

# Cambios en la estructura, composición y fenología de plantas epífitas bajo diferentes estadios de sucesión vegetal en un bosque tropical seco

Cuevas-Reyes Pablo✉, Vega-Gutiérrez Juana Ivette

Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, Morelia Michoacán, México. C.P. 58060.

## Resumen

Las plantas epífitas se desarrollan sobre otras plantas sin tener hábitos parasitarios y son componentes estructurales y funcionales muy importantes de los bosques tropicales, tanto por el número de especies como por las interacciones que mantienen con diferentes niveles tróficos. La estructura horizontal de las plantas epífitas varía entre bosques y especies de árboles hospederos, mientras que su distribución vertical está asociada a condiciones microambientales. Sin embargo, la estructura de la comunidad de epífitas al igual que su fenología es desconocida bajo diferentes estadios de sucesión vegetal en bosques tropicales secos. Por lo tanto, se estudió la composición y estructura de epífitas en tres diferentes estadios sucesionales: temprano, intermedio y bosque maduro. En cada parcela de sucesión, se registró la diversidad de epífitas considerando diferentes atributos de la planta hospedera como variables asociadas a la incidencia de epífitas. Se encontró una mayor riqueza de epífitas en estadios de sucesión intermedia y bosque maduro, y mayor abundancia en estadios de bosque maduro principalmente sobre especies arbóreas en ramas secundarias. La similitud de especies de epífitas entre los sitios de sucesión fue del 42%. Se encontraron cinco diferentes patrones de producción de flores a lo largo de dos años. En conclusión, se encontró que existen atributos de la planta hospedera que están asociados con la preferencia del establecimiento de epífitas y una asociación con los estadios de sucesión vegetal y la estructura y composición de epífitas.

**Palabras clave:** Plantas epífitas, sucesión vegetal, fenología, bosque tropical seco

## Abstract

Epiphytic plants grow on other plants and are important structural and functional components of tropical forests considering their great number of species and interactions with different trophic levels. The horizontal structure of epiphytic plants varies between forests and host tree species, while vertical distribution is associated with micro-environmental conditions of the canopy. However, the community structure and phenology patterns of epiphytic plants are unknown under different successional stages in tropical dry forests. Therefore, in this study, we determined the composition, structure and phenology of epiphytic plants in three different successional stages: early, intermediate and mature forest. In each plot, the diversity of epiphytes was determined considering different host plant traits as variables associated with the incidence of epiphytes. We found a greater species richness of epiphytes in intermediate successional stages and mature forests, and more abundance in secondary branches of trees of mature forests. The epiphytic species similarity between successional stages was 42% and we found five different patterns of flower production over two years. Finally, we conclude that structure and composition of epiphytes is different in successional stages and that different plant traits are associated with the preference and establishment of epiphytes across successional stages.

**Keywords:** Epiphytic plants, successional stage, phenology, tropical dry forest

## Introducción

El bosque tropical seco (BTS) ocupa el 42% de la superficie tropical mundial (Murphy & Lugo 1986) y el 47% del área forestal en América Latina (Houghton *et al.*, 1991). En México, ocupa el 31% de la superficie boscosa y se distribuye en la costa del Pacífico y la Península de Yucatán (Rzedoswki, 1978). Sin embargo, como resultado de las actividades antropogénicas como la deforestación, el turismo, la agricultura y la ganadería, en la última década, los BTS han sido altamente degradados y fragmentados. En México, solo el 27% de la cobertura original de bosque tropical seco permanece intacta habiendo tasas de

deforestación de hasta 1.4% anualmente, resultando en una alta fragmentación a lo largo de todo el país. De esta manera, los estados de sucesión secundaria serán probablemente el estado más frecuente de los BTS en las siguientes décadas (Trejo y Dirzo, 2002).

La sucesión vegetal comprende aquellos cambios que ocurren en la composición y estructura de las comunidades a partir de una perturbación natural o de origen antropogénico (Bazzaz, 1979). Algunos estudios han demostrado que la recolonización de un hábitat comienza por especies vegetales de vida corta y de rápido crecimiento, posteriormente estas especies son reemplazadas por otras de ciclo de vida más largo. De esta manera, a medida que los componentes fotosintéticos del ecosistema cambian, la estructura y función de las especies animales se ven afectadas (Kalacska *et al.*, 2004). Durante el tiempo ecológico, la perturbación y las condiciones ambientales que ésta crea, han

✉ **Autor de correspondencia:** Pablo Cuevas Reyes. Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, Morelia Michoacán, México. C.P. 58060

facilitado la colonización de nuevos nichos para las especies en sucesión temprana, mientras que los factores bióticos, incluso la competencia, han tenido relativamente más impacto en la evolución y colonización de los nichos de especies en sucesión vegetal tardía (Parrish y Bazzaz, 1982).

