



Distribución vertical de epífitas y su filogenia en un bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas

Vertical epiphyte distribution and its phylogeny in a mesophilic cloud forest of Tamaulipas

Arturo Mora-Olivo¹, Eduardo Estrada-Castillón², Marisela Pando-Moreno², Edilia de la Rosa-Manzano¹ y Enrique Jurado^{2*}

Abstract:

The mesophyllic cloud forest in *El Cielo* Biosphere Reserve is close to its boreal distribution limit. Epiphyte plants are an important component of the biodiversity of these forests, although they are little studied. Vascular epiphytes were studied in an altitudinal gradient of a cloud forest, determining the preference of epiphytic species for a host or phorophyte. There were differences in the distribution of epiphytes over the phorophytes, as well as in the vertical distribution of each epiphytic species on its host. A total of 33 epiphytic species were recorded, of which 29 showed at least one association with a host species. There were 24 species of trees, with which the epiphytes showed at least one association with 16 of them. The number of epiphytic species was greater at lower altitudes. According to the number of individuals in each of the sections of the phorophyte, epiphytes showed preference to zones III and IV, corresponding to the basal and middle parts of the branches of the host trees. Phylogeny was not related with epiphyte species distribution in host tree zones or in the studied elevations. The total number of species found is small compared to similar studies carried out in more southern latitudes, perhaps because of a general decrease in species richness, associated with the distance from the equator.

Key words: Phylogenetic analysis, cloud forest, phorophytes, *El Cielo* biosphere reserve, species richness, habitat zoning.

Resumen:

El bosque mesófilo de montaña en la Reserva de la Biósfera El Cielo se localiza cerca de su límite de distribución boreal. Las plantas epífitas son un componente importante de la biodiversidad de estos bosques, aunque son poco estudiados. En este trabajo se estudiaron las epífitas vasculares en un gradiente altitudinal, y se determinó su preferencia por un hospedero; también se observó que existen diferencias en su distribución sobre los forofitos, así como su distribución vertical sobre su hospedero. Se registró un total de 33 especies epífitas, de las cuales 29 se asociaron, mínimo con un taxón de hospedero. Los taxa arbóreos fueron 24; en 16 de ellas se observó la presencia de al menos una epífita. El número de especies epífitas fue mayor en altitudes menores. De acuerdo con la cantidad de individuos en cada una de las secciones del forofito, se registró una preferencia hacia las zonas III y IV, correspondientes a las partes basal y media de las ramas. La filogenia no estuvo relacionada con la distribución de los taxones en las zonas de los hospederos ni con las altitudes estudiadas. El total de taxa es pequeño, en relación a estudios similares llevados a cabo en latitudes más sureñas, quizá como resultado de un decremento general en la riqueza de especies, asociado con la distancia respecto al Ecuador.

Palabras clave: Análisis filogenético, bosque de niebla, forofitos, Reserva de la Biósfera El Cielo, riqueza de especies, zonificación de hábitat.

Fecha de recepción/Reception date: 13 de marzo de 2018

Fecha de aceptación/Acceptance date: 12 de septiembre de 2018

¹Instituto de Ecología Aplicada, Universidad Autónoma de Tamaulipas. México.

²Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. México. correo-e: enrique_jurado@hotmail.com

Introducción

El bosque mesófilo de montaña (BMM) es uno de los ecosistemas que alberga la mayor diversidad de especies de flora y fauna, aunque cubre una extensión menor a 1 % del territorio nacional (Challenger, 1998). Se calcula que de 2 500 a 3 000 taxa de plantas vasculares habitan exclusiva y preferentemente en este tipo de vegetación (Rzedowski, 1993). Su distribución coincide con un clima templado, de humedad alta, en el que la precipitación y la niebla se presentan de manera continua o con mucha frecuencia, de ahí que también se le conozca como bosque de niebla o bosque húmedo de montaña (Rzedowski, 1978, Villaseñor, 2010).

Un componente importante del BMM son las plantas epífitas, las cuales crecen sobre otros vegetales sin obtener de ellos sus nutrientes, por lo que el hospedante o forofito solo tiene la función de soporte (Benzing, 1990). Las epífitas contribuyen significativamente, a la biodiversidad de los trópicos, ya que constituyen hasta 40 % de la flora de una zona tropical, y 10 % de todas las plantas vasculares del mundo (Gentry y Dodson, 1987). Proveen hábitat y alimento a muchos invertebrados y aves (Barthlott *et al.*, 2001) y participan, en forma activa en la dinámica de los nutrimentos y el agua retenidos en el dosel, los cuales son reincorporados al medio a través del escurrimiento de agua o por la caída y muerte de epifitas (Nadkarni y Matelson, 1991).

Aunque se han reconocido 800 especies de epífitas en los BMM de México, solo en algunos se conoce con detalle la composición florística de estas plantas y su contribución a la flora total (Sánchez-Ramos y Dirzo, 2014). Lo anterior se debe, principalmente, a la dificultad que implica en sitios, por lo regular inaccesibles (Ingram y Lowman, 1995), si bien en los últimos años nuevos métodos de ascenso han mejorado esa situación.

