

## Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México

Nayely Martínez-Meléndez<sup>1</sup>, Miguel A. Pérez-Farrera<sup>1</sup> & Alejandro Flores-Palacios<sup>2</sup>

1. Herbario Eizi Matuda (HEM), Escuela de Biología, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte-Poniente s/n, Tuxtla Gutiérrez, 29000, Chiapas, México; nayeluci@yahoo.com.mx; perezfarreram@yahoo.com.mx
2. CEAMISH, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, 62210, Cuernavaca, Morelos, México; alejandro.florez@uaem.mx

Recibido 17-VIII-2007. Corregido 30-VI-2008. Aceptado 31-VII-2008.

**Abstract: Vertical stratification and host preference by vascular epiphytes in a Chiapas, Mexico, cloud forest.** The high diversity of vascular epiphytes in neotropical montane forest has been explained as the result of vertical stratification of the forest and specific relationships between epiphytes and their hosts trees at local scales. In a lower montane cloud forest, we studied the vertical stratification and host preferences of vascular epiphytes in a 0.0625 ha plot where 41 trees  $\geq$  of 10 cm DBH were sampled during 12 months in 2001 and 2002. We found 43 epiphyte species growing on 15 tree genera. We tested for vertical strata and host preferences using 19 epiphyte taxa. We found strong evidence that epiphytes divided the canopy, but those epiphyte species dispersed by animals were generalists with respect to hosts and vertical strata. Wind dispersed epiphytes were vertically stratified, with a higher richness in the lowest tree strata. On average the epiphytes preferred 3.5 host species, suggesting low host preference. Two host species, *Ardisia* and *Quercus*, were avoided by the majority of the epiphyte species. Our results show that epiphytes divided the canopy horizontally and were stratified vertically, suggesting that host identity could be important determining the abundance of colonizing sites for epiphytes. *Rev. Biol. Trop.* 56 (4): 2069-2086. Epub 2008 December 12.

**Key words:** El Triunfo, epiphytes, Chiapas, host tree preference, vertical distribution.

La alta diversidad de epífitas vasculares en bosques neotropicales de montaña ha sido explicada por la existencia de clados que han podido partir los espacios disponibles tanto horizontal como verticalmente (Gentry y Dodson 1987). En una escala local, la partición horizontal de un bosque por las epífitas, se da a través de la diversidad de microambientes y las características estructurales de diferentes hospederos que brindan diferentes oportunidades para el establecimiento, es decir un mosaico complejo de microhábitats o un mosaico físico que provee el medio para su crecimiento. Estos microambientes pueden ser causados por diferencias en la disponibilidad de humedad, de radiación o por la presencia de briofitas (Benzing 1995, Krömer y Gradstein

2003, Krömer *et al.* 2007a, b). Por ejemplo, en un mismo bosque la comunidad de epífitas cambia entre las caras de una montaña (Sudgen y Robins 1979) o con la cercanía de ríos (Leimbeck y Balslev 2001). Además en algunos bosques existen hospederos particulares que hospedan composiciones de epífitas diferentes o sólo a algunas especies, mientras que otros hospederos casi carecen de epífitas (p. ej. Hietz y Hietz-Seifert 1995, Talley *et al.* 1996, Mehlreter *et al.* 2005). Aunque se espera que las epífitas puedan establecerse en cualquier hospedero (Callaway *et al.* 2002), ha habido tres formas de asociación epífita hospedero que se han documentado. Cuando una epífita está en un sólo hospedero se interpreta que existe especificidad de hospedero (ter Steege

y Cornelissen 1989), cuando una epífita habita varios hospederos pero está mayoritariamente en uno, se interpreta como preferencia de hospedero (ter Steege y Cornelissen 1989), y cuando una epífita no está en un hospedero se le llama abstinencia de hospedero (*host avoidance*) y se ha hipotetizado que es el resultado de la expulsión (*axeny*) de esta epífita por el hospedero (Benzing 1990, 1995). Los tres fenómenos pueden ocurrir en un mismo bosque y le confieren a la comunidad de epífitas oportunidades para aumentar su diversidad, si existen muchas asociaciones específicas y muchos hospederos amigables, o le imponen restricciones si el bosque está compuesto por hospederos hostiles.

La estratificación vertical es el resultado de la variación microclimática desde la parte alta del dosel hasta el interior del bosque y debe ser pronunciada en bosques altos y cerrados, donde el cambio microclimático es más acentuado (Shaw 2004). Esta variación está determinada por la estructura y altura del dosel que regula la intensidad y dirección de luz recibida, la captación de humedad del aire y la temperatura del aire que llega a las plantas; por la disponibilidad de nutrientes, que está asociada a la presencia de materia orgánica muerta o briofitas en los hospederos (Nadkarni 1984, Parker 1995, Walsh 1996, Freiberg 1997, Freiberg y Freiberg 2000, Gradstein *et al.* 2003, Krömer y Gradstein 2003, Cardelus y Chazdon 2005). En bosques altos esta variación afecta la distribución de la biota del dosel, ya sean plantas no vasculares (Wolf 1995), vasculares (Hietz y Briones 1998, Nieder *et al.* 1999, Krömer *et al.* 2007a), o insectos (Nadkarni 1994, Kitching *et al.* 1997, Stuntz *et al.* 1999). Aunque se han usado varias aproximaciones para el estudio de la estratificación vertical (e.g. Jarman y Kantvilas, 1995), la zonificación del dosel por Johansson (1974), aún un poco modificada, ha sido la más usada (ter Steege y Cornelissen 1989, Bøgh 1992, Hietz y Hietz-Seifert 1995, Freiberg 1996, 1999, Rudolph *et al.* 1998, Nieder *et al.* 1999, Acebey and Krömer 2001, Nkongmeneck *et al.* 2002, Krömer y Kessler 2006, Krömer *et al.* 2007a). Johansson (1974)

propuso dividir a los árboles en cinco zonas que representan distintos estratos del dosel, en ellas se ha encontrado que la zona I (base del tronco) es la que contiene la mayor parte de las especies exclusivas y que la mayor riqueza de especies se encuentra en las zonas III y IV que forman la parte interior y central del dosel (Gentry 1982, Nieder *et al.* 1999). En este trabajo probamos si existe preferencia de hospederos y estratificación vertical en la comunidad de epífitas vasculares del bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Area de estudio:** El trabajo fue llevado a cabo en el Cerro del Quetzal (15°43'64" N y 92°55'63" W, 2 500 msnm) (Fig. 1) que está en el Polígono III de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, en la parte central de la Sierra Madre de Chiapas, México. En este cerro la precipitación media anual es de 2 152 mm y la temperatura media anual es de 21.2 °C (INEGI 1985, García 1987). La vegetación natural es bosque mesófilo de montaña según la clasificación de Rzedowski (1978) que corresponde con un bosque nublado o "lower montane cloud forest" de acuerdo a la clasificación propuesta por Breedlove (1981). El bosque mesófilo de montaña del área de estudio tiene uno o dos estratos de árboles y un sotobosque denso. El dosel puede alcanzar hasta 30 m de altura, es continuo y denso, existen árboles con contrafuertes, perennifolios y con hojas anchas y coriáceas. Esta integrado por los árboles *Amphitecna montana* L.O. Williams, *Liquidambar styraciflua* L., *Ulmus mexicana* Liebm., *Oreopanax capitatus* (Jacq.) Decne & Planch, *Ocotea bernoulliana* Mez., *Quercus* spp., *Gentlea tacanensis* (Lundell) Lundell, *Saurauia oreophila* Hemsl., *Drimys granadensis* L., *Symplocos matudae* Lundell, *Clusia guatemalensis* Hemsl., *Cavendishia crassifolia* (Benth) Heml., *Psychotria skutchii* Stadl., *Podocarpus matudai* Lundell, *Matudea trinerva* Lundell (Pérez Farrera 2004). El epifitismo es característico del bosque mesófilo de

