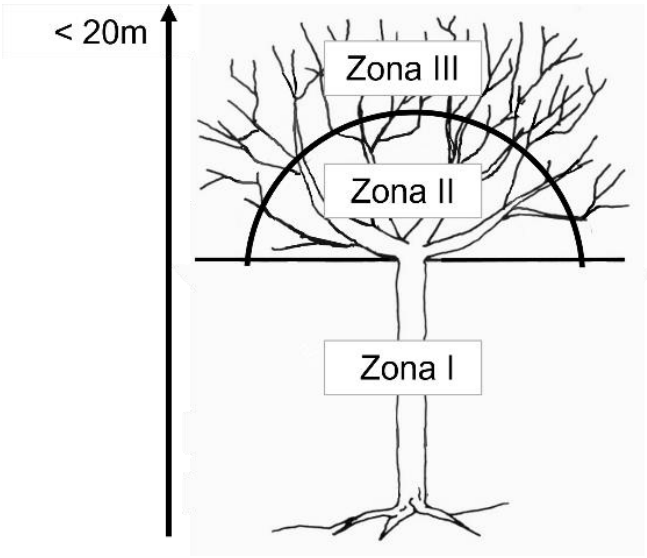

Figura 4. Zonificación de plantas hospederas empleada en el presente trabajo, en el que se utilizaron tres zonas (esquema modificado de Bøgh, 1992).

Las especies de epífitas fueron clasificadas siguiendo a Kress (1986): i) epífitas verdaderas; son plantas que pasan todo su ciclo de vida sobre otras plantas, por lo que no obtienen nutrientes del suelo; ii) epífitas causales; son especies que pueden tener el hábito epífito y madurar en el dosel, o el hábito terrestre y madurar en el suelo; y iii) epífitas accidentales; son especies que en estadio de plántula crecen como epífitas, pero no alcanzan la madurez en el dosel.

Para evaluar la importancia de distintos factores sobre la distribución vertical de las epífitas, para cada individuo se midió la altura, la inclinación y el diámetro de la rama en la que se encontraba, así como la cobertura vegetal y el diámetro a la altura del pecho (DAP). Para la altura se utilizaron cintas métricas, para los diámetros se utilizaron cintas diamétricas, mientras que para la inclinación de la rama se utilizó un clinómetro. La cobertura vegetal se estimó con un

densiómetro; para ello, se registró la cobertura en cuatro orientaciones distintas (norte, sur, este y oeste) en el punto en que se encontraba establecida cada epífita.

Análisis estadísticos

Con los datos obtenidos de los 12 árboles se determinó la riqueza, la abundancia, la composición, la dominancia y el índice de diversidad de Shannon-Wiener para toda la comunidad y por zonas verticales. Además, para conocer la eficiencia del muestreo y estimar la riqueza potencial de especies, se elaboró una curva suavizada de acumulación de especies de la comunidad en general, así como para cada zona. Las curvas se elaboraron en el programa EstimateS 9 y Statistica 8, empleando una aleatorización de 1,000 iteraciones. Una vez construidas las curvas, se estimó la riqueza esperada usando el modelo paramétrico de acumulación de especies de Michael-Menten (Soberón & Llorente, 1993). Este modelo, a diferencia de los no paramétricos, permite estimar la riqueza real que se espera encontrar en una comunidad y no solo en cada momento del muestreo; además, es el más utilizado para predecir la riqueza en comunidades de epífitas (Flores-Palacios & García-Franco, 2001).

La estructuración vertical de la riqueza y abundancia de los distintos grupos de epífitas encontrados se evaluó con un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías, usando como factores fijos las zonas y los grupos de epífitas (bromelias, helechos, orquídeas, peperomias y accidentales). Para ajustar a la normalidad, los datos de riqueza específica y abundancia se transformaron como $\sqrt{x+0.5}$ (Zar, 2010). Cuando el análisis resultó significativo, se realizaron pruebas de Tukey para establecer las diferencias entre grupos y zonas. El índice de diversidad se comparó entre zonas con pruebas de *t*-Hutcheson (Zar, 2010). Para determinar la dominancia de especies en toda la comunidad de epífitas vasculares y entre las zonas se realizaron curvas de rango-abundancia. Además, para evaluar si la composición de la comunidad difirió entre zonas, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés) utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis y la abundancia de epífitas por

grupos. Posteriormente, se aplicó un PERMANOVA para conocer si existían diferencias significativas entre zonas. Además, se estimó el índicie de similitud de Sorensen entre pares de zonas. Por último, para conocer la importancia de distintas características ambientales [diámetro a la altura del pecho del forofito (DAP), altura, diámetro e inclinación de la rama del forofito, así como cobertura vegetal] sobre la distribución de los distintos grupos de epífitas a lo largo de *C. dugesii*, se realizó un análisis de componentes principales (PCA; Jhonson & Wichern, 2002). Estos análisis se realizaron en el programa Past 3.21 (Hammer *et al.*, 2001).

7. Resultados

Comunidad de epífitas vasculares asociadas a Cedrela dugesii

En total, se registraron 698 individuos, pertenecientes a 23 especies y 10 familias vegetales (Tabla 3). El índice de diversidad de la comunidad de epífitas asociadas a *C. dugesii* fue de 2.09. La familia más numerosa fue Bromeliaceae (495 individuos; 71%) seguida de Polypodiaceae (156 individuos; 22.3%). El resto de las familias registradas estuvieron representadas por entre 1 y 22 individuos. De manera similar, las especies con mayor abundancia fueron *Tillandsia capitata* (254 individuos; 36.38%), *Pleopeltis furfuracea* (65 individuos; 9.31%), *P. polypodioides* (55 individuos; 7.8%), *T. makoyana* (39 individuos; 5.58%) y *Pecluma ferruginea* (34 individuos; 4.87%) así como el complejo *Tillandsia* spp. (150 individuos; 24.48%). El resto de las especies estuvieron representadas por menos de 25 individuos cada una. De la comunidad de epífitas, 70% (15 especies, además del complejo *Tillandsia* spp) fueron epífitas verdaderas, 13% (3 especies) fueron facultativas y 17% (4 especies) accidentales (Tabla 3).

Tabla 3. Listado de las especies de epífitas encontradas sobre 12 individuos de *Cedrela dugesii* en un fragmento de bosque mesófilo de montaña en Amatlán de Quetzalcóatl, Tepoztlán, Morelos. Se muestra la abundancia de cada especie en cada una de las zonas del árbol. *= individuos del género *Tillandsia* que no se pudieron identificar al nivel de especie.

Especie	Tipo de epífita	Zona		
		I	II	III
Pteridofitas				
Nephrolepidaceae				
Nephrolepis undulata (Afzel. Ex Sw.) J. Sm.	Causal	1	0	0
Polypodiaceae				
Pecluma ferruginea (M.Martens & Galeotti) M.G.Price	Causal	34	0	0
Pleopeltis acicularis (Weath.) A.R.Sm. & T. Krömer	Verdadera	22	29	4
Pleopeltis furfuracea (Schltdl. & Cham.) A.R.Sm. & Tejero	Verdadera	2	52	11
Pleopeltis polylepis T.Moore	Verdadera	1	0	1
Pteridaceae				
Adiantum andicola Liebm.	Causal	1	0	0
Espermatofitas				
Araliaceae				
Oreopanax peltatus Linden ex Regel	Accidental	3	0	0
Bromeliaceae				
Tillandsia sp.*	Verdadera	1	63	86
Tillandsia achyrostachys E.Morren	Verdadera	0	4	2
Tillandsia capitata Griseb	Verdadera	6	71	168
Tillandsia caput-medusae E.Morren	Verdadera	0	0	3
Tillandsia circinnatioides Matuda	Verdadera	0	2	3
Tillandsia hubertiana Matuda	Verdadera	0	2	12
Tillandsia ionantha Planch	Verdadera	0	0	4

Tabla 3. Continuación.

Especie	Tipo de epífita	Zona		
		I	II	III
Tillandsia makoyana Baker	Verdadera	0	2	37
Tillandsia recurvata (L.) L.	Verdadera	0	4	13
Tillandsia schiedeana Steud.	Verdadera	0	3	8
Viridantha atroviridipetala (Matuda) Espejo	Verdadera	0	0	1
Myrtaceae				
Eugenia crenularis Lundell	Accidental	6	0	0
Orchidaceae				
Prosthechea linkiana (Klotzsch) W.E. Higgins	Verdadera	5	7	0
Piperaceae				
Peperomia tetraphylla Hook. & Arn.	Verdadera	12	8	2
Poaceae				
Oplismenus burmanni (Retz.) P.Beauv.	Accidental	1	0	0
Polemoniaceae				
Bonplandia geminiflora Cav.	Accidental	1	0	0
Total		96	247	355

La curva de acumulación de especies de toda la comunidad de epífitas asociadas a *C. dugesii* mostró un patrón no asintótico (Fig. 5), por lo tanto, aún faltan especies por descubrir. El modelo Michel-Menten indica que aún faltan 5 especies más por observar.

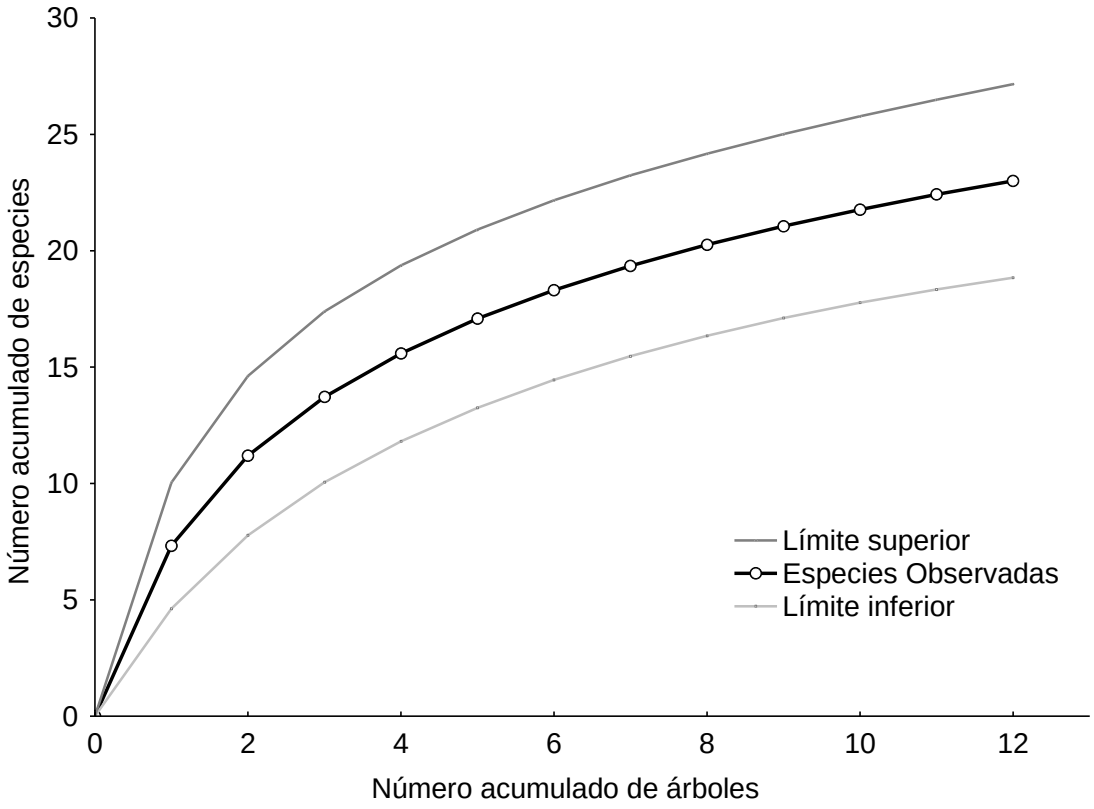

Figura 5. Curva de acumulación de especies de la comunidad de epífitas vasculares asociadas a *Cedrela dugesii.*

La curva rango - abundancia de toda la comunidad de epífitas vasculares mostró una clara dominancia de algunas especies (Fig. 6). Las especies con mayor dominancia fueron *Tillandsia capitata*, *Pleopeltis furfuracea*, *P. acicularis* y *T. makoyana* y el complejo *Tillandsia* spp. Por el contrario*, Bonplandia geminiflora*, *Oplismenus burmanni*, *Adiantum andicola*, *Nephrolepis undulata*, y *Viridantha atroviridipetala* estuvieron representadas por un solo individuo cada una. De estas, solo la última es epífita verdadera.

