



**UNIVERSIDAD JUÁREZ AUTÓNOMA DE TABASCO**

**DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**



**COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS EPÍFITAS VASCULARES  
ASOCIADAS A MANGLAR ROJO (*Rhizophora mangle* L.) DE LA LAGUNA  
EL CACAHUATE, TENOSIQUE, TABASCO.**

**TESIS PARA OBTENER EL GRADO DE:  
MAESTRO EN CIENCIAS AMBIENTALES**

**PRESENTA:**

**BIOL. NEIL EBETH MELED MORALES RODRÍGUEZ**

**BAJO LA DIRECCIÓN DE:**

**DR. CARLOS MANUEL BURELO RAMOS**

**EN CODIRECCIÓN DE:**

**DR. OCTAVIO ABURTO OROPEZA**

**VILLAHERMOSA, TABASCO, A: 4 DE JUNIO 2025**

## Declaración de Autoría y Originalidad

En la Ciudad de Villahermosa, el día 4 del mes de junio del año 2025, el que suscribe Neil Ebeth Meled Morales Rodríguez alumno del Programa de Maestría en Ciencias Ambientales con número de matrícula 212G25004, adscrito a la División Académica de Ciencias Biológicas, de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, como autor(a) (es) de la Tesis presentada para la obtención del grado y titulada **COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS EPÍFITAS VASCULARES ASOCIADAS A MANGLAR ROJO (*Rhizophora mangle* L.) DE LA LAGUNA EL CACAHUATE, TENOSIQUE, TABASCO** dirigida por Carlos Manuel Burelo Ramos y Octavio Aburto Oropeza.

### DECLARO QUE:

La Tesis es una obra original que no infringe los derechos de propiedad intelectual ni los derechos de propiedad industrial u otros, de acuerdo con el ordenamiento jurídico vigente, en particular, la LEY FEDERAL DEL DERECHO DE AUTOR (Decreto por el que se reforman y adicionan diversas disposiciones de la Ley Federal del Derecho de Autor del 04 de Julio de 2020 regularizando y aclarando y armonizando las disposiciones legales vigentes sobre la materia), en particular, las disposiciones referidas al derecho de cita.

Del mismo modo, asumo frente a la Universidad cualquier responsabilidad que pudiera derivarse de la autoría o falta de originalidad o contenido de la Tesis presentada de conformidad con el ordenamiento jurídico vigente

Villahermosa, Tabasco a 4 de junio de 2025.

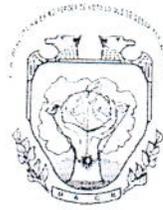


Neil Ebeth Meled Morales Rodríguez



UNIVERSIDAD JUÁREZ  
AUTÓNOMA DE TABASCO

"ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE"



DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DIRECCIÓN



2025  
AÑO DE LA  
Mujer  
Indígena

JUNIO 03 DE 2025

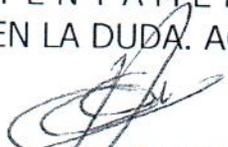
**C. NEIL EBETH MELED MORALES RODRÍGUEZ**  
**PAS. DE LA MAESTRIA EN CIENCIAS AMBIENTALES**  
**P R E S E N T E**

En virtud de haber cumplido con lo establecido en los Arts. 80 al 85 del Cap. III del Reglamento de titulación de esta Universidad, tengo a bien comunicarle que se le autoriza la impresión de su Trabajo Recepcional, en la Modalidad de Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales titulado: **"COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS EPÍFITAS VASCULARES ASOCIADAS A MANGLAR ROJO (*Rhizophora mangle* L.) DE LA LAGUNA EL CACAHUATE, TENOSIQUE, TABASCO"**, asesorado por Dr. Carlos Manuel Burelo Ramos y Dr. Octavio Aburto Oropeza, sobre el cual sustentará su Examen de Grado, cuyo jurado integrado por Dr. José García Franco, Dr. José Ángel Gaspar Génico, Dr. Carlos Manuel Burelo Ramos, Dr. Rafael Ávila Flores y Dr. Ojilve Ramón Medrano Pérez

Por lo cual puede proceder a concluir con los trámites finales para fijar la fecha de examen.