Las epífitas pueden llegar a contribuir hasta con el 25% del total de especies de plantas vasculares de un bosque tropical (Wolf, 1994). Para el Neotrópico, se ha reportado un mayor número de especies de epífitas vasculares que en cualquier otro lugar del planeta, y su diversificación se manifiesta más fuertemente hacia el noroccidente de Suramérica y el Sur de Centroamérica (Gentry & Dodson, 1987). El BTS de Chamela-Cuixmala alberga una notable riqueza biológica, gran parte de la cual está constituida por especies de plantas con una distribución restringida o endémica (Noguera *et al.*, 2002). Las epífitas y hemiepífitas representan el 3.9% de la flora siendo las familias Bromeliaceae y Orchidaceae las más diversas (Noguera *et al.*, 2002). Las epífitas son plantas que se desarrollan sobre otras plantas sin tener hábitos parasitarios, captan la lluvia por medio de las axilas de las hojas o en las células muertas de la raíz para obtener recursos y asignarlos a funciones de crecimiento (Elliot *et al.*, 1980). A diferencia de las plantas epífitas, las plantas hemiepífitas se caracterizan por manifestar a lo largo de su ciclo de vida una asociación a dos sustratos de crecimiento potencialmente contrastantes, uno que es sobre el hospedero y el otro que corresponde a un establecimiento en el suelo (Benzing, 1989). Son al parecer todas hermafroditas con excepción de *Catopsis nutans* (Bullock, 1985). Las epífitas vasculares son componentes estructurales y funcionales muy importantes de los BTS, tanto por el número de especies, por las interacciones que mantienen con diferentes niveles tróficos, como por la biomasa acumulada y su función en el reciclaje de nutrientes (Gentry y Dodson 1987; Benzing, 1990; Nieder *et al.*, 2001).

La distribución espacial de las epífitas en un ecosistema varía horizontal y verticalmente y está determinada principalmente por las condiciones ambientales y por las características de la planta hospedera, como el tipo de corteza y los compuestos químicos de la misma; aquellos árboles con cortezas grandes, gruesas y marcadas fisuras facilitan la colonización y germinación de las semillas de las epífitas (Steege y Cornelissen, 1989). Otra de las características importantes que afecta el establecimiento de las epífitas es el tamaño, la forma de la copa y de las hojas y el diámetro del hospedero debido a que pueden determinar el volumen y tamaño de las epífitas que habitan sobre el hospedero (Schmidt *et al.*, 2001). Por lo tanto, los factores bióticos y físicos determinan el crecimiento y la composición de las comunidades de plantas en las comunidades naturales. La importancia relativa de estos dos factores puede variar con la escala temporal, con el grado de conservación del bosque y con la sucesión vegetal. Sin embargo, la gran mayoría de los estudios sobre estructura y composición de epífitas se han realizados en regiones templadas (Nowicki, 2001; Krömer, *et al.*, 2007; San Martín *et al.*, 2008) y dunas costeras (García-Franco, 1996), habiendo un desconocimiento en la literatura ecológica tropical. Por lo tanto, en este estudio se determinó la estructura y composición de plantas epífitas a lo largo de la sucesión vegetal del bosque tropical seco de Chamela-Cuixmala. Se plantearon las siguientes preguntas: (i) ¿Existen

cambios en la estructura y composición de plantas epífitas a lo largo de la sucesión vegetal?; (ii) ¿El tamaño, forma de vida, ramificación y tipo de corteza del hospedero están asociados con la incidencia de epífitas en los diferentes estadios de sucesión? (iii) ¿La fenología reproductiva en las epífitas es diferencial en los distintos estadios de sucesión vegetal del bosque tropical seco?

## Materiales y métodos

### *Sitio de estudio*

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala situada en la costa suroeste de Jalisco y zonas aledañas. El clima que presenta la región es cálido subhúmedo ( $Aw_{or}$ ). La temperatura promedio es de 22 a 26 °C y la precipitación total anual varía de 400 a 1300 mm distribuyéndose en un periodo de cuatro a seis meses, lo que determina su marcada estacionalidad. La vegetación predominante es el bosque decíduo, con parches de bosque tropical semidecíduo al borde de los arroyos (Bullock, 1985).

### *Estadios sucesionales*

Se definieron tres estadios sucesionales de interés: *Estadio temprano*: Áreas originalmente usadas como pastizales para ganado o para agricultura que han sido protegidos con rompe fuegos y cercas alrededor de la parcela y que han estado bajo regeneración natural por los últimos 5 a 8 años. Estas áreas contienen vegetación herbácea y arbórea con presencia de muchos espacios abiertos; *Estadio intermedio*: Áreas originalmente usadas como pastizales para ganado o agricultura que han sido protegidas con rompe fuegos y cercas alrededor de las parcela y que han estado bajo regeneración natural en los últimos 10 a 20 años. Estas áreas contienen arbustos y árboles y *Estadio tardío*: bosque maduro que nunca ha sufrido una perturbación o si la hubo fue hace más de 50 años.

### *Diseño de parcelas*

Para cada estadio sucesional, se seleccionaron un total de tres parcelas de 60 x 30 m (3 parcelas de estadio temprano, 3 parcelas de estadio intermedio y 3 parcelas de bosque maduro). Estas parcelas se encuentran dentro de una matriz de vegetación del mismo tipo con todos los márgenes de al menos 50 m de largo. Dentro de cada parcela (60 x 30 m) se delimitó una subparcela de 50 x 20 m. Todos los aspectos relacionados con composición florística y estructura de la vegetación fueron realizados en las parcelas de 50 x 20 m. La distancia de las parcelas hacia el bosque fue entre 100 y 1000 m para medir la contribución de los propágulos del bosque. Los sitios bajo diferentes estados de sucesión fueron geo-referenciados y evaluados usando imágenes de satélite (estadios tempranos: Santa Cruz N19°36.033' W105°02.620'; Ranchitos N19°36.859' W105°01.252', Caimán N19°28.684' W104° 56.123'; estadios intermedios: Santa Cruz N19°35.923' W105°02.891, Ranchitos N19°35.546' W105°00.548', Caimán N19°28.052' W104° 56.221 y bosques maduros: Tejón 1 N19°30.065' W105°02.584', Tejón 2 N19°30.532' W105°02.410' y Gargollo N19°24.297' W104°58.968' (Figura 1). Los tonos, texturas formas y tamaños de los polígonos de vegetación ayudaron a la selección precisa de los sitios, tomando en



Figura 1. Localización de las parcelas de sucesión vegetal estudiadas en el bosque tropical seco de Chamela-Cuixmala.

consideración el criterio de continuidad, homogeneidad, cercanía y distancia a los bordes (Kalacska *et al.*, 2004).

