

Diversidad y distribución vertical de bromeliáceas epífitas en un bosque de niebla en Chiapas, México

Mario Carlos Robles-Molina¹, Rubén Martínez-Camilo^{2*}
Nayely Martínez-Meléndez³, Miguel Ángel Pérez-Farrera¹

¹Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Libramiento Norte Pte. 1150. C.P. 29039. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. ²Centro del Cambio Global y la Sustentabilidad, A.C. Calle Centenario del Instituto Juárez s/n. Reforma. C.P. 86080. Villahermosa, México. | ³Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. Barrio María Auxiliadora. C.P. 29290. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México. *Autor para correspondencia: ruben.martinez.cam@gmail.com

RESUMEN

Se evaluó la diversidad y la distribución vertical de las bromelias epífitas en un gradiente sucesional de un bosque de niebla en la Reserva de la Biosfera El Triunfo. Se delimitaron cinco parcelas de 0.05 ha en dos rodales con distinto periodo de recuperación y en un bosque conservado. Se contaron las bromeliáceas en 251 árboles hospederos con un DAP igual y mayor a 5 cm y se ubicó su posición vertical en tres estratos del árbol (bajo, intermedio y dosel). Se encontraron 3 445 bromeliáceas de diez especies y tres géneros. La diversidad de bromelias fue la misma en todos los sitios. La abundancia de bromeliáceas fue mayor en el estrato más alto del bosque maduro y en el estadio sucesional intermedio, así como en el estrato intermedio del estadio sucesional reciente. Seis especies fueron reconocidas como generalistas ya que se distribuyen indistintamente en las tres zonas verticales y cuatro como especialistas por encontrarse en uno solo de los estratos. Las especies de *Tillandsia* se encuentran en el bosque maduro y el estadio sucesional intermedio y las de *Catopsis* en el sitio más perturbado (estadio sucesional reciente). La diversidad y el arreglo vertical de las bromelias epífitas está definido en parte por el tiempo de recuperación de los bosques de niebla.

Palabras clave: *Catopsis*, ecología del dosel, epífitas vasculares, Sierra Madre de Chiapas, *Tillandsia*.

ABSTRACT

diversity and vertical distribution of epiphytic bromeliads were evaluated in a successional gradient of a cloud forest in Chiapas, Mexico. Five 0.05 ha plots each were delimited in two stands with different recovery periods, and at a well preserved forest. Bromeliads in 251 host trees with a DBH ≥ 5 cm were counted and their vertical position within the tree was determined. A total of 3 445 bromeliads were recorded, belonging to ten species and three genera. Richness is the same at the three study sites. The highest diversity was found in the early succession forest, although did not differ significantly from the preserved forest. Abundance of bromeliads was higher in the canopy of the old-growth forest and late succession forest, and in the intermediate strata of the early successional forest. Six species were considered generalists because they were found in all the vertical strata of the host trees, and four were considered specialists, as they were found in only one strata. Species of the genus *Tillandsia* were found in the most well conserved sites, and those of *Catopsis* in the site with recent disturbance. Diversity and vertical arrangement of bromeliads were found to be partially determined by forest structure and composition.

Key words: *Catopsis*, canopy ecology, vascular epiphytes, Sierra Madre of Chiapas, *Tillandsia*.

INTRODUCCIÓN

Las epífitas vasculares son un gremio ecológico de plantas que crecen sobre otras plantas, comprenden aproximadamente una tercera parte de la flora vascular total en algunos bosques tropicales (Zotz, 2016). El estudio de la variación de las comunidades de epífitas en condiciones ambientales contrastantes provee un marco de referencia para analizar los procesos que determinan los patrones de diversidad de las mismas. Estas variaciones han sido estudiadas en diferentes gradientes ambientales

de bosques conservados (Leimbeck y Balslev, 2001; Krömer *et al.*, 2007a; Kersten *et al.*, 2009), en diferentes estadios de sucesión secundaria versus bosques conservados (Krömer *et al.*, 2014; Chaves *et al.*, 2016; Susan-Tepetlan *et al.*, 2015), en bosques conservados versus sistemas agrosilvopastoriles (Einzmann y Zotz, 2016), en potreros (Flores-Palacios y García-Franco, 2008) y en bosques de aprovechamiento forestal (Jiménez-Bautista *et al.*, 2014).

La pérdida y fragmentación de los bosques así como las modificaciones en la composición y estructura de los mismos debido a perturbaciones humanas, tienen efectos

sobre los patrones de diversidad de las epífitas vasculares. Se ha encontrado que la diversidad de epífitas vasculares disminuye con la intensidad de disturbio en los bosques (Cascante-Marín *et al.*, 2006; Köster *et al.*, 2009; Krömer *et al.*, 2014). Por ejemplo, un bosque en fases sucesionales iniciales, tendrá mayor cantidad de árboles pequeños, en los cuales el área basal y la cobertura del dosel será menor en comparación con la de los árboles de un bosque maduro; ésto determina una menor diversidad de microhabitats y tiempos para los procesos de establecimiento y colonización de las epífitas (Wolf, 2005; Köster *et al.*, 2009). Además, el reemplazo de los árboles resultado de las diferentes fases sucesionales de los bosques para alcanzar la madurez, implica modificaciones subsecuentes en las características del microambiente (por ejemplo, humedad, tasa de evapotranspiración, temperatura) y nicho ecológico (disponibilidad de espacios) de las epífitas (Wolf, 2005).

La familia Bromeliaceae es uno de los grupos de plantas con mayor riqueza de epífitas, cerca de la mitad de las 3 160 especies son epífitas (Zotz, 2013). Es uno de los elementos más notables en los bosques tropicales del Neotrópico y en ocasiones es el grupo con mayor riqueza y abundancia (Wolf, 2005; Wolf y Flamenco-Sandoval, 2006; Matallana *et al.*, 2010). Las bromelias son consideradas un grupo taxonómico con una activa radiación evolutiva (Benzing, 2000; Givnish *et al.*, 2014), resultado de diversas adaptaciones metabólicas, que incluyen el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) y los tricomas absorbentes, y morfológicas, como la formación de rosetas o las semillas con apéndices o pelos enredantes (Benzing, 2000; Zanella *et al.*, 2012; Givnish *et al.*, 2014). A diferencia de otros grupos de epífitas vasculares, algunas especies de bromelias xerotolerantes tienen una alta capacidad de persistencia en los bosques que han sido modificados y colonizan rápidamente nuevos espacios (Wolf y Flamenco-Sandoval, 2006; Werner y Gradstein, 2008; Toledo-Aceves *et al.*, 2012). En ocasiones constituyen hasta 95 % de la biomasa epífita de los bosques perturbados (Wolf, 2005). La diversidad de bromelias disminuye en los bosques más perturbados, aunque en éstos se encuentra una mayor tasa de reclutamiento respecto de los bosques maduros (Cascante-Marín *et al.*, 2006). Sin embargo, aún se desconocen muchos aspectos relativos a los patrones y procesos de la diversidad y composición de las bromelias en los bosques neotropicales, en particular cuando éstos se modifican y se establece un mosaico sucesional de recuperación de los mismos (Kessler, 2002).