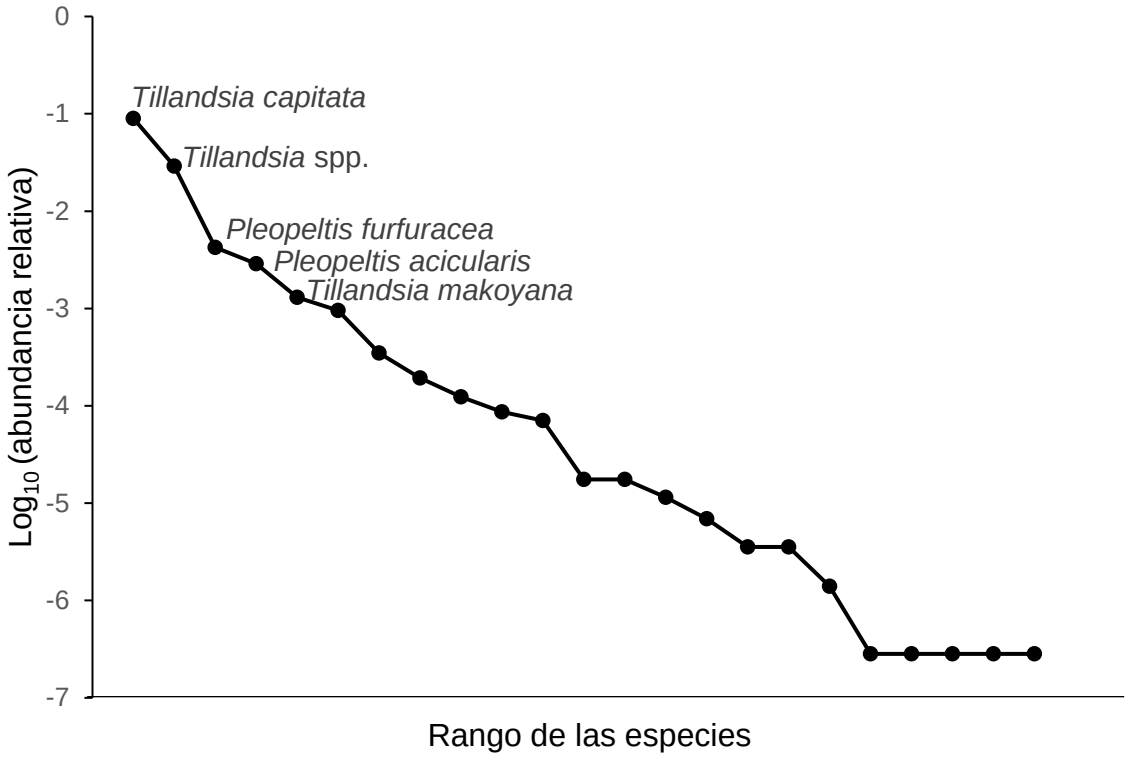

Figura 6. Curva rango-abundancia de la comunidad de epífitas vasculares asociadas a *Cedrela dugesii.* Se muestran las cinco especies con mayor dominancia dentro de la comunidad.

Estratificación vertical de epífitas vasculares

La comunidad de epífitas vasculares de la zona I estuvo conformada por 14 especies pertenecientes a 10 familias vegetales (Tabla 3). La familia con mayor

riqueza de especies fue Polypodiaceae (4 especies, 40%). Dentro de esta familia, tres de las cuatro especies de helechos pertenecen al género *Pleopeltis*. Estas especies fueron *P. acicularis*. *P. furfuracea*.y *P. polylepis* El resto de las familias estuvo representado por dos o menos especies. En la zona II se encontraron 12 especies de epífitas vasculares, pertenecientes a las familias Bromeliaceae, Orchidaceae, Piperaceae y Polipodiaceae (Tabla 3). La familia Bromeliaceae presentó la mayor riqueza de especies (8, 66%), todas pertenecientes al género *Tillandsia*. Por último, la zona III estuvo conformada por 15 especies, pertenecientes a las familias Bromeliaceae, Piperaceae y Polypodiaceae (Tabla 3). La familia Bromeliaceae tuvo la mayor riqueza de especies (11, 73.33%), de las cuales, 10 (90%) corresponden al género *Tillandsia*. Las epífitas verdaderas se distribuyeron en todas las zonas, pero fueron más frecuentes en la zona III (15 especies, 65.21%), mientras que en la zona I fueron menos frecuentes (7 especies, 30.43%). En la zona II se encontraron 12 especies (52.17%) de epífitas verdaderas. Las epífitas causales (3 especies, 13.04%) y accidentales (4 especies, 17.39%) solo se encontraron en la zona I (Tabla 3).

El ANOVA de dos vías reveló un efecto significativo del grupo de epífitas ($F_{4, 165}$= 25.55, P< 0.001) y de la interacción grupo × zona ($F_{8, 165}$= 8.63, P< 0.001), pero no de la zona ($F_{2, 165}$= 0.93, P > 0.05) sobre la riqueza promedio de especies de epífitas (Figs. 7, 8). Las bromelias tuvieron una riqueza específica promedio por individuo (4.08 ± 0.79 especies) significativamente mayor al resto de los grupos de epífitas (Fig. 7). Por su parte, la riqueza específica promedio de helechos (2.08 ± 0.41 especies) por árbol fue significativamente mayor a la riqueza de orquídeas (0.33 ± 0.14 especies), peperomias (0.33 ± 0.14 especies) y accidentales (0.41 ± 0.19 especies). La riqueza promedio de estos tres grupos de epífitas no fue significativamente diferente entre sí (Fig. 7).

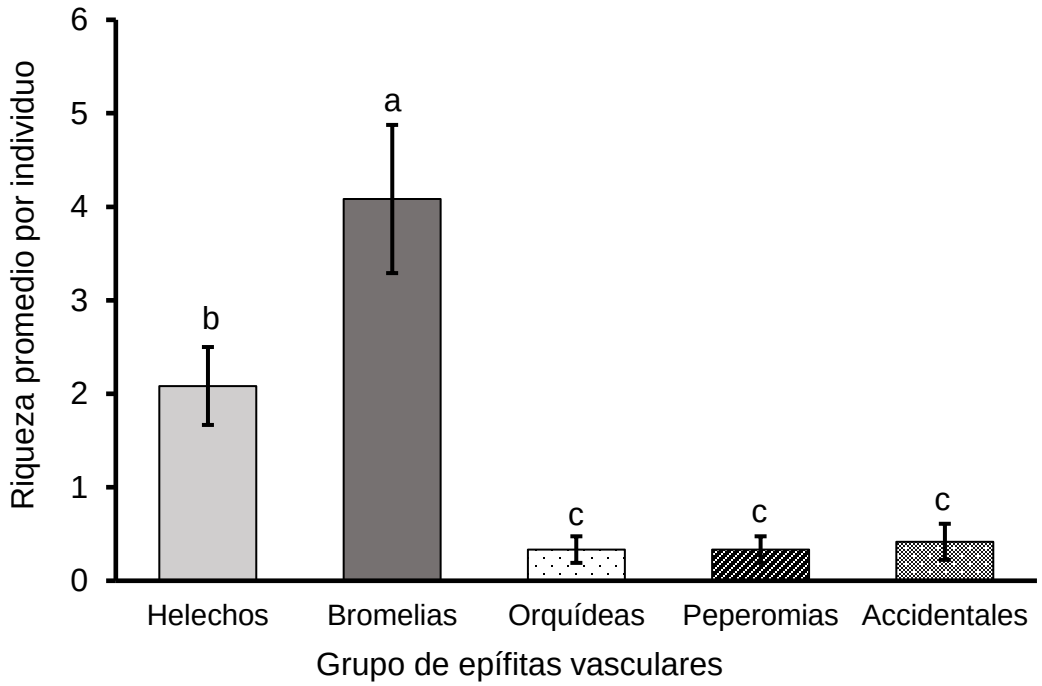

Figura 7. Riqueza promedio de especies ($\bar{x}$ ± e.e.) de epífitas vasculares asociadas a *Cedrela dugesii.* Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos de epífitas.

La riqueza promedio de especies de bromelias fue significativamente mayor en las zonas II (2.08 ± 0.57) y III (3.83± 0.79 especies) en comparación con la zona I (0.41 ± 0.19 especies). La riqueza promedio de especies del resto de los grupos de epífitas no difirió significativamente entre zonas. En la zona I, la riqueza promedio de helechos fue significativamente mayor (1.5 ± 0.41 especies) que la riqueza de las orquídeas (0.16 ± 0.11 especies) y las peperomias (0.16 ± 0.11 especies), pero no difirió de la observada para bromelias (0.41 ± 0.19 especies) y epífitas accidentales (0.41± 0.25 especies; (Fig. 8). En la zona II, la riqueza promedio de bromelias (2.08 ± 0.57 especies) fue significativamente mayor que la riqueza de orquídeas (0.33 ± 0.14 especies), peperomias (0.25 ± 0.13 especies) y accidentales (0.0 ± 0.0), pero no difirió significativamente de la riqueza de los helechos (1.0 ± 0.30 especies). La riqueza promedio de helechos, orquídeas, peperomias y accidentales no difirió significativamente dentro de esta zona. Por

último, en la zona III, la riqueza de las bromelias (3.83± 0.79 especies) fue significativamente mayor que la del resto de los grupos, cuya riqueza no difirió significativamente entre sí (Fig. 8).

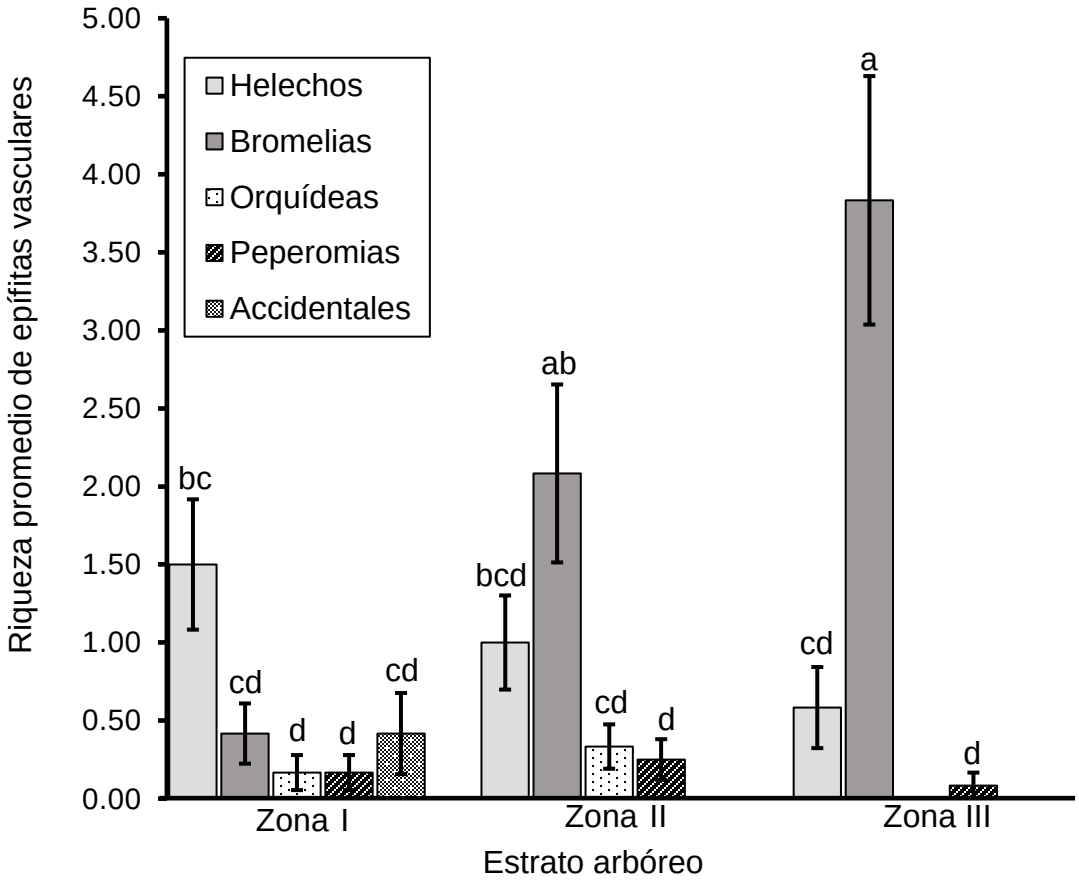

Figura 8. Riqueza promedio de especies ($\bar{x}$ ± e.e.) de distintos grupos de epífitas vasculares a lo largo de un gradiente vertical en individuos de *Cedrela dugesii*. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos de epífitas y zonas.

Las curvas de acumulación de especies por zona mostraron que la zona II es la que más se acerca a la asíntota, en comparación con el resto de las zonas (Fig. 9). Los resultados del estimador Michel-Menten indican que la riqueza de especies registrada en esa zona corresponde al 78.94% de las especies existentes, por lo que solo faltarían tres especies (19.7%) por descubrir (Tabla 4).

En la zona I, el estimador indica que se encontró el 58.72% de las especies y que faltan por descubrirse nueve especies más (37.75%). Esta es la zona en la que faltan más especies por observar (Tabla 4). Por último, en la zona III se encontró el 76.78% de las especies de epífitas y según el estimador, solo faltan cuatro especies más por encontrar (20.44%) (Tabla 4).