De cualquier manera, el conocimiento de la distribución de las epífitas con base en condiciones bióticas y abióticas es importante para entender los patrones de diversidad en distintos ecosistemas, especialmente si están amenazados, como es el caso de BMM (Gentry y Dodson, 1987). En el presente trabajo se determinó la composición de especies epífitas en uno de los puntos de distribución más boreales

del bosque de niebla. Se enfatiza la posible asociación entre epífitas y forofitos, así como la preferencia de las primeras por crecer en secciones del tronco o la copa de su árbol hospedero y la relación entre la distribución de especies y su filogenia.

Materiales y Métodos

Área de estudio

La Reserva de la Biósfera El Cielo se localiza en el suroeste del estado de Tamaulipas, en las estribaciones de la Sierra Madre Oriental. Está limitada por los paralelos 23°12' y 23°03' N, el meridiano 99°18' O (Puig y Bracho, 1987). De acuerdo con la Conabio (2010), El Cielo incluye los fragmentos de distribución más septentrional de BMM en el continente americano. En la reserva se ubica la porción más extensa de BMM en Tamaulipas (aproximadamente 16 142.86 ha), además presenta un alto grado de conservación (Sánchez-Ramos *et al.*, 2005).

Los límites altitudinales del bosque mesófilo de montaña en El Cielo son de 800 y 1 500 m, que comprenden un área aproximada de 100 km². Los suelos predominantes son litosoles (negros), rendzinas (negras) y luvisoles crómicos (negros) (Puig y Bracho, 1987). El clima semicálido subhúmedo, corresponde a la mayor parte del bosque mesófilo; las precipitaciones son mayores a 2 000 mm anuales, y se ubican en alturas entre 700 y 1 400 msnm (Casas y Requena, 2005).

En los lugares sin disturbio se encuentra un bosque denso en el estrato arbóreo, el que a su vez se diferencia de acuerdo a la altura en cuatro subestratos. El dosel, tiene una altura entre 18 y 30 m, está compuesto por *Liquidambar styraciflua* L., *Clethra pringlei* S. Watson, *Quercus germana* Schltl. & Cham. y *Quercus sartorii* Liebm., además de *Fagus mexicana* Martínez en algunas áreas. Entre 12 y 18 m se distribuyen otras especies, como *Carya ovata* (Mill.) K. Koch, *Magnolia tamaulipana* A. Vázquez, *Ostrya virginiana* (Mill.) K. Koch, *Podocarpus reichei* J. Buchholz & N.E. Gray y *Tilia houghi* Rose. En un tercer subestrato (8 a 12 m), se desarrollan *Meliosma oaxacana* Standl. y *Turpinia occidentalis* (Sw.) G. Don; y en el cuarto *Eugenia capuli* (Schltl.

& Cham.) Hook. & Arn., *Rapanea myricoides* (Schltdl.) Lundell y *Ternstroemia sylvatica* Schltdl. & Cham. (Puig *et al.*, 1983).

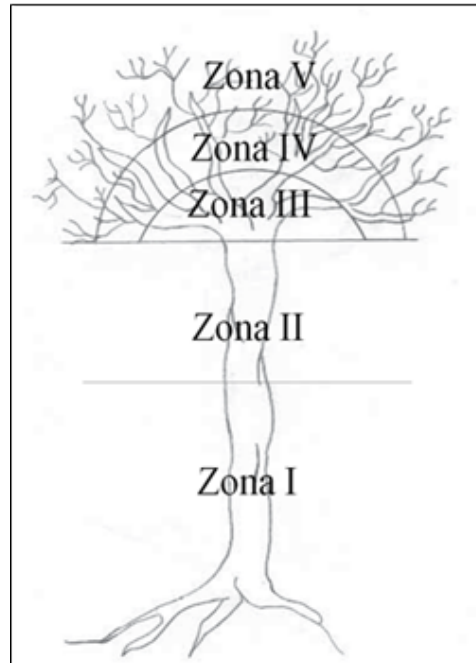
Selección de sitios y muestreo

El trabajo de campo se inició en abril de 2011, con salidas mensuales de una semana, en un periodo de seis meses. Se seleccionaron sitios ubicados en las cotas altitudinales de 800, 1 000, 1 300 y 1 500 msnm, de acuerdo a la distribución del bosque mesófilo de montaña en la Reserva (Puig y Bracho, 1987).

Con base en la metodología propuesta por Gradstein *et al.* (2003), en cada cota altitudinal se escogieron cinco árboles maduros, con una distancia mínima de 25 m entre cada individuo. Se eligieron los de mayor tamaño, porque se presume que pueden ser los más viejos, y por tanto, estar sujetos a mayor colonización por epífitas (Gradstein *et al.*, 1996).

Alrededor de cada árbol maduro se delimitó un cuadrante de 20 × 20 m, con el fin de muestrear los ejemplares vecinos con presencia de epífitas. Se registró la ubicación de cada individuo arbóreo muestreado, mediante un GPS *Garmin e-trex* y se midió, tanto su diámetro a la altura del pecho (DAP), con una cinta diamétrica de 10 m *Forestry suppliers*; y su altura, con un clinómetro PM5/360PC *Suunto*.

Para el registro de las especies epífitas, el árbol muestreado (tanto maduros como los de los cuadrantes) fue subdividido en las cinco zonas propuestas por Johansson (1974) (Figura 1). Se consideraron las epífitas por individuo arbóreo, desde la base del tronco hasta las ramas exteriores.



Fuente: Bøgh, 1992.