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE

  
**DR. ARTURO GARRIDO MORA**  
**DIRECTOR**

C.c.p.- Expediente del Alumno.  
C.c.p.- Archivo

## Carta de Cesión de Derechos

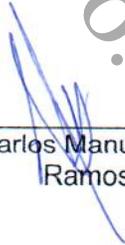
Villahermosa, Tabasco a 4 de junio de 2025.

Por medio de la presente manifestamos haber colaborado como AUTOR(A) y/o AUTORES(RAS) en la producción, creación y/o realización de la obra denominada **COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS EPÍFITAS VASCULARES ASOCIADAS A MANGLAR ROJO (*Rhizophora mangle* L.) DE LA LAGUNA EL CACAHUATE, TENOSIQUE, TABASCO.**

Con fundamento en el artículo 83 de la Ley Federal del Derecho de Autor y toda vez que, la creación y/o realización de la obra antes mencionada se realizó bajo la comisión de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco; entendemos y aceptamos el alcance del artículo en mención, de que tenemos el derecho al reconocimiento como autores de la obra, y la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco mantendrá en un 100% la titularidad de los derechos patrimoniales por un período de 20 años sobre la obra en la que colaboramos, por lo anterior, cedemos el derecho patrimonial exclusivo en favor de la Universidad.

### COLABORADORES

  
Biol. Néil Ebeth Meled  
Morales Rodríguez

  
Dr. Carlos Manuel Burelo  
Ramos

  
Dr. Octavio Aburto  
Oropeza

### TESTIGOS

  
M.C.A. Fabiola Jazmín Jiménez  
Hernández

  
Est. Biol. Alan Francisco De La Cruz  
Gutiérrez



DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DIRECCIÓN

Villahermosa, Tabasco a 02 de junio de 2025

**C. NEIL EBETH MELED MORALES RODRÍGUEZ**  
EGRESADO DE LA MAESTRÍA EN CIENCIAS AMBIENTALES  
PRESENTE

En cumplimiento de los lineamientos de la Universidad, y por instrucciones de la Dirección de Posgrado, se implementó la revisión de los trabajos recepcionales (tesis), a través de la plataforma Turnitin iThenticate para evitar el plagio e incrementar la calidad en los procesos académicos y de investigación en esta División Académica. Esta revisión se realizó en correspondencia con el Código de Ética de la Universidad, el Reglamento General de Estudios de Posgrado, el Código Institucional de Ética para la Investigación y con los requerimientos para los posgrados en el SNP-SECIHTI.

Con el objetivo de fortalecer y enriquecer el programa de posgrado, se realizó la revisión del documento en la plataforma iThenticate, obteniendo el reporte de originalidad, el índice de similitud y se emitieron las siguientes sugerencias y recomendaciones para dar seguimiento en el documento de tesis del proyecto de investigación: **"Composición y estructura de las epífitas vasculares asociadas a manglar rojo (*Rhizophora mangle* L.) de la laguna El Cacahuate, Tenosique, Tabasco"**.

OBSERVACIONES:

1. **El índice de similitud obtenido fue de 02%**, el cual se ubica dentro del estándar de tolerancia de acuerdo a las Políticas y Lineamientos para el uso y manejo del Software Antiplagio de la UJAT. Se demuestra el nivel de originalidad del documento y de la investigación.
2. Aun que el índice de similitud obtenido indica coincidencias, éstas se refieren a frases en las secciones de antecedentes y métodos, principalmente. Lo anterior no demerita el documento de tesis, pero se recomienda revisar las oraciones identificadas con similitud y ajustarlas a una redacción propia, e incluir los elementos de citas y referencias bibliográficas pertinentes.
3. **Se adjunta el informe de originalidad de la tesis** obtenido a través de la herramienta Turnitin iThenticate.