En la zona núcleo 1 de la Reserva de la Biosfera El Triunfo es posible observar un mosaico sucesional del

bosque niebla, que incluye acahuales con distintos años de recuperación que originalmente fueron transformados en potreros y/o cultivos agrícolas, y áreas de bosques en buen estado de conservación (Pérez-Farrera *et al.*, 2011), por lo que son un buen escenario para observar los diferentes arreglos de las comunidades de bromelias epífitas en diversas etapas sucesionales.

El objetivo planteado fue evaluar la variación de la diversidad de bromelias epífitas en un gradiente de sucesión ecológica del bosque de niebla en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, así como determinar los cambios en la distribución vertical de las bromelias epífitas en estos gradientes sucesionales.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se realizó entre diciembre de 2009 y agosto de 2010 en la Reserva de la Biósfera El Triunfo, ubicado en la parte central de la Sierra Madre de Chiapas. Los sitios de estudio se localizan en la zona núcleo 1 (denominado El Triunfo), en altitudes de 1 800 a 1 950 m s.n.m. La temperatura promedio anual es de 22 °C y el promedio anual de lluvia es de 2 668 mm. El clima predominante es templado húmedo con abundantes lluvias en verano (García, 2004). En este polígono predomina el bosque de niebla (bosque mesófilo de montaña). Se seleccionaron áreas aledañas al campamento del polígono El Triunfo, en donde predominan áreas en buen estado de conservación; sin embargo, también se encuentran áreas de bosques en proceso de recuperación, en los cuales la cobertura arbórea fue eliminada para ubicar cultivos de maíz y potreros; por lo cual se observan distintas etapas de recuperación de los bosques debido a las diferencias en el tiempo de abandono de los cultivos y/o potreros. Se definieron tres estadios de acuerdo con la descripción del lugar realizada por Pérez-Farrera *et al.* (2011): (1) bosque maduro, áreas sin modificación reciente y en buen estado de conservación; se observan tres estratos, dos arbóreos y el sotobosque. Los árboles alcanzan alturas de hasta 35 m, predominan las especies de árboles como *Matudaea trinervia* Lundell (Hamamelidaceae), *Symplocarpon flavifolium* Lundell (Pentaphylacaceae) y *Glossostipula concinna* (Standl.) Lorence (Rubiaceae); (2) estadio sucesional intermedio, constituido por áreas modificadas en la década de los 60 y abandonadas en 1980; se observan tres estratos, dos arbóreos y el sotobosque. Los árboles alcanzan alturas de 20 a 30 m, las especies dominantes son *Quercus benthamii* A. DC. (Fagaceae), *Matudaea trinervia* Lundell y *Ardisia compressa* Kunth (Primulaceae); y (3) estadio sucesional reciente, que son áreas deforestadas en la década de los

80 y abandonadas en 1998; es evidente un sólo estrato arbóreo y el sotobosque. Los árboles alcanzan alturas de 10 a 15 m, las especies dominantes son *Saurauia madrensis* B.T. Keller & Breedlove (Actinidiaceae), *Crossopetalum parviflorum* (Hemsl.) Lundell (Celastraceae) y *Hedyosmum mexicanum* C. Cordem. (Chloranthaceae). La edad de recuperación de los sitios se constató con información proporcionada por el personal de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.

Se ubicaron fragmentos de bosque en cada uno de los estadios sucesionales, en los que se establecieron cinco parcelas circulares de 0.05 ha cada una. Las parcelas se distribuyeron sistemáticamente en cada rodal forestal, separadas entre sí al menos por 100 m de distancia. En cada parcela se ubicaron todos los árboles hospederos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) igual o mayor a 5 cm. En cada árbol se contaron todos los individuos de bromelias epífitas. Para facilitar el conteo se utilizó un contador de mano, binoculares y cuando fue necesario se escalaron los árboles utilizando técnicas de cuerda (Perry, 1978). Cada roseta se consideró como un individuo. Únicamente se consideraron aquellos individuos con un tamaño mayor a 10 cm, los individuos con tallas menores se excluyeron por su dificultad para poder determinarlos a especie.

Para determinar las preferencias de las bromelias por algún estrato vertical en los árboles hospederos, se utilizó el esquema de zonificación vertical propuesto por Johansson (1974) con algunas adaptaciones. Esto fue necesario debido a las diferentes características del porte de los árboles en los diferentes estadios sucesionales, por lo cual se definieron tres zonas: (1) baja, que corresponde al tronco y las primeras ramas, (2) media, que incluye las ramas de la parte media del árbol y (3) dosel, las ramas de la copa. Se obtuvieron muestras de cada especie de bromelia para su determinación correcta, las cuales fueron depositadas en el Herbario Eizi Matuda (HEM) de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

Para determinar si hay diferencias en el DAP de los árboles en los dos estadios sucesionales y en el bosque maduro, se realizó un análisis de varianza de una vía (ANDEVA). Debido a que se utiliza la medida del DAP como una referencia del tamaño del árbol -a mayor tamaño del árbol se incrementa el espacio potencial para albergar una epífita así como el tiempo de colonización- (Flores-Palacios y García-Franco, 2006), se ajustaron modelos de regresión simple utilizando como variables de respuesta la riqueza de especies y la abundancia de las bromelias epífitas, y como variable independiente el DAP de los árboles. Las variables de respuesta fueron

transformadas a su logaritmo natural para ajustar el modelo, como frecuentemente se realiza (Flores-Palacios y García-Franco, 2001; Martínez-Meléndez *et al.*, 2008). Se calculó el índice de diversidad alfa con el Inverso de Simpson para las especies de bromelias epífitas en cada árbol. Para determinar diferencias en la diversidad alfa entre los estadios sucesionales se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía. En todos los ANDEVA's se verificó que los residuales tuvieran una distribución normal, cuando no se observaron, entonces se realizaron transformaciones de la variable dependiente a logaritmo natural para normalizarlos. Ante la ausencia de normalidad se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis. Se realizaron pruebas post hoc con la prueba de Tukey para comparar las medias entre los niveles del factor evaluado. Se usó un valor de referencia de $p \leq 0.05$. Para generar los valores del índice de diversidad alfa (Inverso de Simpson) se utilizó la librería Vegan (Oksanen *et al.*, 2016). Los análisis se realizaron con el software R (R Core Team, 2016).