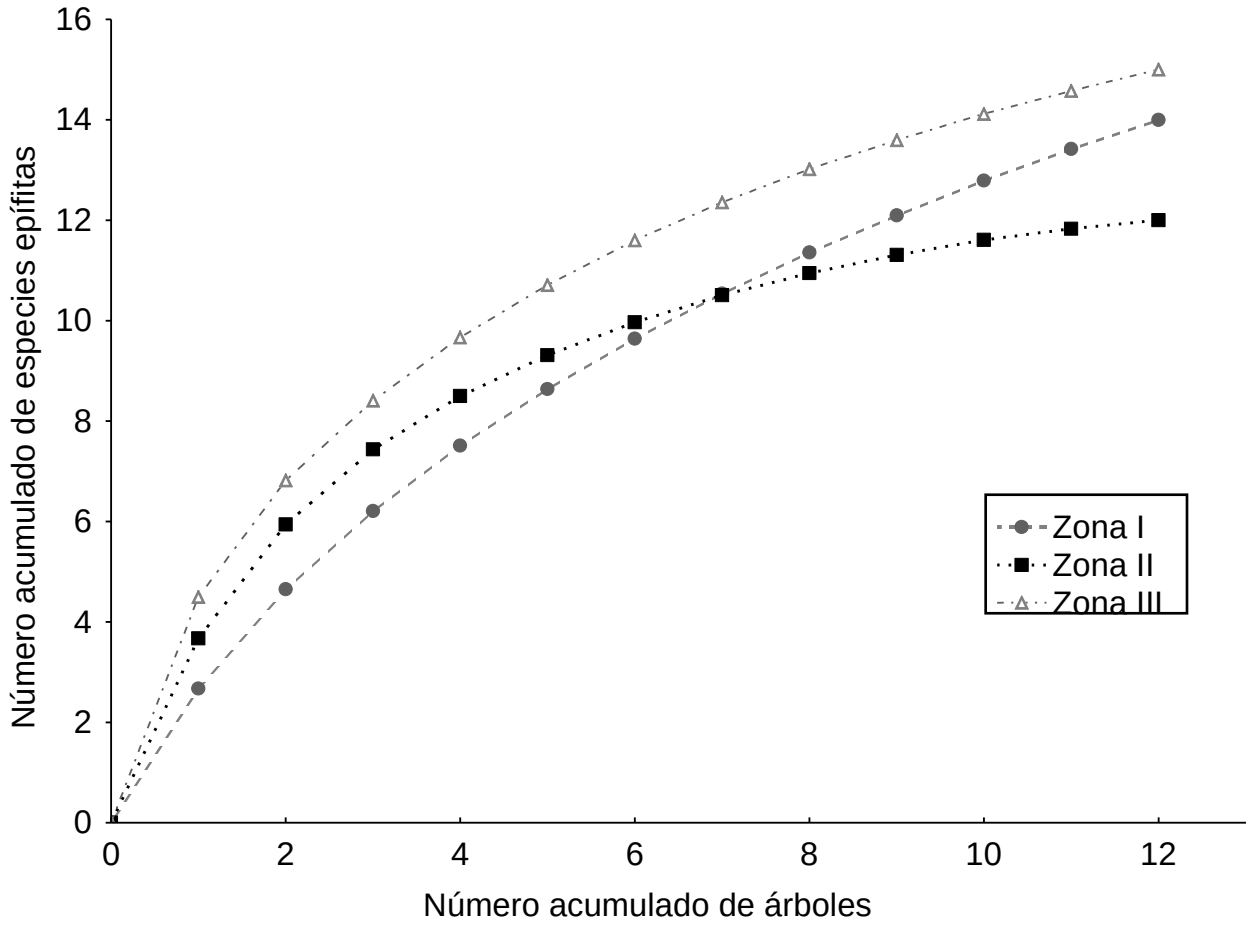

Figura 9. Número acumulado de especies de epífitas vasculares observadas a lo largo de un gradiente vertical en *Cedrela dugesii.*

Tabla 4. Número de especies de epífitas vasculares observadas y estimadas de acuerdo con el modelo Michael Menten en cada una de las zonas en que se dividieron los individuos de *Cedrela dugesii*.

Zona	**Número de especies**	
	Observadas	Estimadas
I	14	23.84
II	12	15.2
III	15	19.56

En cuanto a la abundancia de epífitas vasculares, en la zona I se encontraron 96 individuos, siendo los helechos de la familia Polypodiaceae los más abundantes (59 individuos, 61.4%), seguidos por la Familia Piperaceae (12 individuos, 12.5%; Tabla 3). El resto de las familias presentó menos de 10 individuos en esta zona. Las especies más abundantes fueron los helechos *Pecluma ferruginea* (34 individuos, 35.41%), *Pleopeltis acicularis* (Polypodiaceae; 22 individuos, 22.91%) y *Peperomia tetraphylla* (Piperaceae; 12 individuos, 12.5%). En la zona II se encontraron 247 individuos de epífitas vasculares. Bromeliaceae fue la familia más abundante (151 individuos; 61.13%), seguida de la familia Polypodiaceae (81 individuos, 32.79%). Las especies más abundantes en esta zona fueron *Tillandsia capitata* (Bromeliaceae; 71 individuos, 28.74%), y *Pleopeltis furfuracea* (Polypodiaceae; 52 individuos; 21.05%), así como el complejo *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae; 61 individuos, 24.64%). Por último, en la zona III se registró la mayor abundancia de epífitas vasculares (355 individuos). La familia Bromeliaceae fue la más abundante (337 individuos, 94.92%), siendo *Tillandsia capitata* (168 individuos, 47.32%), y *Tillandsia makoyana* (39 individuos, 10.98%) las especies más abundantes junto con el complejo *Tillandsia* spp. (86 individuos, 24.22%).

De manera similar a los resultados obtenidos para la riqueza de especies, la abundancia promedio de epífitas también fue significativamente afectada por el

grupo de epífitas ($F_{4, 165}$= 17.5, P< 0.001) y por la interacción entre el grupo y la zona ($F_{8, 165}$= 6.81, P< 0.001) (Figs. 10, 11), pero no por la zona ($F_{2, 165}$= 1.76, P> 0.05). La abundancia promedio de bromelias (41.25 ± 15.4 individuos) por árbol fue significativamente mayor a la abundancia del resto de los grupos. Los helechos tuvieron una abundancia promedio (13.16 ± 4.11 individuos) significativamente mayor a la de orquídeas (1 ± 0.56 individuos), peperomias (1.8 ± 0.92 individuos) y accidentales (0.91 ± 0.58 individuos) (Fig. 10). La abundancia promedio de estos últimos tres grupos no difirió entre sí (Fig. 10).

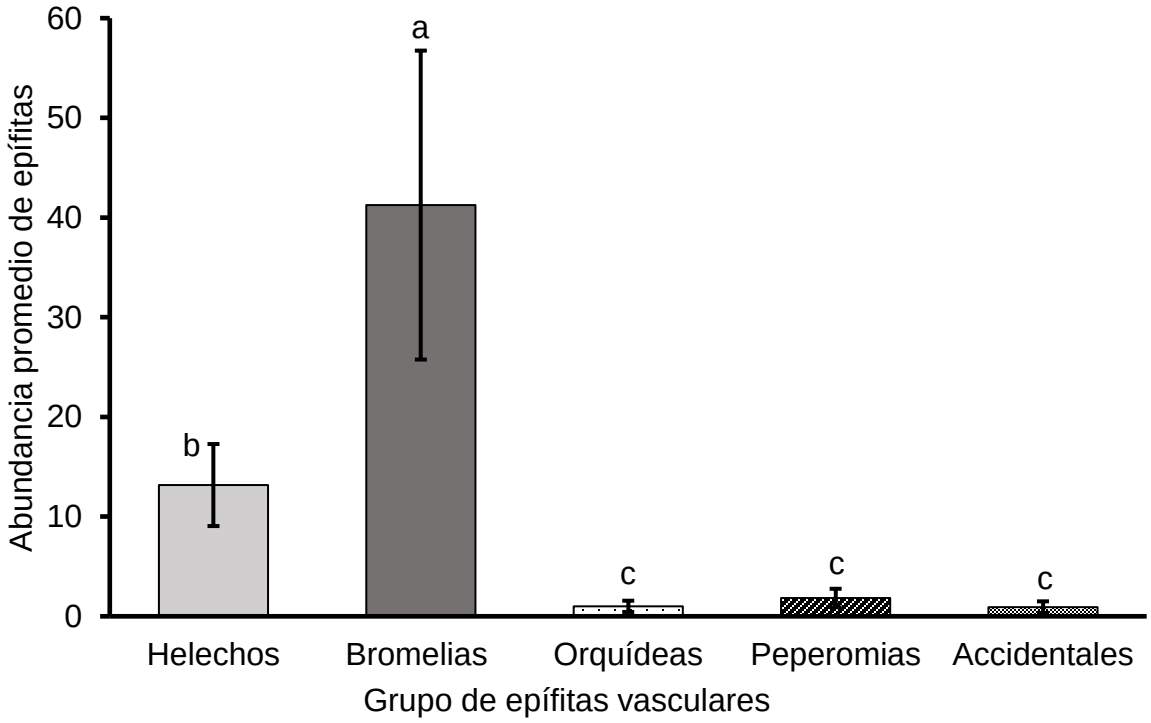

Figura 10. Abundancia promedio ($\bar{x}$ ± e.e.) de distintos grupos de epífitas vasculares asociados a *Cedrela dugesii*. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos de epífitas.

Solo la abundancia promedio de las bromelias difirió significativamente entre las tres zonas. La zona III tuvo una abundancia promedio de bromelias (28.08 ± 11.01 individuos) significativamente mayor que las otras dos zonas. Por el

contrario, la zona I tuvo significativamente menos bromelias (0.58 ± 0.35 individuos) de las registradas en las otras dos zonas. La zona II tuvo una abundancia intermedia de bromelias, registrándose un promedio de 12.58 ± 6.75 individuos por árbol (Fig. 11). La abundancia del resto de los grupos de epífitas no difirió significativamente entre zonas (Fig. 11). En la zona I, la abundancia promedio de los grupos de epífitas no difirió significativamente. En la zona II, la abundancia promedio de bromelias (12.58 ± 6.75 individuos) y helechos (6.75 ± 2.59 individuos) fue significativamente mayor a la del resto de los grupos. La abundancia promedio de orquídeas (0.58 ± 0.28 individuos), peperomias (0.66 ± 0.49 individuos) y accidentales (0.0 ± 0.0) no difirió significativamente entre sí en esta zona. Por último, en la zona III la abundancia promedio de las bromelias (28.08 ± 11.01 individuos) fue significativamente mayor a la del resto de los grupos, cuya abundancia no difirió significativamente entre sí (Fig. 11).

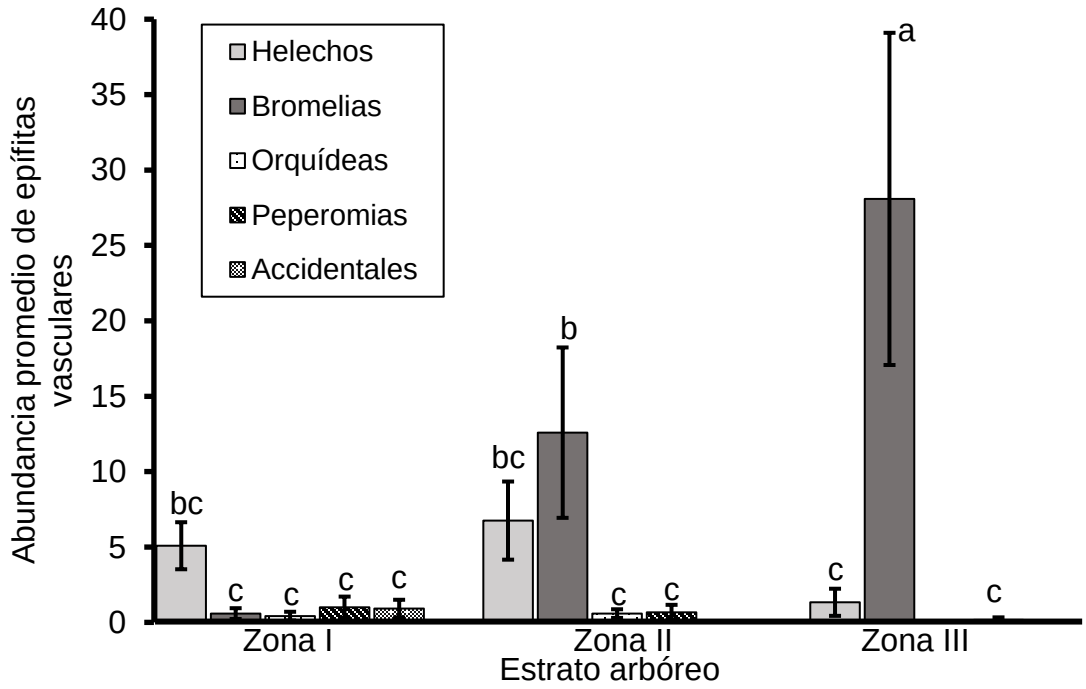

Figura 11. Abundancia promedio ($\bar{x}$ ± e.e.) de distintos grupos de epífitas vasculares a lo largo de un gradiente vertical en individuos de *Cedrela dugesii*. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos de epífitas y zonas.

El índice de diversidad de la comunidad de epífitas de la ZIII fue significativamente menor (H= 1.62; $t_{598.11}$= 1.99, P< 0.05) al de las zonas I (H= 1.94) y II (H= 1.80; Fig. 12). No se encontraron diferencias significativas en el índice de diversidad entre las zonas I y II (t_{154}= 1.11, P> 0.05; Fig. 12).

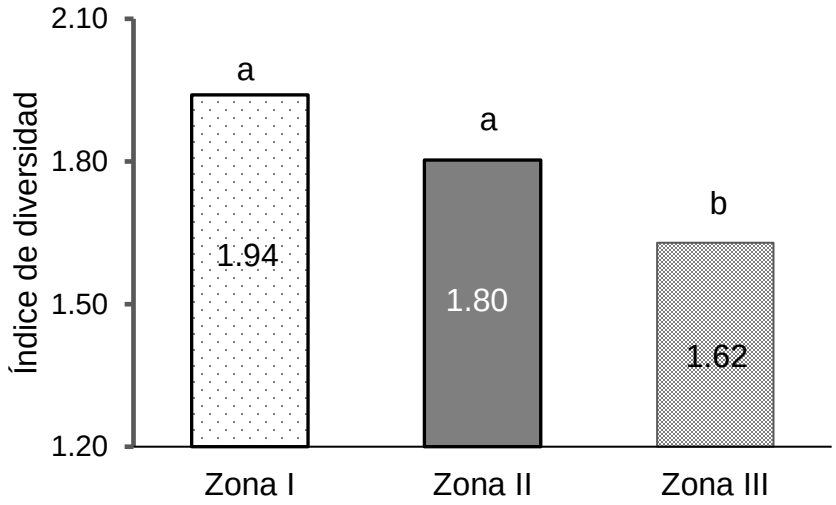

Figura 12. Índice de diversidad de Shannon-Wiener de las comunidades de epífitas vasculares asociadas a *Cedrela dugesii* en diferentes zonas de un gradiente vertical. Letras distintas indican diferencias significativas entre zonas.