### Diseño de muestreo

Para determinar los patrones fenológicos y estructura de la comunidad de epífitas, dentro de cada una de las parcelas de 50 x 20 m se trazaron dos transectos de 3 m de ancho por 50 m de largo y en cada 10 m se colocaron tubos de pvc para marcar permanentemente el transecto. En cada transecto trazado de cada estadio de sucesión vegetal, se identificaron y cuantificaron las especies de hospederos asociados a epífitas. Cada individuo se marcó con pintura acrílica con una línea a la altura de 1.30 m, donde se tomó el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura a la primera ramificación, tipo de corteza y forma de vida. En cada individuo se cuantificó el número de epífitas de cada especie presentes en ramas primarias y secundarias durante un año de muestreo y se tomaron los siguientes datos de fenología reproductiva mensualmente durante dos años: Presencia y número de inflorescencias, frutos, temporalidad de cada evento, frecuencia y duración de cada evento.

### Análisis estadísticos

Para determinar la similitud de especies de plantas epífitas entre los diferentes sitios

de sucesión vegetal se utilizó el índice de similitud / disimilitud de Jaccard, el cual se expresa con la siguiente fórmula:  $J_j = j / (a + b + j)$ , donde  $j$  = número de especies compartidas,  $a$  = número de especies exclusivas de la muestra  $a$ , y  $b$  = número de especies exclusivas de la muestra  $b$ .

Para determinar los efectos del estadio sucesional y las formas de vida sobre el número total de especies de plantas se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías. Los sitios de sucesión y las formas de vida fueron considerados como variables independientes y el número de especies de plantas se consideró como la variable de respuesta. Un prueba de comparación múltiple de medias de Tukey-Kramer se utilizó para una comparación a posteriori (SAS, 2000). El mismo procedimiento se utilizó para comparar la abundancia de plantas hospederas vs. los diferentes estadios de sucesión y las formas de vida.

Un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías fue utilizado para evaluar los efectos de los sitios de sucesión vegetal y las formas de vida de las plantas hospederas sobre la abundancia y riqueza de especies de plantas epífitas. Un prueba de comparación múltiple de medias de Tukey-Kramer se utilizó para una comparación a posteriori (SAS, 2000).

Se utilizó un análisis de regresión logística GENMOD (SAS, 2000) para

evaluar si el número de especies de plantas epífitas difiere entre los tipos de corteza de sus plantas hospederas entre los diferentes sitios de sucesión vegetal. Los sitios de sucesión vegetal (i.e. temprana, intermedio y bosque maduro) y los tipos de corteza (i.e. lisa, rugosa, con espinas y desprendible) fueron considerados como variables independientes y el número de especies de plantas epífitas fueron considerados como variables dependientes. Un prueba de comparación múltiple de medias de Tukey-Kramer se utilizó para una comparación a posteriori (SAS, 2000). Para determinar la relación entre el tamaño de la planta hospedera y la abundancia de plantas epífitas se realizó un análisis de regresión lineal.

Para comparar la producción de botones florales de las diferentes especies de plantas epífitas en los estadios de sucesión vegetal en las distintas temporadas se realizó un análisis de varianza de medidas repetidas donde el modelo considera sitios de sucesión y temporadas como variables independientes y el porcentaje de especies que producen botones florales fue considerado como la variable de respuesta.

### Resultados

Se registró un total de 105 especies de árboles agrupados en 38 familias en los tres estadios sucesionales. Para el caso de los arbustos se registró un total de 90 especies agrupadas en 30 familias dentro de los tres estadios sucesionales y finalmente, se registró un total de 42 especies de lianas agrupadas en 14 familias. Acorde al índice de similitud de especies de Jaccard, se encontró que el bosque maduro comparte el 15% de las especies con el estadio intermedio y solo el 6.8% con el estadio temprano. Finalmente, el estadio temprano comparte el 13.3% de las especies con el estadio intermedio.

Los resultados indican que el número de especies de plantas hospederas fue significativamente diferente entre los distintos estadios de sucesión habiendo un mayor número de especies en los estadios de bosque maduro (Sitios:  $F = 9.7$ ;  $g.l = 2$ ,  $P = 0.0009$ ) (Figura 2a). Similarmente, se encontró un mayor número de formas de vida en los estadios de bosque maduro siendo los árboles y arbustos los más representativos (Formas de vida:  $F = 7.3$ ;  $g.l = 2$ ;  $P = 0.003$ ) (Figura 2a).

Al comparar la abundancia de hospederos entre los diferentes estadios de sucesión dependiendo de la forma de vida de estos, se encontró que el estadio con mayor abundancia de hospederos fue el de bosque maduro (Figura 2b) y que la forma de vida más abundante fueron los árboles (Sitios:  $F= 8.2$ ;  $g.l= 2$   $P= 0.002$ ; Formas de vida:  $F= 5.6$ ;  $g.l= 2$ ,  $P= 0.01$ ) (Figura 2b).