Zona 1 = 0.22-3 m a partir del suelo; Zona 2 = 3 m-primeras ramas mayores; Zona 3 = Ramas grandes; Zona 4 = Ramas de talla media y delgadas; Zona 5 = Las ramas más delgadas.

Figura 1. Zonificación del árbol hospedero (Johansson, 1974).

Para el acceso al dosel, se usó equipo de escalar, arnés, martillos, ascensores, estribos, mosquetones y dispositivo de descenso (Benzing, 1990). Además, se hicieron observaciones desde el suelo, con ayuda de binoculares (*Eagle Optics Ranger ED*). Se muestreó un total de 188 árboles de 24 especies, 20 géneros y 17 familias: 40 en la cota de 1 500 msnm, 50 a 1 300 msnm, 46 a 1 000 msnm y 52 a 800 msnm. Se incluyeron en el muestreo las especies de epífitas vasculares, tanto ejemplares adultos como juveniles. Se tomaron como unidades vegetativas: individuos, rosetas y láminas, (Hietz y Hietz-Seifert, 1995). Para la primera categoría se consideró el género *Peperomia*; para la segunda, la mayor parte de los taxones de bromeliáceas; y para la tercera, los helechos y la mayor parte de los géneros de orquídeas que forman grandes agregados, en los que no es confiable distinguir un individuo de otro. Se colectaron ejemplares de todos los taxa, los cuales se herborizaron, identificaron

y depositaron en el herbario de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Nuevo León.

Análisis estadístico

La diversidad de las epífitas se obtuvo con el índice de *Shannon*. Se elaboraron fenogramas para conocer el grado de similitud que hay entre las zonas del árbol, de acuerdo a las especies epífitas contenidas. Estos proporcionan además el valor del índice de similitud de *Sørensen*. Se aplicó una prueba de χ^2 para determinar la preferencia de las epífitas hacia los hospederos, así como para conocer la asociación entre las epífitas y cada una de las zonas del árbol propuestas por Johansson (1974). La distancia filogenética entre las especies, medida en millones de años desde un ancestro en común se detectó con Timetree (Hedges *et al.* 2006), y las diferencias entre distancias filogenéticas fueron analizadas con un ANOVA.

Resultados

Abundancia y riqueza de especies

Se identificaron 10 familias, 23 géneros y 33 especies de epífitas (Cuadro 1). El total de superficie muestreada fue 0.8 ha (8 000 m²). La familia Orchidaceae representó 43 % del total de taxones, seguida de Polypodiaceae (15 %) y Bromeliaceae (12 %).



Cuadro 1. Inventario florístico de epífitas identificadas en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biósfera El Cielo.

| Angiospermas | | | |
|---------------------|---|---------------------------|-------------------------------|
| Familia | Especie | Altitud (msnm) | Zonas del forofito |
| Agavaceae | <i>Agave celsii</i> Hook. | 800, 1 500 | 1-3 |
| Begoniaceae | <i>Begonia</i> sp. | 1 300 | 1 |
| Bromeliaceae | <i>Tillandsia bartramii</i> Elliott | 800-1 500 | 2-5 |
| | <i>Tillandsia deppeana</i> Steud. | 800-1 500 | 1-5 |
| | <i>Tillandsia utriculata</i> L. | 800, 1 000, 1 500 | 2-5 |
| | <i>Tillandsia</i> sp. | 1 300, 1 500 | 1,3,4 |
| Cactaceae | <i>Rhipsalis baccifera</i> (Sol.) Stearn | 800 | 1-4 |
| | <i>Selenicereus</i> sp. | 800 | 1,2 |
| Crassulaceae | <i>Sedum</i> sp. | 1 300 | 3 |
| Orchidaceae | <i>Arpophyllum laxiflorum</i> Pfitzer | 1 500 | 4 |
| | <i>Catasetum integerrimum</i> Hook. | 800, 1 000 | 1-4 |
| | <i>Desconocida 1</i> | 1 500 | 2,4 |
| | <i>Desconocida 2</i> | 1 500 | 2 |
| | <i>Encyclia alata</i> (Bateman) Schltr. | 800, 1 000 | 1-3 |
| | <i>Encyclia parviflora</i> (Regel) Withner | 800 | 1-4 |
| | <i>Isochilus unilateralis</i> B.L. Rob. | 800-1 500 | 1-5 |
| | <i>Laelia anceps</i> Lindl. | 1 300 | 3 |
| | <i>Oncidium sphacelatum</i> Lindl. | 800 | 1-4 |
| | <i>Prosthechea cochleata</i> (L.) W.E. Higgins | 800 | 1-4 |
| | <i>Prosthechea lívida</i> (Lindl.) W.E. Higgins | 800 | 2-4 |
| | <i>Stanhopea tigrina</i> Bateman ex Lindl. | 800-1 500 | 1-4 |
| | <i>Trichocentrum ascendens</i> (Lindl.) M.W. Chase & N.H. Williams | 800 | 1-4 |
| | <i>Trichocentrum cosymbephorum</i> (C. Morren) R. Jiménez & Carnevali | 800 | 1-3 |
| Piperaceae | <i>Peperomia quadrifolia</i> (L.) Kunth | 800-1 500 | 1-4 |
| | <i>Peperomia</i> sp. | 800 | 1,2 |
| Pteridofitas | | | |
| Lycopodiaceae | <i>Huperzia dichotoma</i> (Jacq.) Trevis. | 800-1 500 | 1-4 |
| Aspleniaceae | <i>Asplenium cuspidatum</i> Lam. | 800, 1 300-1 500 | 1-5 |
| | <i>Asplenium</i> sp. | 1 300 | 2-5 |
| Polypodiaceae | <i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée | 800-1 500 | 1-5 |
| | <i>Pecluma alfredii</i> (Rosenst.) M.G. Price | 800, 1 000 | 1-4 |
| | <i>Pleopeltis polylepis</i> (Roem. ex Kunze) T. Moore | 800-1 500 | 1-5 |
| | <i>Polypodium polypodioides</i> (L.) Watt | 800-1 500 | 1-5 |
| | <i>Polypodium</i> sp. | 1 300 | 1-4 |