Las curvas rango-abundancia muestran que las comunidades de epífitas vasculares de las tres zonas presentan una fuerte dominancia (Fig. 13). Las tres especies más dominantes en la zona I fueron los helechos *Pecluma ferruginea* y *Pleopeltis acicularis* pertenecientes a la familia Polypodiaceae, y la piperácea *Peperomia tetraphylla*. Por su parte, las bromelias *Tillandsia capitata* y el complejo *Tillandsia* spp. fueron las más dominantes tanto en la zona II como en la zona III. La tercera especie dominante en la zona II fue el helecho *Pleopeltis furfuracea*, mientras que en la zona III fue la bromelia *Tillandsia makoyana* (Fig. 13).

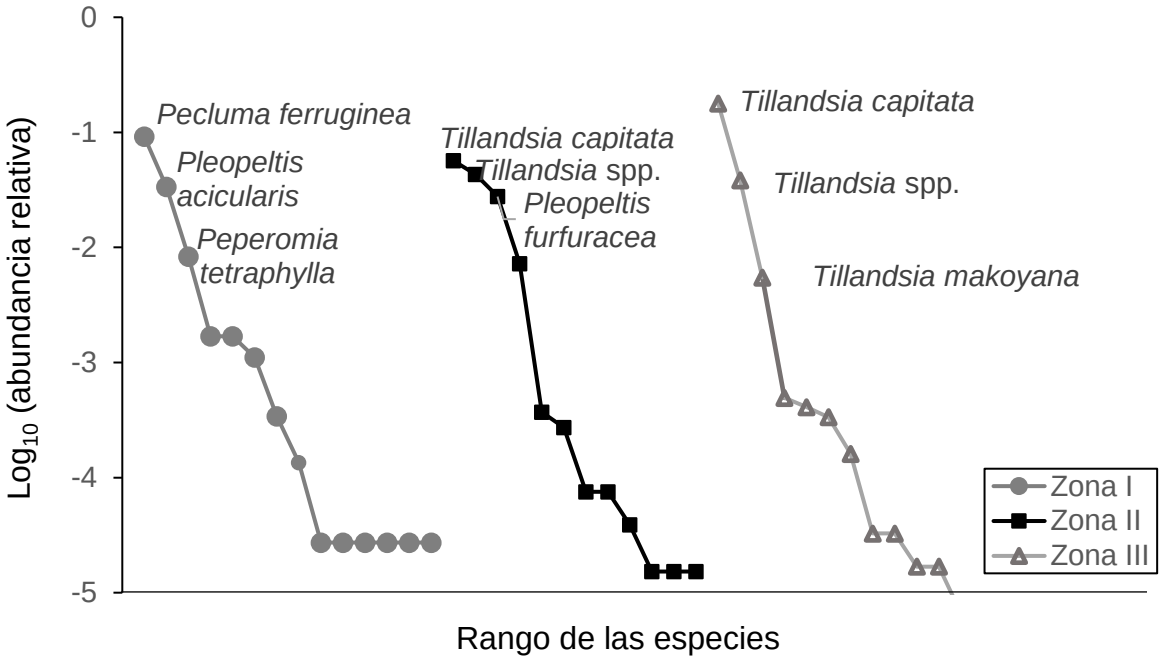

Figura 13. Curvas rango-abundancia de las comunidades de epífitas vasculares asociadas a *Cedrela dugesii* a lo largo de un gradiente vertical. Para cada zona se indica el nombre de las tres especies de epífitas vasculares más dominantes.

La composición de especies de la comunidad de epífitas vasculares asociadas a *C. dugesii* muestra algunas diferencias entre zonas. Los resultados del NDMS y del análisis de PERMANOVA indicaron que la composición de especies de la zona I es significativamente distinta a la que se presenta en la zona III, mientras que la zona II no difiere de ninguna de las otras dos zonas ($F_{10,\ 19}$= 3.48, P< 0.001; Fig. 14). Se encontró un índice de similitud de Sörensen de 81.4% entre las zonas II y III (Fig. 15). La zona I presenta una similitud de 46.1% y de 41.3% con las zonas II y III, respectivamente (Fig. 15).

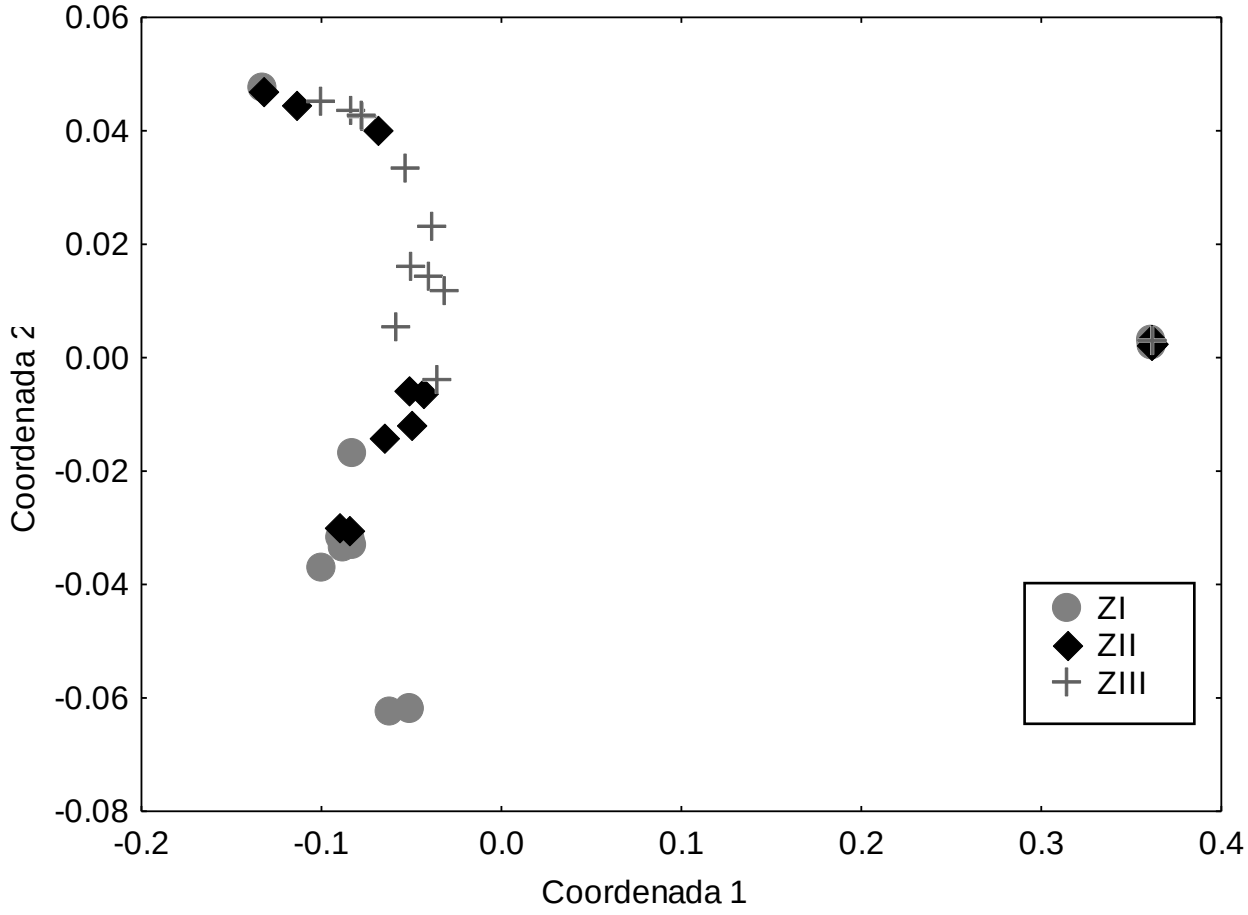

Figura 14. Composición de especies de las comunidades de epífitas vasculares asociadas a *Cedrela dugesii* en un gradiente vertical.

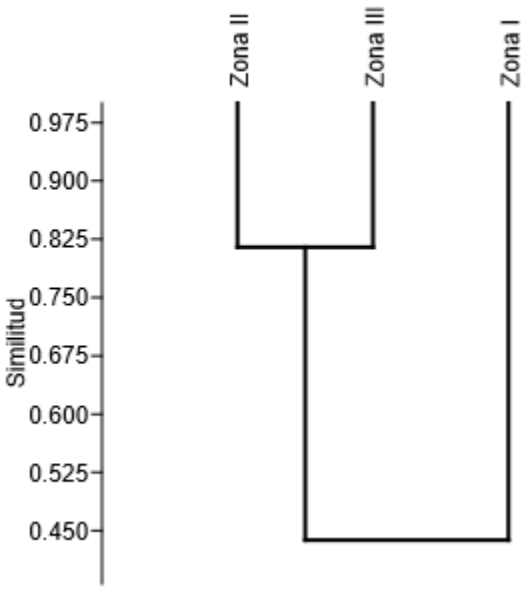

Figura 15. Índice de similitud de Sörensen entre las comunidades de epífitas vasculares encontradas en tres zonas a lo largo de un gradiente vertical de *Cedrela dugesii*.

En cuanto a las características de los árboles, las epífitas distribuidas en la zona I estuvieron a la menor altura, pero sobre las ramas más gruesas, tendientes a la verticalidad y con mayor cobertura vegetal (Tabla 5). Las epífitas de la zona II estuvieron en ramas de los árboles con valores intermedios en las cuatro variables medidas (Tabla 5). Por último, las epífitas distribuidas en la zona III se ubicaron en las ramas más altas, pero con los valores promedio más bajos de diámetro e inclinación (tendiente a la horizontal) de las ramas y de cobertura vegetal (Tabla 5). Por último, el DAP promedio de los 12 los forofitos de *Cedrela dugesii* muestreados fue de 26.6 ± 3.44 cm.

Tabla 5. Valores promedio ($\bar{x}$ ± e.e.) de las variables de *Cedrela dugesii*, sobre las que se encontraron las epífitas. Se muestra el valor promedio general y los valores por zona.

Zona	**Variables**			
	Altura (m)	Diámetro de la rama (cm)	Inclinación de la rama (°)	Cobertura vegetal (%)
I	2.3 ± 0.27	25.36 ± 1.01	48.50 ± 3.48	81.90 ± 1
II	9.40 ± 0.18	10.49 ± 0.27	43.93 ± 1.70	70.17 ± 0.77
III	11.30 ± 0.16	2.69 ± 0.06	31.72 ± 1.58	65.68 ± 0.63
Total	9.39 ± 0.15	8.57 ± 0.33	69.50 ± 0.48	38.35 ± 1.14

Los resultados del análisis de componentes principales (PCA) mostraron que el primer (CP1) y segundo (CP2) componentes explicaron 48.37% y 23.55% de la varianza, respectivamente. En conjunto, los dos primeros componentes explican el 71.9 % de la varianza (Tabla 6). Para el CP1, el diámetro de la rama (r= 0.72) y la cobertura vegetal (r= 0.78) se asocian positivamente con la distribución de las epífitas; mientras que la altura se asocia negativamente (r= -0.91; Tabla 6; Fig. 16). Para el CP2, el diámetro a la altura del pecho se asoció positivamente (r= 0.79) con la distribución de las epífitas (Tabla 6; Fig. 16). No se observan grupos claramente separados; sin embargo, las bromelias ocupan las ramas más altas y con menor diámetro, más expuestas a la luz y se encontraron en los forofitos de mayor tamaño. Los helechos se distribuyen en ramas de varios tamaños, pero con mayor tendencia a las ramas más gruesas, a menor altura, ubicadas en zonas con mayor cobertura vegetal. Las orquídeas y peperomias encontradas en este trabajo se registraron principalmente en las ramas más gruesas y una mayor cobertura vegetal.

Tabla 6. Valores de correlación entre las variables del PCA en los árboles de *Cedrela dugesii*. En negritas se muestran los valores de correlación mayores a 0.7.