Posteriormente, se realizaron pruebas de χ^2 para determinar posibles preferencias de las especies de bromelias por ciertos estratos verticales en los árboles hospederos (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008). Con las frecuencias obtenidas por la χ^2 se elaboró una tabla con las abundancias observadas y las abundancias esperadas la cual se utilizó como prueba de congruencia entre observación e hipótesis. Se consideró que cuando las abundancias observadas fueron mayores a las esperadas y los valores de χ^2 tuvieron un valor superior a 28.87, las bromelias preferían un estrato en particular; por el contrario, cuando el valor observado resultó menor que el esperado y la χ^2 fue mayor, se consideró que las especies no encontraron condiciones ambientales apropiadas para establecerse en algún estrato específico. El valor estadístico mencionado es con el que se sustenta la hipótesis nula, al ser los valores observados mayores que el valor crítico se rechaza la hipótesis. Por último, cuando las abundancias observadas fueron similares a las esperadas y el valor de χ^2 mayor o igual, se consideró que estas especies podían o no establecerse en alguna zona en específico. Posteriormente se realizó un análisis de correspondencia, el cual descompone el estadístico de la prueba χ^2 asociado a una tabla de contingencia (Greenacre y Hastie, 1987); con este análisis se generó un gráfico para identificar las asociaciones de mayor peso entre cada una de las especies y cada una de las zonas verticales. Considerando esto, las especies de bromelias epífitas fueron clasificadas en cuatro tipos ecológicos según sus preferencias de estratos: (1) bajas, que solo se encontraban en el fuste y primeras

ramas; (2) medias, que únicamente se presentaban en las ramas de la parte media del árbol; (3) altas, de distribución restringida a la copa de los árboles; y (4) generalistas, que se distribuyen desde la base del árbol hasta la copa. Estos análisis fueron realizados con el programa Infostat v2008 para Windows (Di Rienzo *et al.*, 2008).

RESULTADOS

En total se muestrearon 251 árboles hospederos distribuidos en 72 especies. El área basal de los árboles en cada una de las tres condiciones de bosque fue estadísticamente diferente ($F_2 = 14.35$, $p < 0.001$; Tabla 1); las diferencias se encontraron entre el bosque maduro versus el estadio sucesional reciente, y bosque maduro versus el estadio sucesional intermedio ($p < 0.001$, en ambos casos). En todos los sitios predominaron los árboles de tallas pequeñas, con una disminución en la frecuencia hacia tallas grandes (Figura 1), el estadio sucesional reciente fue el único en el cual no se encontraron árboles con un DAP mayor a 81 cm.

Se contabilizaron 3,445 rosetas de diez especies de bromelias (Tabla 2). De las cuales, cinco son del género *Tillandsia* L., cuatro de *Catopsis* Griseb. y una de *Werauhia* J.R. Grant. En cuanto a la riqueza de bromelias por árbol, el bosque maduro presentó el valor más alto (promedio, error estándar; 1.87 ± 0.12 ; Tabla 1), la prueba de Kruskal-Wallis indica que hay diferencias significativas de la riqueza en los estadios sucesionales de bosque ($\chi^2 = 6.4512$, $p = 0.04$), sin embargo, la prueba no paramétrica de Wilcoxon no indica diferencias entre ellos. En lo que toca a la riqueza total por sitio, en la condición sucesional intermedia se encontraron nueve de las diez especies, ocho en la condición sucesional reciente y siete en el bosque maduro. La condición sucesional con mayor diversidad alfa (Inverso de Simpson) fue el estadio sucesional reciente (1.48 ± 0.06) y el menos diverso fue el bosque maduro (1.26 ± 0.05 ; Tabla 1). Únicamente se encontraron diferencias significativas de la diversidad ($\chi^2 = 7.967$, $p = 0.018$) en el bosque maduro versus el estadio sucesional reciente ($p = 0.03$). Los modelos de regresión lineal indican que la abundancia de epífitas vasculares se incrementa con el DAP de los árboles (Figura 2). Únicamente en el estadio sucesional reciente se encontró que la riqueza de especies se incrementa con el DAP de los árboles ($r^2 = 0.41$, $p < 0.001$; Figura 3).

Las especies de bromelias presentes en todas las condiciones de bosque son *Catopsis nutans* (Sw.) Griseb., *Tillandsia fasciculata* Sw., *T. guatemalensis* L.B. Sm. y *Werauhia werckleana* (Mez) J.R. Grant. La especie *T.*

multicaulis Steud. se encuentra únicamente en el bosque maduro. La especie más abundante es *T. guatemalensis* (60.9 % del total de individuos), seguida por de *T. fasciculata* (10.52 %) y *C. berteroniana* (Schult. & Schult. f.) Mez (10.42 %) y la menos abundante es *T. multicaulis* (0.23 %). Casi todas las especies de *Tillandsia* (excepto *T. ponderosa* L. B. Sm.) ocurren en las tres condiciones de bosque, aunque son más abundantes en el bosque maduro y el estadio sucesional intermedio; las especies *T. fasciculata*, *T. guatemalensis* y *W. werckleana* prefieren el estadio sucesional intermedio. Por su ocurrencia exclusiva, *Tillandsia multicaulis* parece ser específica de condiciones ambientales que proveen los bosques maduros. *Tillandsia multicaulis* y *T. concolor* L.B. Sm. no mostraron preferencia por algún estadio sucesional, aunque la primera se registró únicamente en el bosque maduro con valores muy bajos debido a su baja abundancia (Tabla 2, Figura 1S). Las especies de *Catopsis* presentan una tendencia muy clara a ser más abundantes en la condición con menor tiempo de recuperación (Tabla 3).

La abundancia de bromelias es mayor en el estrato alto de los árboles del bosque maduro y del estadio sucesional intermedio (Tabla 3; con una inercia del 84 % y 71 % en el análisis de correspondencia, Figura S2). En el estadio sucesional reciente, la tendencia cambia al estrato medio. Las especies *C. berteroniana*, *C. sessiliflora* (Ruiz & Pav.) Mez y *C. wangerinii* Mez & Wercklé son abundantes en el estrato intermedio, tendencia que se incrementa en el estadio sucesional reciente. Para el género *Tillandsia*, únicamente *T. ponderosa* fue abundante en el estrato alto, las demás especies no mostraron preferencia por algún estrato en particular; aunque especies como *C. nutans*, *T. guatemalensis*, *T. multicaulis* y *T. fasciculata* incrementan notablemente su abundancia en el estrato alto.