KM. 0.5 CARR. VILLAHERMOSA-CÁRDENAS ENTRONQUE A BOSQUES DE SALOYA  
Tel. (993) 358-1500 Ext. 6400 y 6401, e-mail: direccion.dacbiol@ujat.mx

Usar papel reciclado economiza energía, evita contaminación y despilfarro de agua y ayuda a conservar los bosques



UNIVERSIDAD JUÁREZ  
AUTÓNOMA DE TABASCO

"ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE"



2025  
AÑO DE LA  
Mujer  
Indígena

DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DIRECCIÓN

4. Finalmente, se le solicita al C. Neil Ebeth Meled Morales Rodríguez, integrar en la versión final de tesis, este oficio y el informe de originalidad con el porcentaje de similitud de Turnitin iThenticate.

Sin otro particular al cual referirme, aprovecho la oportunidad para enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE"

DR. ARTURO GARRIDO MORA  
DIRECTOR



C.C.P. Dr. Carlos Manuel Burelo Ramos – Director de tesis.  
Archivo

KM. 0.5 CARR. VILLAHERMOSA-CÁRDENAS ENTRONQUE A BOSQUES DE SALOYA  
Tel. (993) 358-1500 Ext. 6400 y 6401. e-mail: direccion.dacbiol@ujat.mx

Usar papel reciclado economiza energía, evita contaminación y despilfarro de agua y ayuda a conservar los bosques

www.ujat.mx

# Composición y estructura de las epífitas vasculares asociadas a mangle rojo (*Rhizophora mangle* L.) de la laguna el cacahuate, Tenosique, Tabasco.

INFORME DE ORIGINALIDAD

2%

ÍNDICE DE SIMILITUD

## FUENTES PRIMARIAS

- 1 SERV GEOGRAFICOS Y MEDIO AMBIENTE SAC. "EIA-SD del Proyecto de Ampliación de 454 km de Líneas Sísmicas 2D - Lote 39-IGA0013099", R.D. N° 193-2010-MEM/AAE, 2021  
Publicaciones 63 palabras — < 1%
- 2 www.thefreelibrary.com  
Internet 51 palabras — < 1%
- 3 myb.ojs.inecol.mx  
Internet 37 palabras — < 1%
- 4 cathi.uacj.mx  
Internet 28 palabras — < 1%
- 5 itunesu-assets.itunes.apple.com  
Internet 28 palabras — < 1%
- 6 Sustainable Development and Biodiversity, 2014.  
Crossref 26 palabras — < 1%
- 7 myslide.es  
Internet 25 palabras — < 1%
- 8 www.conanp.gob.mx

## **Dedicatoria**

La historia de los manglares interiores es una muestra de no dar por hecho lo que todos consideran preestablecido, ya que en el misterio de su origen convergen fenómenos que van cambiando poco a poco nuestro saber. Asimismo, entre las aulas y laboratorios de mi división converge la historia de este ser humano, que desde pequeño persigue incansablemente el conocimiento que nos esconde la vida, pero que después de esta ardua travesía aprendió que la belleza se encuentra también en los métodos y no solo en la conclusión. Por ello quiero dedicar esta investigación a todas las personas que se han estado presentes desde el 2021, quienes han aportado a mi yo-científico a ver más allá de lo cuadrado que el humano puede ser al enfrentarse a la ciencia; ya que ella es una humilde amiga que busca nuestro progreso y no un ente que nos consume en su afán de auto progresar.

Ah, y dedicado con cariño especial para mi familia y esposa. Les amo.