Variable	**Componente 1**	**Componente 2**
Altura	**-0.91**	0.25
Diámetro de la rama	**0.72**	0.42
Cobertura vegetal	**0.78**	0.07
Diámetro a la altura del pecho	-0.49	**0.79**
Inclinación de la rama	0.45	0.54

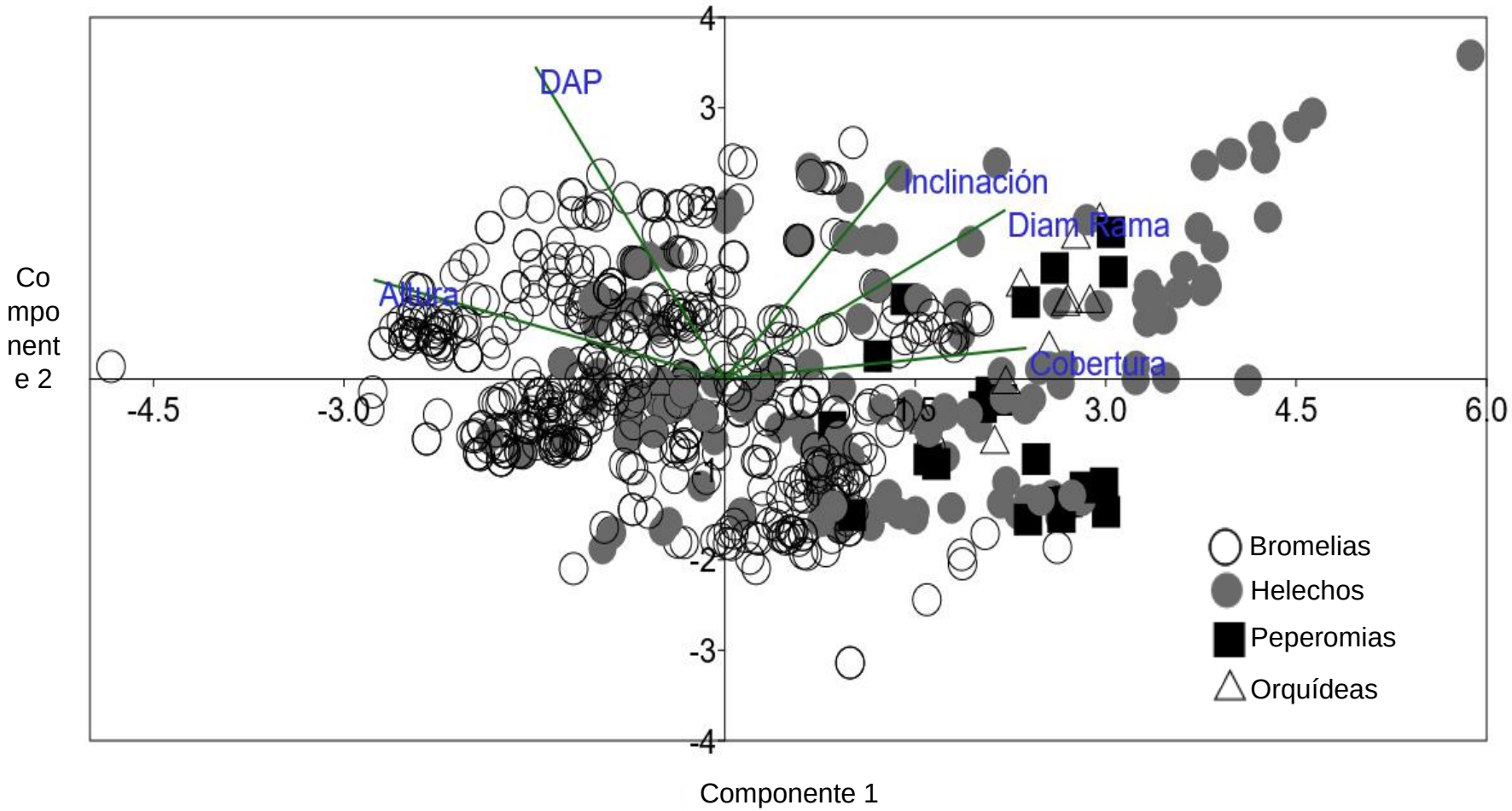

Figura 16. Análisis de componentes principales (PCA) de las características de árboles de *Cedrela dugesii* (diámetro a la altura del pecho; altura, diámetro e inclinación de la rama, y cobertura vegetal) medidas para cada una de las epífitas vasculares registradas.

6. Discusión

6.1. Comunidad de epífitas vasculares asociadas a Cedrela dugesii

En el presente estudio se encontró que la comunidad de epífitas vasculares asociadas a *Cedrela dugesii* en el bosque mesófilo de montaña de la localidad de Amatlán de Quetzalcóatl, en el estado de Morelos, está compuesto por 23 especies pertenecientes a 10 familias distintas. Esta riqueza de especies es similar a la reportada en distintos estudios en los que se han considerado varias especies de forofitos en conjunto, tanto en otros tipos de bosques (17 – 308 especies; ter Steege & Cornelissen, 1989; Acebey & Krömer, 2001; Krömer *et al.*, 2007; Hirata *et al*., 2008; Hurtado-Alza *et al*., 2017; Jiménez-López *et al.*, 2017; Santana *et al*., 2017; Flores-Argüelles *et al*., 2022), como en bosques mesófilos de montaña (23 – 134 especies; Bøgh, 1992; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Mora-Olivo *et al*., 2018; Francisco *et al*., 2019; Thomas & Jameson, 2020). De manera similar, la riqueza de especies reportada en el presente estudio también coincide con la reportada en estudios enfocados en una sola especie de forofito (7 – 97 especies; Werneck & Espírito-Santo, 2002; Einzmann *et al*., 2015; Woods *et al*., 2015; Nadège *et al*., 2017), aunque ninguno de ellos corresponde a árboles distribuidos en bosques mesófilos. La baja riqueza de especies encontrada en el presente trabajo en comparación con los estudios mencionados puede deberse al número de árboles muestreados para describir a la comunidad de epífitas asociadas. Por ejemplo, en un bosque húmedo tropical se encontraron 97 especies asociadas a 61 individuos del forofito *Virola koschnyi* (Myristicaceae), esto es, en cada individuo muestreado habría un promedio de 1.59 especies de epífitas (Woods *et al*., 2015). En el presente estudio, el promedio de especies de epífitas asociadas a cada individuo de *C. dugesii* muestreados es de 1.91. De acuerdo con esto, *C. dugesii* presenta una alta riqueza comparado con *V. koschnyi*.

Otra posible explicación a la baja riqueza de especies de epífitas asociadas a *C. dugesii* en comparación con otros forofitos es su condición caducifolia. En especies perennifolias se ha registrado una riqueza de epífitas vasculares de entre 8 y 97 especies (Einzmann *et al*., 2015; Nadège *et al*., 2017; Woods *et al*., 2015).

En contraste, Einzmann *et al*., (2015) reportaron que la riqueza promedio por forofito de dos especies caducifolias con una altura de hasta 35 m, *Pseudobombax septenatum* (Malvaceae) y *Cavanillesia platanifolia* (Malvaceae) fue de 4 y 1.4 especies, respectivamente (Einzmann *et al*., 2015). Considerando que *C. dugesii* tiene una altura máxima de 15m (Calderón & Germán, 1993), la riqueza de epífitas asociadas a ella es relativamente alta. Se sabe que el tamaño del forofito se relaciona positivamente con la riqueza de epífitas, ya que incrementa el espacio de colonización (Flores-Palacios & García-Franco, 2006). Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente estudio sugieren que no es el único factor involucrado.

Por otro lado, la abundancia de epífitas registradas (698 individuos) sobre *C. dugesii* fue similar a la reportada en otros trabajos realizados en distintos tipos de vegetación (432-15,520; Bøgh, 1992; Krömer *et al*., 2007; Santana *et al*., 2017; Hurtado-Alza *et al.*, 2017; Hernández-Pérez *et al*., 2018; Robles-Molina *et al*., 2018; Fardhani *et al*., 2020; Román-Rodríguez, 2021), aunque fue menor a la registrada en otros bosques mesófilos (3,445-115,069; Bøgh, 1992; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Mora-Olivo *et al*., 2018; Francisco *et al*., 2019; Thomas & Jameson, 2020). La menor abundancia encontrada respecto a lo registrado en otros bosques mesófilos puede deberse a que, en el presente estudio, el censo de epífitas solo se hizo sobre una especie de hospedero, mientras que en los otros estudios se consideraron entre 10 y 24 especies de forofitos. Sin embargo, la abundancia de epífitas asociadas a *C. dugesii* es similar a lo reportado en otros trabajos donde se describe la abundancia en una sola especie de forofito (75 – 10,963 individuos; Werneck & Espírito-Santo, 2002; Einzmann *et al*., 2015; Woods *et al.*, 2015). Por su parte, la abundancia promedio de epífitas asociadas a cada individuo de *C. dugesii* (58.2) es menor a la registrada en la especie perennifolia *V*. *koshnyi*, cuya abundancia promedio por árbol fue de 102.5 individuos (Woods *et al.*, 2015) así como a la abundancia promedio del árbol caducifolio *P. septenatum* (459.2 individuos por árbol; Einzmann *et al*., 2015). No obstante, la abundancia promedio encontrada fue similar a la reportada para el árbol caducifolio *C. platanifolia* (15 individuos por

árbol; Einzmann *et al*., 2015). La mayor abundancia promedio de epífitas asociadas a V. *koshnyi* y *P. septenatum* en comparación con *C. dugesii,* puede deberse a que esas especies son más altas (35 m y 30 m, respectivamente; Lobo *et al*., 2003; Flores, 2010), por lo que cuentan con un mayor espacio para albergar a más epífitas.

Por otro lado, en el presente estudio se encontró que el índice de diversidad de la comunidad de epífitas asociadas a *C. dugesii* fue de 2.09. Pocos son los estudios que proveen estimaciones del índice de diversidad de la comunidad de epífitas (Hietz & Hietz-Seifert, 1995b; Ferreira, 2011; Furtado & Menini-Neto, 2015, 2018; Nadège *et al*., 2017; Mora-Olivo *et al.,* 2018). El índice de diversidad estimado en el presente estudio es similar al reportado en los pocos estudios realizados en bosques mesófilos de montaña con varias especies de forofitos que sí reportan ese parámetro (1.11 - 3.97; Hietz & Hietz-Seifert, 1995b; Furtado & Menini-Neto, 2018; Mora-Olivo *et al.,* 2018). El índice de diversidad reportado en trabajos realizados en distintos hábitats, con solo una especie de forofito, oscila entre 1.75 y 3.86 (Ferreira, 2011; Furtado & Menini-Neto, 2015; Nadège *et al*., 2017). El índice de diversidad registrado en *C. dugesii* es mayor en comparación con el de *Dacryodes edulis* (Burseraceae) esto puede deberse al tipo de vegetación en que se realizó cada estudio. El trabajo con *D. edulis* se llevó a cabo en un agrosistema con alto nivel de perturbación (Nadège *et al*., 2017), mientras que el presente estudio se realizó en un remanente de bosque. De manera similar, los índices de diversidad registrados en *Guapira opposita* (2.77; Nyctaginaceae) y *Podocarpus lambertii* (3.86; Podocarpaceae) fueron mayores en comparación con el estimado para *C. dugesii* (Ferreira, 2011; Furtado & Menini-Neto, 2015). Estas diferencias podrían deberse al número de forofitos muestreados en cada caso, puesto que estos estudios muestrearon 231 y 60 individuos, respectivamente, y en el presente trabajo solo se muestrearon 12.

Respecto a la composición de especies de epífitas encontradas en *C. dugesii*, la familia Bromeliaceae presentó el mayor número de especies (11), seguida por la familia Polypodiaceae (4). En contraste, la mayoría de los trabajos

realizados en bosques mesófilos de montaña reportan a la familia Orchidaceae como la más rica en especies, seguida de las familias Polypodiaceae y Bromeliaceae (Bøgh, 1992; Hietz & Hietz-Seifert, 1995a; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Mora-Olivo *et al*., 2018). No obstante, en un trabajo realizado en fragmentos de bosque mesófilo en una localidad cercana al sitio de estudio, sólo se registraron cuatro especies de orquídeas epífitas (Hernández-Cárdenas *et al*., 2014), lo que sugiere que la riqueza de ese grupo de plantas en los bosques mesófilos de la región no es tan alta como en otros bosques del mismo tipo (Bøgh, 1992; Hietz & Hietz-Seifert, 1995a; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Hernández-Pérez *et al*., 2018; Mora-Olivo *et al*., 2018; Román-Rodríguez, 2021). La baja presencia de orquídeas en el sitio de estudio puede deberse a varios factores. En primer lugar, el sitio de estudio es un remanente de bosque mesófilo con características ambientales peculiares, como un nivel relativamente bajo de humedad, así como niveles altos de radiación solar, temperatura, velocidad del viento y efecto de borde (Williams-Linera *et al*., 2002). Estos factores pueden haber influido negativamente en la riqueza de orquídeas, ya que solo aquellas especies adaptadas a dichas condiciones podrán prevalecer en el bosque, mientras que las que prefieren un nivel elevado de humedad estarán ausentes o se encontrarán en las zonas más húmedas del bosque (Hernández-Pérez & Solano, 2015). Por otro lado, la familia Bromeliaceae, presenta diversas adaptaciones (tricomas peltados para la absorción de agua y nutrientes de la atmósfera, fitotelma para almacenar agua, metabolismo CAM, entre otras) a ambientes con niveles bajos de humedad, por lo que está bien representada en bosques con ese tipo de ambiente (Vergara-Torres *et al*., 2010; Flores-Argüelles *et al*., 2022). Por último, la zona de estudio es un sitio visitado constantemente por turistas (Hernández-Morales & Delgado, 2013), por lo que la colecta ilegal de orquídeas podría estar incidiendo en la baja riqueza de ese grupo de epífitas (Flores-Palacios & Valencia-Díaz, 2007; Nurfadilah, 2015). Además, al ser un sitio turístico, tiene un alto nivel de perturbación antrópica; otro de los factores que podría explicar la baja presencia de orquídeas (Krömer *et al*., 2014) en la localidad.

Por otro lado, los trabajos realizados en bosques mesófilos reportan a las familias Polypodiaceae, Orchidaceae y Bromeliaceae como las más abundantes (Bøgh, 1992; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Peréz-Lugo, 2016; Mora-Olivo *et al*., 2018). En el presente estudio, la familia Bromeliaceae fue la más abundante (495 individuos), seguida por la familia Polypodiaceae (156 individuos) y las orquídeas fueron más bien escasas (12 individuos). Al igual que para la riqueza de especies, la baja abundancia de orquídeas puede atribuirse a que el sitio en el que se realizó el estudio es un remanente de bosque mesófilo. Adhikari *et al*., (2012) encontraron que la abundancia de orquídeas epífitas disminuye conforme aumenta la modificación del hábitat.