DISCUSIÓN

En este estudio la riqueza de bromelias epífitas es similar en los tres estadios sucesionales de bosque de niebla evaluados, aunque se observan diferencias en la diversidad y distribución vertical. Las características ambientales y de los árboles de cada una de las condiciones sucesionales proveen diferentes escenarios que coadyuvan a determinar diferentes ensamblajes de bromelias. El estadio sucesional reciente es la condición con mayor diversidad de bromelias, pero también se caracteriza por presentar especies abundantes del género *Catopsis*, las cuales son escasas o no se encuentran en las otras dos condiciones evaluadas (bosque maduro y estadio sucesional intermedio).

Las diez especies de bromelias epífitas encontradas representan 20 % del total registrado para la Reserva de la Biosfera El Triunfo (Martínez-Meléndez *et al.*, 2009). El número de especies de bromelias evaluadas es similar al reportado en los estudios de Barthlott *et al.* (2001) y Cascante-Marín *et al.* (2006) quienes encontraron diez y once especies respectivamente, en diferentes estadios sucesionales de bosques tropicales. Los valores obtenidos para la riqueza de especies y para el índice de diversidad indican que el bosque conservado y el estadio sucesional reciente no difieren entre sí, aunque se aprecia una disminución respecto al estadio sucesional intermedio. En este estudio no se obtuvo una relación importante entre la riqueza de especies y el DAP de los árboles, como frecuentemente se ha detectado en estudios relativos a epífitas vasculares (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008; Toledo-Aceves *et al.*, 2012; Woods 2017). Sin embargo, para la abundancia sí se encontró una relación importante con el DAP, que es menor en el bosque maduro ($r^2 = 0.16$, $p < 0.001$) y notablemente mayor en el estadio sucesional intermedio ($r^2 = 0.41$, $p < 0.001$). Posiblemente los árboles evaluados en el estadio sucesional intermedio aún no están saturados de plantas comparados con los del bosque maduro, los cuales de acuerdo con nuestros resultados ya están saturados, principalmente con plantas de otros grupos de epífitas vasculares que no se evaluaron aquí como las orquídeas (Flores-Palacios y García-Franco, 2006). Los patrones de riqueza y diversidad encontrados en este estudio no coinciden con los detectados por Cascante-Marín *et al.* (2006), quienes observaron un incremento de la riqueza y diversidad, y una disminución en las abundancias con la edad de recuperación del bosque, pero es similar a lo encontrado por Barthlott *et al.* (2001) quien reportó que la riqueza es constante entre bosques conservados versus vegetación con disturbio. En cuanto a la diversidad, la enorme abundancia de *Tillandsia guatemalensis* en el estadio sucesional intermedio, favorece una mayor inequitatividad en el análisis de diversidad alfa. Lo que puede incidir en que este sitio sea el menos diverso comparado con el bosque maduro y el estadio sucesional reciente.

Cuando las evaluaciones de la diversidad de epífitas vasculares en gradientes sucesionales de bosques incluyen a otros grupos de plantas (por ejemplo, Araceae, Orchidaceae, *Peperomia*, Pteridophyta), generalmente la diversidad se incrementa en relación al estado de conservación del bosque (Krömer *et al.*, 2007a). Aunque cada grupo de planta responde de manera diferente a la perturbación de los bosques. Por ejemplo, grupos de helechos como Aspleniaceae y Polypodiaceae son menos vulnerables al disturbio y la riqueza no es afectada (Krömer *et al.*, 2014;

Krömer *et al.*, 2007b), de manera similar a lo encontrado en este estudio para Bromeliaceae.

Algunas especies de bromelias se caracterizan por su capacidad de persistencia en los bosques que han sido modificados, y por su capacidad de colonización en áreas abiertas, principalmente aquellas especies que son heliófitas o tolerantes al sol (Wolf, 2005; Werner y Gradstein, 2008; Toledo-Aceves *et al.*, 2012; Padilha *et al.*, 2017). Por ello, la composición de bromelias cambia en cada uno de los sitios dependiendo del nivel de disturbio (Cascante-Marín *et al.*, 2006; Padilha *et al.*, 2017). De acuerdo con este estudio, las especies del género *Catopsis* son las que incrementaron tanto su abundancia como su riqueza en el sitio más abierto. Benzing (1990) indica que en general las especies de este grupo son tolerantes a las condiciones de luz directa y de sequía respecto a las de otros géneros de bromelias. En el caso de *Tillandsia*, sólo algunas especies no se encuentran en el sitio más perturbado (*T. multicaulis* y *T. ponderosa*), y otras son más abundantes en el sitio más conservado, tendencia similar a la encontrado para *Werauhia werckleana*.

El estado de conservación del bosque define ciertas condiciones microambientales como la temperatura y humedad (Susan-Tepetlan *et al.*, 2015) así como la estructura y composición del bosque (Toledo-Aceves *et al.*, 2017) lo que puede favorecer el crecimiento de bromelias epífitas en estas condiciones, aunque esto no está del todo claro y requiere estudios detallados, ya que los procesos relacionados con la dispersión, germinación, supervivencia y crecimiento de bromelias en sitios con distintos niveles de perturbación aún son poco conocidos. Por ejemplo, se ha encontrado evidencia de que la tasa de germinación de semillas de bromelias se reduce en bosques modificados, afectando los procesos de colonización (Hietz *et al.*, 2002); en otro caso la tasa de germinación de semillas de diferentes especies de bromelias no es diferente en condiciones de bosque conservado y perturbado, incluso, el bosque perturbado provee mejores condiciones para el establecimiento y supervivencia de ciertas bromelias (Cascante-Marín *et al.*, 2008).

La abundancia de *Tillandsia guatemalensis* es relevante en nuestro estudio, ya que representa 60 % del total de las bromelias evaluadas. La importancia de *T. guatemalensis* para algunos bosques de Chiapas localizados en la Meseta Central ha sido documentado previamente por Wolf (2005) y Wolf y Flamenco-Sandoval (2004), quienes encontraron que ésta especie representa 43 % de la biomasa total de las especies epífitas en los bosques de *Pinus* spp. *T. guatemalensis* se caracteriza por ser una especie con metabolismo C3 y con características de bromelia

fitotelma métrica (Castro-Hernández *et al.*, 1999), pero también se caracteriza por las altas concentraciones de carotenoides y α -tocoferol en sus estructuras foliares que le sirven como protección ante la excesiva radiación solar (Matsubara *et al.*, 2009). Estas adaptaciones facilitan la capacidad de establecimiento en diferentes condiciones microambientales, de nicho ecológico y de sustrato impuestas por los bosques modificados o bien en diferentes estadios sucesionales.