Se registraron 115 069 unidades vegetativas. Seis especies acaparan el mayor porcentaje de abundancia de individuos: *Pleopeltis polylepis* (Roem. ex Kunze) T. Moore (Polypodiaceae, 40.65 %), *Isochilus unilateralis* B.L. Rob. (Orchidaceae, 16.52 %); *Polypodium polypodioides* (L.) Watt (Polypodiaceae, 9.74 %); *Asplenium cuspidatum* Lam. (Aspleniaceae, 9.22 %), *Tillandsia deppeana* Steud. (Bromeliaceae, 4.87 %); y *Tillandsia bartramii* Elliott (Bromeliaceae, 4.81 %). El resto presentó una baja abundancia, menor a 1 % (Figura 2).

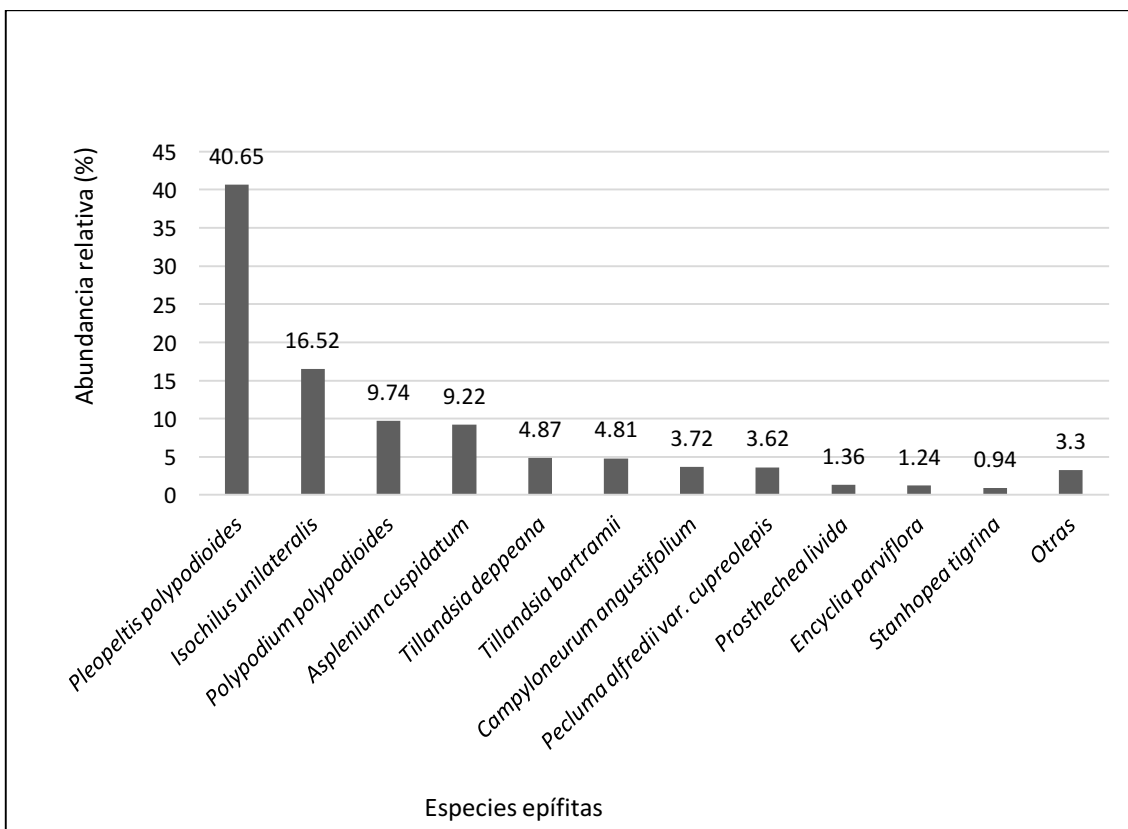


Figura 2. Abundancia relativa (% de individuos) de las especies epífitas.

Quercus germana fue el forofito con el porcentaje de epífitas más alto (38.08 %), seguido de *Q. sartorii* (21.61 %) y *Clethra pringlei* (13.31 %).

Asociación epífita-forofito

En el Cuadro 2 se muestran los resultados de la prueba χ^2 . Las epífitas asociadas con forofitos no fueron filogenéticamente más distantes de los forofitos que las epífitas no asociadas (F=0.51, P=0.43).



