

Epífitas vasculares como bioindicadoras de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición

Vascular epiphytes as bioindicators of forest quality: anthropogenic impact on their diversity and composition

Thorsten Krömer, José G. García-Franco y Tarin Toledo-Aceves

Resumen: Las epífitas vasculares son plantas que crecen sobre otras plantas, principalmente en las copas de los árboles. Incluyen especies de aráceas, bromelias, helechos, orquídeas y peperomias, entre otras. Son un componente importante de los bosques húmedos tropicales por su contribución a la riqueza de especies y biomasa, y además tienen un importante papel ecológico. Su existencia depende de los árboles hospederos y de las condiciones microambientales, por lo que son particularmente sensibles a los cambios ocasionados por las perturbaciones antrópicas; numerosos estudios muestran una drástica disminución de la riqueza de epífitas en la vegetación secundaria. Debido a estos atributos, las epífitas en general son consideradas buenas indicadoras de la calidad de sus hábitats. En México, las plantas epífitas alcanzan su mayor riqueza (ca. 30% de las especies) y abundancia en los bosques mesófilos de montaña. Diversos estudios han demostrado que los acahuales y los agroecosistemas de café bajo sombra albergan menor abundancia y número de especies de orquídeas y helechos que los fragmentos de bosque, y presentan especies más resistentes a la perturbación que se pueden incluso ver favorecidas por condiciones de humedad reducida y mayor insolación. Estos resultados indican que la riqueza o abundancia de las epífitas vasculares en general, así como algunas familias y géneros en particular, pueden ser utilizadas como bioindicadoras eficientes de la calidad de sistemas naturales. Sin embargo, la evaluación de la estructura y composición de la comunidad epífita puede ofrecer información aún más completa sobre los efectos de diferentes tipos, frecuencias e intensidades de perturbación.

Palabras claves: bosque mesófilo de montaña; bromelias; cafetal bajo sombra; helechos; orquídeas; perturbación antrópica; riqueza de especies

Abstract: Vascular epiphytes are plants that grow on other plants, mainly in tree canopies. These include species of aroids, bromeliads, ferns, orchids and piperoids, among others, and are an important component of tropical humid forests due to their contribution to species richness and biomass. Furthermore, they play an important ecological role. The existence of epiphytes depends on host tree and microenvironmental conditions, which makes them particularly sensitive to changes brought about by human disturbance; numerous studies show a drastic decrease in species richness in secondary vegetation. Due to these attributes, epiphytes are generally considered good indicators of habitat quality. In Mexico, epiphytes reach their highest richness (ca. 30% of species) and abundance in tropical montane cloud forests. Several studies have shown that secondary forests and agroecosystems such as shaded coffee plantations present a lower abundance and number of species of orchids and ferns compared to forest fragments, although they do include species that are more resistant to disturbance due to tolerance to conditions of reduced humidity and increased insolation. These results indicate that the richness or abundance of vascular epiphytes in general, and certain families and genera in particular, can be used as effective bioindicators of the quality of natural systems. However, evaluation of the structure and composition of the epiphytic community may offer more complete information regarding the effects of different types, frequencies and intensities of disturbance.

Keywords: bromeliads; ferns; human disturbance; orchids; shaded coffee plantation; species richness; tropical montane cloud forests

INTRODUCCIÓN

Las epífitas son plantas que crecen sobre otras plantas sin ser parásitas, principalmente en las copas de los árboles. La forma de vida epífita abarca plantas vasculares que incluyen una gran parte de las especies de orquídeas, aráceas, bromelias, peperomias y helechos, entre otras, así como no-vasculares, es decir líquenes, musgos y hepáticas (Benzing 1990; Wolf 1993; Zotz 2013). Además de ser un componente importante de los bosques húmedos tropicales, por su contribución a la riqueza de especies y biomasa (Gentry y Dodson 1987; Hofstede *et al.* 1993; Krömer *et al.* 2005), tienen un importante papel ecológico. Las epífitas tienen una variada interacción (p. ej., alimentación, hábitat y polinización) con la fauna del dosel (Benzing 1990; Richardson *et al.* 2000) y tienen una función relevante en los ciclos de agua y nutrientes (Zotz y Andrade 2002; Hietz 2010). Estas plantas dependen de la humedad atmosférica y en algunos casos del agua en el suelo aéreo (materia orgánica que se acumula en

la copa de los árboles), así como de sus adaptaciones (p. ej., pseudobulbos, succulencia, tanques y tricomas) para captar y almacenar el agua (Benzing 1990). Dado que estas plantas aéreas no tienen acceso al agua del suelo y a que la mayor diversidad y abundancia de epífitas se presenta en el dosel del bosque (la interface entre la vegetación y la atmósfera), este grupo está más expuesto que cualquier otra forma de planta terrestre (v. gr., árboles, hierbas) a las condiciones atmosféricas (Gentry y Dodson 1987).

Por su dependencia de los árboles y de las condiciones del microambiente, las epífitas son particularmente sensibles a los cambios ocasionados por perturbaciones antrópicas y la deforestación. La alteración y pérdida de su hábitat reducen la riqueza de especies y causan cambios en la composición de sus comunidades (Turner *et al.* 1994; Barthlott *et al.* 2001; Wolf 2005; Krömer *et al.* 2007; Köster *et al.* 2009; Larrea y Werner 2010; Köster *et al.* 2011). Se ha reportado que las epífitas, sobre todo las especies higrófilas (vulnerables a sequía) y humbrófilas (susceptibles a la alta incidencia de luz), pueden responder más rápidamente que otros grupos a cambios en la humedad relativa, composición del aire y niveles de luz (Foster 2001). Debido a esta intrínseca sensibilidad a cambios en las condiciones climáticas y en la condición del bosque (Benzing 1998; Barthlott *et al.* 2001; Nadkarni y Solano 2002; Köster *et al.* 2009; Zotz y Bader 2009), las epífitas en general son consideradas buenos indicadores de la calidad de sus hábitats (Turner *et al.* 1994). Dado que los organismos del dosel en general son altamente susceptibles a la perturbación humana (Castelletta *et al.* 2000), pueden ser utilizados para la identificación y determinación cualitativa de cambios en los factores ambientales (Conti y Cecchetti 2001).