Las cuatro especies de epífitas con mayor dominancia en la comunidad fueron *Tillandsia capitata*, *T. makoyana* (Bromeliaceae), *Pleopeltis furfuracea*, y *P. acicularis* (Polypodiaceae), así como el complejo *Tillandsia* spp. En poco más de la mitad de los estudios realizados en bosques mesófilos se ha reportado a *Tillandsia* como uno de los géneros más abundantes (Bøgh, 1992; Hietz & Hietz-Seifert, 1995a; Mora-Olivo *et al*., 2018; Francisco *et al*., 2019). En el sitio de estudio, las especies dominantes del género *Tillandsia* son de tipo tanque. Esta forma de crecimiento implica que las hojas producidas están dispuestas en forma de roseta, donde se acumula el agua y se encuentra disponible por varios días, así como el desarrollo de cutículas gruesas, y tejido suculento; características que podrían favorecer su abundancia en el sitio de estudio (Benzing, 2000; Reyes-García *et al*., 2012). El género *Pleopeltis* también ha sido reportado como dominante en algunos estudios (Pérez-Lugo, 2016; Mora-Olivo *et al*., 2018). Las especies de este género son poiquilohídricas (*i.e*., pueden sobrevivir a largos periodos de sequía; para ello, curvan sus hojas hasta que las condiciones de humedad mejoren, retomando su forma original; Hooper & Haufler, 1997; Dubuisson *et al*., 2009). Estas adaptaciones podrían explicar la dominancia de estas especies en bosques mesófilos con menor humedad y tendencia a la sequía, como el que se encuentra en la localidad de estudio.

Por último, el único trabajo con árboles caducifolios donde registran la dominancia de epífitas vasculares, se reporta a la familia Orchidaceae como dominante (Einzmann *et al*., 2015). La mayoría de las especies de orquídeas encontradas en ese estudio presentan metabolismo CAM, por lo que su alta dominancia en forofitos caducifolios se explica por la presencia de adaptaciones a la sequía. En el presente estudio, la única especie de orquídea registrada, *Prosthechea linkiana*, presenta pseudobulbos (Espejo-Serna *et al*., 2002) que le ayudan a retener agua y sobrevivir a la sequía (Benzing, 1990). Además, se ha reportado que algunas de las especies del género *Prosthechea* presentan metabolismo CAM (Silvera *et al*., 2009). Así mismo, esta especie es considera como generalista al encontrarse en varios tipos de bosque (bosque tropical caducifolio, bosque de encino, bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña y vegetación secundaria; Espejo-Serna *et al*., 2002) lo que podría explicar su presencia sobre un árbol caducifolio en un remante de bosque mesófilo.

6.2. Estratificación vertical de epífitas vasculares

Diversos estudios en bosques mesófilos de montaña han encontrado que en las zonas I (equivalente a zona I y II *sensu* Johansson, 1974) y II (equivalente a las zonas III y IV *sensu* Johansson, 1974) del árbol se concentra la mayor riqueza y abundancia de epífitas (Bøgh, 1992; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Mora-Olivo *et al*., 2018; Francisco *et al*., 2019; Thomas & Jameson, 2020). Esto se debe a que el microambiente de esas zonas presenta mayor humedad, y menor temperatura y radiación solar en comparación con la zona III (equivalente a la zona V *sensu* Johansson, 1974; Krömer *et al.*, 2007; Francisco *et al*., 2019). Contrario a lo esperado, en el presente estudio no se encontraron diferencias significativas en la riqueza (zona I: 14 especies; zona 2: 12 especies; zona III: 15 especies; Tabla 3) ni en la abundancia (zona I: 96 individuos; zona II: 247 individuos; zona III: 355 individuos) de epífitas entre zonas. En algunos trabajos tampoco se han encontrado diferencias significativas en esos parámetros entre

zonas del forofito (Furtado & Menini-Neto, 2015; Santana *et al*., 2017). Se ha sugerido que la ausencia de diferencias significativas entre zonas se debe a que el gradiente microclimático a lo largo del árbol no es tan marcado, ya que la altura de estos árboles no sobrepasa los 15 m y se encuentran cerca de cuerpos agua los cuales proveen humedad constante, haciendo que las condiciones microclimáticas sean similares a lo largo de todo el bosque (Furtado & Menini-Neto, 2015; Santana *et al*., 2017).

Aunque en este trabajo no se encontraron diferencias significativas en la riqueza y abundancia totales de epífitas entre zonas, sí hubo diferencias en esos parámetros a nivel de distintos grupos de epífitas, así como en la composición de la comunidad, sugiriendo la existencia de diferencias en el gradiente microclimatico y en la arquitectura a lo largo del forofito. Se ha reportado que la riqueza y la abundancia de los grupos cambia entre zonas, de tal forma que en la zona I (zonas I y II *sensu* Johansson, 1974) los helechos son el grupo predominante, mientras que en la zona II (zonas III y IV *sensu* Johansson, 1974) lo son las orquídeas y, en la zona III (zona V *sensu* Johansson, 1974) las bromelias (Bøgh, 1992; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Hernández-Pérez *et al*., 2018; Mora-Olivo *et al*., 2018; Robles-Molina *et al.,* 2018; Francisco *et al*., 2019; Thomas & Jameson, 2020; Román-Rodríguez, 2021).

En el presente estudio solo la riqueza específica de las bromelias difirió significativamente entre zonas, siendo menor en la zona I y mayor en las zonas II y III, sin diferir significativamente entre estas últimas zonas. En la zona III se encuentran las ramas más externas del árbol, por lo que están más expuestas a la radiación solar directa y a altas temperaturas, así como a un bajo nivel de humedad (Krömer *et al*., 2007). Las bromelias presentan varias adaptaciones a la sequía, por lo que pueden ocupar esa zona del forofito (Bøgh, 1992; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Mora-Olivo *et al*., 2018; Robles-Molina *et al.,* 2018). Entre las adaptaciones que presentan se encuentra el crecimiento en forma de tanque, que permite el almacenamiento de agua por varios días, aun cuando ya no haya lluvia (Zotz & Thomas, 1999). Asimismo, la forma de crecimiento atmosférica se ve favorecida en ambientes secos por presentar densos tricomas para la absorción

de nutrientes y agua de la atmósfera (Givnish *et al*., 2014). Otras adaptaciones son la suculencia en las hojas, para el almacenamiento de agua, y el metabolismo CAM, que optimiza la conservación del agua durante la fotosíntesis (Givnish *et al*., 2014). Todo esto podría explicar por qué las bromelias se encuentran mayormente en las ramas más expuestas (zona III) del forofito.

Por su parte, la riqueza de bromelias no difirió significativamente entre las zonas II y III. Esto podría deberse a que *C. dugesii* es un árbol caducifolio, esto es que durante cierto periodo de tiempo (en los primeros meses del año; Calerón & Germán, 1993) carece de hojas, por lo que su copa adquiere las características de un ambiente xérico (Cardelús & Chazdon, 2005). Este ambiente xérico característico de la zona III probablemente no es muy diferente del microambiente de la zona II, por lo que la riqueza específica no cambie entre esas zonas. En contraste, en la zona I, caracterizada por presentar la mayor humedad y menor incidencia de luz (Krömer *et al*., 2007), la presencia de bromelias fue significativamente menor. En algunas especies de bromelias la humedad excesiva puede mojar los densos tricomas, impidiendo el intercambio gaseoso, motivo por el que suelen estar ausentes en la zona I (Benzing *et al*., 1978).

La riqueza específica del resto de los grupos de epífitas vasculares no difirió significativamente entre zonas. De manera similar, Peréz-Lugo, (2016) reportó una riqueza específica similar de helechos en todas las zonas del árbol y lo relaciona con que el gradiente de humedad fue constante a lo largo de todas las zonas. En contraste, la mayoría de los trabajos han registrado que los helechos se distribuyen preferencialmente en la zona I, la más húmeda de todas (Bøgh, 1992; Krömer *et al*., 2007; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Mora-Olivo *et al*., 2018; Thomas & Jameson, 2020). Este patrón podría deberse a que en la mayoría de esos trabajos, la comunidad de helechos está conformada mayormente por especies que prefieren lugares más húmedos (*i.e.,* helechos de las familias Hymenophyllaceae y Aspleniaceae; Dubuisson *et al*., 2009). Por lo tanto, la distribución homogénea de los helechos a lo largo del forofito en el presente estudio, puede atribuirse a que la comunidad estuvo conformada tanto por especies con afinidad a la humedad (*Pecluma ferruginea*), como por especies

tolerantes a la sequía (*Pleopeltis furfuracea;* Watkins & Cárdelús, 2012) y no tanto a que se mantenga el mismo nivel de humedad a lo largo de todo el forofito, sobre todo cuando se trata de un árbol caducifolio.

Contrario a lo esperado, las orquídeas no fueron el grupo más diverso en la zona II (Bøgh 1992; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Hernández-Pérez *et al*., 2018; Mora-Olivo *et al*., 2018; Román-Rodríguez, 2021) ni en ninguna otra zona, ya que en este estudio solo se registró una especie. Se ha planteado que la mayor diversidad de orquídeas en la zona II se debe a la acumulación de materia orgánica en las ramas del forofito, la cual provee de humedad constante y favorece el anclaje y la germinación de las semillas de las orquídeas, que al carecer de endospermo, necesitan una adecuada asociación micorrícica (Mondragón-Chaparro *et al*., 2015). El carácter caducifolio de *C. dugesii* ocasiona que la zona II sea xérica, por lo que la humedad requerida por las orquídeas es muy reducida (Cardelús & Chazdon, 2005).

De manera similar, las peperomias también estuvieron representadas por una sola especie por lo que no se detectaron diferencias en la riqueza entre zonas. Aunque cerca del 43% de las especies del género *Peperomia* son epífitas (Zotz, 2013), en bosques mesófilos sólo reportan entre 1 y 7 especies por estrato, mayormente distribuidas en la zona I (Bøgh, 1992; Martínez-Meléndez *et al*., 2008; Pérez-Lugo, 2016; Mora-Olivo *et al*., 2018; Francisco *et al*., 2019; Thomas & Jameson, 2020). En el presente estudio, *Peperomia tetraphyllala*, única especie del grupo encontrada presenta hojas suculentas que le permiten almacenar agua (Samain & Tebbs, 2020), lo que favorecería su establecimiento en cualquier zona.

Por último, en cuanto a las especies accidentales, estas solo se encontraron en la zona I. Este tipo de plantas suelen establecerse y sobrevivir como plántulas sobre el forofito, pero no permanecen sobre él hasta la madurez (Bøgh, 1992).

En cuanto a la abundancia de los grupos de epífitas, las bromelias fueron significativamente más abundantes en la zona III. Las adaptaciones que presentan las bromelias a la sequía podrían explicar su gran abundancia en la zona más xérica del forofito caducifolio (Chaves *et al.*, 2016) como *C. dugesii*. Por otro lado,

la mayor abundancia de bromelias en el exterior de la copa puede deberse a la disposición de las ramas en red, lo que permite la captura de un alto número de semillas dispersadas por el viento en comparación con el tronco (Victoriano-Romero *et al*., 2017).

La abundancia del resto de los grupos de epífitas vasculares no difirió significativamente entre zonas. Esto sugiere que aparte del gradiente microambiental, otros factores como las interacciones entre epífitas, tanto vasculares como no vasculares podrían estar determinando la abundancia homogénea de helechos, peperomias, y orquídeas a lo largo del forofito. Interacciones competitivas de las epífitas vasculares con briofitas, otras epífitas vasculares y líquenes podrían influir en su germinación y establecimiento (Winkler *et al*., 2007). Así mismo, las briofitas pueden retener altos niveles de humedad, favoreciendo la germinación de las orquídeas (Zotz & Vollrath, 2003). Otra interacción importante, que podría explicar el patrón de abundancia homogéneo en las peperomias es su dispersión epizoocórica (*i.e*., dispersión de frutos a través de su adhesión al cuerpo de un animal; Frenzke *et al*., 2016). Por lo tanto, es posible que las interacciones bióticas establecidas por las epífitas favorezcan su abundancia homogénea a lo largo del forofito; sin embargo, hacen falta más estudios para esclarecerlo. Por otro lado, como se mencionó previamente, el saqueo es otro factor que podría estar afectando la presencia de las epífitas (Nurfadilah, 2015), principalmente aquellas que son apreciadas por su valor ornamental, como orquídeas, bromelias y helechos (Soto *et al*., 2007; Mondragón-Chaparro & Ticktin, 2011; Elliott & Ticktin, 2013) o por su valor medicinal o gastronómico en el caso de las peperomias (Vergara-Rodríguez & Krömer, 2011; Wang *et al*., 2021). El saqueo de especies con estos fines podría ocasionar la homogenización de la abundancia de estas especies a lo largo del árbol; pero se necesitan más observaciones.

En cuanto a la composición de especies, la zona I difirió significativamente de la zona III. Esto se explica por la presencia de microclimas y arquitectura contrastantes a lo largo del forofito, donde la zona I tiene la mayor humedad y

menor incidencia de luz y el tronco es casi vertical en comparación con las otras zonas. Por su parte, la zona III presenta la mayor exposición a la luz y las condiciones más secas, además de mayor número de ramas con diversas inclinaciones (Krömer *et al*., 2007). Las diferencias en composición entre las zonas sugieren que la comunidad de epífitas está conformada por especies con diferentes adaptaciones, de acuerdo con la zona en la que se distribuyan. Por su parte las zonas II y III tuvieron el índice de similitud más alto, esto podría deberse a que estas zonas comparten un alto número de especies de bromelias.

Por otro lado, se encontró un índice de diversidad significativamente mayor en las zonas I y II en comparación con la zona III (Fig. 12). Esto se puede explicar por la alta dominancia de la familia Bromeliaceae en la zona III, especialmente de *Tillandsia capitata*, el complejo *Tillandsia* spp., y *T. makoyana*. Estas bromelias presentan forma de crecimiento tipo tanque, por lo que acumulan agua y materia orgánica entre sus hojas; además, presentan hojas suculentas para el almacenamiento de agua (Reyes-García *et al*., 2012). Además, se ha reportado que *T. makoyana* presenta metabolismo CAM, favoreciendo la conservación del agua durante la fotosíntesis (Reyes-García *et al*., 2008). Todas estas características representan una ventaja sobre aquellas epífitas que no tienen mecanismos para la conservación y almacenaje del agua y no disponen de ese recurso por varios días (Benzing, 1990; Hietz & Hietz-Seifert, 1995a).