Sobre la distribución vertical, se encontró que cuatro (*Catopsis wangerinii*, *C. sesiliflora*, *C. berteroniana* y *Tillandsia ponderosa*) de las diez especies de bromelias muestran preferencias por ciertas zonas de los árboles hospederos. Son pocos los estudios que han evaluado si los árboles hospederos favorecen la abundancia y diversidad de bromelias. Por ejemplo, Chaves *et al.* (2016) encontraron evidencia que sugiere que los rasgos funcionales de los árboles pueden promover o reducir la abundancia de bromelias epífitas. En bosques húmedos de montaña en Bolivia, Krömer *et al.* (2007a) encontraron que sólo unas cuantas especies ocurren únicamente en determinados estratos o son exclusivas de un cierto estrato. Martínez-Meléndez *et al.* (2008) encontraron en la misma área de la reserva El Triunfo que cuatro especies de bromelias, dos de las cuales fueron muestreados en este estudio (*T. guatemalensis*, *T. ponderosa*), prefirieron el estrato exterior o se distribuyen del interior al exterior del dosel.

Otro aspecto importante son los mecanismos de dispersión y polinización de las especies. Por ejemplo, Martínez-Meléndez *et al.* (2008) encontraron que algunas especies generalistas de los géneros *Anthurium* Schott, *Clusia* L., *Epiphyllum* Haw. y *Maianthemum* F.H. Wigg corresponden a taxa de frutos carnosos, los cuales son dispersados principalmente por aves y murciélagos (endozoocoria), lo que les permite germinar en materia orgánica y reducir la interacción epífita vs. corteza del árbol. En el caso de las bromelias, las semillas son dispersadas por el viento, y requieren mayor interacción con la corteza (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008), primero para su establecimiento, luego en la germinación y posteriormente en su establecimiento. Se ha encontrado que las condiciones microambientales que proveen bosques maduros y bosques perturbados no afectan la germinación de algunas bromelias (Cascante-Marín *et al.*, 2008), aunque es posible que sean más susceptibles al proceso de anclaje, ya que Castro-Hernández *et al.* (1999) encontraron una

mortalidad importante de plántulas de *T. guatemalensis* debido a que no pudieron sujetarse adecuadamente al sustrato y fueron arrastradas por las escorrentías del agua de lluvia sobre la corteza del árbol. Este aspecto aún requiere estudios que coadyuven a entender la dinámica de distribución vertical de las bromelias en los árboles. Finalmente, como lo sugiere Woods (2017), es importante considerar el proceso de sucesión ecológica de las comunidades de epífitas y su relación específica con el tamaño o edad de los árboles; ya que es posible detectar patrones específicos de reemplazo de plantas epífitas en zonas particulares de los árboles, que dependen del tamaño de los mismos.

CONCLUSIONES

Este estudio ofrece evidencia de los cambios en la riqueza y abundancia de bromelias epífitas debidos a la variación de la estructura y composición de los árboles en un gradiente sucesional de bosque de niebla. Se encontró que la riqueza de bromelias epífitas es similar entre los estadios sucesionales y el bosque conservado, pero diferente al analizar la diversidad. Las especies del género *Tillandsia* fueron más representativas en los sitios mejor conservados, mientras que las del género *Catopsis* se encontraron en el sitio más perturbado. Destaca *T. guatemalensis* por su abundancia en todos los sitios, principalmente en el estadio sucesional intermedio. Solo cuatro especies de bromelias mostraron especificidad por algún estrato vertical del árbol, el resto son generalistas. Futuros estudios deben incorporar evaluaciones de las condiciones ambientales para determinar su contribución al establecimiento de las especies de bromelias epífitas y a los ensamblajes de las comunidades en los diferentes gradientes sucesionales del bosque de niebla.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Juan Gálvez Solís, Carlos Alberto Escobar Jiménez, Ángel Rafael Hidalgo Pimentel y Luis Martínez Domínguez quienes apoyaron con el trabajo de campo. Al personal de la Reserva de la Biosfera El Triunfo por el apoyo logístico en campo. MCRM agradece la beca otorgada en el proyecto CHIS-2007-07-77710 del Fondo Mixto CONACYT-Gobierno del Estado de Chiapas.

Descripción	Bosque maduro	Estadio sucesional intermedio	Estadio sucesional reciente
Número de árboles hospederos	60	93	97
Promedio del DAP (cm); ± 1 error estándar	43.18 (5.44) ^a	35.29 (2.46) ^a	23.78 (1.24) ^b
Promedio de riqueza por sitio (± 1 error estándar)	1.87 (0.12)	1.56 (0.08)	1.82 (0.09)
Inverso de Simpson (± 1 error estándar)	1.45 (0.07) ^a	1.26 (0.05) ^b	1.48 (0.06) ^a
Abundancia de epífitas			
<i>Catopsis berteroniana</i> (Schult. & Schult. f.) Mez	0	70	276
<i>Catopsis nutans</i> (Sw.) Griseb.	4	29	41
<i>Catopsis sessiliflora</i> (Ruiz & Pav.) Mez	0	3	121
<i>Catopsis wangerinii</i> Mez & Wercklé	0	5	82
<i>Tillandsia concolor</i> L.B. Sm.	2	3	5
<i>Tillandsia fasciculata</i> Sw.	104	242	17
<i>Tillandsia guatemalensis</i> L.B. Sm.	596	1,083	417
<i>Tillandsia multicaulis</i> Steud.	8	0	0
<i>Tillandsia ponderosa</i> L.B. Sm.	71	9	0
<i>Werauhia werckleana</i> (Mez) J.R. Grant.	101	121	21
Abundancia total	886	1,565	980

TABLA 1

Atributos de la diversidad de epífitas y de los sitios de estudio en la Reserva de la Biósfera El Triunfo, Chiapas, México.

Letras diferentes (superíndice) indica diferencias significativas entre los niveles (Tukey, $p < 0.05$).