Se encontró un total de 13 especies diferentes de epífitas presentes en los distintos estadios de sucesión vegetal, de las cuales diez pertenecen a la familia Bromeliaceae y tres a la familia Orchidaceae. El género con mayor número de especies fue *Tillandsia* (Tabla 1). Se encontró que el bosque maduro comparte el 41.6% de las especies de epífitas con el estadio intermedio y el 37% con el estadio temprano acorde al índice de similitud de especies de Jaccard. El estadio temprano comparte el 42.8% de las especies de epífitas con el estadio intermedio.

La comparación del número de especies de epífitas presentes en los hospederos dependiendo de la forma de vida que estos presentan dentro y entre estadios de sucesión vegetal, indica que el estadio de bosque maduro presentó un mayor número de especies de epífitas en formas de vida arbóreas (Sitios:  $F= 25.5$ ;  $g.l= 2$ ;  $P< 0.0001$ ; Formas de vida:  $F= 6.2$ ;  $g.l= 2$ ;  $P= 0.002$ ) (Figura 3a). Se realizó una comparación para conocer si existe asociación de las epífitas por algún estadio de sucesión y alguna forma de vida, y se encontraron diferencias significativas habiendo una mayor abundancia de epífitas en árboles en estadios de bosque maduro

e intermedio (Forma de vida:  $F= 15.7$ ;  $g.l= 2$ ;  $P< 0.0001$ ) (Sitios:  $F= 15.5$ ;  $g.l= 2$   $P< 0.0001$ ) (Figura 3b).

El número de especies de plantas epífitas fue significativamente diferente en los distintos tipos de corteza que presentaron sus plantas hospederas, habiendo un mayor número de plantas epífitas en hospederos con corteza lisa ( $F= 17.1$ ;  $g.l= 3$   $P< 0.001$ ) en los tres diferentes sitios de sucesión vegetal ( $F= 21.4$ ;  $g.l= 2$ ;  $P< 0.001$ ) Figura (4a). Al realizar el análisis para determinar si el tamaño de la planta hospedera usando el diámetro a la altura del pecho (DAP) como un estimador del tamaño está relacionado con la abundancia de epífitas, se encontró una relación positiva entre ambas variables ( $F= 42.7$ ;  $R^2= 0.62$ ;  $P< 0.0001$ ) (Figura 4b). Al comparar la abundancia de epífitas entre los diferentes tipos de ramas de las plantas hospederas (i.e. ramas primarias vs ramas secundarias) se encontró que la abundancia de epífitas es mayor en ramas secundarias ( $F= 44.0$ ;  $g.l= 1$ ,  $P< 0.0001$ ) y también se encontraron diferencias entre los estadios de sucesión ( $F= 5.6$ ;  $g.l= 2$ ,  $P= 0.004$ ) (Figura 4c).

La producción de botones florales de las especies de epífitas presentes en los diferentes estadios de sucesión mostró cinco patrones de producción: (i) especies que nunca produjeron botones, (ii) las que produjeron a lo largo de la temporada húmeda, (iii) las que produjeron solo al final de la temporada húmeda, (iv) las que produjeron en la temporada húmeda y seca

Tabla 1. Especies de plantas epífitas encontradas en los tres estadios de sucesión en el bosque tropical seco de Chamela-Cuixmala.

Estadio sucesional	Familia	Especies
Bosque maduro	Bromeliaceae	<i>Tillandsia balbisiana</i>
		<i>Tillandsia bartramii</i>
		<i>Tillandsia dasyliriifolia</i>
		<i>Tillandsia fasciculata</i>
		<i>Tillandsia ionantha</i>
		<i>Tillandsia recurvata</i>
		<i>Tillandsia sp.</i>
Intermedio	Bromeliaceae	<i>Tillandsia balbisiana</i>
		<i>Tillandsia dasyliriifolia</i>
		<i>Tillandsia diguetii</i>
		<i>Tillandsia ionantha</i>
		<i>Tillandsia paucifolia</i>
		<i>Tillandsia usneoides</i>
		<i>Tillandsia recurvata</i>
	<i>Tillandsia sp.</i>	
	Orchidaceae	<i>Encyclia trachycarpa</i>
	Temprano	Bromeliaceae
<i>Tillandsia bartramii</i>		
<i>Tillandsia dasyliriifolia</i>		
<i>Tillandsia paucifolia</i>		
<i>Tillandsia recurvata</i>		
Orchidaceae		<i>Erycina echinata</i>