## Agradecimientos

A la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco por el financiamiento a través del Proyecto “Biodiversidad y conservación de los manglares interiores del río San Pedro Mártir como elementos para Desarrollo Sostenible en Balancán y Tenosique Tabasco, México” (No. 20220327). Al Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación, A.C. y a Mares Mexicanos por el financiamiento del trabajo y las herramientas para el muestreo de campo. Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por la beca otorgada al primer autor. Al herbario UJAT por el acceso de sus instalaciones y las facilidades otorgadas durante la fase de gabinete. A M. Ferrer, J. Rodríguez y E. López por su ayuda en el trabajo de campo. Gracias especiales a C. Miss y su familia por la hospitalidad y facilitarnos el acceso al sitio de estudio. A S. Morales, C. Rodríguez e I. Morales por facilitar el transporte al sitio de estudio. A la Mtra. F. Jiménez H. por la revisión de los primeros borradores y al Dr. R. Adams por el apoyo en la traducción al inglés de las primeras versiones del manuscrito. A los miembros del comité tutorial que aportaron ideas para la construcción de este proyecto. Al Dr A. Keith, al Departamento de Posgrado y al Consejo Divisional por la oportunidad de continuar con mis estudios académicos y por el seguimiento a los procesos. A mi comité de maestría por los aportes en ideas y revisiones del documento durante los semestres de la carrera. Al resto de profesores, investigadores y estudiantes que aportaron su granito al conocimiento que he adquirido todos estos años.

## Índice de Contenido

### Capítulo I: Protocolo de tesis

Introducción .....	12
Antecedentes .....	14
Justificación .....	17
Pregunta de investigación.....	18
Hipótesis.....	18
Objetivos .....	19
Metodología .....	20
Cronograma.....	24
Referencias.....	25

### Capítulo II: La comunidad epífita vascular de un manglar interior de Tabasco y su similitud con vegetaciones adyacentes.

Portada interna.....	35
Resumen .....	37
Introducción .....	40
Materiales y métodos .....	42
Resultados .....	48
Discusión.....	54
Literatura citada.....	58
Apéndice.....	71

### Capítulo III: Estructura horizontal y vertical de la comunidad epífita vascular de un manglar interior de Tabasco, México.

Portada interna.....	76
Resumen .....	78
Introducción .....	81
Materiales y métodos .....	84
Resultados .....	94
Discusión.....	108
Literatura citada.....	115
Apéndice.....	129

Conclusiones generales .....	134
------------------------------	-----

## Índice de Tablas

### Capítulo II.

Tabla 1. Listado de especies epífitas vasculares asociadas al manglar de la laguna El Cacahuate, Tenosique, Tabasco. ....	49
Tabla 2. Diversidad beta de epífitas vasculares entre los listados florísticos recopilados. ....	54
Apéndice 1. Listado de especies epífitas vasculares (excluyendo hemiepífitas) registradas en el manglar interior de la laguna El Cacahuate (MI Cacahuate) y la revisión de literatura de estudios en un radio de 220 km. ....	71

### Capítulo III.

Tabla 1. Diversidad beta de las epífitas en las bandas y zonas .....	103
Tabla 2. Especies indicadoras para la comunidad epífita de la laguna El Cacahuate .....	107
Apéndice 1. Registros de las variables ambientales en el área de estudio durante el periodo abril 2022 a abril 2023 .....	129
Apéndice 2. Registro de especies epífitas por cada banda y zona del área de estudio .....	133

## Índice de Figuras

### Capítulo II.

Figura 1. Área de estudio. ....	43
Figura 2. Ubicación de los Sitios listados florísticos recopilados en un radio de 220 km respecto a la laguna El Cacahuate. ....	47
Figura 3. Especies de epífitas vasculares registradas en el manglar interior de la laguna El Cacahuate, Tenosique, Tabasco .....	50
Figura 4. Dendrograma de similitud entre las comunidades de epífitas vasculares del manglar de la Laguna El Cacahuate, los listados obtenidos para diferentes sitios de Tabasco, Campeche y Guatemala. ....	52