Aunque las zonas I y II fueron igualmente diversas, se distingue cierta dominancia por algunos grupos de epífitas. Por ejemplo, en la zona II dominaron las bromelias tanque *Tillandsia capitata* y el complejo *Tillandsia* spp. así como el helecho *Pleopeltis furfuracea.* Al igual que las bromelias, *P. furfuracea* presenta adaptaciones a la sequía, como tricomas foliares para capturar el agua atmosférica (Watkins & Cárdelús, 2012; Smith & Tejero-Díez, 2014). Además, el género *Pleopeltis* es poiquilohídrico (Hooper & Haufler, 1997; Dubuisson *et al*., 2009), pudiendo desecarse por cierto periodo de tiempo cuando la disponibilidad de agua es limitada. Por su parte, las especies dominantes en la zona I fueron los helechos *Pecluma ferruginea* y *Pleopeltis acicularis*, así como *Peperomia tetraphylla.* Estos helechos presentan rizomas rastreros (Mickel & Smith, 2004),

mientras que *P*. *tetraphylla* está descrita con crecimiento trepador (Samain & Tebbs, 2020). Krömer *et al*., (2007) plantean que los helechos y las peperomias con crecimiento rastrero o trepador pueden establecerse en ramas dispuestas verticalmente como las del tronco principal del árbol lo que podría explicar su dominancia en esta zona.

Por otro lado, en cuanto al papel de los atributos del hospedero sobre la estratificación de las epífitas, los resultados mostraron que, aunque no hay una separación clara entre los grupos de epífitas, sí se detectaron algunas tendencias. Por ejemplo, las bromelias tendieron a distribuirse mayormente en las ramas altas, y con menor cobertura vegetal, en los forofitos con mayor DAP. Esto coincide con lo encontrado en otros estudios (Hietz & Hietz-Seifert, 1995a; Hietz, 1997; Werneck & Espírito-Santo, 2002; Hietz *et al.*, 2006; Zotz, 2007; Kersten *et al.*, 2009; Woods *et al*., 2015). Se ha encontrado que la sobrevivencia de bromelias epífitas del género *Tillandsia* en estadio juvenil, así como la probabilidad de que un individuo alcance la madurez reproductiva aumenta conforme la copa es más abierta y las ramas son más altas, lo que podría explicar la tendencia de las bromelias hacia estas ramas (Hietz *et al*., 2002; Winkler *et al*., 2007).

Por su parte, aunque los helechos parecen distribuirse a lo largo de todo el árbol presentan cierta tendencia a establecerse preferencialmente en las ramas gruesas, de menor altura y con mayor cobertura vegetal; coincidiendo con lo reportado anteriormente (Hietz & Hietz-Seifert, 1995a; Hietz, 1997; Hietz *et al.*, 2006; Zotz, 2007; Kersten *et al.*, 2009). Por ejemplo, *Pecluma ferruginea* fue muy abundante en esas zonas, además de que es una especie que también se ha observado establecida sobre el suelo, sugiriendo que tiene una fuerte preferencia por lugares húmedos y sombríos (Mickel & Smith, 2004).

Los pocos individuos de orquídeas que se encontraron en el presente estudio se distribuyeron en las ramas de mayor diámetro, donde la cobertura vegetal es alta. Esto contrasta con lo reportado en otros estudios, ya que se ha mencionado que las orquídeas se pueden encontrar en zonas con menos cobertura (pero no completamente expuestas), en ramas con diámetro intermedio

(Hietz & Hietz-Seifert, 1995a; Hietz, 1997; Werneck & Espírito-Santo, 2002; Hietz *et al.*, 2006; Zotz, 2007; Kersten *et al.*, 2009; Woods *et al*., 2015). La única especie de orquídea registrada en este estudio, *P. linkiana,* presenta pseudobulbos para almacenar agua y se ha reportado que el género *Prosthechea* tiene metabolismo CAM (Yang *et al*., 2016; Silvera *et al*., 2009). Ambas características permitirían que *P. linkiana* se establezca en ramas relativamente expuestas y xéricas, aspecto que se marca más por la condición caducifolia de *C. dugesii* (Einzmann *et al*., 2015). Sin embargo, la humedad y la presencia de hongos micorrícicos son indispensables para el establecimiento y germinación de las orquídeas (Rasmussen *et al*., 2015). La disponibilidad de hongos micorrícicos probablemente pueda ser mayor en las ramas más gruesas del forofito, donde la corteza es rugosa y con relieve (Calderón & Germán, 1993), lo que favorece la retención de humedad y proveen de condiciones óptimas para el crecimiento de los hongos micorrícicos (Rasmussen *et al*., 2015). Por lo tanto, es probable que zonas con estas características se facilite el establecimiento y la germinación de las orquídeas (Rasmussen *et al*., 2015; Hernández-Pérez *et al*., 2018; Tay *et al*., 2023). Esto explicaría porque aun teniendo características para sobrevivir a la sequía se ven sesgadas a ramas de mayor grosor y con cierto grado de cobertura vegetal. Sin embargo, hacen falta más estudios para comprobar esto.

Por último, las peperomias que se encontraron en el presente estudio se distribuyeron en las ramas de mayor diámetro, a baja altura, donde la cobertura vegetal es alta; coincidiendo con lo encontrado en otros trabajos (Hietz & Hietz-Seifert, 1995a; Werneck & Espírito-Santo, 2002; Zotz, 2007). Se ha descrito a las peperomias como un grupo con preferencia a las zonas sombrías por lo tanto es de esperarse que se encuentren en ramas con estas características (Francisco *et al*., 2019).

9. Conclusiones

En un remanente de bosque mesófilo de montaña en el centro de México se determinó la comunidad de epífitas vasculares asociadas a *Cedrela dugesii*, la

cual está conformada por 698 individuos pertenecientes a 23 especies y 10 familias. La familia Bromeliaceae tuvo la mayor abundancia y riqueza de especies, probablemente porque ese grupo de epífitas tiene adaptaciones para tolerar las condiciones abióticas adversas asociadas con el carácter caducifolio del forofito y la alta fragmentación del bosque. El segundo grupo más abundante y diverso fueron los helechos de la familia Polypodiaceae. En contraste, familias de epífitas vasculares que usualmente son componentes importantes de las comunidades de epífitas, como Orchidaceae y Piperaceae, estuvieron representadas por una especie cada una y tuvieron baja abundancia. *Tillandsia capitata* (Bromeliaceae) fue la especie dominante en la comunidad. Estos patrones generales de la comunidad coinciden parcialmente con lo reportado en la literatura. Sin embargo, hacen falta más estudios, como el presente, enfocados en la comunidad de epífitas de una sola especie de hospedero.

La comunidad de epífitas vasculares se estratifica verticalmente sobre su hospedero. La riqueza específica y la abundancia de bromelias fueron mayores en la ZIII y poco frecuentes en la ZI, indicando que tienen cierta preferencia por sitios con alta radiación solar y baja humedad. La fuerte dominancia de las bromelias en la ZIII ocasiona que ese estrato tenga el índice de diversidad más bajo. La composición de especies fue distinta entre las zonas I y III; la ZI estuvo dominada por los helechos *Pecluma ferruginea* y *Pleopeltis acicularis* y la piperácea *Peperomia tetraphylla*, mientras que en la ZIII las bromelias del género *Tillandsia* fueron el grupo dominante. La composición de la ZII estuvo dominada por las bromelias *Tillandsia capitata*, el complejo *Tillandsia* spp. y el helecho *Pleopeltis furfuracea*, compartiendo cierta semejanza con las otras dos zonas. Trabajos como estos, son necesarios para detectar patrones generales de estratificación que posteriormente se puedan relacionar con características intrínsecas tanto de las epífitas como de los hospederos.

Las características intrínsecas del hospedero también ofrecen información importante para describir la estratificación vertical de las epífitas vasculares. Las bromelias fueron muy abundantes en forofitos con un alto DAP, que usualmente

son los que tienen mayor altura, y es justo en las ramas más altas y con menor cobertura vegetal donde se distribuyó preferencialmente este grupo de epífitas. Aunque los helechos tuvieron cierta tendencia a distribuirse mayormente en ramas bajas, de mayor diámetro y con alta cobertura vegetal, se encontraron a lo largo de todo el árbol, sobre ramas de distintos diámetros, a diferentes alturas y con cobertura vegetal variable. Esto sugiere que dentro de la comunidad se encuentran helechos con adaptaciones a distintas condiciones ambientales, como *Pleopeltis furfuracea* que es poiquilohídrica y con indumento pubescente (tricomas para la absorción de agua), por lo que puede distribuirse en la zona alta del forofito. En contraste, *Pecluma ferruginea* tiene un alto requerimiento de agua por lo que se distribuye en la zona baja del forofito. Por último, orquídeas y peperomias se encontraron preferencialmente en ramas con mayor diámetro y cobertura vegetal. Estos resultados reflejan una estratificación diferencial por parte de las epífitas vasculares a lo largo del forofito.

En síntesis, *Cedrela dugesii* alberga un alto número de especies e individuos epífitos a pesar de ser un forofito de menor tamaño y caducifolio. Alberga principalmente a bromelias que se distribuyen preferente en zonas más expuestas. El grupo de los helechos se distribuye a lo largo del forofito, aunque con una tendencia hacia ramas con mayor cobertura y mayor diámetro; al igual que orquídeas y peperomias. Estos resultados son importantes considerando que *C. dugesii* ha sido catalogada como una especie en peligro crítico de extinción por la IUCN. Por lo tanto, la reducción de sus poblaciones o la extinción local de la especie afectaría drásticamente a la comunidad de epífitas asociadas a ella. Adicionalmente, la zona de estudio es un remante de bosque mesófilo, un ecosistema altamente fragmentado y vulnerable. Por ello, es necesario que se asegure la conservación de *C. dugesii* en este bosque mesófilo.

8. Referencias

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.

Adhikari, Y. P., Fischer, H. S., & Fischer, A. (2012). Host tree utilization by epiphytic orchids in different land-use intensities in Kathmandu Valley, Nepal. *Plant Ecology*, 213, 1393-1412.

Aguilar-Rodríguez, P. A., Krömer, T., García-Franco, J. G., & MacSwiney G. M. C. (2016). From dusk till dawn: nocturnal and diurnal pollination in the epiphyte *Tillandsia heterophylla* (Bromeliaceae). *Plant Biology*, 18, 37-45.

Benzing, D. H. (1990). Vascular epiphytes. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Benzing, D. H. (2000). Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Benzing, D. H., Seemann, J., & Renfrow, A. (1978). The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *American Journal of Botany*, 65, 359-365.

Bilbatúa-Navarrete, K. P., (2019) Diagnóstico de la vegetación de la comunidad de Amatlán, Morelos, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

Bøgh, A. (1992). Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian montane rain forest. *Selbyana,* 13, 25-34.

Calderón de R., G., & Germán, M. T. (1993). Meliaceae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes.* Instituto de Ecología, A. C. Pátzcuaro, Michoacán. México, 11, 1-22.

Callaway, R. M., Reinhart, K. O., Moore, G. W., Moore, D. J., & Pennings, S. C. (2002). Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, 132, 221-230.

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. (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., & Mack, M. C. (2010). The nutrient status of epiphytes and their host trees along an elevational gradient in Costa Rica. *Plant Ecology*, 207, 25-37.

Cestari, C., & Pizo, M. A. (2008). Utilization of epiphytes by birds in a Brazilian Atlantic forest. *Ornitologia Neotropical*, 19, 97-107.

Chase, M. W., Cameron, K. M., Barrett, R. L., & Freudenstein, J. V. (2003) DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. 69–89. En: Dixon, K. W., Kell, S. P., Barrett, R. L., & Cribb, P. J. (eds.), Orchid Conservation. Natural History Publications, Sabah, Malasia.

Chaves, C. J. N., Dyonisio, J. C., & Rossatto, D. R. (2016). Host trait combinations drive abundance and canopy distribution of atmospheric bromeliad assemblages. *AoB Plants*, 8. plw010

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. 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, Morelos, México.

Cortés-Anzures, B. (2015). Distribución de epífitas entre forofitos de un bosque tropical caducifolio sobre suelo volcánico de Tepoztlán, Morelos, así como el efecto de *Quercus obtusata* y *Sapium macrocarpum* sobre la germinación

de *Encyclia spatella* y *Guarianthe aurantiaca*. Tesis de Maestría, Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Morelos, México.

Dubuisson, J. Y., Schneider, H., & Hennequin, S. (2009). Epiphytism in ferns: diversity and history. *Comptes Rendus Biologies*, 332, 120-128.

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

Elliott, D. D., & Ticktin, T. (2013). Epiphytic plants as NTFPs from the forest canopies: priorities for management and conservation. 435-444. En: Lowman, M., Devy, S., & Ganesh, T. (eds.), Treetops at Risk: Challenges of Global Canopy Ecology and Conservation. Springer, Nueva York, Estados Unidos.

Encino-Ruiz, L., Lindig-Cisneros, R., Gómez-Romero, M., & Blanco-García, A. (2013). Desempeño de tres especies arbóreas del bosque tropical caducifolio en un ensayo de restauración ecológica. *Botanical Sciences*, 91, 107-114.

Espejo-Serna, A., García-Cruz, J., López-Ferrari, A. R., Jiménez-Machorro, R., & Sánchez-Saldaña, L. (2002). Orquídeas del estado de Morelos. D.F, México.