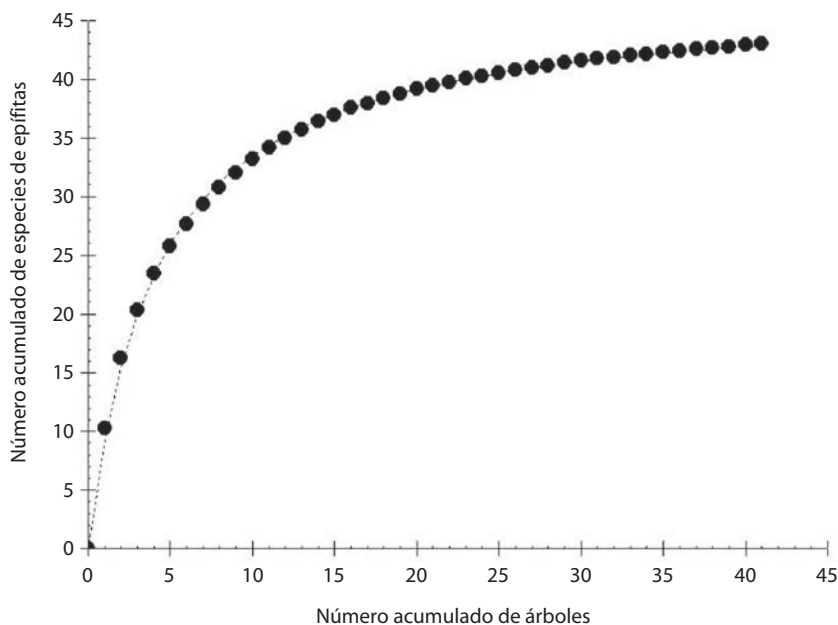


Fig. 1. Curva suavizada de acumulación de especies de las epífitas encontradas en 41 árboles de bosque mesófilo de montaña en Chiapas, México. La línea punteada corresponde a la riqueza de especies esperada por el modelo de acumulación de especies de Clench.

Fig. 1. Smooth curve of the cumulative number of epiphyte species found on 41 trees of a lower montane cloud forest of Chiapas, Mexico. The dotted lined correspond to the number of species expected by the Clench model.

montaña, por ejemplo, se han reportado 120 especies para las 450 has del Polígono I de esta reserva (Long y Heath 1991, Martínez-Meléndez 2008), y un total de 492 especies de epífitas vasculares para toda la reserva (Martínez-Meléndez *et al.*, en prep.). De estos, las familias con mayor número de especies son Orchidaceae (170 especies), Polypodiaceae (50 especies), Araceae (48 especies) y Bromeliaceae (47 especies).

**Toma de datos:** El trabajo de campo fue realizado de enero del 2001 a febrero del 2002. En una zona conservada del área, se estableció un cuadrante de 25x25 m (0.0625 ha), en él se identificaron y marcaron todos los árboles con un diámetro a la altura de pecho (DAP)  $\geq 10$  cm. De cada árbol se midió el DAP y fue trepado con técnicas de ascenso de una sola cuerda (Barker 1997, Barker y Sutton 1997). En cada árbol se

recolectaron e identificaron las especies de epífitas que crecían en él y se midió la abundancia de estas desde la base del tronco hasta la parte exterior de la copa en las cinco zonas verticales (ZI-V) propuestas por Johansson (1974). Para determinar la abundancia de las epífitas en cada una de estas zonas se contaron el número de plantas no interconectadas (macollos) (Araceae, Araliaceae, Cactaceae, Clusiaceae, *Elleanthus*, Ericaceae, Liliaceae, *Epidendrum*), rosetas (Bromeliaceae), hojas (Pteridofitas) o vástagos (Orchidaceae, Piperaceae) que había de cada especie de epífita. Para el conteo se usaron contadores de mano (marca Lee Tools, modelo estándar).

**Análisis de datos:** Para conocer la eficiencia del muestreo se elaboró una curva suavizada de acumulación de especies con el programa Estimates 8.0 (Coldwell 1997) y se

estimó la riqueza de especies de la comunidad utilizando el estimador no paramétrico Chao 1 y el estimador paramétrico Clench que ha sido encontrado útil para predecir la riqueza de especies de epífitas (Flores-Palacios y García-Franco 2001, 2008). Para la elaboración de la curva suavizada se aleatorizó la posición de los árboles iterando en 1 000 ocasiones. Además se analizó si existía una relación entre el tamaño del árbol y la de especies de epífitas como se hace usualmente en trabajos con epífitas (ver Flores-Palacios y García-Franco 2006).

Para determinar la preferencia de hospederos de las especies de epífitas, probamos con una prueba de  $\chi^2$  si la abundancia observada de 19 táxones de epífitas elegidas en cada especie de hospedero, era similar a la esperada por la abundancia de los hospederos (Zar 1996), como ya ha sido hecho antes (p. ej. Bennett 1987, Mehlreter *et al.* 2005). Tanto para este análisis como para el de preferencias entre las cinco zonas de Johansson sólo usamos 16 especies de epífitas y tres géneros (*Anthurium*, *Maianthemum* y *Maxillaria*) que fueron encontradas al menos el 20% de los hospederos. Para ponderar la abundancia de las especies de hospederos calculamos el valor de importancia de cada una (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974). El valor de importancia fue calculado dividiendo, el número relativo de individuos y el área basal relativa entre dos. El número relativo de individuos y el área basal relativa fueron calculados dividiendo el valor observado de cada especie entre el total de todas las especies. Este valor pondera dos medidas de abundancia de los hospederos, el número de fustes y el volumen de madera que cada especie de árbol ofrece a las epífitas. Aunque encontramos 16 especies de hospederos en nuestra muestra, sólo probamos entre cinco especies y un género (*Gentlea*, ver resultados), del resto de las especies sólo se encontró un ejemplar y se agruparon en la categoría otras especies. Una vez hecho el análisis de  $\chi^2$ , si las abundancias observadas eran diferentes de las esperadas buscamos que distancias  $\chi^2$  contribuían a estas diferencias. Consideramos que una especie de epífitas tenía preferencia por

un hospedero si la abundancia observada era mayor que la esperada y la distancia de  $\chi^2$  era mayor a 3.84. Consideramos que un hospedero era malo si la abundancia observada era menor que la esperada y la distancia de  $\chi^2$  era mayor a 3.84. Finalmente concluimos que un hospedero era neutral para una epífitas si la abundancia observada era similar a la esperada y la distancia de  $\chi^2$  era menor o igual a 3.84.