Las epífitas son potencialmente sensibles a la contaminación atmosférica, ya que obtienen agua y nutrientes principalmente de la atmósfera. Inicialmente, las epífitas no-vasculares fueron utilizadas como bioindicadoras en Europa desde el siglo XIX, cuando Nylander (1886) usó la abundancia de líquenes como una medida de los efectos de la contaminación atmosférica en París. Actualmente, briófitas y líquenes se usan ampliamente en estudios de biomonitorio de la contaminación ambiental, ya sea como bioindicadoras de la calidad del aire o como bioacumuladoras de contaminantes atmosféricos (Conti y Cecchetti 2001; Sczepaniak y Biziuk 2003). Sin embargo, en este capítulo nos centraremos principalmente en las epífitas vasculares como bioindicadoras.

Entre las epífitas vasculares, las especies atmosféricas del género *Tillandsia* (Bromeliaceae), pueden absorber y acumular elementos en sus tejidos, ya que sus tallos y hojas están cubiertos por tricomas (o escamas) que absorben agua y nutrientes directamente de la atmósfera (Benzing 1990). Por

otro lado, este grupo presenta el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM por sus siglas en inglés) que permite su adaptación a condiciones de aire extremadamente seco y temperaturas altas (Zotz y Andrade 2002). Debido a estas características fisiológicas particulares, diferentes especies de *Tillandsia*, que generalmente son muy comunes y abundantes en el Neotrópico, han sido frecuentemente utilizadas para el biomonitoreo de la contaminación del aire. En Argentina, la calidad y la contaminación del aire por metales pesados han sido evaluados con plantas de *Tillandsia capillaris* forma *capillaris*, *T. permutata*, *T. recurvata* y *T. tricholepis* como bioindicadoras (Wannaz *et al.* 2006; Bermúdez *et al.* 2009; Bermúdez y Pignata 2011; Rodríguez *et al.* 2011). En Brasil, *T. usneoides* ha demostrado ser un bioindicador eficaz de la contaminación atmosférica principalmente por metales pesados (Figueiredo *et al.* 2007; Segala Alvez *et al.* 2008; Vianna *et al.* 2011). *Tillandsia caput-medusae* se utilizó en Costa Rica (Brighigna *et al.* 1997) y *T. recurvata* en México (Cervantes *et al.* 2008; Zambrano García *et al.* 2009) en estudios de contaminación del aire y el biomonitoreo de metales pesados.

IMPACTO ANTRÓPICO SOBRE LA DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE EPÍFITAS VASCULARES

Las epífitas vasculares son uno de los grupos más susceptibles a la destrucción y fragmentación de los hábitats boscosos (Barthlott *et al.* 2001; Werner *et al.* 2005; Benavides *et al.* 2006; Krömer *et al.* 2007; Sodhi *et al.* 2008). En el estudio clásico de Turner *et al.* (1994) sobre la extinción de especies de plantas vasculares nativas de la isla de Singapur, causada principalmente por la deforestación y perturbación, los autores muestran que las epífitas sufrieron una pérdida dramática de diversidad; 185 de las 297 especies epífitas desaparecieron de la isla sin considerar a las orquídeas. De las 110 especies de orquídeas epífitas sólo 10 fueron registradas por los autores, lo que representa una extinción de 91%. Este estudio muestra claramente que las epífitas son muy sensibles a la perturbación, por lo que representan un grupo indicador excelente para el monitoreo de los efectos de la perturbación antrópica del bosque sobre la biodiversidad (p. ej., fragmentación, extracción maderable, conversión en vegetación secundaria o plantaciones, sobrecolecta de epífitas).

El grado de reducción de las epífitas en la vegetación antropizada, es decir ambientes naturales transformados por la acción del hombre, depende del tipo, intensidad y frecuencia de la perturbación (Wolf 2005; Flores-Palacios y García-Franco 2008; Köster *et al.* 2009; Krömer *et al.*, en prensa). Por ejemplo,

la deforestación y posterior conversión de un bosque tropical en un cultivo agrícola o pastizal, implican la muerte de casi todas las epífitas, ya que solo algunas especies pueden sobrevivir sobre árboles remanentes que se dejan para sombra y/o como fuente de alimento para el ganado (Werner *et al.* 2005; Flores-Palacios y García-Franco 2008; Köster *et al.* 2009; Larrea y Werner 2010). Aunque los árboles aislados pueden mantener cierta diversidad de epífitas, la riqueza y abundancia de especies son significativamente más bajas que aquellas del bosque. Además, estas comunidades de epífitas se empobrecen aún más paulatinamente con el tiempo de aislamiento (Köster *et al.* 2009; Poltz y Zotz 2011; Werner 2011).