### Capítulo III.

Figura 1. Área de estudio. ....	86
Figura 2. Arquitectura del forófito ( <i>Rhizophora mangle</i> ) y zonificación vertical .....	88
Figura 3. Diagrama general del estudio. ....	96
Figura 4. Curvas de acumulación de especies y cobertura del muestreo. ....	97
Figura 5. Regresiones lineales para las variables diámetro del fuste y altura total del forófito y su asociación con la riqueza y abundancia de epífitas en el área de estudio. ....	98
Figura 6. Comportamiento de la temperatura y humedad relativa del ambiente en el periodo abril 2022 a abril 2023 en el área de estudio .....	99
Figura 7. Humedad relativa entre las bandas y zonas registrada en los dos transectos muestreados .....	100
Figura 8. Dendrogramas de similitud .....	102
Figura 9. Riqueza y abundancia de las familias de epífitas en las cinco bandas del gradiente horizontal .....	104
Figura 10. Riqueza y abundancia de las familias de epífitas en las cinco zonas del gradiente vertical .....	105
Figura 11. Abundancias para cada categoría de tamaño de epífitas en los gradientes horizontal y vertical .....	106

## Introducción

Las plantas epífitas cumplen todo su ciclo de vida sobre otra planta, obteniendo agua y nutrientes del ambiente y no del hospedero (Granados-Sánchez *et al.* 2003). Se conocen patrones globales sobre la distribución de plantas epífitas, siendo el neotrópico la región más diversa con 51 de 68 familias (Taylor *et al.* 2021). Aunque las epífitas contribuyen en gran medida en la diversidad total de diversos tipos de vegetación (Rzedowski 1996, Krömer *et al.* 2007, Ceja-Romero *et al.* 2008, Krömer *et al.* 2014), siguen surgiendo preguntas sobre sus diferencias a lo largo de gradientes ambientales, ya que sus patrones difieren al de las plantas terrestres. Mientras que las plantas terrestres se relacionan más con el suelo, para las plantas epífitas las condiciones atmosféricas influyen en mayor grado, siendo la humedad ambiental y el flujo de aire entre los forófitos y nosotros nos vamos pasando de las principales fuentes de agua y nutrientes (Stanton *et al.* 2014). En los manglares la presencia de plantas epífitas es común, pero generalmente no se reportan (Sousa & Colpo 2017) y aún menos se han documentado los patrones de distribución de epífitas en manglares interiores. Los ecosistemas de manglar se distribuyen principalmente en zonas tropicales y subtropicales, asociados generalmente a la costa y a cuerpos de agua salobre (Spalding & Leal 2021). En México, los manglares abarcan una superficie de 9,051 km<sup>2</sup>, representando el 6.7% a nivel mundial, ubicándolo en el 4to lugar entre los casi 120 países que poseen manglares (Global Mangrove Watch [GMW] 2020, Velázquez-Salazar *et al.* 2021).

Aunque los manglares están asociados a las zonas costeras, a nivel mundial se han reportado manglares interiores desde 15 hasta 50 km alejados de la costa y entre los 6 hasta 37 m s.n.m. (Stoddart *et al.* 1973, Lugo 1981, Woodroffe 1988). En México se ha reportado una población de *Rhizophora mangle* L. para la zona riparia del río San Pedro Mártir (de aquí en adelante R. S. P. M.) en los municipios de Balancán y Tenosique, Tabasco (Lundell 1942; Secretaría de Energía, Recursos Naturales Y Protección Ambiental [SERNAPAM] & Centro del Cambio Global y La