Cuadro 2. Valores de χ^2 que muestran asociación entre especies epífitas más frecuentes y forofitos.

| Epífita/Forofito | <i>Pleopeltis polylepis</i> | <i>Isochilus unilateralis</i> | <i>Polypodium polypodioides</i> | <i>Asplenium cuspidatum</i> | <i>Tillandsia bartramii</i> | <i>Campyloneurum angustifolium</i> | <i>Pecluma alfredii var. cupreolepis</i> | <i>Sedum sp.</i> | <i>Arpophyllum laxiflorum</i> |
|--------------------------------|-----------------------------|-------------------------------|---------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------------|--|------------------|-------------------------------|
| <i>Quercus germana</i> | N.S. | 20.1* | 6.82* | N.S. | 5.36* | 25* | N.S. | N.S. | N.S. |
| <i>Quercus sartorii</i> | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | 6.99* | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. |
| <i>Clethra pringlei</i> | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | 4.95* | N.S. | N.S. | N.S. |
| <i>Quercus canbyi</i> | N.S. | N.S. | N.S. | 5.72* | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. |
| <i>Sapindus saponaria</i> | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | 6.78* | N.S. | N.S. |
| <i>Liquidambar styraciflua</i> | 7.9* | N.S. | 5.21* | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. |
| <i>Decatropis bicolor</i> | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | 0.36 | 4.8* | N.S. | N.S. |
| <i>Turpinia occidentalis</i> | 2.86 | N.S. | N.S. | 2.94 | N.S. | 6.35* | N.S. | N.S. | N.S. |
| <i>Rapanea myricoides</i> | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | 14.3 | 18.8 |
| <i>Quercus affinis</i> | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | N.S. | 6.2 |

χ^2 tabulada = 3.84, $p < 0.05$); N.S. = No significativas; * = Diferencias significativas ($p < 0.05$).

Similitud entre forofitos por carga de epífitas

El fenograma para analizar la similitud entre especies arbóreas, respecto a las epífitas que albergan (Figura 3) evidencia que las especies con mayor similitud fueron: 1) *Nectandra sanguinea* Rol. ex Rottb., *Meliosma oaxacana* y *Abies vejarii* Martínez (Índice de Similitud= 1.0); 2) *Quercus germana* y *Quercus sartorii* (Índice de Similitud= 0.945); 3) *Podocarpus reichei* y *Magnolia tamaulupana* (Índice de Similitud= 0.880); y 4) *Turpinia occidentalis* y *Rapanea myricoides* (Índice de Similitud= 0.875).

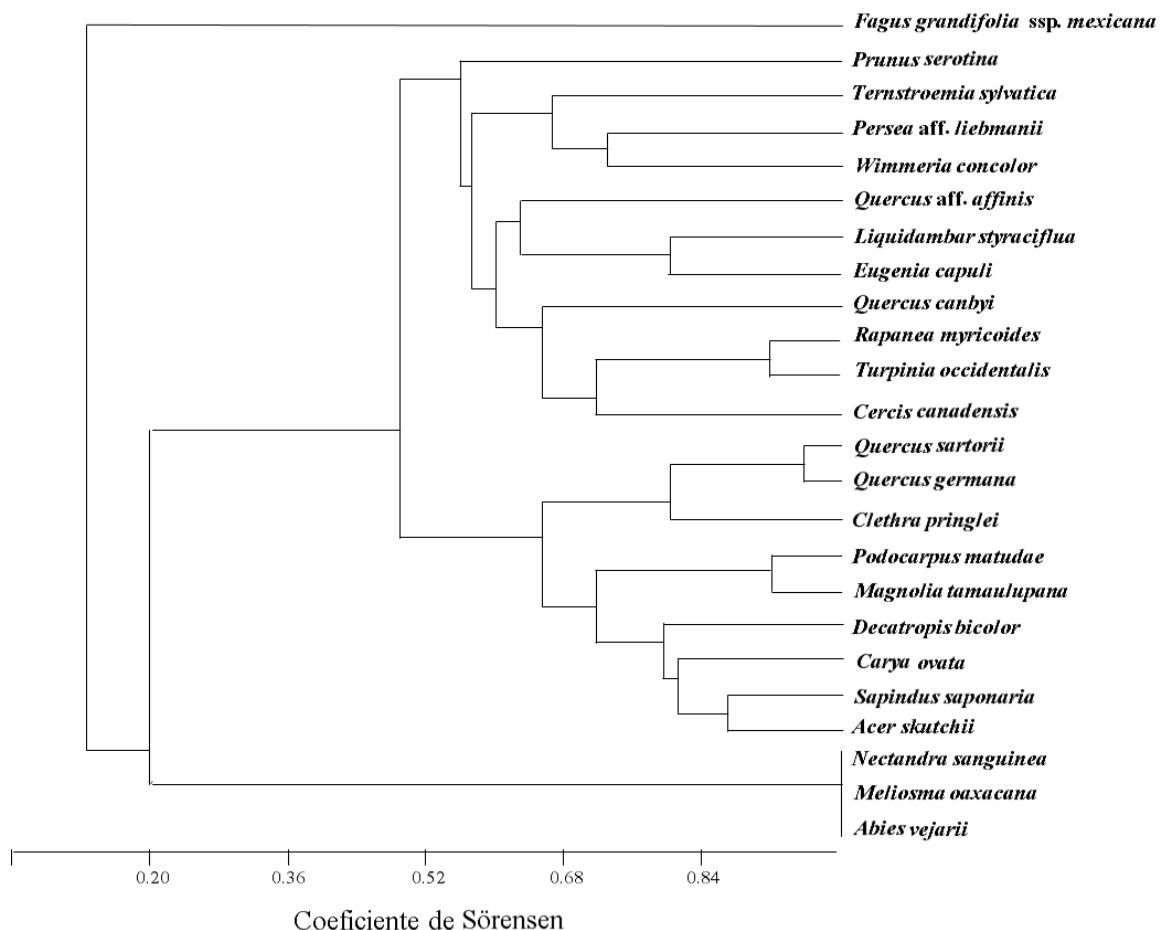


Figura 3. Fenograma de similitud entre especies de forofitos.