Los acahuales o bosques secundarios jóvenes (menores de 25 años) generalmente muestran una baja diversidad de epífitas en comparación con bosques conservados, mientras que acahuales de mayor edad pueden recuperar algo de esa riqueza (Benavides *et al.* 2006; Köster *et al.* 2009; Krömer *et al.*, en prensa). El proceso de recolonización de las epífitas en bosques secundarios es lento, probablemente debido a las características desfavorables de los árboles jóvenes, cuya estructura es más uniforme, con menos microhábitats, la falta de una capa de musgos densa (que puede favorecer el establecimiento de otras epífitas y de otros organismos con los que interactúan) y un microclima más seco (Krömer *et al.* 2007). A pesar de que los acahuales jóvenes tienen un número menor de especies de epífitas, algunas bromelias como *Tillandsia butzii*, *T. juncea*, *T. kirchhoffiana* y *T. punctulata* pueden ser más abundantes que en el bosque conservado adyacente. Aparentemente, el incremento de la luz en el dosel elimina o suprime algunas especies, generando espacio que puede ser ocupado por éstas (Flores-Palacios y García-Franco 2004; Cascante-Marín *et al.* 2006; Hietz *et al.* 2006). De hecho, se ha visto que el incremento en los niveles de luz puede favorecer la sobrevivencia y el crecimiento de algunas especies de *Tillandsia* (Winkler *et al.* 2005, 2007). Así, cambios en la dominancia de algunas especies puede ser una medida útil de los efectos de la perturbación antrópica.

Por otra parte, Larrea y Werner (2010) demostraron cambios considerables y rápidos hacia taxones más xerotolerantes en las comunidades de epífitas del bosque montano húmedo en Ecuador con diferentes intensidades del uso de suelo. Los autores atribuyen este cambio florístico principalmente a la variación en el microclima hacia niveles más altos de luz y estrés hídrico asociados a la perturbación del dosel. Por lo tanto, sus resultados apoyan la idea de que la composición florística de epífitas junto con el conocimiento de sus adaptaciones morfo-ecofisiológicas, puede ser un indicador más sensible de la perturba-

ción humana que el simple valor numérico de la riqueza de especies (Lawton *et al.* 1998; Legendre *et al.* 2005).

RESPUESTA DE LAS EPÍFITAS AL CAMBIO CLIMÁTICO

El clima global está cambiando relativamente rápido debido a las actividades antrópogénicas (Solomon *et al.* 2007). Se estima un aumento de aproximadamente 3°C en las temperaturas medias a latitudes tropicales, así como modificaciones en la precipitación anual y la humedad atmosférica hacia finales del siglo XXI (Solomon *et al.* 2007), ya que los modelos climáticos sugieren la formación de nubes en las montañas tropicales a mayor altitud (Still *et al.* 1999). Las predicciones de los efectos del cambio climático global son alarmantes y es casi seguro que afecten la distribución y composición de las comunidades de epífitas en algún grado (Foster 2001; Gradstein 2008; Zotz y Bader 2009). A pesar de que se predice una alta sensibilidad al calentamiento global en este grupo, los estudios sobre el impacto del cambio climático en las epífitas son escasos (Lugo y Scatena 1992; Benzing 1998). No obstante, la reciente expansión de briófitas y líquenes epífitos de áreas tropicales y cálidas-templadas en Europa es evidencia de la respuesta de la flora epífita del hemisferio norte (Gradstein 2008). Asimismo, se espera que el límite norte de la distribución de *T. usneoides* por ejemplo, que actualmente se extiende hasta Virginia, EE.UU., se extienda aún más al norte (Zotz y Bader 2009).

En los trópicos, la primera evaluación del potencial cambio en la distribución de las epífitas surge de experimentos de trasplante. Nadkarni y Solano (2002) trasladaron cuatro especies comunes de epífitas vasculares y su suelo arbóreo, del bosque nuboso a condiciones climáticas más secas. Después de un año, se observó en las plantas trasladadas a menor altitud mayor mortalidad de hojas, baja producción de hojas nuevas y disminución en su longevidad. Por lo tanto, se plantea que las comunidades de epífitas tropicales pueden estar particularmente amenazados por el cambio global, ya que el hábitat característico de su excepcional riqueza de especies, los bosques húmedos tropicales, son los más afectados (Foster 2001; Zotz y Bader 2009).

EPÍFITAS VASCULARES EN MÉXICO

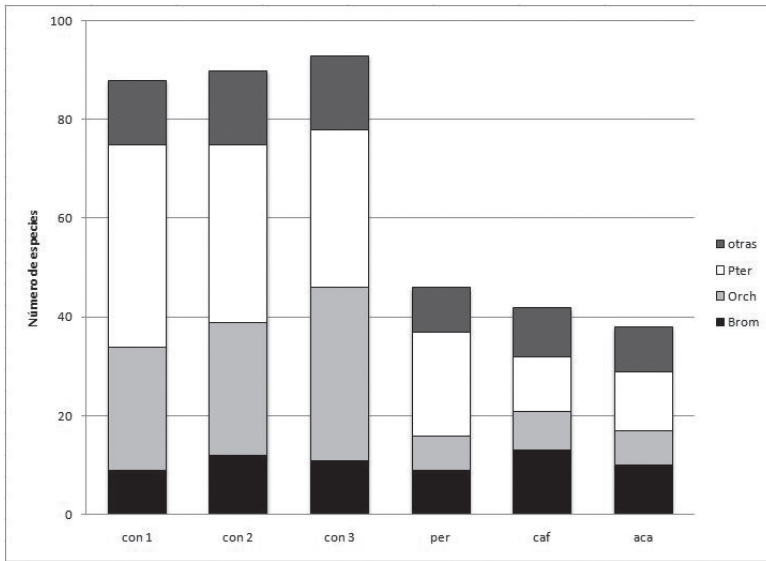
Las epífitas vasculares son un grupo muy diverso en México. Aguirre-León (1992) compiló un listado de 1,207 especies para el país, estimando que el total de especies es cerca del 10% de todas las plantas vasculares de México, lo

cual es consistente con la proporción mundial estimada (Benzing 1990; Zotz 2013). Posteriormente, Wolf y Flamenco (2003) registraron 1,173 especies solo para el estado de Chiapas, y estimaron un total de 1,377 para esta entidad. Para el centro del estado de Veracruz se reportaron al menos 604 especies (Flores-Palacios *et al.* 2011), mientras que en Hidalgo se han registrado solo 163 especies (Ceja-Romero *et al.* 2010), lo que confirma el carácter tropical de las epífitas y su disminución en riqueza de especies hacia las zonas templadas (Gentry y Dodson 1987; Zotz 2005).