Sustentabilidad en el Sureste A.C. [CCGSS] 2015, Cámara-Cabrales *et al.* 2011; Hernández-Trejo *et al.* 2019; Martínez-Camilo *et al.* 2020). Recientemente, se descubrió que estos individuos se establecieron en el actual R. S. P. M. como resultado del aumento en el nivel del mar en el último periodo interglaciar, hace aproximadamente 120,000 años, que, ante el retorno de la línea de costa, estos árboles quedaron aislados de su población hermana de Laguna de Términos, Campeche (Aburto-Oropeza *et al.* 2021). Mundialmente, esto indica que en el R. S. P. M. se encuentra el ecosistema de manglar más alejado de la costa y a mayor altura respecto al mar, a 170 km de distancia y a 45 m s.n.m. Sumado a esto, se ha documentado que de las 358 especies de plantas vasculares que se distribuyen en el R. S. P. M., el 30 % son plantas afines a la vegetación de costa (Aburto-Oropeza *et al.* 2021), por lo que la vegetación de la zona representa un ecosistema relictivo y una oportunidad para conocer diversos aspectos biogeográficos y ecológicos, entre ellos las plantas epífitas asociada a estos mangles.

En Tenosique, Tabasco, casi frontera con Guatemala, se ubica la laguna El Cacahuate, uno de los cuerpos lénticos asociados a la subcuenca del R. S. P. M. En esta laguna se encuentra vegetación densa de mangle rojo que colinda hacia el sur con selva alta perennifolia de la Sierra de Chiapas. Lo anterior convierte este ecosistema en un sitio importante para entender la migración de la vegetación durante el Pleistoceno, debido a los efectos de los interglaciares sobre la línea de costa.

Ante este particular caso, nos preguntamos ¿qué tan similar es la comunidad epífita vascular de este manglar interior respecto a la de manglar costero? El presente estudio comprende conocer la vegetación epífita que se encuentra asociada a *Rhizophora mangle* en la laguna El Cacahuate, donde se plantea aportar al conocimiento de la riqueza, y estructura de la comunidad, así como la afinidad, proporción y transición de la vegetación de un ecosistema costero a uno de selva.

## Antecedentes

Taylor *et al.* (2021) realizaron un análisis sobre la contribución global de las plantas epífitas a los centros de diversidad vegetal donde determinan algunos patrones biogeográficos a nivel mundial en función de la latitud, longitud y altitud respecto al mar; sumado a lo anterior, describen las relaciones entre las plantas epífitas con sus condiciones climáticas actuales e históricas, destacando la temperatura, humedad y disponibilidad de luz solar como factores importantes en la distribución de epífitas. A nivel mundial, diversos estudios han registrado la diversidad de epífitas en manglares, siendo los casos más destacables el de un ecosistema subtropical en Brasil que reporta bromelias y su preferencia por ciertas especies de mangle (Sousa & Colpo 2017), y un estudio en un ecosistema costero de Nicaragua (Kupec 2018) que compara la diversidad de epífitas en un canal natural y uno artificial, ayudando a comprender las diferencias ecológicas entre estas comunidades epífitas según las zonas donde se distribuyen.

A nivel nacional, existen trabajos dedicados a las principales familias de plantas epífitas, tal es el caso de “La familia Bromeliaceae en México” (Mondragón-Chaparro *et al.* 2011) y “Diagnóstico de la familia Orchidaceae en México” (Téllez-Velasco 2011) donde se describen las generalidades y la diversidad de ambos grupos, y también destaca el análisis de las plantas epífitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal (Krömer *et al.* 2014). Por otro lado, se han realizado un gran número de estudios sobre la comunidad de epífitas para ciertas localidades de Campeche (García-González *et al.* 2021, Noguera-Savelli *et al.* 2021), Chiapas (Martínez-Meléndez *et al.* 2008), Oaxaca (Rojas-Zárate & Mondragón 2016, Hernández-Pérez *et al.* 2018, Gómez-Escamilla *et al.* 2019), Yucatán (Rosa-Manzano 2014, Chávez-Sahagún *et al.* 2015, Cach-Pérez *et al.* 2018) y Veracruz (Hietz & Hietz-Seifert 1995a, 1995b, García-Franco 1996, Flores-Palacios & García-Franco 2001, 2006, 2008, García-Franco & Toledo-Aceves 2008, Alanís-Méndez *et al.* 2007, Ruíz-Córdova *et al.* 2014, Cortés-Anzúres *et al.* 2020), donde se reportan datos ecológicos de estructura