Proporción de especies por familias en cotas altitudinales

A 1 500 msnm se identificaron 15 especies y seis familias, Orchidaceae presentó mayor proporción de especies (33 %), seguida de Bromeliaceae (26 %) y Polypodiaceae (20 %). A 1 300 msnm ocurrieron 16 especies y siete familias, sobresalieron Polypodiaceae (29 %), Orchidaceae y Bromeliaceae (18 % y 17 %, respectivamente). Dos familias se restringen a este piso altitudinal: Crassulaceae y Begoniaceae, aunque su representación dentro de los cuadrantes es de pocos individuos. En la cota de 1 000 msnm se registraron 12 especies y cinco familias, Orchidaceae fue la mejor representada (34 %), seguida de Bromeliaceae y Polypodiaceae, ambas con 25 %. A 800 msnm se presentaron 24 especies y ocho familias, de las cuales Orchidaceae tuvo la mayor proporción de especies (41.67 % del total), Polypodiaceae (16.67 %) y Bromeliaceae (12.50 %). El número más alto de epífitas se obtuvo a 800 msnm, lo cual coincide con el Índice de *Shannon* por cota altitudinal (Cuadro 3). La distancia filogenética entre especies epífitas fue similar dentro y entre altitudes ($F= 1.41$, $P=0.18$).

Cuadro 3. Valores del Índice de Shannon por cota altitudinal.

| Altitud (msnm) | Índice de <i>Shannon</i> |
|-------------------|--------------------------|
| 800 | 2.09 |
| 1 000 | 1.45 |
| 1 300 | 1.58 |
| 1 500 | 1.55 |

Distribución vertical de epífitas

La distribución vertical de las epífitas en cada una de las secciones del forofito, muestra su marcada preferencia hacia las zonas III y IV del hospedante, de acuerdo a la clasificación de Johansson (Figura 4; $\chi^2 = 31\ 700.00$, $p < 0.001$), sitios que corresponden a la parte basal y media de las ramas; hay más epífitas de las que se esperaría en una distribución aleatoria.

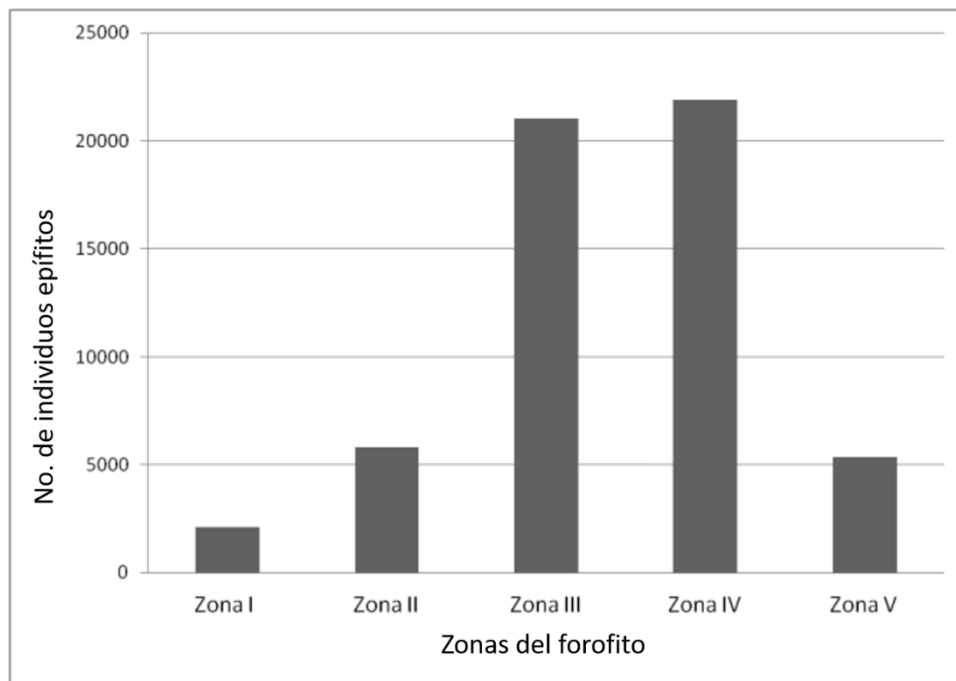


Figura 4. Número de individuos epífitos en cada una de las zonas del forofito.

Hubo diferencias en la distribución por zonas de todas las especies, cuyos valores de χ^2 calculada fueron superiores a los de χ^2 tabulada ($\chi^2 = 9.48$, $p = 0.05$). Esto significa, que las epífitas, aun las que ocupan las cinco zonas del forofito, son más comunes en una o dos de ellas y es ahí donde se registró la mayor abundancia.