Especie de epífitas	Bosque maduro	Estadio sucesional intermedio	Estadio sucesional reciente	χ^2
<i>Tillandsia guatemalensis</i>	596 (541.25)	1083 (956.06)	417 (598.68)	77.53
<i>Tillandsia multicaulis</i>	8 (2.06)	0 (3.65)	0 (2.29)	22.98
<i>Werauhia werckleana</i>	101 (62.76)	121 (110.84)	21 (69.41)	58.008
<i>Tillandsia fasciculata</i>	104 (93.74)	242 (165.57)	17 (103.69)	108.87
<i>Tillandsia ponderosa</i>	71 (20.65)	9 (36.50)	0 (22.86)	166.23
<i>Tillandsia concolor</i>	2 (2.58)	3 (4.57)	5 (2.85)	2.28
<i>Catopsis nutans</i>	4 (19.11)	29 (33.76)	41 (21.14)	31.283
<i>Catopsis wangerinii</i>	0 (22.46)	5 (39.69)	82 (24.85)	184.22
<i>Catopsis sessiliflora</i>	0 (32.02)	3 (56.57)	121 (35.41)	289.53
<i>Catopsis berteroniana</i>	0 (89.35)	70 (157.83)	276 (98.83)	455.84

TABLA 2

Preferencia de las especies de bromelias por cada condición sucesional (distancia de $\chi^2 > 28.869$) de bosque de niebla. Abundancias observadas y esperadas (en paréntesis).

Especies	Bajo	Intermedio	Alto	χ^2
<i>Tillandsia guatemalensis</i>	153 (190.64)	703 (763.78)	1196 (1097.56)	21.10
<i>Tillandsia multicaulis</i>	0 (0.74)	0 (2.97)	8 (4.28)	6.96
<i>Tillandsia fasciculata</i>	34 (33.53)	124 (134.37)	203 (193.09)	1.32
<i>Tillandsia ponderosa</i>	0 (7.15)	8 (28.67)	69 (41.19)	40.83
<i>Tillandsia concolor</i>	3 (0.65)	0 (2.61)	4 (3.75)	11.11
<i>Catopsis nutans</i>	4 (6.877)	12 (27.55)	58 (39.58)	18.54
<i>Catopsis wangerinii</i>	26 (7.62)	51 (30.53)	5 (43.86)	92.52
<i>Catopsis berteroniana</i>	71 (32.52)	199 (130.27)	80 (187.20)	143.19
<i>Werauhia werckleana</i>	10 (22.01)	71 (88.21)	156 (126.77)	16.66

TABLA 3

Preferencia de las epífitas en cada uno de los estratos verticales del árbol.

Abundancias observadas y esperadas (en paréntesis).

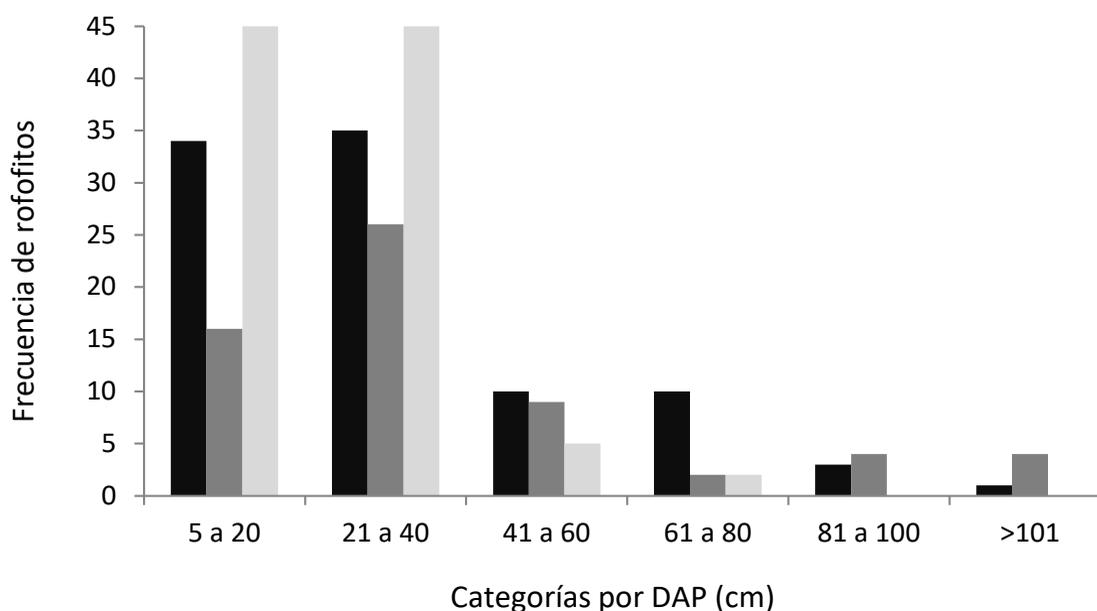


FIGURA 1

Distribución del DAP de los árboles muestreados en tres estadios sucesionales de bosque de niebla en la Reserva de la Biósfera El Triunfo, Chiapas, México. Barras negras = bosque maduro, barras en gris oscuro = estadio sucesional intermedio, barras en gris claro = estadio sucesional reciente.

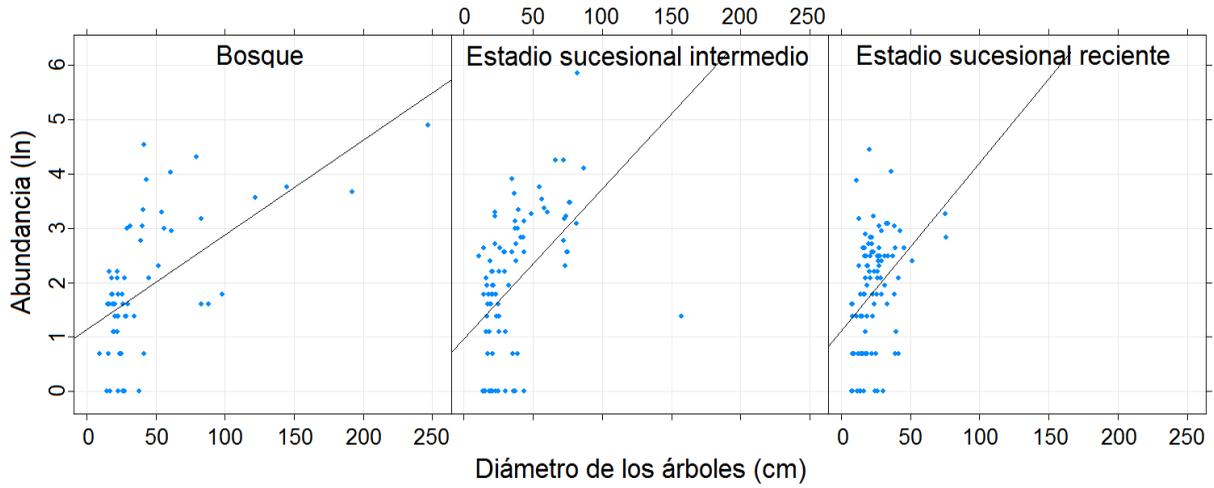


FIGURA 2

Relación entre el tamaño del árbol (DAP) y la abundancia (log) de especies de epífitas en tres estadios sucesionales de bosque de niebla. Bosque maduro: $r^2 = 0.16$, $p < 0.001$; estadio sucesional intermedio: $r^2 = 0.32$, $p < 0.001$; estadio sucesional reciente: $r^2 = 0.41$, $p < 0.001$.