o composición en diversos ecosistemas. Con la suma de todos esos estudios individuales sobre las epífitas, se ha logrado sintetizar listados y describir la riqueza para algunas entidades, destacando al estado de Veracruz (Krömer *et al.* 2020) con 569 especies de epífitas angiospermas (repartidas en 142 géneros de 21 familias) y Chiapas con 1173 especies epífitas vasculares (Wolf y Flamenco-Sandoval 2005). Existen algunas obras estatales sobre la biodiversidad de Campeche (Villalobos-Zapata & Mendoza-Vega 2010), Chiapas (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad [CONABIO] 2013), Quintana Roo (Pozo *et al.* 2011), Tabasco (CONABIO 2019), Veracruz (CONABIO 2011) y Yucatán (Durán & Méndez 2010) donde se pueden consultar los listados y algunos datos de presencia de epífitas en diversos ecosistemas.

En los estados vecinos a Tabasco se han generado guías u obras donde se incluyen fotografías o descripciones para facilitar la identificación de especies epífitas, entre ellas destacan: “Epífitas de Veracruz: Guía ilustrada para las regiones de Xalapa y Los Tuxtlas, Veracruz” (Hietz & Hietz-Seifert 1994); la “Guía ilustrada de las Bromeliaceae de la porción mexicana de la Península de Yucatán” (Ramírez *et al.* 2004); la “Guía de Reconocimiento del Género *Tillandsia* de Guatemala” (Consejo Nacional de Áreas Protegidas [CONAP] 2010); una guía ilustrada para la Reserva El Triunfo, Chiapas (Martínez-Meléndez *et al.* 2011); la colección de especies del género *Tillandsia* en una finca de Alta Verapaz en Guatemala (Yat-Mó 2017) y la “Guía de bromelias y helechos epífitos” (Toledo *et al.* 2021).

En el territorio tabasqueño existen diversos trabajos sobre epífitas: tal es el caso de un estudio ecológico en la localidad Niños Héroes de Chapultepec del municipio de Tenosique, donde se reportó 53 especies epífitas en la selva alta perennifolia (Hernández-Sastre *et al.* 2014); en la laguna El Cometa se registraron 25 especies epífitas (Jiménez-López *et al.* 2017, 2018) y se analizan dos variables del forófito y su relación con esta riqueza; mientras que en la zona de los manglares costeros de Tabasco se han encontrado 14 especies epífitas vasculares (Díaz-Jiménez 2007). Para

el río San Pedro Mártir destaca la tesis titulada “Indicadores ecológicos de la zona riparia del río San Pedro, Tabasco, México” (Estrada-Loreto 2011), que describe extensamente factores abióticos y presenta análisis estadísticos sobre algunos índices e indicadores de la biodiversidad de la zona. De los humedales que comprenden el río San Pedro Mártir, la zona de Cascadas de Reforma es donde se han realizado más trabajos (Periódico Oficial 2002, Hernández-Trejo 2009, Palomeque-Martínez *et al.* 2014, Hernández-Trejo *et al.* 2019, Gobierno del Estado de Tabasco 2021), y aunque no son específicamente con la vegetación epífita, han generado información sobre las características fisicoquímicas y biológicas de la región, indicando que los humedales asociados al río San Pedro Mártir son componentes importantes, ya que mantiene algunos fragmentos con alto grado de conservación.

El estudio más reciente sobre la población de *Rhizophora mangle* del río San Pedro Mártir explica la causa de su establecimiento a lo largo de la zona ribereña, datando su llegada hace aproximadamente 120,000 años cuando ocurrió el último periodo interglaciario, que después, ante el retroceso de la línea de costa, quedaron aisladas de la actual distribución costera para Tabasco (Aburto-Oropeza *et al.* 2021). En este mismo estudio, un análisis genético indicó que su población hermana se encuentra en la laguna de Términos, Campeche, y a su vez, ambas poblaciones están emparentadas con las poblaciones de Celestún y Ría Lagartos.