Discusión

Abundancia y riqueza de especies

La predominancia de las familias Orchidaceae, Polypodiaceae y Bromeliaceae coincide con la clasificación hecha por Gentry y Dodson (1987) de estos grupos taxonómicos, con respecto al número total de especies epífitas. Cabe mencionar que Orchidaceae, aunque tiene el número más alto de taxones, su abundancia es baja. *Isochilus unilateralis* (Orchidaceae) le correspondió el valor más grande en el fragmento de bosque de niebla estudiado, quizás por el pequeño espacio que ocupa. El patrón de distribución de esta familia concuerda con lo citado en la literatura, respecto a que las orquídeas registran una alta diversidad de especies, aunque la característica principal de muchas de ellas es su escasez de individuos (Nieder *et al.*, 1999; Valverde, 2006).

Destaca por su abundancia *Pleopeltis polylepis*, lo cual se explica por su tendencia a formar grandes conglomerados, que en ocasiones cubren casi por completo las ramas de los forofitos, sin permitir el crecimiento de otras especies en la vecindad.

Asociación epífita-forofito

La principal función del forofito es la de proveer soporte a las epífitas. Si su función se restringiera a ello, la distribución de estas plantas sería generalista, independientemente de la especie arbórea que la sustenta. Algunas, se correlacionan con los taxa arbóreos, mediante la prueba de χ^2 . Es decir, existen características de los forofitos que inciden en la distribución y abundancia de las epífitas (Callawell *et al.*, 2002; Krömer y Gradstein, 2003). Dicha correlación se determinó tanto en las especies más abundantes, como en las más escasas, ejemplos de las primeras son: *Isochilus unilateralis*, *Campyloneurum angustifolium* (Sw.) Fée, *Polypodium polypodioides* y *Tillandsia bartramii*; y de las segundas: *Sedum* sp., *Laelia anceps* Lindl., *Begonia* sp., *Arpophyllum laxiflorum* Pfitzer y *Piper* sp. Sin embargo, la rareza de esas especies epífitas, también puede ser el factor que incide en los valores de χ^2 ,

para que sugieran una correlación con el forofito. Incrementar el número de colectas ayudaría a ampliar el último punto planteado.

Elementos como el tamaño y la forma del árbol determinan la abundancia y riqueza de especies epífitas. La predominancia de *Quercus germana* como forofito preferido se debe a su abundancia y fisonomía, pues tienen un porte muy ramificado y una mayor área basal, como lo registraron de la Rosa-Manzano *et al.* (2017) en un bosque de pino-ecino en la RBC. Además, la orientación casi horizontal de sus ramas propicia la acumulación de materia orgánica y la conservación prolongada de la humedad ambiental, lo que es idóneo para el establecimiento de muchas epífitas (Puig, 1993).

Otras especies arbóreas muy comunes en el bosque mesófilo de montaña, como *Liquidambar styraciflua*, contienen pocas plantas de ese tipo, a pesar de que presentan corteza rugosa. Sin embargo, su fuste es casi recto, sus ramificaciones son delgadas y su cobertura de copa es pequeña, por lo que ofrece poca superficie de fijación para las epífitas (Puig, 1993).

Distribución vertical

En varios trabajos se menciona que las epífitas tienden a ser más abundantes en las zonas III y IV de los forofitos (Nieder *et al.*, 1999; Krömer *et al.*, 2007), como se observó en el presente estudio. De acuerdo con Nieder *et al.* (1999), las preferencias en altura corresponden a adaptaciones de tipo fisiológico y mecánico. Así, por ejemplo, el género *Campyloneurum* es más abundante en las primeras dos zonas del forofito, lo que refleja su adaptación a un medio sombrío. En tanto que, *Pleopeltis* se distribuye en las cinco zonas del forofito, aunque es más abundante en las zonas III y IV. También en esos sitios se concentra gran parte de las orquídeas, con excepción de *Isochilus unilateralis*, la cual puede encontrarse en la zona V, pero en menor número, debido principalmente a la alta insolación y la rápida desecación imperante en esa zona.

Comparación con estudios similares en bosques de montaña neotropicales

El total de taxa identificados es menor a lo documentado en estudios realizados en otro bosque mesófilo de montaña. Martínez *et al.* (2006) registran 44 especies en un área de 0.04 ha en Chiapas; Hietz y Hietz-Seifert (1995) citan 53 a una altitud de 1 439 msnm, dentro de un área de 0.06 ha, con un total de 134 taxa para todos sus sitios de muestreo. En el presente se consignan muestra 33 especies en 0.6 ha.

En latitudes más al sur, como Ecuador y Bolivia, el número de especies aumenta, notablemente (Krömer y Gradstein, 2003). El alto número y diversidad en las zonas ecuatoriales se explica a partir de los múltiples nichos y microclimas derivados de la orografía (Küper *et al.*, 2004). El menor número de taxones puede explicarse con el hecho de que conforme aumenta el gradiente latitudinal, la diversidad de epífitas decrece (Gentry y Dodson, 1987).

Dado que la Reserva de la Biósfera El Cielo es uno de los sitios que marcan el límite de distribución boreal del bosque mesófilo en México (Conabio, 2010), se entiende la baja cantidad de especies en relación con bosques similares, pero ubicados en latitudes más al sur.