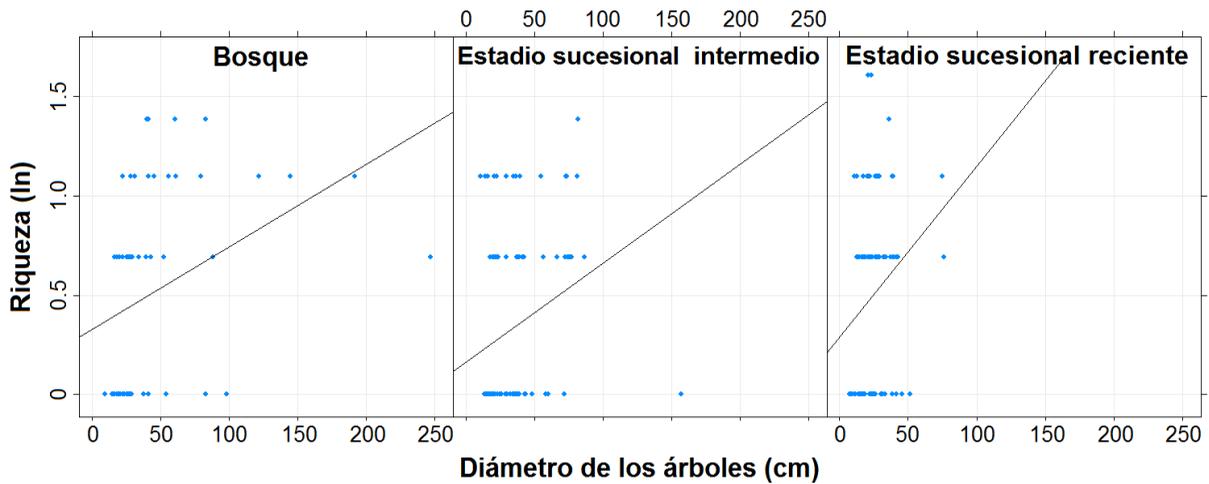


FIGURA 3

Relación entre el DAP del árbol y la riqueza de especies (ln) de epífitas en tres estadios sucesionales de bosque de niebla. Bosque maduro ($p < 0.001$); estadio sucesional intermedio ($r^2 = 0.081$, $p < 0.05$); estadio sucesional reciente ($r^2 = 0.41$, $p < 0.001$).

LITERATURA CITADA

- BARTHLOTT, W., V. SCHMIT-NEUERBURG, J. NIEDER & S. ENGAWLD, 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. General biology and related biota.* Cambridge University Press. Cambridge. 376 pp.
- BENZING, D.H., 2000.** *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation.* Cambridge University Press. Cambridge. 710 pp.
- CASCANTE-MARÍN, A., J.H.D. WOLF, J.G.B. OOSTERMEIJER, J.C.M. DEN NIJS, O. SANAHUJA & A. DURÁN-APUY, 2006.** Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical pre-montane area. *Basic and Applied Ecology* 7: 520-532.
- CASCANTE-MARÍN, A., J.H.D. WOLF, J.G.B. OOSTERMEIJER & J.C.M. DEN NIJS, 2008.** Establishment of epiphytic bromeliads in successional tropical premontane forests in Costa Rica. *Biotropica* 40: 441-448.
- CASTRO-HERNÁNDEZ, J.C., J.H.D. WOLF, J.G. GARCÍA-FRANCO & M. GONZÁLEZ-ESPINOSA, 1999.** The influence of humidity, nutrients and light on the establishment of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the highlands of Chiapas, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 47: 763-773.
- CHAVES, C.J.N., J.C. DYONISIO & D.R. ROSSATTO, 2016.** Host trait combinations drive abundance and canopy distribution of atmospheric bromeliad assemblages. *AoB PLANTS* 8: plw010.
- DI RIENZO, J.A., F. CASANOVES, M.G. BALZARINI, L. GONZÁLEZ, M. TABLADA & W. ROBLEDO, 2008.** *InfoStat, versión 2008.* Grupo InfoStat, FCA. Argentina. 336 pp.
- EINZMANN, H.J.R. & G. ZOTZ, 2016.** How diverse are epiphyte assemblages in plantations and secondary forests in tropical lowlands? *Tropical Conservation Science* 9: 629-647.
- FLORES-PALACIOS, A. & J.G. GARCÍA-FRANCO, 2001.** Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana* 22: 181-191.
- FLORES-PALACIOS, A. & J.G. GARCÍA-FRANCO, 2006.** The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* 33: 323-330.
- FLORES-PALACIOS, A. & J.G. GARCÍA-FRANCO, 2008.** Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, México. *Biodiversity and Conservation* 17: 191-207.
- GARCÍA, E., 2004.** *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen.* Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 90 pp.
- GIVNISH, T.J., M.H.J. BARFUSS, B.V. EE, R. RIINA, K. SCHULTE, R. HORRES, P.A. GONSISKA, R.S. JABAILY, D.M. CRAYN, J.A.C. SMITH, K. WINTER, G.K. BROWN, T.M. EVANS, B.K. HOLST, H. LUTHER, W. TILL, G. ZIZKA, P.E. BERRY & K.J. HASTIE, 2014.** Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 71: 55-78.
- GREENACRE, M. & T. HASTIE, 1987.** The geometric interpretation of correspondence analysis. *Journal of the American Statistical Association* 82: 18-101.