En México, las plantas epífitas tienen su mayor riqueza (cerca de 30% de las especies) y abundancia en los bosques mesófilos de montaña (Rzedowski 1996; Hietz 2010). Actualmente, el bosque mesófilo ocupa menos del 1% del territorio nacional (CONABIO 2010) y en Veracruz se encuentra altamente fragmentado con una fuerte presión por el cambio de uso de suelo (Ellis *et al.* 2011). Estos remanentes de bosque mesófilo de Veracruz se encuentran inmersos en un paisaje donde predominan acahuals, potreros y plantaciones de café bajo sombra (Williams-Linera 2007). Aunque la transformación del bosque a un agroecosistema forestal conlleva la simplificación del sistema y la consecuente pérdida de especies, los cafetales tipo policultivo tradicional (Hernández-martínez *et al.* 2009), con árboles de sombra viejos, representan un refugio importante para algunas especies de epífitas que se han adecuado a las condiciones ecológicas y ambientales del agroecosistema (Williams-Linera *et al.* 1995; Hietz 2005; Solís-Montero *et al.* 2005; García-Franco y Toledo-Aceves 2008). Sin embargo, la remoción de las epífitas de los árboles de sombra del cafetal, conocida como “destenche” (actividad realizada para eliminar a las epífitas, ya que son consideradas nocivas para los cafetos), es una práctica común en México. Esta forma de manejo afecta negativamente a las epífitas, así como a las aves y los artrópodos asociados (Cruz-Angón y Greenberg 2005; Cruz-Angón *et al.* 2009; Toledo-Aceves *et al.* 2012).

Para determinar el papel que juegan las epífitas como bioindicadoras de la calidad ambiental, Krömer *et al.* (en prensa) compararon la riqueza y composición florística de las epífitas vasculares de fragmentos de bosque mesófilo con la de vegetación antropizada en el centro de Veracruz. El muestreo se llevó a cabo en tres sitios de bosque mesófilo conservado, así como en tres sitios de vegetación derivada del disturbio antrópico, un bosque perturbado, un acahual de aproximadamente 20 años y una plantación de café con árboles de sombra. En los tres sitios de bosque conservado la diversidad de las epífitas fue muy alta, mostrando valores similares entre 88 y 93 especies (Figura 1). El bosque perturbado tuvo 46 especies, unas pocas más que el cafetal (42 espe-

Figura 1. Número de especies de Bromeliaceae, Orchidaceae y Pteridofita, y el total de otros grupos de epífitas por sitio de estudio en bosque mesófilo conservado (con 1-3), así como en bosque perturbado (per), cafetal (caf) y acahual (aca) ubicados en el centro de Veracruz.



cies) y el acahual (38 especies). Los tres tipos de vegetación antropizada solo presentaron entre 40 y 50% de la riqueza de los bosques conservados. En los tres sitios de bosque conservado el grupo de las pteridofitas alcanzó valores altos, entre 34-47% (32-41 especies), seguido por las orquídeas que mostraron valores entre 28-38% (25-35 especies), mientras que las bromelias (10-13%; 9-12 especies) y el conjunto de los otros grupos de epífitas (15-17%; 13-15 especies) tuvieron valores similares. En comparación, en el bosque perturbado se nota una fuerte disminución de las orquídeas (15%; 7 especies) y un aumento relativo de las pteridofitas (46%; 21 especies). En el cafetal y acahual igualmente hay un decremento de las orquídeas (18 y 19%; 7-8 especies), mientras que el valor relativo de las bromelias aumenta (26 y 31%; 10-13 especies). Estos resultados indican que algunos grupos de epífitas pueden ser más sensibles a cambios ocasionados por la perturbación antrópica, y por lo tanto pueden ser mejores indicadores de la condición de su hábitat.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Numerosos estudios de epífitas en el mundo han mostrado la drástica disminución de la riqueza de epífitas vasculares en la vegetación secundaria (Turner *et al.* 1994; Barthlott *et al.* 2001; Krömer *et al.* 2007; Köster *et al.* 2009); en particular las orquídeas es un grupo muy sensible a la perturbación antrópica. En la región de Los Tuxtlas, Veracruz, las orquídeas epífitas son las más afectadas por el disturbio antrópico con una pérdida del 68% en acahuales en comparación con la selva alta perennifolia adyacente (Pérez-Peña y Krömer, en prensa). Por lo tanto, la riqueza de epífitas, y particularmente de orquídeas, en términos de número de especies por área determinada, puede ser un buen indicador de calidad ambiental, es decir, la condición del ecosistema o estado de conservación actual, si se comparan inventarios de vegetación natural y sitios antropizados.

De manera similar, dentro de las pteridofitas destacan las familias Grammitidaceae e Hymenophyllaceae, que podrían ser utilizadas como bioindicadoras para determinar el grado de alteración de los hábitats (Krömer *et al.* 2013, en prensa), ya que muchas de sus especies son vulnerables a los cambios de microclima causados por la intervención humana, al tener requerimientos específicos de alta humedad. De hecho, la ausencia o escasez de sus especies se ha registrado en bosques mesófilos perturbados y secundarios, árboles remanentes aislados o plantaciones de café en el centro de Veracruz (Vázquez-Torres *et al.* 2006; Flores-Palacios y García-Franco 2008; Mehltreter 2008), en Bolivia (Krömer *et al.* 2007), en Ecuador (Werner *et al.* 2005) y en Venezuela (Barthlott *et al.* 2001).