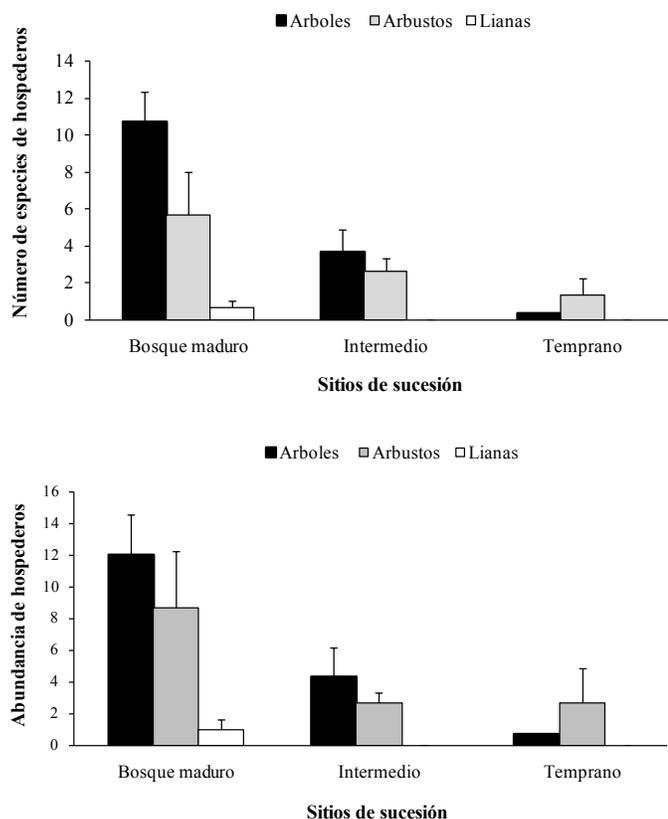


Figura 2. Efectos de la sucesión vegetal sobre la diversidad de plantas. Comparación de la riqueza de especies de plantas y las formas de vida en diferentes estadios de sucesión vegetal (a). Diferencias en la abundancia de plantas y formas de vida en los tres estadios de sucesión vegetal (b) Letras diferentes identifican los pares de medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P < 0.05$ ).

y (v) solamente en la temporada seca. El porcentaje de especies que tuvieron estos patrones difirió significativamente entre temporadas, dónde el mayor porcentaje de especies de epífitas nunca produjo botones florales, seguido por las especies que produjeron botones a lo largo de toda la temporada de lluvias ( $F=10.9$ ;  $g.l=4$ ;  $P<0.0001$ ), no habiendo diferencias significativas en el porcentaje de especies y los sitios de sucesión ( $F=0.1$ ;  $g.l=2$ ;  $P=0.8$ ) (Figura 5).