Para determinar si los 19 táxones de epífitas elegidas tenían preferencias entre las cinco zonas de Johansson, con una prueba de  $\chi^2$  probamos si la abundancia observada de cada especie de epífitas en cada zona era similar a la esperada por el azar. Concluimos que una especie de epífitas tenía preferencia por un estrato si la abundancia observada era mayor que la esperada y la distancia de  $\chi^2$  era mayor a 3.84. Consideramos que una epífitas evitaba un estrato si la abundancia observada era menor que la esperada y la distancia de  $\chi^2$  era mayor a 3.84 y que un estrato era neutral para una epífitas si la abundancia observada era similar a la esperada y la distancia de  $\chi^2$  era menor o igual a 3.84. Finalmente en base a este análisis, clasificamos a las epífitas en cuatro tipos ecológicos: de hábito generalistas (que ocurren en tres o más zonas), epífitas del dosel superior (que habita en las zonas 3-5), epífitas del tronco (que ocurren en las zonas 1-2) tal como se ha hecho por otros autores (Johansson 1974, Acebey *et al.* 2003, Krömer y Kessler 2006, Krömer 2007a).

## RESULTADOS

**Preferencias de hospedero:** En el cuadrante de 25x25 m encontramos un total de 41 árboles que representan a 16 especies de hospederos de 13 familias (Cuadro 1). Hubo 36 árboles de 10-30 cm, 2 de 31-50 cm, 1 de 51-70 cm y 2 de 71-90 cm, clasificados de acuerdo a su clase diamétrica. De ellos, *Gentlea tacanensis* fue la especie con mayor valor de importancia y la que tuvo la mayor abundancia de individuos (22%) y de área basal (53%). En el resto del texto nos referimos a las especies de hospederos sólo por el género y se sumaron los valores de importancia de las dos especies

CUADRO 1  
*Valor de importancia de las especies de árboles encontrados en una parcela de 625 m<sup>2</sup>,  
en un bosque mesófilo de montaña de Chiapas, México*

TABLE 1  
*The importance value of tree species found in a 625m<sup>2</sup> plot size, in an evergreen cloud forest, Chiapas, México*

Familia	Especie	Número de individuos	Nr	Área Basal (cm <sup>2</sup> )	BAr	Valor de importancia
Actinidiaceae	<i>Saurauia oreophila</i> Hemsl.	5	0.12	1027	0.04	0.08
Buxaceae	<i>Buxus</i> sp.	2	0.05	849	0.03	0.04
Clusiaceae	<i>Clusia guatemalensis</i> Hemsl.	1	0.02	121	0.00	0.01
Ericaceae	<i>Cavendishia</i> cf. <i>crassifolia</i> (Benth.) Hemsl.	1	0.02	147	0.01	0.01
Ericaceae	Desconocido	1	0.02	2933	0.11	0.07
Fagaceae	<i>Quercus</i> sp.	3	0.07	2021	0.08	0.07
Lauraceae	<i>Cinnamomum vanderwerffii</i> Kosterm.	1	0.02	92	0.00	0.01
Myrsinaceae	<i>Ardisia</i> sp.	4	0.10	833	0.03	0.06
Myrsinaceae	<i>Gentlea</i> sp.	1	0.02	268	0.01	0.02
Myrsinaceae	<i>Gentlea tacanensis</i> (Lundell) Lundell	9	0.22	14025	0.53	0.38
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.	3	0.07	1094	0.04	0.06
Podocarpaceae	<i>Podocarpus</i> sp.	2	0.05	365	0.01	0.03
Rubiaceae	<i>Psychotria skutchii</i> Standl.	1	0.02	478	0.02	0.02
Symplocaceae	<i>Symplocos</i> sp.	1	0.02	362	0.01	0.02
Ulmaceae	<i>Ulmus mexicana</i> (Liebm.) Planch.	4	0.10	1261	0.05	0.07
Winteraceae	<i>Drimys granadensis</i> var. <i>mexicana</i> (DC.) A. C. Sm.	2	0.05	447	0.02	0.03
	Total	41	1.00	26323	1.00	1.00

El valor de importancia fue calculado dividiendo entre dos, la suma del número relativo de individuos (Nr) y el área basal relativa (BAr). El número relativo de individuos y el área basal relativa fueron calculados dividiendo el valor observado de cada especie entre el total de todas las especies.

The importance value was calculated by dividing the sum of the relative number of individual (Nr) and the relative basal area (BAr) by two. Both the relative number of individual and the basal area were calculated by dividing the observed value of each species between total species.

de *Gentlea* para probar por preferencias de hospedero.

Encontramos 43 especies de epífitas (Apéndice). La familia con mayor número de especies fue Orchidaceae (18 especies), seguida de Bromeliaceae (seis especies). Veintisiete especies fueron poco frecuentes para poder probar por preferencias de hospedero o de estrato.

Para resolver parcialmente este problema se sumo a las especies de los géneros *Anthurium*, *Maianthemum* y *Maxillaria* (Apéndice) y se probó por género. Con esta solución pudimos probar por preferencias de hospedero o de estrato entre 16 especies y tres géneros.

El análisis de la curva suavizada de acumulación de especies mostró que se encontraron la

mayor parte de las especies de la localidad donde se hizo el muestreo, pues la curva suavizada fue asintótica (Fig. 1) y el número esperado de especies de epífitas por Chao 1 y Clench fue de 43 y 47 especies respectivamente, sugiriendo que el muestreo fue eficiente, pues se muestreó toda la diversidad de especies (Chao 1) o se muestreó el 91.5% de la riqueza de esta localidad (Clench). En promedio encontramos  $10.2 \pm 4.40$  especies de epífitas por árbol (media  $\pm$  desviación estándar, mínimo=2, máximo=19). La riqueza de especies de epífitas se relacionó débilmente con el tamaño del árbol ( $r^2=0.35$ ,  $p<0.001$ , Fig. 2).

Los 19 táxones mostraron preferencia por algún hospedero (excepto *Epiphyllum*) y fueron menos abundantes en al menos una especie de hospedero (Cuadro 2). En promedio cada taxon prefirió  $2.1 \pm 0.9$  de las siete especies de hospederos (media  $\pm$  desviación estándar, mínimo=0, máximo=4). Los táxones *Anthurium*, *Clusia*,

*Epiphyllum*, y *Maianthemum* son epífitas generalistas, pues entre cuatro y seis especies de los hospederos les resultaron neutrales y prefirieron, o encontraron como un mal hospedero, a 1–2 especies. El resto de las especies se dividió entre aquellas que mayormente tienen hospederos negativos (cuatro hospederos negativos, *Arpophyllum alpinum* Lindl., *Dracontia tuerkheimii* (Schltr.) Luer, *Lepanthes tenuiloba* R.E. Schult. & Dillon, *Peltapteris peltata* (Sw.) Urb, *Specklinia* aff. *lewisiae* (Ames) Luer, *Specklinia villosa* (Knowles & Westc.) Luer, *Stelis* cf. *ovatilabia* Schltr., *Tillandsia guatemalensis* L.B. Sm., *T. ponderosa* L.B. Sm. y *T. vicentina* Standl.), y aquellas que tienen hospederos preferidos o malos (*Dichaea suaveolens* Kraenzl., *Lepanthes matudana* Salazar & Soto Arenas, *Maxillaria*, *Tillandsia* cf. *Juncea* (Ruiz & Pav.) L.B. Sm. y *Werauhia pycnantha* (L.B. Sm.) J.R.) y de ningún a dos hospederos neutrales.