- HIETZ, P., M. WINKLER, S. SCHEFFKNECHT & K. HÜLBER, 2002.** Germination of epiphytic bromeliads in forests and coffee plantations: microclimate and substrate effects. *Biotropica* 44: 197-204.
- JIMÉNEZ-BAUTISTA, L., A.A. DAMON, S. OCHOA-GAONA & R. CLARK-TAPIA, 2014.** Impact of silvicultural methods on vascular epiphytes (ferns, bromeliads and orchids) in a temperate forest in Oaxaca, Mexico. *Forest Ecology and Management* 329: 20-29.
- JOHANSSON, D.R., 1974.** Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59: 1-136.
- KERSTEN, R.A., M. BORGIO & S.S. MENEZES, 2009.** Diversity and distribution of vascular epiphytes in an insular Brazilian coastal forest. *Revista de Biología Tropical* 57: 749-759.
- KESSLER, M., 2002.** Species richness and ecophysiological types among Bolivian bromeliad communities. *Biodiversity and Conservation* 11: 987-1010.
- KÖSTER, N.K., K. FRIEDRICH, J. NIEDER & W. BARTHLOTT, 2009.** Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology* 23: 911-919.
- KRÖMER, T., S.R. GRADSTEIN & A. ACEBEY, 2007A.** Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 42: 23-33.
- KRÖMER, T., M. KESSLER & R. GRADSTEIN, 2007B.** Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* 189: 261-278.
- KRÖMER, T., J.G. GARCÍA-FRANCO & T. TOLEDO-ACEVES, 2014.** Epífitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. En: González-Zuarth A., C.A. Vallarino, J.C. Pérez-Jiménez & A.M. Low-Pfeng (editores). *Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental*. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático-El Colegio de La Frontera Sur, México D.F. pp: 606-623.
- LEIMBECK, R.M. & H. BALSVEV, 2001.** Species richness and abundance of epiphytic Araceae on adjacent floodplain and upland forest in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 10: 1579-1593.
- MARTÍNEZ-MELÉNDEZ, N., M.A. PÉREZ-FARRERA & A. FLORES-PALACIOS, 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.
- MARTÍNEZ-MELÉNDEZ, N., M.A. PÉREZ-FARRERA & R. MARTÍNEZ-CAMILO, 2009.** The vascular epiphyte flora of El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. *Rhodora* 948: 503-535.
- MATALLANA, G., M.A.S. GODINHO, F.A.G. GUILHERME, M. BELISARIO, T.S. COSER & T. WENDT, 2010.** Breeding systems of Bromeliaceae species: evolution of selfing in the context of sympatric occurrence. *Plant Systematic Evolution* 289: 57-65.
- MATSUBARA, S., G.H. KRAUSE, J. ARANDA, A. VIRGO, K.G. BEISEL, P. JAHNS & K. WINTER, 2009.** Sunshade patterns of leaf carotenoid composition in 86 species of neotropical forest plants. *Functional Plant Biology* 36: 20-36.
- OKSANEN, J., F.G. BLANCHET, M. FRIENDLY, R. KINDT, P. LEGENDRE, D. MCGLINN, P.R. MINCHIN, R.B. O'HARA, G.L. SIMPSON, P. SOLYMOS, M.H.H. STEVENS, E. SZOECZ & H. WAGNER, 2016.** Vegan: community ecology package. R package version 2.4.1. <http://github.com/vegandevs/vegan>. Fecha de consulta 5 de junio de 2017.

- PADILHA, P.T., G.A. ELIAS, R. DOS SANTOS, R. MARTINS & V. CITADINI-ZANETTE, 2017.** Vascular epiphytes respond to successional stages and microhabitat variations in a subtropical forest in southern Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 40: 897-905.
- PÉREZ-FARRERA, M.A., C. TEJEDA-CRUZ, R. MARTÍNEZ-CAMILO, N. MARTÍNEZ-MELÉNDEZ, S. LÓPEZ, E. ESPINOZA-MEDINILLA & T. RIOJA-PARADELA, 2011.** Structure and floristic composition along a cloud forest successional gradient in southern Mexico. En: Grillo O. y V. Giafranco (editores). *The dynamical processes of biodiversity. Case studies of evolution and spatial distribution. In Tech, Croatia.* pp: 135-146.
- PERRY, D.R., 1978.** A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10: 155-157.
- R CORE TEAM, 2016.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/>. Fecha de consulta 5 de junio de 2017.
- SUSAN-TEPETLAN, T.M., N. VELÁZQUEZ-ROSAS & T. KRÖMER, 2015.** Cambios en las características funcionales de epífitas vasculares de bosque mesófilo de montaña y vegetación secundaria en la región central de Veracruz, México. *Botanical Sciences* 93: 1-11.
- TOLEDO-ACEVES, T., J.G. GARCÍA-FRANCO, A. HERNÁNDEZ-ROJAS & K. MACMILLAN, 2012.** Recolonization of vascular epiphytes in a shaded coffee agroecosystem. *Applied Vegetation Science* 15: 99-107.
- TOLEDO-ACEVES, T., J.G. GARCÍA-FRANCO & A. FLORES-PALACIOS, 2017.** Do cloud forest tree species differ in their suitability as a substrate for epiphytic bromeliads? *Plant Ecology* 218: 541-546.
- WERNER, F.A. & S.R. GRADSTEIN, 2008.** Seedling establishment of vascular epiphytes on isolated and enclosed forest trees in an Andean landscape, Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 17: 3195-3207.
- WOLF, J.H.D., 2005.** The response of epiphytes to antropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 212: 376-393.
- WOLF, J.H.D. & A. FLAMENCO-SANDOVAL, 2004.** Distribución y riqueza de epífitas de Chiapas. En: González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial & L. Ruiz-Montoya (editores). *Diversidad biológica de Chiapas.* Plaza y Valdés. México, D. F. pp. 81-113.
- WOLF, J.H.D. & A. FLAMENCO-SANDOVAL, 2006.** Vascular epiphytes and their potential as a conservation tool in Pine-Oak Forests of Chiapas, Mexico. En: Kappelle, M. (editor). *Ecology and conservation of Neotropical montane Oak forests.* Springer Berlin Heidelberg. Germany. pp. 375-379.
- WOODS, C.L., 2017.** Primary ecological succession in vascular epiphytes: The species accumulation model. *Biotropica*: DOI: 10.1111/btp.12443.
- ZANELLA, C.M., A. JANKE, C. PALMA-SILVA, E. KALTCHUK-SANTOS, F.G. PINHEIRO, G.M. PAGGI, L.E.S. SOARES, M. GOETZE, M.V. BÜTTOW & F. BERED, 2012.** Genetics, evolution and conservation of Bromeliaceae. *Genetics and Molecular Biology* 35: 1020-1026.
- ZOTZ, G., 2013.** The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 453-481.
- ZOTZ, G., 2016.** *Plants on plants – The biology of vascular epiphytes.* Springer. Berlin. 282 pp.