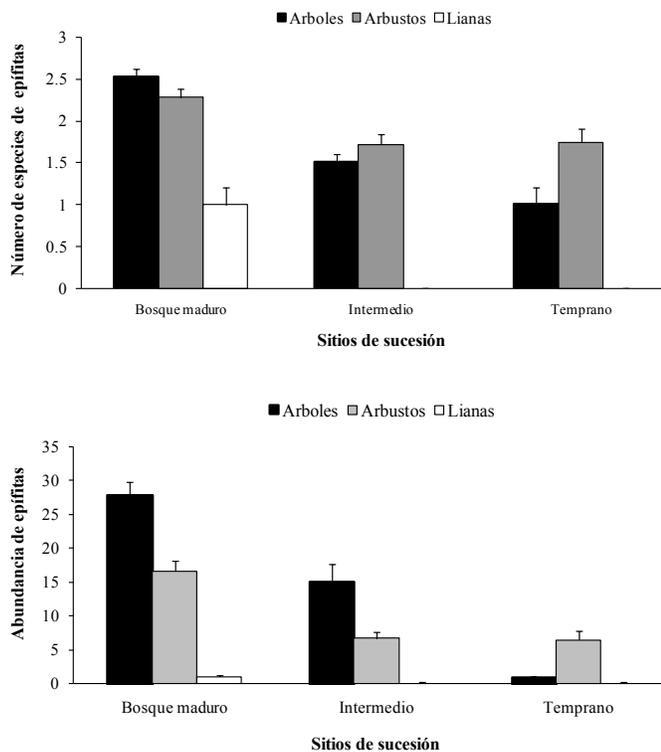
## Discusión

### Riqueza de especies

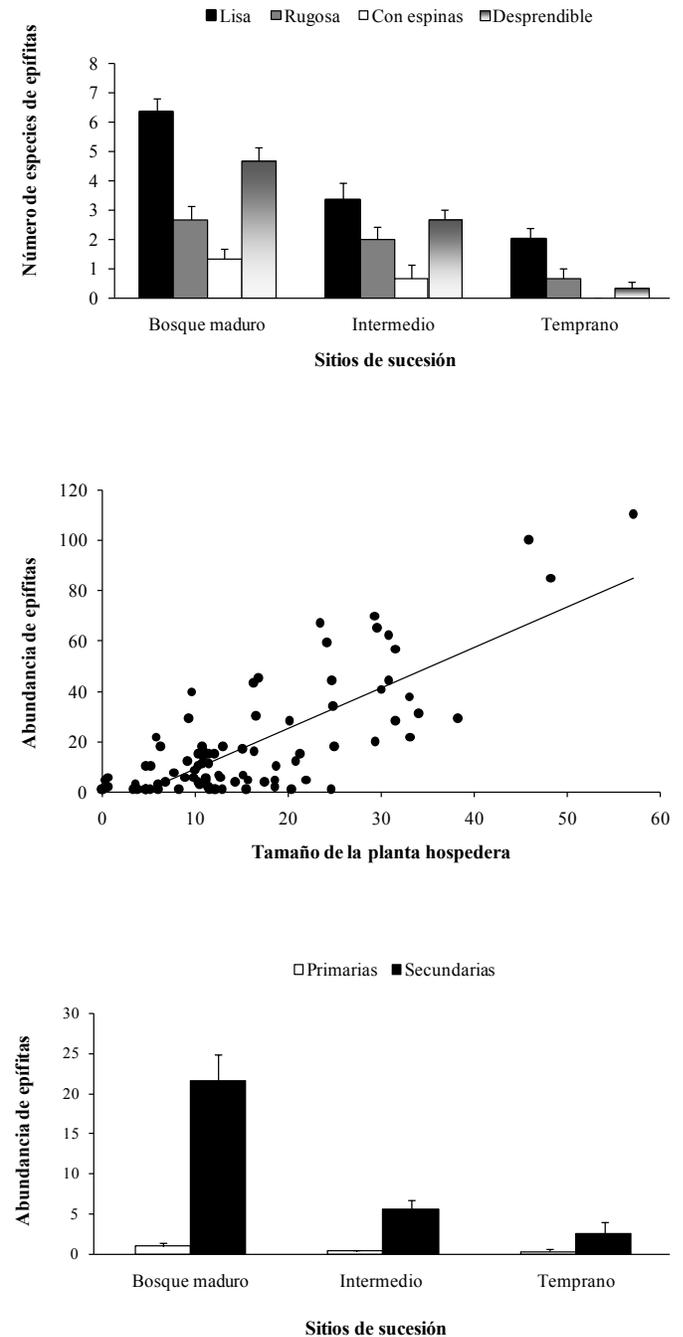
En este estudio se encontró un total de 13 especies diferentes de plantas epífitas presentes en los distintos estadios de sucesión vegetal del bosque tropical seco de Chamela-Cuixmala, de las cuales 10 pertenecen a la familia Bromeliaceae y 3 a la familia Orchidaceae. Los valores de riqueza de especies de epífitas encontrados en este trabajo son similares a los reportados en otros trabajos realizados (García-Franco, 1996; Noguera *et al.*, 2002). La riqueza de epífitas en un bosque se relaciona con factores ambientales como la precipitación y la temperatura que regulan su desarrollo y continuidad temporal (Hietz y Briones, 1998). De tal modo, las diferencias en la abundancia, riqueza, y en los patrones de la distribución y colonización en comunidades de epífitas en entornos con vegetación abierta, típico de regiones secas como los bosques tropicales estacionales pueden estar

asociados a las condiciones del sitio de sucesión vegetal. Pocas especies de epífitas pueden sobrevivir en ambientes secos, y la mayor parte de ellas son de las familias mejor adaptadas a este tipo de ambientes, como las Cactaceae, Orquideaceae y Bromeliaceae (Flores Palacios, 2005).

Algunos estudios han mostrado que en estadios sucesionales tardíos como el bosque maduro, el número de árboles y especies raras se incrementa, mientras que el número de arbustos y lianas



**Figura 3. Diversidad de plantas epífitas en diferentes estadios de sucesión vegetal.** Riqueza de especies de epífitas en las diferentes formas de vida que ocurren en distintos estadios de sucesión vegetal (a). Abundancia de plantas epífitas en las formas de vida presentes en los diferentes estadios de sucesión vegetal (b). Letras diferentes identifican los pares de medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P < 0.05$ ).



**Figura 4. Características de las plantas hospederas asociadas a la incidencia de plantas epífitas.** Riqueza de epífitas en los diferentes estadios de sucesión acorde al tipo de corteza de sus plantas hospederas (a). Relación entre la abundancia de epífitas y el tamaño de la planta hospedera (b). Abundancia de epífitas en los diferentes estadios de sucesión vegetal acorde al tipo de rama de la planta hospedera (c).

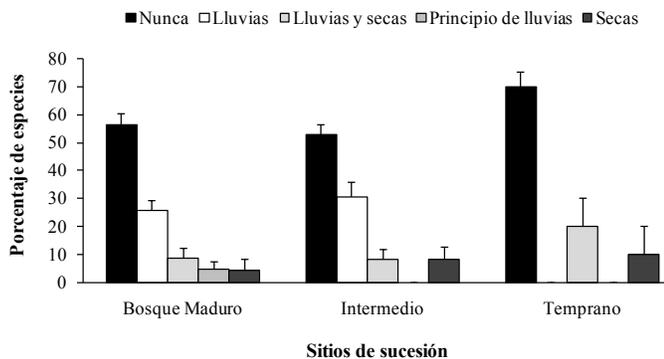


Figura 5. Patrones de producción de botones florales de las diferentes especies de plantas epífitas en los estadios de sucesión vegetal.

decrece (Guariguata *et al.*, 1997; Peña-Claros y Boo, 2002; Capers *et al.*, 2005). Alternativamente, otros estudios muestran que durante la sucesión, la riqueza de plantas es mayor en estadios intermedios (Rosenzweig, 1995; Gaston 1992; Molino, 2001). Estos resultados corroboran la hipótesis de “perturbación intermedia” propuesta por Grime (1973) y Connell (1978) que sugiere que sitios de sucesión intermedia son los que presentan una mayor diversidad de especies debido a que estructuralmente poseen especies de sucesión temprana y de bosque maduro. Los resultados de este estudio, concuerdan con estos trabajos debido a que se encontraron diferencias en la riqueza de especies de plantas epífitas entre los estadios de sucesión vegetal, habiendo una menor riqueza en estadios tempranos y mayor en los estadios de bosque maduro y de sucesión intermedia.

La riqueza de especies de plantas hospedadas fue mayor en el bosque maduro con formas de vida arbórea concordando con lo encontrado por Lott y Atkinson (2002) para la región de Chamela donde muestran que la riqueza de árboles es mayor en bosques maduros mientras que la riqueza de arbustos es mayor en estadios intermedios de sucesión debido que a medida que aumenta el intervalo temporal entre las perturbaciones aumenta también la diversidad y las condiciones ambientales ideales para que otras especies invadan y colonicen la zona (Begon *et al.*, 1999; Kalacska *et al.*, 2004).