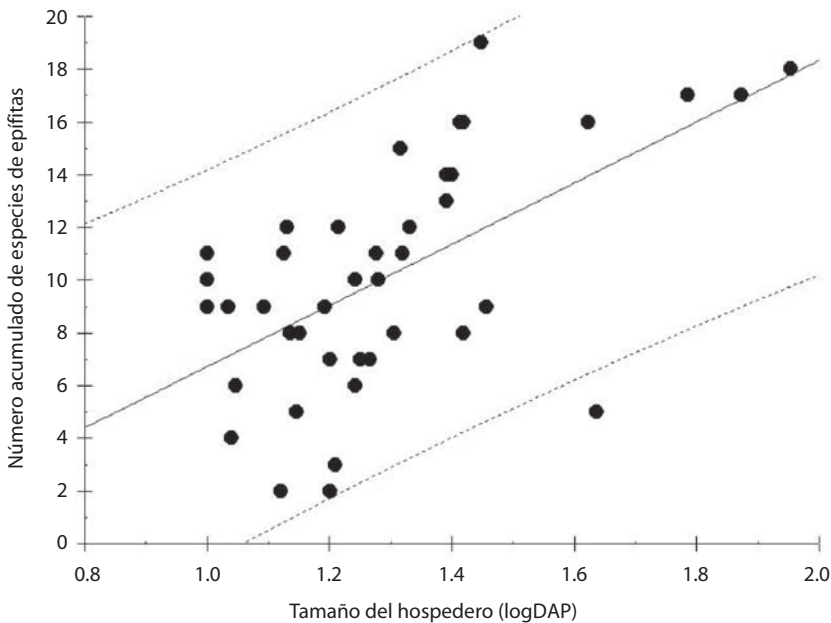


Fig. 2. Relación entre el tamaño del árbol (logDAP) y la riqueza de especies de epífitas en una parcela de bosque mesófilo de montaña de Chiapas, México. La línea continua es el valor esperado por una regresión lineal y las líneas punteadas son los intervalos de confianza al 95% de la misma.

Fig. 2. Relationship between tree size (logDBH) and epiphyte species richness in a plot of lower montane cloud forest of Chiapas, Mexico. The continuous line show the values expected by a regression analysis and the dotted lines are the 95% confidence intervals of the regression.

CUADRO 2

Número de estructuras vegetativas de epifitas encontradas sobre 15 especies de hospederos

TABLE 2

The number of vegetative structures of epiphytes found on 15 host species are shown

Especie de epifita	Especie de hospedero							$\chi^2$
	<i>Ardisia</i>	<i>Eugenia</i>	<i>Gentlea</i>	<i>Quercus</i>	<i>Saurauia</i>	<i>Ulmus</i>	Otros 9	
<i>Anthurium</i>	0	0	5	15	11	4	5.00	40**
	3	2	16	3	3	3	10	
<i>Arpophyllum</i>	342	1252	23789	2618	2504	7170	15138	52813**
	3412	3029	20779	3959	4251	3842	13541	
<i>Clusia</i>	2	4	34	11	0	9	13	73*
	5	4	29	5	6	5	19	
<i>Dichaea</i>	0	66	29	0	110	81	110	396**
	26	23	156	30	32	29	102	
<i>Draconthia</i>	0	175	1015	0	139	0	213	1542**
	100	88	607	116	124	112	395	
<i>Epiphyllum</i>	0	3	4	4	3	4	12	30*
	2	2	12	2	2	2	8	
<i>Lepmatudana</i>	25	82	115	33	49	49	346	699**
	45	40	275	52	56	51	179	
<i>Leptenuiloba</i>	33	98	1925	57	254	49	828	3244**
	210	186	1276	243	261	236	832	
<i>Maianthemum</i>	1	7	26	12	3	24	36	109**
	7	6	43	8	9	8	28	
<i>Maxillaria</i>	1064	89	911	421	925	377	121	3908**
	252	224	1538	293	315	284	1002	
<i>Elaphoglossum</i>	60	90	1289	182	151	473	771	3016**
	195	173	1187	226	243	219	773	
<i>Specklewis</i>	42	188	1721	173	795	52	1046	4017**
	260	230	1580	301	323	292	1030	
<i>Speckvillosa</i>	235	194	622	97	802	294	2062	4306**
	278	247	1694	323	347	313	1104	
<i>Stelis</i>	144	719	4530	236	1993	339	2320	10281**
	664	590	4045	771	827	748	2636	
<i>Tillguate</i>	0	0	53	0	9	0	53	115**
	7	7	45	9	9	8	29	

CUADRO 2 (Continuación)  
 Número de estructuras vegetativas de epífitas encontradas sobre 15 especies de hospederos

TABLE 2 (Continued)  
 The number of vegetative structures of epiphytes found on 15 host species are shown

<i>Tilljunceae</i>	<b>152</b>	<b>69</b>	<b>210</b>	<b>38</b>	<b>46</b>	63	236	814**
	<i>53</i>	<i>47</i>	<i>320</i>	<i>61</i>	<i>66</i>	<i>59</i>	<i>209</i>	
<i>Tillponde</i>	<b>12</b>	<b>9</b>	<b>73</b>	<b>90</b>	<b>17</b>	<b>66</b>	<b>144</b>	411**
	<i>27</i>	<i>24</i>	<i>162</i>	<i>31</i>	<i>33</i>	<i>30</i>	<i>105</i>	
<i>Tillvicen</i>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>66</b>	<b>56</b>	38	<b>0</b>	<b>194</b>	354**
	<i>23</i>	<i>20</i>	<i>139</i>	<i>27</i>	<i>28</i>	<i>26</i>	<i>91</i>	
<i>Werauhia</i>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>39</b>	<b>32</b>	10	<b>50</b>	<b>82</b>	219**
	<i>14</i>	<i>13</i>	<i>86</i>	<i>16</i>	<i>18</i>	<i>16</i>	<i>56</i>	

\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.001$ .

En itálicas el número de estructuras esperadas para cada especie de hospedero. Los valores esperados fueron calculados siguiendo el valor de importancia de cada especie de hospedero (ver Cuadro 1). Los nombres de las especies de epífitas corresponden a los nombres cortos mostrados en el Apéndice. En negrillas aparecen los valores observados diferentes de los esperados (distancia de  $\chi^2 > 3.84$ ).

The expected number of vegetative structures found for each host species are shown in italics. The expected values were calculated according to the importance value of each host species (see table 1). The name of each epiphyte corresponds to the abbreviation shown in the appendix. Observed values significantly different to the expected are shown in bold (Distance  $\chi^2 > 3.84$ ).

A pesar de que todos los táxones de epífitas mostraron preferencia por algún hospedero, sólo la especie de hospederos *Ardisia* mostró tener más relaciones negativas con la flora epífita de lo esperado por el azar (Cuadro 3). El resto de los hospederos resultaron ser tan buenos como malos para las epífitas.

**Preferencias de estrato vertical:** Con la excepción de *Clusia guatemalensis*, los 19 táxones epífitas mostraron algún tipo de preferencia por algún estrato o alguna zona de Johansson (Cuadro 4). En promedio los táxones prefirieron  $1.6 \pm 0.9$  estratos (mínimo=0, máximo=3), evitaron  $2.3 \pm 1.1$  (mínimo=0, máximo=4) y les resulto neutral  $1.1 \pm 1.5$  (mínimo=0, máximo=5) estratos.