Si bien algunos helechos de los géneros *Pleopeltis* y *Polypodium* (Polypodiaceae) y algunas bromelias que tienen adaptaciones para evitar o tolerar la sequía (Hietz y Briones 1998; Zotz y Andrade 2002), pueden incluso proliferar en ambientes con perturbación antrópica (Hietz *et al.* 2006; Toledo-Aceves *et al.* 2012; Krömer *et al.*, en prensa), mientras que muchas otras especies de epífitas se ven fuertemente limitadas (Hietz y Hietz-Seifert 1995a, b; Toledo-Aceves *et al.* 2012). En general, las comunidades de epífitas en los cafetales son más homogéneas que en el bosque, posiblemente porque la estructura del agrosistema es uniforme (la mayoría de los árboles son de la misma especie y talla), con pocos árboles longevos y un microclima más seco, lo que los hace inadecuados para epífitas vulnerables a la sequía (Hietz 2005). En este sentido, los agroecosistemas de café bajo sombra en Veracruz albergan menos especies de orquídeas y helechos, que son más susceptibles a la perturbación, pero con más bromelias

tolerantes a condiciones de humedad reducida, en comparación con los hábitats de bosque mesófilo (García-Franco y Toledo-Aceves 2008; Toledo-Aceves *et al.* 2012; Krömer *et al.*, en prensa). Wolf (2005) mostró un cambio similar hacia especies tolerantes a la sequía en bosques de pino-encino con mayor influencia antrópica en Chiapas, ya que éstos son más abiertos y ofrecen un microclima menos húmedo que los encinares húmedos y bosques mesófilos.

Las bromelias en general no muestran pérdida de su riqueza en la vegetación antropizada; por el contrario, algunas especies como *Tillandsia butzii*, *T. juncea*, *T. kirchhoffiana* y *T. punctulata* pueden ser más abundantes en acahuales, árboles aislados en potreros y cafetales, que en bosques conservados (Flores-Palacios y García-Franco 2004; Hietz *et al.* 2006; Toledo-Aceves *et al.* 2012; Krömer *et al.*, en prensa). No obstante, estudios recientes han encontrado que en bosques de montaña en México las poblaciones de bromelias presentan tasas de crecimiento poblacional (λ) menores a la unidad (Winkler *et al.* 2007; Haeckel 2009; Mondragón y Ticktin 2011; Toledo-Aceves *et al.* 2014), lo cual sugiere que tienden a declinar (Tabla 1). Si bien las causas del aparente declive de las poblaciones estudiadas no han sido definidas, es posible que una combinación de factores impacte a las poblaciones negativamente, tales como la fragmentación de los bosques, la sobrecolecta (Flores-Palacios y Valencia 2007) y la reducción de humedad como resultado de las alteraciones en los patrones de nubosidad y lluvia por el calentamiento global (Foster 2001). Aunque fragmentados, los bosques mesófilos conservados se caracterizan por una alta diversidad de epífitas, incluyendo un gran número de orquídeas y helechos higrófitos, en comparación con la vegetación antropizada, que muestra reducción de riqueza de epífitas y está dominada por algunas bromelias (*Tillandsia* spp.) xerotolerantes, mientras que las especies vulnerables a la sequía son escasas.

Para evaluar los efectos de los cambios en el ambiente sobre las epífitas, es necesario un diseño de muestreo con métodos uniformes y repetibles que permitan generar datos representativos y comparables. Además, es necesario tener un conocimiento básico de la taxonomía de las especies y sus rasgos morfo-ecofisiológicos para poder hacer interpretaciones de los cambios que se puedan encontrar, aspectos que están descritos en la literatura relevante (p. ej., Hietz y Hietz-Seifert 1994; Benzing 1990; Zotz y Andrade 2002; Mickel y Smith 2004; Espejo *et al.* 2005; Hietz 2010). Aunque la realización de un inventario completo de epífitas vasculares (Flores-Palacios y García-Franco 2001; Gradstein *et al.* 2003) requiere equipo adecuado de costo moderado (ca. \$ 1 000 USD) y entrenamiento para trepar árboles (Laman 1995, Barker y Sutton 1997). El método se puede aprender mediante una práctica de campo

Tabla 1. Tasa de crecimiento poblacional (λ) de bromelias epífitas en bosques de montaña en México. BMM = Bosque mesófilo de montaña; BPE = Bosque de pino-encino; BE = Bosque de encino.

Especie	λ	Tipo de vegetación	Lugar	Referencia
<i>Catopsis sessiliflora</i>	< 1	BMM	Veracruz	Winkler <i>et al.</i> 2007
<i>Tillandsia depeanna</i>	< 1	BMM	Veracruz	Winkler <i>et al.</i> 2007
<i>Tillandsia juncea</i>	~1	BMM	Veracruz	Winkler <i>et al.</i> 2007
<i>Tillandsia multicaulis</i>	< 1	BMM	Veracruz	Winkler <i>et al.</i> 2007
<i>Tillandsia punctulata</i>	< 1	BMM	Veracruz	Winkler <i>et al.</i> 2007
<i>Tillandsia imperialis</i>	<1	BPE	Veracruz	Haeckel 2009
<i>Tillandsia macdougallii</i>	<1	BE	Oaxaca	Mondragón y Ticktin 2011
<i>Tillandsia violacea</i>	<1	BE	Oaxaca	Mondragón y Ticktin 2011
<i>Tillandsia butzii</i>	< 1	BMM	Veracruz	Toledo-Aceves <i>et al.</i> 2014
<i>Tillandsia multicaulis</i>	< 1	BMM	Veracruz	Toledo-Aceves <i>et al.</i> 2014.
<i>Tillandsia punctulata</i>	< 1	BMM	Veracruz	Toledo-Aceves <i>et al.</i> 2014.

en pocos días y aplicar en todos los tipos de vegetación boscosa con el fin de determinar la calidad ambiental comparando los patrones de riqueza y composición florística de epífitas.