En nuestro estudio la riqueza de especies de epífitas fue mayor en hospedados de forma de crecimiento arbórea con corteza lisa. Según Johansson (1974) y Benzing (1989, 1990), puede existir especificidad a ciertos hospedados por parte de plantas epífitas, esta puede estar determinada por algunas características como el tipo de corteza ya que potencialmente puede afectar el éxito de colonización y germinación de las semillas (Steege y Cornelissen, 1989). También los exudados de la corteza y las características del sustrato formado por el depósito del humus parecen influir en la distribución de las epífitas; debido a que las semillas de algunas epífitas son de forma plumosa que se dispersan por el viento; estos sustratos pueden facilitar el arribo y germinación de las semillas (Johansson, 1974; Benzing, 1990). De tal modo, las características de los hospedados como el tamaño del árbol que regula la intensidad de luz captada por las epífitas del dosel, la textura de la corteza y las características químicas afectan la incidencia de epífitas del dosel (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008). Si bien una corteza rugosa tiene un efecto positivo

sobre la colonización de epífitas, algunas sustancias emitidas en cortezas rugosas pueden ocasionar lo contrario, es decir, afectar negativamente la colonización de las plantas epífitas (Krömer *et al.*, 2007a).

### Abundancia de epífitas

El diámetro, el ángulo y la textura de la corteza del hospedero pueden influir en la distribución, la abundancia y la sobrevivencia de las plantas epífitas (Schmidt *et al.*, 2001). El bosque maduro presentó la mayor abundancia de epífitas en árboles. Esto puede deberse a que en los estadios de bosque maduro los árboles presentan una arquitectura estructuralmente más compleja (e.g. plantas grandes con un gran número de ramas, nudos y hojas) que provee una mayor diversidad de microhábitats óptimos para ser colonizados (Nadkarni, 2000; Cuevas-Reyes *et al.*, 2004).

Se encontró una relación positiva entre el tamaño de la planta hospedera y la abundancia de plantas epífitas, esta relación puede explicarse porque plantas pequeñas ofrecen soportes más finos y menos robustos que imponen un alto estrés ambiental para las epífitas pues son soportes cambiantes a lo largo del tiempo en comparación con los de mayor grosor presentes en plantas de mayor tamaño que brindan mayor estabilidad física y mecánica que permite el establecimiento de las epífitas (Catling y Lefkovitch, 1989). Las epífitas se distribuyen de manera horizontal y vertical, la distribución vertical se da a diferentes alturas del hospedero, ésta distribución agrega complejidad estructural al bosque y por consecuencia, la fauna encuentra nuevos recursos en diferentes alturas del dosel. En este estudio analizamos esta distribución al comparar la abundancia de epífitas en las ramas primarias y secundarias del hospedero. Se observó que las ramas secundarias fueron las que presentaron una mayor abundancia de epífitas en los tres estadios de sucesión vegetal. Sugden y Robins (1979) afirman que las epífitas son más abundantes en aquellos hospederos muy ramificados hacia todos los ángulos, con ramas horizontales y grandes copas. Este patrón está relacionado con la frecuencia de caída de propágulos y plántulas (Benzing, 1995). En otro trabajo realizado por Zimmerman y Olmsted (1992) reportan que la mayoría de las especies del género *Tillandsia*, que es el género más abundante en este estudio, se encuentran en las ramas más delgadas del hospedero.

### Fenología floral

El patrón de producción de botones florales difirió significativamente entre temporadas, el mayor porcentaje de especies de epífitas no presentó producción de botones florales, esto puede deberse a que la mayoría de las especies del género *Tillandsia* (que es el género con mayor número de especies en este estudio) son plantas monocárpicas que solo producen flores una vez antes de morir, después de florecer, la planta forma plántulas alrededor de la planta madre y por lo general florecerán después de dos o tres años. Otro de los patrones presentado, fue el de las especies que produjeron botones a lo largo de la temporada de lluvias. Ramírez (2002) reportó que las especies de epífitas en un bosque de Venezuela presentaron su pico de producción de flores durante la estación seca y aunque en menor proporción hasta la temporada húmeda en el mes de Julio. Estos patrones pueden reducir la competencia por los recursos comunes, tales

como los polinizadores o dispersores de semillas entre las especies de plantas que tienen la misma forma de vida en la misma zona geográfica. Esto ofrece una continuidad de los recursos para los polinizadores y mantiene en cualquier momento la dispersión de semillas, lo que favorece el establecimiento y recolonización (Augspurger, 1981).

## Conclusiones

Finalmente, nuestros resultados sugieren que la sucesión vegetal afecta directamente la composición de especies de plantas reduciendo la diversidad de todas las formas de vida en los estadios sucesionales tempranos e indirectamente afecta la estructura, composición y fenología de especies de epífitas. Atributos de las plantas como el tamaño, el tipo de corteza y su arquitectura afectan la incidencia, abundancia y establecimiento de plantas epífitas a lo largo de la sucesión vegetal.

## Agradecimientos

Pablo Cuevas-Reyes agradece a la Coordinación de la Investigación Científica, UMSNH y a la US National Science Foundation (GEO0452325) por su generoso soporte financiero.