Las epífitas *Anthurium*, *Clusia*, *Epiphyllum* y *Maianthemum* son generalistas, pues su abundancia mostró que no prefieren ningún estrato o les son neutrales tres o cuatro estratos

mientras que uno les es desfavorable o es preferido (Cuadro 4). *Dichaea suaveolens*, *Dracontia tuerckheimii*, *Lepanthes matudana*, *Elaphoglossum peltatum* y *Tillandsia*. cf. *junceae* prefirieron los estratos inferiores I y II (Cuadro 4). Las especies *Specklinia* aff. *lewisiae* y *Specklinia villosa*, también prefirieron los estratos bajos del dosel pero ampliaron sus preferencias hasta el estrato III (Cuadro 4). Estas siete especies pueden ser consideradas como “especialistas del tronco” ya que ocurren principalmente entre la zona I y II (*sensu* Krömer *et al.* 2007a). Cuatro especies prefirieron los estratos intermedios y evitaron los estratos bajos o altos, *Arpophyllum alpinum*, *Lepanthes tenuiloba*, *Maxillaria* y *Stelis* cf. *ovatilabia* que fueron más abundantes en los estratos II y III o III y IV (Cuadro 4). Finalmente, las especies *Tillandsia guatemalensis*, *T. ponderosa*, *T. vicentina* Standl. y *W. pycnantha* prefirieron el estratos exterior (V) o



CUADRO 3

Número de especies de epífitas cuya abundancia refleja que prefieren un hospedero (preferido) o que este es un hospedero malo o neutral

TABLE 3

Number of species of epiphytes whose abundant indicate that prefer a host tree o that it is an unsuitable of neutral host

Especie de hospedero	Hospedero			Total	$\chi^2$
	Malo	Neutral	Preferido		
<i>Ardisia</i>	14	3	2	19	14.0**
	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>		
<i>Eugenia</i>	10	4	5	19	3.3 <sup>ns</sup>
	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>		
<i>Gentlea spp.</i>	11	2	6	19	6.4 <sup>ns</sup>
	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>		
<i>Quercus</i>	11	2	6	19	6.4 <sup>ns</sup>
	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>		
<i>Saurauia</i>	5	8	6	19	0.7 <sup>ns</sup>
	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>		
<i>Ulmus</i>	6	6	7	19	0.1 <sup>ns</sup>
	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>		
Otras 9	3	9	7	19	2.9 <sup>ns</sup>
	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>		

\*\*  $P < 0.001$ , ns not significant.

El número esperado de especies prefiriendo o no un hospedero es mostrado en *italicas*. En **negritas** aparecen los valores observados diferentes de los esperados (distancia de  $\chi^2 > 3.84$ ).

The expected number of species preferring or not a host is shown in *italics*. The observed value different to expected values are shown in **bold**. (distance  $\chi^2 > 3.84$ ).

se distribuyeron del interior del dosel al exterior (III a V) y evitaron los estratos interiores. Estas ocho especies podrían ser consideradas como “especialistas del dosel” ya que pueden preferir hasta tres zonas entre la III y la V (*sensu* Krömer *et al.* 2007a)

A pesar de la estratificación vertical de los táxones de epífitas en ningún estrato se concentraron las preferencias (Cuadro 5). Sin embargo, la riqueza acumulada de epífitas os especies, en el III 32 especies, en el IV 21 especies y en el estrato V 24 especies.

Del resultado de esta estratificación surgen dos patrones. El primero es que las epífitas dispersadas por animales tendieron a ser generalistas y las epífitas dispersadas por el

viento fueron las que prefirieron hospederos y estratos.

## DISCUSIÓN

El bosque del cuadrante estudiado contiene una riqueza de especies de epífitas similar a la encontrada en bosques neotropicales de la misma altitud (Wolf y Flamenco 2003). Por ejemplo en este estudio se encontraron 43 táxones en 625 m<sup>2</sup>, similar a lo encontrado en Veracruz, México, a una altitud de 1 439 m registraron 53 especies en 625 m<sup>2</sup> (Hietz y Hietz-Seifert 1995) y a una altitud de 1 500-1 600 m se ha encontrado entre 37 a 88 especies de epífitas en parcelas de 0.1 ha de bosque

CUADRO 4

Preferencias de estrato de 19 táxones epífitos encontrados en un bosque mesófilo de montaña de Chiapas, México

TABLE 4

Host substrate preference of 19 epiphyte taxa found in a evergreen cloud forest in Chiapas, Mexico

Especie de epífita	Zona del árbol					Total	$\chi^2$	Tipo ecológico
	I	II	III	IV	V			
<i>Anthurium</i>	5	<b>28</b>	3	4	<b>0</b>	40	64**	Ge
	8	8	8	8	8			
<i>Arpophyllum</i>	<b>7400</b>	<b>14797</b>	<b>21169</b>	<b>8081</b>	<b>1366</b>	52813	21885**	Ed
	10563	10563	10563	10563	10563			
<i>Clusia</i>	12	11	16	12	22	73	6 <sup>ns</sup>	Ge
	15	15	15	15	15			
<i>Dichaea</i>	<b>198</b>	<b>117</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	81	396	355**	Et
	79	79	79	79	79			
<i>Dracontia</i>	<b>990</b>	<b>552</b>	0	0	0	1542	2624**	Et
	308	308	308	308	308			
<i>Epiphyllum</i>	10	10	4	<b>0</b>	6	30	12*	Ge
	6.0	6.0	6.0	6.0	6.0			
<i>Lematudana</i>	<b>320</b>	<b>321</b>	<b>58</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	699	795**	Et
	140	140	140	140	140			
<i>Letenuiloba</i>	<b>541</b>	<b>377</b>	<b>950</b>	<b>967</b>	<b>409</b>	3244	516**	Ed
	649	649	649	649	649			
<i>Maianthemum</i>	17	15	25	<b>11</b>	<b>41</b>	109	26**	Ge
	22	22	22	22	22			
<i>Maxillaria</i>	<b>0</b>	<b>45</b>	<b>2186</b>	<b>1530</b>	<b>147</b>	3908	254**	Ed
	781.6	781.6	781.6	781.6	781.6			
<i>Elaphoglossum</i>	<b>2574</b>	<b>241</b>	<b>201</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	3016	8131**	Et
	603	603	603	603	603			
<i>Specklewis</i>	<b>1225</b>	<b>1019</b>	<b>1046</b>	<b>633</b>	<b>94</b>	4017	1015**	Et
	803	803	803	803	803			
<i>Speckvillosa</i>	<b>1023</b>	<b>925</b>	<b>1092</b>	<b>788</b>	<b>478</b>	4306	274**	Et
	861	861	861	861	861			
<i>Stelis</i>	<b>1654</b>	<b>2248</b>	<b>2168</b>	<b>2834</b>	<b>1377</b>	10281	621**	Ed
	2056	2056	2056	2056	2056			
<i>Tillguate</i>	<b>0</b>	<b>11</b>	<b>25</b>	<b>20</b>	<b>59</b>	115	86**	Ed
	23	23	23	23	23			
<i>Tilljunceae</i>	<b>311</b>	176	<b>71</b>	157	<b>99</b>	814	213**	Et
	163	163	163	163	163			

TABLE 4 (Continued)  
*Host substrate preference of 19 epiphyte taxa found in a evergreen cloud forest in Chiapas, Mexico*

Especie de epífita	Zona del árbol					Total	$\chi^2$	Tipo ecológico
	I	II	III	IV	V			
Tillponde	<b>45</b>	<b>43</b>	<b>64</b>	<b>170</b>	89	411	134**	Ed
	<i>82</i>	<i>82</i>	<i>82</i>	<i>82</i>	<i>82</i>			
Tillvicen	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>6</b>	<b>348</b>	354	1357**	Ed
	<i>71</i>	<i>71</i>	<i>71</i>	<i>71</i>	<i>71</i>			
Werauhia	<b>2</b>	<b>9</b>	<b>22</b>	<b>103</b>	<b>83</b>	219	193**	Ed
	<i>44</i>	<i>44</i>	<i>44</i>	<i>44</i>	<i>44</i>			

\* $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.001$ , ns not significant.