Fardhani, I., Torimaru, T., & Kisanuki, H. (2020). The vertical distribution of epiphytic orchids on *Schima wallichii* trees in a montane forest in West Java, Indonesia. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 21, 290-298.

Ferreira, M. T. M. (2011). Composição florística e distribuição vertical de epífitas vasculares sobre indivíduos de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) em um fragmento florestal na Serra da Brígida. Tesis de Maestría, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, Brasil.

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, E. M. (2010) *Virola koschnyi Warb.* 755-758 En: Vozzo, J.A. (Ed.) Manual de Semillas de Árboles Tropicales. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, Washington, Estados Unidos.

Flores-Palacios, A., & García-Franco, J. G. (2001). Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana,* 22, 181-191.

Flores-Palacios, A., & García-Franco, J. G. (2006). The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography*, 33, 323-330.

Flores-Palacios, A., & Valencia-Díaz, S. (2007). Local illegal trade reveals unknown diversity and involves a high species richness of wild vascular epiphytes. *Biological Conservation*, 136, 372-387.

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.

Frenzke, L., Goetghebeur, P., Neinhuis, C., Samain, M. S., & Wanke, S. (2016). Evolution of epiphytism and fruit traits act unevenly on the diversification of the species-rich genus *Peperomia* (Piperaceae). *Frontiers in Plant Science*, 7, 1-13

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.

Furtado, S. G., & Menini-Neto, L. (2018). Elevational and phytophysiognomic gradients influence the epiphytic community in a cloud forest of the Atlantic phytogeographic domain. *Plant Ecology*, 219, 677-690.

Gentry, A. H., & Dodson, C. (1987). Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*, 19, 149-156.

Givnish, T. J., Barfuss, M. H. J., Van-Ee, B., Riina, R., Shulte, K., Horres, R., Gonsiska, P. A., Jabaily, R. S., Crayn, D. M., Smith, J. A. C., Winter, K., Brown, G. K., Evans, T. M., Holst, B. K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P. E., & Sytsma, K. J. (2014). Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 71, 55-78.

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

Gotsch, S. G., Nadkarni, N., & Amici, A. (2016). The functional roles of epiphytes and arboreal soils in tropical montane cloud forests. *Journal of Tropical Ecology*, 32, 455-468.

Gradstein, S. R., Nadkarni, N. M., Krömer, T., Holz, I., & Nöske, N. (2003). A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana,* 24, 105-111.

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.

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

Hernández-Morales, I., & Delgado-García de la Cadena, G. (2013). Diseño de una estrategia de comunicación basada en el uso de las redes sociales para la difusión del turismo alternativo con identidad indígena. *Correspondencias & Análisis*, 3, 35-54.

Hernández-Pérez, E., & Solano, E. (2015). Effects of habitat fragmentation on the diversity of epiphytic orchids from a montane forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology, 31*, 103-115.

Hernández-Pérez, E., Solano, E., & Ríos-Gómez, R. (2018). Host affinity and vertical distribution of epiphytic orchids in a montane cloud forest in southern Mexico. *Botanical Sciences*, 96, 200-217.

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

Hietz, P., & Hietz-Seifert, U. (1995b). Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 6, 487-498.

Hietz, P. (1997). Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *Journal of Ecology*, 85, 767-775.

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., Ausserer, J., & Schindler, G. (2002). Growth, maturation and survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Journal of Tropical Ecology*, 18, 177-191.

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

Hirata, A., Kamijo, T., & Saito, S. (2008). Host trait preferences and distribution of vascular epiphytes in a warm-temperate forest. *Plant Ecology*, 201, 247-254.

Hooper, E. A., & Haufler, C. H. (1997). Genetic diversity and breeding system in a group of neotropical epiphytic ferns (Pleopeltis; Polypodiaceae). *American Journal of Botany*, 84, 1664-1674.

Hurtado-Alza, H. A., Orozco-Ávila, J., & Betancur-Pérez, J. F. (2017). Caracterización y distribución vertical de epífitas vasculares -orquídeas y bromelias- y hospederos en ecosistema de selva en sur de Perú. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental*, 8, 91-106.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) (2010). Censo de población y vivienda. Principales resultados por localidad. México, D. F. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825567217 (Ultima vez visitada; 22 de noviembre 2022)

International Union for Conservation of Nature (IUCN). (2023) The IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2022-2. https://www.iucnredlist.org/es/species/153072469/153076505. (Ultima vez visitada: 16 de marzo de 2023)

Jepson, J. (1998). The tree climber's companion. J Jepson, Longville, Estados Unidos.

Jiménez-López, D. A., Roblero-Velasco, R. D. J., Martínez-Meléndez, N., Ocampo, G., & Gallardo-Cruz, J. A. (2017). Relación entre variables del forofito 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 a West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*, 59, 66-77.

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

Kersten, R. A., Borgo, M., & Silva, S. M. (2009). Diversity and distribution of vascular epiphytes in an insular Brazilian coastal forest. *International Journal of Tropical Biology,* 57, 749–759.

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

Krömer, T., Kessler, M., & Gradstein, S. R. (2007). Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forests 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. 606–623 En: González-Zuarth, C. A., Vallarino, A., Pérez-Jiménez, J. C. & Low-Pfeng A. M. (Eds.) Bioindicadores: Guardianes de Nuestro Futuro Ambienta. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC), Campeche, Mexico.

Lobo, J. A., Quesada, M., Stoner, K. E., Fuchs, E. J., Herrerías-Diego, Y., Rojas, J., & Saborío, G. (2003). Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany*, 90, 1054-1063.

López-García, J., & Oliver-Guadarrama, R. (2010). Suelos. 21-32. En: Bonilla-Barbosa, J. R., Mora, V. M., Luna-Figueroa, J., Colín, H., & Santillán-Alarcón, S. (eds.). Biodiversidad, conservación y manejo en el Corredor Biológico Chichináutzin. Condiciones Actuales y perspectivas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Morelos, México.

Madison, M. (1977). Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2, 1-13.

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 de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 56, 2069-2086.

Mickel, J., & Smith, A. R. (2004). *Pteridophytes of Mexico*. New York Botanical Garden Press, Nueva York, Estados Unidos.

Mitchell, A. W., Secoy, K., & Jackson, T. (2002). The global canopy handbook: Techniques of access and study in the forest roof. Global Canopy Programme, Oxford, Inglaterra.

Mondragón-Chaparro, D., & Ticktin, T. (2011). Demographic effects of harvesting epiphytic bromeliads and an alternative approach to collection. *Conservation Biology*, 25, 797-807.

Mondragón-Chaparro, D., Valverde Valdés, M. T., & Hernández Apolinar, M. (2015). Population ecology of epiphytic angiosperms: a review. *Tropical Ecology*, *56*, 1-39.

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.

Nadège, M. T., Zapfack, L., Valery, N. N., Cedric, C. D., Clotèxe, T. V., Mireil, T. V., Flore, N. Y., Funwi, F. P. & Roger, T. M. (2017) 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., & Longino, J. T. (1990). Invertebrates in canopy and ground organic matter in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica,* 22, 286-289.

Nieder, J., & Zotz, G. (1998). Methods of analyzing the structure and dynamics of vascular epiphyte communities. *Ecotropica*, 4, 33-39.

Nurfadilah, S. (2015). Diversity of epiphytic orchids and host trees (phorophytes) in secondary forest of Coban Trisula, Malang Regency, East Java, Indonesia. *BIOTROPIA-The Southeast Asian Journal of Tropical Biology*, 22, 120-128.

Pennington, T. D., & Muellner, A. N. (2010). A monograph of *Cedrela* (Meliaceae). DH Books, Sherborne, Reino Unido.

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. Tuxpan, Veracruz.

Ponce-Reyes, R., Reynoso-Rosales, V. H., Watson, J. E., Van Der Wal, J., Fuller, R. A., Pressey, R. L., & Possingham, H. P. (2012). Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. *Nature Climate Change*, 2, 448-452.

Quiroz-Rosas, L. E. (2015). Tepoztlán, Morelos. Conformación socio espacial de un pueblo en resistencia. 87-106. En: López-Levi, L., Valverde-Valverde, C., Fernández-Poncela, A. M., & Figueroa-Díaz, M. E. (eds.). Pueblos mágicos. Una visión interdisciplinaria. Universidad Autónoma Metropolitana (UAM) y Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), D. F., México.

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., Griffiths, H., Rincón, E., & Huante, P. (2008). Niche differentiation in tank and atmospheric epiphytic bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica*, 40, 168-175.

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.

Rivera-Hernández, J. E., & Espinosa-Henze, A. (2011). Nueva información sobre registros recientes de las familias Meliaceae, Poaceae y Viscaceae en la flora fanerogámica del Distrito Federal, México. *Revista Científica UDO Agrícola,* 11, 83-88.

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. Quito, 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-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 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. 1ra. ed. digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Samain, M. S., & Tebbs, M. C. (2020) Piperaceae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes.* Instituto de Ecología, A. C. Pátzcuaro, Michoacán. México, 215, 1-62

Sánchez-Ramos, G., & Dirzo, R. (2014). El bosque mesófilo de montaña: un ecosistema prioritario amenazado. 109-139. En: Gual-Díaz, M., & Rendón-Correa, A. (eds.). Bosques mesófilos de montaña en México: diversidad, ecología y manejo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, D.F., México.

Sanford, W. W. (1969). The distribution of epiphytic orchids in Nigeria in relation to each other and to geographic location and climate, type of vegetation and tree species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1, 247-285.

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

Sazima, M., Buzato, S., & Sazima, I. (2003). *Dyssochroma viridiflorum* (Solanaceae): a reproductively bat-dependent epiphyte from the Atlantic Rainforest in Brazil. *Annals of Botany*, 92, 725-730.

Schneider, H., Schuettpelz, E., Pryer, K. M., Cranfill, R., Magallón, S., & Lupia, R. (2004). Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature*, 428, 553-557.

Shaw, D. C. (2004). Vertical organization of canopy biota. Pp. 73–101. En: Lowman, M. D., & Rinker, H. B. (eds.). Forest Canopies. Elsevier Academic Press, Burlington, Estados Unidos.

Sillett, S. C., & Bailey, M. G. (2003). Effects of tree crown structure on biomass of the epiphytic fern *Polypodium scouleri* (Polypodiaceae) in redwood forests. *American Journal of Botany*, 90, 255-261.

Silvera, K., & Lasso, E. (2016). Ecophysiology and crassulacean acid metabolism of tropical epiphytes. *Tropical Tree Physiology*, 6, 25-43.

Silvera, K., Santiago, L. S., Cushman, J. C., & Winter, K. (2009). Crassulacean acid metabolism and epiphytism linked to adaptive radiations in the Orchidaceae. *Plant Physiology*, 149, 1838-1847.

Smith, A. R., & Tejero-Díez, J. D. (2014). *Pleopeltis* (Polypodiaceae), una redefinición genérica y novedades nomenclaturales. *Botanical Sciences*, 92, 43-58.

Soberón, M. J., & Llorente, B. J. (1993). The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7, 480-488.

Soto, M. A., Solano, R. & Hagsater, E. (2007). Risk of extinction and patterns of diversity loss in Mexican orchids. *Lankesterina*, 7,114-121.

Stuntz, S., Ziegler, C., Simon, U., & Zotz, G. (2002). Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 18, 161-176.

Tay, J. Y., Zotz, G., & Einzmann, H. J. (2023). Smoothing out the misconceptions of the role of bark roughness in vascular epiphyte attachment. *New Phytologist,* 238, 983-994.

Taylor, A., Zotz, G., Weigelt, P., Cai, L., Karger, D. N., König, C., & Kreft, H. (2022). Vascular epiphytes contribute disproportionately to global centres of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 31, 62-74.

Teixeira, R. L., Schineider, J. A. P., & Almeida, G. I. (2002). The occurrence of amphibians in bromeliads from a southeastern Brazilian restinga habitat, with special reference to *Aparasphenodon brunoi* (Anura, Hylidae). *Brazilian Journal of Biology*, 62, 263-268.

ter Steege, H. T., & 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.

Van Oye, M. P. (1924). Ecologie des épiphytes des troncs d'arbres au Congo Belge. *Revue Generale de Botanique,* 36, 481-498.

Vergara-Rodríguez D., Krömer T. (2011) ¿Conoce usted el cilantro de monte?. *Gaceta Universidad Veracruzana* 118: 24–26.

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., 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.

Wang, L., Wang, S., Yao, Q., Wang, B., Duan, W., Zhou, H., & Duan, K. (2021). Chemical constituents of *Peperomia tetraphylla* (Forst. F.) Hooker et Arnott. *Biochemical Systematics and Ecology*, 99, 104342.

Watkins Jr,, J. E., & Cardelús, C. L. (2012). Ferns in an angiosperm world: Cretaceous radiation into the epiphytic niche and diversification on the forest floor. *International Journal of Plant Sciences*, 173, 695-710.

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

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.

Winkler, M., Hülber, K., & Hietz, P. (2007). Population dynamics of epiphytic bromeliads: life strategies and the role of host branches. *Basic and Applied Ecology*, 8, 183-196.

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

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*.*

Zamora-Díaz, F. V. (2007). Quetzalcóatl nació en Amatlán. Tesis de Maestría, Universidad Iberoamericana. Ciudad de México, México.

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

Zotz, G., & Büche, M. (2000). The epiphytic filmy ferns of a tropical lowland forest-species occurrence and habitat preferences. *Ecotropica*, 6, 203-206.

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

Zotz, G., & Thomas, V. (1999). How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. *Annals of Botany*, 83, 183-192.

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., & Vollrath, B. (2003). The epiphyte vegetation of the palm Socratea exorrhiza-correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 81-90.

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.

Zotz, G. (2016). Plants on plants. The biology of vascular epiphytes. Springer International Publishing. Cham, Suiza.

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