## Referencias

- Augspurger CK** (1981) Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental studies on effects of pollinators and seed predators in *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775–788
- Bazzaz FA** (1979) The Physiological ecology of plant succession. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351–371
- Begon MJ, Harper L, Townsend CR** (1999) *Ecología*. 3a. ed. Ediciones Omega. Barcelona, España, pp 1068.
- Benzing DH** (1989) The Evolution of epiphytism. In U. Lüttge (ed.), *Vascular plants as epiphytes: Evolution and ecophysiology*. Ecological Studies, Berlin, Springer-Verlag, Heidelberg, Alemania. pp. 15–41.
- Benzing DH** (1990) *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Benzing DH** (1995) The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana* 16: 159–168
- Bullock SH, Solís-Magallanes JA** (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22–35
- Catling PM, Lefkowitz LP** (1989) Association of vascular epiphytes in a Guatemala cloud forest *Biotropica* 21: 35–40
- Cuevas-Reyes P, Quesada M, Hanson P, Dirzo R, Oyama K** (2004) Diversity of gall-forming insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life forms, host plant age and plant density. *J. Ecol.* 92:707–716
- Connell JH** (1978) Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199: 1304–1310
- Elliot T, Weier R, Stoking C, Barbour GM** (1980) *Botánica*. 5ªed. Edit. Limusa, Universidad de California, México, pp.102–105
- Flores-Palacios R** (2005) Las plantas epífitas: Un modelo de estudio para entender la dinámica de las comunidades. *Tropisilva* 1: 23–29
- García-Franco JG** (1996) Distribución de Epífitas Vasculares en Matorrales Costeros de Veracruz, México, *Acta Bot. Mex.* 37: 1–9
- Gaston KJ** (1992) Regional numbers of insect and plant species. *Funct. Ecol.* 6: 243–247
- Gentry AH, Dodson CH** (1987) Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 74: 205–233
- Grime JP** (1973) Control of species density in herbaceous vegetation. *J. Environ. Manag.* 1: 151–167
- Guariguata MR, Chazdon RL, Denslow JS, Dupuy JM, Anderson L** (1997) Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecol.* 132, 304 107–120.
- Hietz P, Briones O** (1998) Correlations between water relations and within-canopy distribution of epiphytes ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia* 305–3116
- Houghton RA, Skole DL, Lefkowitz DS** (1991) Changes in the landscape of Latin America between 1850 and 1985, II: a net release of CO<sub>2</sub> into the atmosphere. *Forest Ecol. Manag.* 38, 173–199
- Johansson D** (1974) Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phyt. Suec.* 59: 1–136
- Kalacska M, Sanchez-Azofeifa GA, Calvo-Alvarado JC, Quesada M, Rivard B, Janzen DH** (2004) Species composition, similarity and diversity in three successional stages of seasonally dry tropical forest. *Forest Ecol. Manag.* 200: 227–247
- Krömer T, Robert G, Amparo A** (2007) Diversity and ecology of vascular epiphytes in natural montane forest and fallow of Bolivia. *Ecol. Bol.* 42: 23–33
- Krömer T, Kessler M, Gradstein SR** (2007a) Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecol.* 189: 261–278
- Martínez-Meléndez N, Pérez-Farrera MA, Flores-Palacios A** (2008) Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Rev. Biol. Trop.* 56: 2069–2086
- Murphy PG, Lugo AE** (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17:67–88
- Nadkarni MN** (2000) Colonization of stripped branch surfaces by epiphytes in a lower montane cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Biotropica* 32: 358–363
- Nieder J, Prosperí J, Michaloud G** (2001) Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecol.* 153: 51–63
- Noguera FA, Vega-Rivera JH, García-Aldrete AN, Quesada M** (2002) *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Nowicki C** (2001) Epífitas vasculares de la Reserva Otonga. Epiphytes and canopy fauna of the Otonga rain forest [Ecuador]. In J Nieder and W Barthlott (eds.), *Results of the Bonn – Quito epiphyte project, funded by the Volkswagen foundation*. Books on Demand GmbH, Boon. pp. 115–160.
- Parrish JAD, Bazzaz FA** (1982) Responses of plants from three successional communities to nutrient gradient. *J. Ecol.* 70: 233–248
- Ramírez N** (2002) Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *Am. J. Bot.* 89: 836– 842
- Rosenzweig ML** (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge. 436 pp.
- Rzedowski J** (1978) *Vegetación de México*. Edit. Limusa, México

- San Martín J, Espinosa A, Zanetti S, Hauennstein E, Ojeda N** (2006) Composición y estructura de la vegetación epífita vascular en un bosque primario de Olivillo (*Aextoxicon punctatum* R. et P.) en el sur de Chile. *Ecol. Aus.* 18:1– 11
- SAS** (2000) *Categorical data analysis using the SAS system*. SAS Institute, Cary. 619 pp.
- Schmidt G, Stuntz S, Zotz G** (2001) Plant size: an ignored parameter in epiphyte ecophysiology? *Plant Ecol.* 153: 65– 72.
- Steege H, Cornelissen JHC** (1989) Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331–339
- Sugden AM, Robins RJ** (1979) Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests, I. *The distribution of the epiphytic flora*. *Biotropica* 11: 173–188
- Trejo I, Dirzo R** (2002) Deforestation of seasonally dry forest: a nacional and local analysis in Mexico. *Biol. Conserv.* 94:133– 142
- Wolf JHD** (1994) Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetation*: 112: 15–28
- Zimmerman KJ, Olmsted CI** (1992) Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica* 24: 402– 407