Para cada taxon mostramos el número de estructuras vegetativas encontradas en cada estrato. El número esperado de estructuras por estrato es mostrado en *itálicas*. Los nombres de las especies de epífitas corresponden a los nombres cortos mostrados en el Apéndice. En **negritas** aparecen los valores observados diferentes de los esperados (distancia de  $\chi^2 > 3.84$ ). Se muestra también el tipo ecológico: generalista (ge), epífita del tronco (et), epífita del dosel (ed) y hemiepífita (he).

The number of vegetative structures found on each substrate is shown for each taxon. The name of each epiphyte corresponds to the abbreviation shown in the appendix. Observed values significantly different to the expected are shown in **bold** (Distance  $\chi^2 > 3.84$ ). Is shown the ecologic type: generalists (ge), trunk epiphytes (te), canopy epiphytes (ed) and hemiepiphyte (he).

mesófilo de montaña (Flores-Palacios y García-Franco 2008). Otros resultados sugieren que los bosque montanos de Bolivia son más ricos y en ellos se han encontrado hasta 175 especies en 0.32 ha (1 600 m de altitud) (Krömer *et al.* 2007a). Como era esperado, encontramos evidencia de que las epífitas del bosque mesófilo de montaña del Triunfo, se dividen el dosel, es decir, pueden preferir más de un estrato.

Las epífitas de los géneros *Anthurium*, *Clusia*, *Epiphyllum* y *Maianthemum* tienen frutos carnosos en forma de baya dispersados por animales, principalmente aves y murciélagos (endozoocoria). Este síndrome de dispersión les permite a las semillas germinar envueltas en materia orgánica y hace menos importante la interacción entre la epífita y el árbol. Es posible que esto explique la distribución generalista de estos géneros en el área estudiada. A diferencia de estos géneros, las Pteridofitas, Bromeliaceae y Orchidaceae, epífitas tienen

esporas o semillas diminutas, que para establecerse interactúa directamente con la corteza de los árboles, los cojines de criptógamos o el substrato orgánico sobre las ramas horizontales junto con otras epífitas vasculares (Benzing 1990, Krömer y Gradstein 2003). Así que para estas últimas epífitas la interacción con la corteza de los hospederos y otras epífitas podría ser más importante en el establecimiento.

Se espera que las epífitas vasculares tengan patrones específicos de estratificación vertical en un forofito y estos patrones deberían estar relacionados con las diferencias en la tolerancia a las condiciones de luz y humedad o sus adaptaciones ecofisiológicas (Johansson 1974, ter Steege y Cornelissen 1989, Jácome *et al.* 2004, Krömer *et al.* 2007a). Por ejemplo, la luz disminuye y la humedad aumenta desde el dosel hasta el piso boscoso (Parker 1995). En el bosque estudiado, la estratificación de las epífitas fue alta, ya que la mayoría de los táxones

CUADRO 5

*Número de especies de epífitas cuya abundancia refleja que prefieren un estrato (preferido) o que este es un estrato malo o neutral*

TABLE 5

*The number of epiphyte species whose abundance indicates substrate preference (unsuitable or neutral)*

Zona del árbol	Preferencia por zona			Total	$\chi^2$
	Preferido	Neutral	Malo		
I	7	4	8	19	1.4 <sup>ns</sup>
	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>		
II	8	4	7	19	1.4 <sup>ns</sup>
	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>		
III	6	5	8	19	0.7 <sup>ns</sup>
	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>		
IV	5	4	10	19	3.3 <sup>ns</sup>
	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>		
V	4	4	11	19	5.2 <sup>ns</sup>
	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>	<i>6.3</i>		

ns not significant.

El número esperado de especies prefiriendo o no un estrato es mostrado en *itálicas*. En **negrillas** aparecen los valores observados diferentes de los esperados (distancia de  $\chi^2 > 3.84$ ).

The expected preference (No. of individuals) for any given substrate number is shown in *italics*. Observed values significantly different to the expected are shown in **bold** (Distance  $\chi^2 > 3.84$ ).

mostraron algún tipo de preferencia por algunas zonas, y asimismo podrían ser clasificadas en epífitas del tronco o dosel. Sin embargo, sólo *Elaphglossum peltatum* y *Tillandsia vicentina* mostraron preferencia por solo una zona mientras se abstendían del resto. El resto de los táxones preferían más de un estrato o preferían uno y tenían estratos neutrales, lo que sugiere traslape de nichos (Nieder *et al.* 1999). Aún con este traslape, para el bosque estudiado es posible identificar especies de epífitas que corresponden con cada zona del dosel.

En la mayoría de los trabajos se ha reportado que las zonas del dosel III y IV de Johansson (1974) son los que concentran la mayor riqueza de especies. (e.g. ter Steege y Cornelissen 1989, Nieder *et al.* 1999, Krömer *et al.* 2007a). Nosotros no encontramos evidencia que favorezca este patrón, pues en ningún estrato se

concentraron las preferencias y fue la zona I la más rica en especies. Este patrón se ocasionó por la abundancia de especies que prefieren el estrato I y II (siete especies), helechos y hemiepífitas y tal vez es una propiedad de este bosque, pero es necesario un estudio más extenso para saber si este es el patrón en este bosque montañoso.

Se ha hipotetizado que las epífitas deberían tener estrategias de establecimiento generalistas, que les permitan colonizar cualquier hospedero, haciendo irrelevante la identidad del mismo (Callaway *et al.* 2002). Nuestros datos muestran que las epífitas logran establecimientos generalistas, pero que hay una tendencia débil a preferir a algunos hospederos. Menos de la mitad de las especies de epífitas (cinco) mostraron mayormente preferencia o neutralidad por al menos cuatro hospederos,

lo que sugiere baja preferencia. La abundancia de estas especies debe estar determinada por la abundancia de hospederos preferidos. A pesar de estos patrones ninguna de las especies de epífitas fue específica a un hospedero. Lo cual reitera la rareza de la especificidad de hospedero (Benzing 1990) y la tendencia entre las epífitas a habitar en más de una especie de árbol. Es más destacable que para cinco especies de epífitas el bosque es un escenario de buenos o malos hospederos, y que la mayor parte (11 especies) de las especies de epífitas tuvieron mayormente hospederos malos. Esto sugiere que los hospederos del bosque estudiado podrían limitar a la mayor parte de las especies de epífitas, ya sea por que los árboles se saturan con otras especies de epífitas (Flores-Palacios y García-Franco 2006) o por que tienen condiciones en su corteza que limitan el establecimiento de algunas especies, cualquiera de estas hipótesis deben ser probadas con nuevos datos.