En conclusión, numerosos estudios muestran que las epífitas vasculares en general, así como algunas familias y géneros en particular, pueden ser utilizadas como bioindicadoras eficientes de la calidad de sistemas naturales. Si bien la abundancia de epífitas vasculares en términos de su cobertura en los árboles, y los registros de presencia-ausencia de algunas especies pueden ser

medidas útiles para este fin, la evaluación de la estructura y composición de la comunidad epífita puede ofrecer información más completa sobre los efectos de diferentes tipos, frecuencias e intensidades de perturbación. El establecimiento de sitios o parcelas permanentes para el monitoreo a largo plazo de posibles cambios de la comunidad epífita en el tiempo, puede proporcionar información particularmente útil sobre su capacidad de resistencia y resiliencia ante los impactos de la pérdida, alteración y deterioro de su hábitat natural, así como por efectos del calentamiento global.

LITERATURA CITADA

- Aguirre-León, E. 1992. Vascular epiphytes of Mexico: A preliminary inventory. *Selbyana* **13**: 72-76.
- Barker, M. y S. Sutton. 1997. Low-tech methods for forest canopy access. *Biotropica* **29**: 243-247.
- Barthlott, W., V. Schmit-Neuerburg, J. Nieder y S. Engwald. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* **152**: 145-156.
- Benavides, A. M., J. H. D. Wolf y J. F. Duivenvoorden. 2006. Recovery and succession of epiphytes in upper Amazonian fallows. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 705-717.
- Benzing, D. H. 1990. *The biology of vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Benzing, D. H. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climate Change* **39**: 519-540.
- Bermúdez, G. M. A., J. H. Rodríguez y M. L. Pignata. 2009. Comparison of the air pollution biomonitoring ability of three *Tillandsia* species and the lichen *Ramalina celsa* in Argentina. *Environmental Research* **109**: 6-14.
- Bermúdez, G. y M. Pignata. 2011. Antioxidant response of three *Tillandsia* species transplanted to urban, agricultural, and industrial areas. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* **61**: 401-413.
- Brighigna, L., M. Ravanelli, A. Minelli y L. Ercoli. 1997. The use of an epiphyte (*Tillandsia caput-medusae* Morren) as a bioindicator of air pollution in Costa Rica. *Science of the Total Environment* **198**: 175-180.
- Cascante-Marín, A., J. H. D. Wolf, J. G. B. Oostermeijer, J. C. M. den Nijs, O. Sanahuja y A. Durán-Apuy. 2006. Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology* **7**: 520-532.

- Castelletta, M., N. S. Sodhi y R. Subaraj. 2000. Heavy extinctions of forest avifauna in Singapore: Lessons for biodiversity conservation in Southeast Asia. *Conservation Biology* **14**: 1870-1880.
- Ceja-Romero, J., A. Mendoza-Ruiz, A. R. López-Ferrari, A. Espejo, B. Pérez-García y J. García-Cruz. 2010. Las epífitas vasculares del estado de Hidalgo, México: diversidad y distribución. *Acta Botánica Mexicana* **93**: 1-39.
- Cervantes, L., O. Ávila, J. L. Ruvalcaba, J. Miranda y R. Muñoz. 2008. The use of biomonitors and PIXE analysis in the study of air pollution in Mexico City. *X-Ray Spectrometry* **37**: 156-162.
- Cruz-Angón, A. y R. Greenberg. 2005. Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. *Journal of Applied Ecology* **42**: 150-159.
- Cruz-Angón, A., M. L. Baena y R. Greenberg. 2009. The contribution of epiphytes to the abundance and species richness of canopy insects in a Mexican coffee plantation. *Journal of Tropical Ecology* **25**: 453-463.
- CONABIO. 2010. El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Conti, M. E. y G. Cecchetti. 2001. Biological monitoring: lichens as bioindicators of air pollution assessment - a review. *Environmental Pollution* **114**: 471-492.
- Ellis, E. A., M. Martínez-Bello y R. Monroy-Ibarra. 2011. Focos Rojos para la Conservación de la Biodiversidad. Páginas 351-367 en CONABIO, editores. *La Biodiversidad en Veracruz: estudio de Estado*, vol. I. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Espejo, A., A. R. López-Ferrari y I. Ramírez-Morillo. 2005. Bromeliaceae. *Flora de Veracruz Fascículo 136*. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa & Universidad de California, Riverside.
- Figueiredo, A. M. G., C. A. Nogueira, M. Saiki, F. M. Milian y M. Domingos. 2007. Assessment of atmospheric metallic pollution in the metropolitan region of São Paulo, Brazil, employing *Tillandsia usneoides* L. as biomonitor. *Environmental Pollution* **145**: 279-292.
- Flores-Palacios, A. y 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. y J. G. García-Franco. 2004. Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphyte communities. *Plant Ecology* **173**: 259-269.