Conclusiones

Se registraron 33 especies epífitas, pertenecientes a 23 géneros y 10 familias de plantas vasculares, con un total de 115 069 individuos. Se detectó asociación entre algunos taxa de epífitas y sus forofitos; asimismo son más abundantes en la parte basal e intermedia de ellas. La filogenia no explica la distribución de las epífitas.

El bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biósfera El Cielo evidencia un patrón de distribución de epífitas similar al de ambientes afines en otras localidades.

Agradecimientos

Este trabajo inició como la tesis de Maestría del Ing. Noé Hervé García Balcázar, quien lamentablemente falleciera antes de obtener su título de Maestría. El artículo está dedicado a su memoria. El estudio tuvo apoyos parciales del PAICYT (UANL) y del CONACYT (CB-2015-01 255453).

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Contribución por autor

Arturo Mora Olivo: trabajo de campo, desarrollo del diseño, redacción y edición general del manuscrito; Eduardo Estrada-Castillón, Marisela Pando-Moreno, Edilia de la Rosa-Manzano: desarrollo del diseño y redacción del escrito; Enrique Jurado: análisis estadístico, desarrollo del diseño, redacción y edición general del manuscrito.

Referencias

- Barthlott, W., V. Schmit-Neuerburg, J. Nieder and S. Engwald. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* 152: 145-156.
- Benzing, D. H. 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 280 p.
- Bøgh, A. 1992. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian montane rain forest. *Selbyana* 13: 25-34.
- Callaway, R. M., K. Reinhart, G. W. Moore and S. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia* 132(2): 221-230.

- Casas G., S. L. y G. N. Requena L. 2005. Generalidades geográficas. *In*: Sánchez-Ramos, G., P. Reyes-Castillo y R. Dirzo (eds.). Historia natural de la Reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas, México. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Ciudad Victoria, Tamps., México. 732 p.
- Challenger, A. 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro. Conabio. México, D.F., México. 847 p.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). 2010. El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible. Conabio. México D.F., México. 197 p.
- de la Rosa-Manzano, E., A. Guerra-Pérez, G. Mendieta-Leiva, A. Mora-Olivo, J. G. Martínez-Ávalos and L.U. Arellano-Méndez. 2017. Vascular epiphyte diversity in two forest types of the "El Cielo" Biosphere Reserve, Mexico. *Botany* 95: 599–610.
- Gentry, A. H. and C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205-233.
- Gradstein, S. R., P. Hietz, R. Lücking, A. Lücking, H. J. Sipman, H. F. M. Vester, J. Wolf and E. Gardette. 1996. How to sample the epiphytic diversity in tropical rain forests. *Ecotropica* 2: 59-72.
- Gradstein, S. R., N. M. Nadkarni, T. Krömer, I. Holz and N. Nöske. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana* 24(1): 105-111.
- Hedges, S., J. Dudley and S. Kumar. 2006. TimeTree: a public knowledge-base of divergence times among organisms. *Bioinformatics* 22: 2971–2972.
- Hietz, P. and U. Hietz-Seifert. 1995. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, México. *Journal of Vegetation Science* 6: 487-498.

Ingram, S. W. and M. D. Lowman. 1995. The collection and preservation of plant material from the tropical forest canopy. *In: Lowman, M. D. and N. M. Nadkarni (eds.). Forest Canopies. Academic Press. San Diego, CA USA. pp. 587–603.*

Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forests. *Acta Phytogeografica Suecica* 59: 1-129.

Krömer, T. and S.R. Gradstein. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forest and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* 24: 190-195.

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

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

Martínez M., N., M. A. Pérez F. y A. Flores P. 2006. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 56(4): 2069-2086.

Nadkarni, N. M. and T. J. Matelson. 1991. Fine litter dynamics within the tree Canopo of a tropical cloud forest. *Ecology* 72: 2071–2082.

Nieder, J., S. Engwald and W. Barthlott. 1999. Patterns of Neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 20: 66–75.

Puig, H. 1993. Árboles y arbustos del bosque mesófilo de montaña de la reserva El Cielo, Tamaulipas, México. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Ver., México. 84 p.

Puig, H., R. Bracho y V. Sosa. 1983. Composición florística y estructura del bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas. México. *Biótica* 8(4): 339-359.

Puig, H. y R. Bracho. 1987. El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. Primera edición. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F., México. 176 p.

- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D. F., México. 432 p.
- Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of the fanerogamic flora of Mexico. *In*: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot and J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico: Origins and distribution. Oxford University Press. New York, NY USA. pp. 139-144.
- Sánchez-Ramos, G., P. Reyes-Castillo y R. Dirzo (eds). 2005. Historia natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Hong Kong, China. 693 p.
- Sánchez-Ramos y R. Dirzo. 2014. El bosque mesófilo de montaña: un ecosistema prioritario y amenazado. *En*: Gual-Díaz, M. y A. Rendón-Correa (comps.). Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F., México. pp. 109-139.
- Valverde R., I. 2006. Crecimiento de *Barkeria lindleyana* (Orchidaceae) en un hábitat suburbano de Costa Rica. *Lankesteriana* 6(2): 33-41.
- Villaseñor, J. L. 2010. El Bosque Húmedo de Montaña en México y sus plantas vasculares: Catálogo Florístico-Taxonómico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México. 40 p.