El papel principal de los hospederos parece ser simplemente proveer de substrato a las epífitas, sin embargo las epífitas difieren en abundancia de acuerdo a la especie hospedera (Went 1940, Johansson 1974, Benzing 1981, Bennett 1986, ter Steege y Cornelisen 1989, Migenis y Ackerman 1993, Dejean *et al.* 1995, Kernan y Fowler 1995) es decir, existen varias características de las especies de forofitos que afectan la presencia y abundancia de las epífitas (Frei y Dodson 1972, Schlesinger y Marks 1977, Benzing 1995, Krömer y Gradstein 2003). Ejemplo de estas características son el tamaño del árbol, lo cual puede regular la intensidad de luz captada por las epífitas del dosel o del interior; la estructura del árbol, la presencia del número de ramas gruesas será proporcional a la cantidad de materia orgánica en ellas; la textura de la corteza y características químicas, una corteza rugosa tiene un efecto positivo sobre la colonización de epífitas, aunque algunas sustancias emitidas pueden ocasionar lo contrario; la disponibilidad de agua y nutrientes también son necesarios para el establecimiento de estas (ter Steege y Cornelissen 1989, Hietz y Hietz-Seifert 1995, Callaway *et al.* 2002, Krömer *et al.* 2007a, b). Nuestros datos muestran que no

hubo un hospedero que concentrara las preferencias de las epífitas, pero sí hubieron dos especies de hospederos que resultaron ser malos hospederos para la mayor parte de las epífitas, *Ardisia* y *Quercus*. Es posible que *Ardisia* resultara un mal hospedero por que posee corteza exterior lisa y suele tener fustes rectos, sin muchas ramificaciones, por lo que podría no ser capaz de proteger a las semillas del escurrimiento de agua. Y *Quercus*, probablemente por su escasa representación en el cuadrante de estudio, lo que sugiere poca superficie para el establecimiento de las comunidades epífitas.

Nuestros resultados muestran que en un bosque diverso en epífitas vasculares, éstas parten el dosel horizontalmente y se estratifican verticalmente. Además sugieren que la identidad de los hospederos es importante porque puede determinar los sitios colonizables para muchas epífitas, ya sea limitándolas o favoreciéndolas. Nuestros datos sugieren que en este bosque, sólo las epífitas dispersadas por endozocoria escapan a la estratificación vertical y a las preferencias de hospedero.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los guardaparques Marco Tulio, Luis, Pedro, Ismael. A Rubén Martínez-Camilo y J. Fernando Rodríguez-García su ayuda en el trabajo de campo. Miguel Angel Soto Arenas y Robert L. Dressler ayudaron con la identificación de las especies. A Thorsten Krömer por la revisión de este manuscrito en español. A Andrew Vovides por la revisión en inglés. Este proyecto fue financiado por SIBEJ-CONACYT (proyecto 20000506014) y Christopher Davidson y Sharon Christoph. Una versión previa de este trabajo fue presentada por N. Martínez-Meléndez como su tesis de licenciatura en Escuela de Biología de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

## RESUMEN

En escala local, la alta diversidad de epífitas vasculares en bosques montanos neotropicales ha sido explicada por que logran estratificar verticalmente al dosel y tienen

relaciones específicas con sus hospederos. En un bosque de montaña estudiamos la estratificación vertical y las preferencias de hospedero de las epífitas vasculares en un cuadrante de 0.0625 ha en donde muestreamos 41 árboles  $\geq 10$  DAP, durante 12 meses en los años 2001 y 2002. Encontramos 43 especies de epífitas en 15 géneros de árboles. Probamos preferencia de estratos verticales o de hospedero con 19 táxones epífitos. Encontramos evidencia de que las epífitas se dividen el dosel; aunque, las epífitas dispersadas por animales tendieron a ser generalistas. Entre las epífitas dispersadas por el viento reconocimos una clara estratificación vertical, concentrando especies en la parte baja de los árboles. En promedio las especies de epífitas prefirieron 3.5 especies de hospederos, sugiriendo una baja preferencia. Dos especies de árboles resultaron ser malos hospederos, *Ardisia* y *Quercus*. Nuestros resultados muestran que las epífitas parten el dosel horizontalmente, se estratifican verticalmente y sugieren que la identidad de los hospederos es importante por que puede determinar la abundancia de sitios colonizables para muchas epífitas.

**Palabras Clave:** El Triunfo, epífitas, Chiapas, forofitos, distribución vertical.

## REFERENCIAS

- Acebey, A. & T. Krömer. 2001. Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del campamento río Eslabón y de la Laguna Chalalán, Parque Nacional Madidi, Dpto. La Paz, Bolivia. *Rev. Soc. Boliviana Bot* 3: 104-123
- Barker, M. 1997. An update on low-tech methods for forest canopy access and on sampling a forest canopy. *Selbyana* 18: 61-71.
- Barker, M.G. & S.L. Sutton. 1997. Low-tech methods for forest canopy access. *Biotrópica* 29: 243-247
- Beckner, J. 1979. Host trees for cultivated orchids. *Amer. Orchid Soc. Bull.* 48: 792-795.
- Bennett, B.C. 1986. Patchiness, diversity, and abundance relationships of vascular epiphytes. *Selbyana* 9: 70-75.
- Bennett, B.C. 1987. Spatial distribution of *Catopsis* and *Guzmania* (Bromeliaceae) in southern Florida. *Bull. Torrey Bot. Club.* 114: 265-271.
- Benzing, D.H. 1981. The population dynamics of *Tillandsia circinata* (Bromeliaceae): cypress crown colonies in southern Florida. *Selbyana* 5:256-263.
- Benzing, D.H. 1990. *Vascular Epiphytes*. Cambridge University, Massachusetts, EEUU.
- Benzing, D.H. 1995. Vascular Epiphytes, p. 225-254. *In* M.D. Lowman & N.M. Nadkarni (eds.). *Forest canopies*. Academic, San Diego, California, EEUU.
- Breedlove, D. E. 1981. *Flora of Chiapas Part I. Introduction to the Flora of Chiapas*. The California Academy of Science, San Francisco, California, USA.
- Bogh, A. 1992. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of fan Ecuadorian montane rain forest. *Selbyana* 13: 25-34.
- Callaway, R.M., K.O. Reinhart, G.W. Moore, D.J. Moore & S.C. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species specific interactions. *Oecologia* 132: 221-230.
- Cardelús, C.L. & R.L. Chazdon (2005). Inner-crown microenvironments of two emergent tree species in a lowland wet forest. *Biotropica* 37: 238-244.
- Castro-Hernández, J.C., J.H.D. Wolf, J.G. García-Franco & M. González-Espinosa. 1997. The influence of humidity, nutrients and light on the establishment of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the highlands of Chiapas, Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 47: 763-773.
- Dejean, A., I. Olmstead & R.R. Snelling. 1995. Tree-epiphyte-ant relationships in the low inundate forest of the Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* 27: 57-70 *In* R.M. Callaway, K.O. Reinhart, G.W. Moore, D.J. Moore & S.C. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species specific interactions. *Oecologia* 132: 221-230.
- 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 richness: testing four different hypotheses. *J. Biogeog.* 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, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 17: 191-207.
- Frei, J.K. & C.H. Dodson. 1972. The chemical effect of certain bark substrates on the germination of early growth epiphytic orchids. *Bull. Torrey Bot. Club* 99: 301-307. *In* R.M. Callaway, K.O. Reinhart, G.W.