- Flores-Palacios, A. y S. Valencia-Díaz. 2007. Local illegal trade reveals unknown diversity and involves a high species richness of wild vascular epiphytes. *Biological Conservation* **136**: 372–387.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García-Franco. 2008. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **17**: 191-207.
- Flores-Palacios, A., J. G. García-Franco, S. Valencia-Díaz, L. Solís-Montero y A. Cruz-Angón. 2011. Diversidad y conservación de plantas epífitas vasculares en el centro del Estado. Páginas 493-501 en CONABIO, editores. *La biodiversidad en Veracruz: estudio de Estado*, vol. I. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D. F.
- Foster, P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* **55**: 73-106.
- García-Franco, J. G. y T. Toledo-Aceves. 2008. Epífitas vasculares (bromelias y orquídeas). Páginas 69-93 en R. H. Manson, V. Hernández-Ortíz, S. Gallina y K. Mehlreter, editores. *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa.
- Gentry, A. H. y C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74**: 205-233.
- Gradstein, S. R. 2008. Epiphytes of tropical montane forests – impact of deforestation and climate change. Páginas 51-65 en S. R. Gradstein, D. Gansert y J. Homeier, editores. *The tropical mountain forest – patterns and processes in a biodiversity hotspot*. University of Göttingen Press, Göttingen.
- Gradstein, S. R., N. M. Nadkarni, T. Krömer, I. Holz y N. Nöske. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity in tropical rain forests. *Selbyana* **24**: 105-111.
- Haeckel, I. B. 2009. Ceremonial bromeliads of the “arco floral”: Ethnobotany, ecology, and harvest impacts of *Tillandsia imperialis* (Bromeliaceae) in Veracruz, Mexico. MSc Thesis University of Texas at Austin. EE.UU.
- Hernández-Martínez, G., R. H. Manson y A. Contreras-Hernández. 2009. Quantitative classification of coffee agroecosystems spanning a range of production intensities in central Veracruz, Mexico. *Agriculture Ecosystems and Environment* **134**: 89-98.
- Hietz, P. 2005. Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conservation Biology* **19**: 391-399.
- Hietz, P. 2010. Ecology and ecophysiology of epiphytes in tropical montane cloud forests. Páginas 67-76 en L. A. Bruijnzeel, F. N. Scatena y L. S. Hamilton, edi-

- tores. Tropical montane cloud forests. Science for conservation and management. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hietz, P. y U. Hietz-Seifert. 1994. Epífitas de Veracruz. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa.
- Hietz, P. y U. Hietz-Seifert. 1995a. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **6**: 487-498.
- Hietz, P. y U. Hietz-Seifert. 1995b. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **6**: 719-728.
- Hietz, P. y 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., G. Buchberger y M. Winkler. 2006. Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. *Ecotropica* **12**: 103-112.
- Hofstede, R. G. M., J. H. D. Wolf y D. H. Benzing. 1993. Epiphytic biomass and nutrient status of a Colombian upper montane rain forest. *Selbyana* **14**: 37-45.
- Köster, N., K. Friedrich, N. Nieder y W. Barthlott. 2009. Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology* **25**: 911-919.
- Köster, N., J. Nieder y W. Barthlott. 2011. Effect of host tree traits on epiphyte diversity in natural and anthropogenic habitats in Ecuador. *Biotropica* **43**: 685-694.
- Krömer, T., M. Kessler, S. R. Gradstein y A. Acebey. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* **32**: 1799-1809.
- Krömer, T., S. R. Gradstein y A. Acebey. 2007. Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia. *Ecología en Bolivia* **42**: 23-33.
- Krömer, T., A. Acebey y A. R. Smith. 2013. Taxonomic update, distribution and conservation status of grammitid ferns (Polypodiaceae, Polypodiopsida) in Veracruz State, Mexico. *Phytotaxa* **82**: 29-44.
- Krömer, T., J. Viccon Esquivel y J. A. Gómez Díaz. En prensa. Efectos antrópicos sobre la diversidad de epífitas vasculares y orquídeas en el centro de Veracruz. En *Asociación para la Conservación de Orquídeas Silvestres*, editores. Orquídeas de Veracruz. Gobierno del Estado de Veracruz, Xalapa.

- Laman, T. G. 1995. Safety recommendations for climbing rain forest trees with 'single rope technique'. *Biotropica* **27**: 406-409.
- Larrea, M. L. y F. Werner. 2010. Response of vascular epiphyte diversity to different land-use intensities in a neotropical montane wet forest. *Forest Ecology and Management* **260**: 1950-1955.
- Lawton, J. H., D. E. Bignell, B. Bolton, G. F. Bloemers, P. Eggleton, P. M. Hammond, M. Hodda, R. D. Holt, T. B. Larsen, N. A. Mawdsley, N. E. Stork, D. S. Srivastava y A. D. Watt. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* **391**: 72-76.
- Legendre, P., D. Borcard y P. R. Peres-Neto. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* **75**: 435-450.
- Lugo, A. E. y F. N. Scatena. 1992. Epiphytes and climate change research in the Caribbean: a proposal. *Selbyana* **13**: 123-130.
- Mehlreter, K. 2008. Helechos. Páginas 83-93 en: R. H. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehlreter, editores. *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa.
- Mickel, J. y A. R. Smith. 2004. The pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* **88**: 1-1054.
- Mondragón, D. y T. Ticktin. 2011. Demographic effects of harvesting epiphytic bromeliads and an alternative approach to collection. *Conservation Biology* **25**: 787-907.
- Nadkarni, N. M. y R. Solano. 2002. Potential effects of climate change on canopy communities in a tropical cloud forest: an experimental approach. *Oecologia* **131**: 580-586.
- Nylander, W. 1886. Les lichens du Jardin du Luxembourg. *Bulletin de la Société botanique de France* **13**: 364-372.
- Pérez-Peña, A. y T. Krömer. En prensa. ¿Qué pueden aportar los acahuales y las plantaciones de cítricos a la conservación de las epífitas vasculares en Los Tuxtlas, Veracruz? En V. H. Reynoso y R. Coates, editores. *Avances y perspectivas en la investigación de bosques tropicales y sus alrededores: Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Poltz, K. y G. Zotz. 2011. Vascular epiphytes on isolated pasture trees along a rainfall gradient in the lowlands of Panama. *Biotropica* **43**: 165-172.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* **35**: 25-44.

- Richardson, B. A., C. Rogers y M. J. Richardson. 2000. Nutrients, diversity and community structure of two phytotelm systems in a lower montane forest, Puerto Rico. *Ecological Entomology* **25**: 348-356.
- Rodríguez, J. H., A. Klumpp, A. Fangmeier y M. L. Pignata. 2011. Air quality biomonitoring in agricultural areas nearby to urban and industrial emission sources in Córdoba province, Argentina, employing the bioindicator *Tillandsia capillaris*. *Journal of Hazardous Materials* **187**: 58-66.
- Szczepaniak, K. y M. Biziuk. 2003. Aspects of the biomonitoring studies using mosses and lichens as indicators of metal pollution. *Environmental Research* **93**: 221-230.
- Segala Alvez, E, B. Baeso Moura y M. Domingos. 2008. Structural analysis of *Tillandsia usneoides* L. exposed to air pollutants in São Paulo City-Brazil. *Water, Air, and Soil Pollution* **189**: 61-68.
- Sodhi, N. S., L. P.Koh, K. S.-H. Peh, H. T. W. Tan, R. L. Chazdon, R. T. Corlett, T. M. Lee, R. K. Colwell, B. W. Brook, C. H. Sekercioglu y C. J. A. Bradshaw. 2008. Correlates of extinction proneness in tropical angiosperms. *Diversity and Distributions* **14**: 1-10.
- Solis-Montero, L., A. Flores-Palacios y A. Cruz-Angón. 2005. Shade-coffee plantations as refuges for tropical wild orchids in central Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* **19**: 908-916.
- Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor y H. L. Miller, editors. 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Still, C. J., P. N. Foster y S. H. Schneider. 1999. Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature* **398**: 608-610.
- Toledo-Aceves, T., J. G. García-Franco, A. Hernández-Rojas y K. MacMillan. 2012. Recolonization of vascular epiphytes in a shaded coffee agroecosystem. *Applied Vegetation Science* **15**: 99-107.
- Toledo-Aceves, T., M. Hernández-Apolinar y T. Valverde. 2014. Potential impact of harvesting on the population dynamics of two epiphytic bromeliads. *Acta Oecologica* **59**: 52-61.
- Turner, I. M., H. T. W. Tan, Y. C. Wee, A. B. Ibrahim, P. T. Chew y R. T. Corlett. 1994. A study of plant species extinction in Singapore: lessons for the conservation of tropical biodiversity. *Conservation Biology* **8**: 705-712.
- Vázquez-Torres, M., J. Campos-Jiménez y A. Cruz-Pérez. 2006. Los helechos y plantas afines del bosque mesófilo de montaña de Banderilla, Veracruz, México. *Polibotánica* **22**: 63-77.

- Vianna, N. A., D. Gonçalves, F. Brandão, R. P. de Barros, G. M. Amado Filho, R. O. Meire, J. P. Torres, O. Malm, A. D'Oliveira Júnior y L. R. Andrade. 2011. Assessment of heavy metals in the particulate matter of two Brazilian metropolitan areas by using *Tillandsia usneoides* as atmospheric biomonitor. *Environmental Science and Pollution Research* **18**: 416-427.
- Wannaz, E. D., H. A. Carreras, C. A. Pérez y M. L. Pignata. 2006. Assessment of heavy metal accumulation in two species of *Tillandsia* in relation to atmospheric emission sources in Argentina. *Science of the Total Environment* **361**: 267-278.
- Werner, F. A. 2011. Reduced growth and survival of vascular epiphytes on isolated remnant trees in a recent tropical montane forest clear-cut. *Basic and Applied Ecology* **12**: 172-181.
- Werner, F. A., J. Homeier y S. R. Gradstein. 2005. Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. *Ecotropica* **11**: 21-40.
- Williams-Linera, G. 2007. El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático. Instituto de Ecología, A. C.-CONABIO, Xalapa.
- Williams-Linera, G., V. Sosa y T. Platas. 1995. The fate of epiphytic orchids after fragmentation of a Mexican cloud forest. *Selbyana* **16**: 36-40.
- Winkler, M., H. Karl y P. Hietz. 2005. Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Annals of Botany* **95**: 1039-1047.
- Winkler, M., K. Hülber y P. Hietz. 2007. Population dynamics of epiphytic bromeliads: life strategies and the role of host branches. *Basic and Applied Ecology* **8**: 183-196.
- Wolf, J. H. D. 1993. Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the Northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**: 928-960.
- Wolf, J. H. D. 2005. The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* **212**: 376-393.
- Wolf, J. H. D. y S. A. Flamenco. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. *Journal of Biogeography* **30**: 1689-1707.
- Zambrano García, A., C. Medina Coyotzin, A. Rojas Amaro, D. López Veneroni, L. Chang Martínez y G. Sosa Iglesias. 2009. Distribution and sources of bioaccumulative air pollutants at Mezquital Valley, Mexico, as reflected by the at-

- mospheric plant *Tillandsia recurvata* L. *Atmospheric Chemistry and Physics* **9**: 6479-6494.
- Zotz, G. 2005. Vascular epiphytes in the temperate zones – a review. *Plant Ecology* **176**: 173-183.
- Zotz, G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* **171**: 453-481.
- Zotz, G. y J. Andrade. 2002. La ecología y fisiología de las epífitas y hemiepífitas. Páginas 271-296 en M. R. Guariguata y G. H. Kattan, editores. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional del Instituto Tecnológico de Costa Rica, San José.
- Zotz, G. y M. Bader. 2009. Epiphytic plants in a changing world: global change effects on vascular and non-vascular epiphytes. *Progress in Botany* **70**: 147-170.