- Moore, D.J. Moore & S.C. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species specific interactions. *Oecologia* 132: 221-230.
- Freiberg, M. 1997. The influence of epiphyte cover on branch temperature in a tropical tree. *Plant. Ecol.* 153: 241-250.
- Freiberg, M. 1999. The vascular epiphytes on a *Virola michelii* tree (Myristicaceae) in French Guiana. *Ecotropica* 5: 78-81.
- Freiberg, M. & E. Freiberg. 2000. Epiphyte diversity and biomass in the canopy of lowland and montane forest in Ecuador. *J. Trop. Ecol.* 16: 673-688.
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Univ. Nac. Aut. de Méx. México, México DF, México.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity, p. 1-84. In M.K. Hecht, B. Wallace & G.T. Prance (eds.). *Evolutionary biology*, Plenum, New York, EEUU.
- Gentry, A.H. & C. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205-233.
- Gradstein, S.R., N.M. Nadkarni, T. Krömer, I. Holz & N. Nöske. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forest. *Selbyana* 24: 105-111.
- Hietz, P. & O. Briones. 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia* 114: 305-316.
- Hietz, P. & U. Hietz-Seifert. 1995. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *J. Veg. Sci.* 6: 487-498.
- Jácome, J., G. Galeano, M. Amaya & M. Mora. 2004. Vertical distribution of epiphyte and hemiepiphytic Araceae in a tropical rain forest in Chocó, Colombia. *Selbyana* 23: 118-123.
- Jarman, S. & G. Kantillas. 1995. Epiphytes on an old Huon Pine tree *Legarastrobos* in Tasmanian rainforest. *New Zeal. J. Bot.* 33:65-78.
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in west African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica.* 59: 1-136.
- INEGI, 1985. Carta de Climas. Villahermosa escala 1: 1000000. México.
- Kernan, C. & N. Fowler. 1995. Diferencial substrate use by epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica: a source of guild structure. *J. Ecol.* 83:65-73.
- Kitching, R.L., H. Mitchell, G. Morse & C. Thebaud. 1997. Determinants of species richness in assemblages of canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a neotropical montane forest. *Psyche* 97: 81-93.
- Krömer, T. & 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. 2006. Filmy ferns (Hymenophyllaceae) as high-canopy epiphytes. *Ecotropica* 12: 57-63.
- Krömer, T., M. Kessler & S.R. Gradstein. 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.
- Krömer, T., S.R. Gradstein & A. Acebey. 2007b. Diversidad y ecología de epifitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia. *Ecol. Bolivia* 42: 23-33.
- Leimbeck, R.M. & H. Balslev. 2001. Species richness and abundance of epiphyte Araceae on adjacent floodplain and upland forest in Amazonian Ecuador. *Biodivers. Conserv.* 10: 1579-1593.
- Long, A. & M. Heath. 1991. Flora of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, México: a preliminary floristic inventory and the plant communities of polygon I. *Anales Inst. Biol. Univ. Autón. Méx. Ser. Bot.* 62: 133-172.
- Martínez-Meléndez, J., M.A. Pérez-Farrera & O. Farrera-Sarmiento. 2008. Inventario florístico del Cerro El Cebú y zonas adyacentes en la Reserva de la Biosfera El Triunfo (Polígono V), Chiapas, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 82: 21-40.
- Martínez-Meléndez N., M.A. Pérez-Farrera y R. Martínez-Camilo (en prep.). Las epifitas de la reserva de la biosfera El Triunfo, Chiapas, México.
- Mehlreter, K., A. Flores-Palacios & J.G. García-Franco. 2005. Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 21: 651-660.
- Migenis, L.E. & J.D. Ackerman. 1993. Orchid-sporophyte relationships in a forest watershed in Puerto Rico.

- J. Trop. Ecol. 9: 231-240. In R.M. Callaway, K.O. Reinhart, G.W. Moore, D.J. Moore & S.C. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species specific interactions. *Oecologia* 132: 221-230.
- Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, Nueva York, Nueva York, EEUU.
- Nadkarni, N.M. 1994. Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. *Am. Zool.* 34: 70-78.
- Nieder, J., S. Engwald & W. Barthlott. 1999. Patterns of neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 20: 66-75.
- Nkongmeneck Bernard-Aloys, M.D. Lowman & J.T. Atwood. 2002. Epiphyte diversity in primary and fragmented forests of cameroon. *Selbyana* 23: 121-130.
- Parker, G.G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies, p. 73-106. In M.D. Lowman & N.M. Nadkarni (eds.). *Forest canopies*. Academic, San Diego, California, EEUU.
- Pérez-Farrera, M.A. 2004. Flora y vegetación de la reserva de la biosfera El Triunfo: diversidad, riqueza y endemismo, p. 77-100. In M.A. Pérez-Farrera, N. Martínez-Meléndez, A. Hernández-Yáñez & V. Arreola-Muñoz (eds.). *La Reserva de la Biosfera El Triunfo, Tras una Década de Conservación*, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, México DF, México.
- Rudolph, D., G. Rauer, J. Nieder & W. Barthlott. 1998. Distributional patterns of epiphytes in the canopy and phorophyte characteristics in a western Andean rain forest in Ecuador. *Selbyana* 19: 27-33.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México DF, México.
- Schlesinger, W. & P. Marks. 1977. Mineral cycling and the niche of Spanish moss, *Tillandsia usneoides* L. *Amer. J. Bot.* 64: 1254-1262.
- Shaw, D.C. 2004. Vertical organization of canopy biota, p. 73-101. In M.D. Lowman & H.B. Rinker (eds.). *Forest canopies (second edition)*. Elsevier Academic, San Diego, California, EEUU.
- Sugden, A.M. & R.J. Robins. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forest, I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* 11: 173-188.
- Stuntz, S., U. Simon & G. Zotz. 1999. Assessing the potential influence of vascular epiphytes on arthropod diversity in tropical tree crowns: hypotheses, approaches and preliminary data. *Selbyana* 20: 276-283.
- Talley, S.M., R.O. Lawton & W.N. Setzer. 1996. Host preference of *Rhus radicans* (Anacardiaceae) in a southern deciduous hardwood forest. *Ecology* 77: 1271-1276. In R.M. Callaway, K.O. Reinhart, G.W. Moore, D.J. Moore & S.C. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species specific interactions. *Oecologia* 132: 221-230.
- ter Steege, H. & J.H.C. Cornelissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331-339.
- Walsh, R.P.D. 1996. Microclimate and hydrology, p. 206-236. In P.W. Richards (ed.). *The tropical rainforest*. Cambridge, Cambridge, UK.
- Went, F.W. 1940. Soziologie der epiphyten eines tropischen Urwaldes. *Ann. Jard. Bot. Buitenz.* 50: 1-98.
- Wolf, J.H. 1995. Non vascular epiphyte diversity patterns in the canopy of an upper montane rain forest (2 550-3 670 m), Central Cordillera, Colombia. *Selbyana* 16: 185-195.
- Wolf, J.H.D. & A. Flamenco. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. *J. Biogeog.* 30: 1689-1707.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, Nueva Jersey, EEUU.

## REFERENCIAS DE INTERNET

- Colwell, R.K. 1997. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 5 User's guide and Application, University of Connecticut, Storrs. (Consultado: 28 julio 2008; <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>).