Históricamente para la zona del río San Pedro Mártir se ha reportado la presencia de 176 especies vegetales, de las cuales 15 son orquídeas, 12 bromelias, y cuatro cactáceas, entre otras (Lundell 1942). Sin embargo, el registro más actualizado sobre la vegetación vascular del río San Pedro Mártir (Aburto-Oropeza *et al.* 2021) indica la presencia de un total de 358 especies, de las cuales 55 son especies de plantas epífitas, teniendo como principales representantes a las orquídeas (27 spp.), bromelias (15 spp.) y cactáceas (4 spp.). De este último estudio se reporta que 21 especies son afines a la costa y 34 afines a vegetación tierra adentro, sin embargo, no se determinan los

patrones de distribución ni se establecen las relaciones entre las especies epífitas con los árboles de *Rhizophora mangle*, ni se describen condiciones ambientales del ecosistema de manglar interior.

### **Justificación**

La laguna El Cacahuate, debido sus las características geográficas (apartada 170 km en línea recta de la costa, a una altitud de 45 m s.n.m. y su aislamiento de la costa hace aproximadamente 120,000 años) y su particular vegetación (flora documentada con elementos procedentes de la costa), se convierte en un sitio ideal para realizar investigaciones con las epífitas vasculares ya que se desconoce la composición y estructura de estas plantas asociadas al mangle rojo. Generar información sobre esta comunidad epífita sumará evidencia para estimar el grado de influencia de la vegetación costera o de tierra adentro en un ecosistema de manglar que quedó aislado por el retroceso de la línea de costa y pudo tener una consecuente colonización de la selva tropical. Además, la caracterización de la comunidad de epífitas vasculares de El Cacahuate aportará información sobre la riqueza, abundancia, uso de espacio y colonización de los forófitos de *Rhizophora mangle* en un ecosistema de manglar interior.

A nivel local, la información obtenida servirá a la población para conocer sus recursos vegetales, beneficiando la preservación de especies nativas, la generación de proyectos ecoturísticos y la continuación de otras investigaciones en la zona. A su vez, realizar estos estudios permitió conocer la riqueza asociada los manglares interiores tabasqueños. Sumado a lo anterior, la presencia de mangle rojo siendo una especie protegida por la NOM-059-SEMARNAT-2010 (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales [SEMARNAT] 2010) y la colaboración de varios investigadores describiendo otros grupos biológicos, permitió proponer la zona como área natural protegida añadiendo nuestros resultados en el “estudio previo justificativo” de la Reserva de la Biosfera Wanhá’.

### **Pregunta de investigación**

El presente estudio ecológico plantea las preguntas: ¿cuál es la composición de la comunidad de epífitas de este manglar interior? ¿qué grado de similitud en riqueza presenta la comunidad de epífitas del manglar interior respecto a lo reportado para los manglares costeros o selvas del interior del continente? ¿cuál es la estructura de la comunidad epífita en el gradiente horizontal y vertical del manglar interior? ¿la altura total del forófito o el diámetro del fuste están asociadas a la riqueza y abundancia de epífitas? y por último ¿la temperatura y humedad relativa del ambiente muestra diferencias dentro del manglar que puedan explicar su distribución horizontal o vertical?

### **Hipótesis**

Ante el aislamiento de la población de mangle rojo de la zona costera, estimamos que la comunidad epífita del mangle rojo de la laguna el Cacahuate presentará una composición similar a lo reportado para la costa. Así mismo, al interior del ecosistema de manglar la comunidad epífita tendrá mayor riqueza y abundancia en los árboles más cercanos al cuerpo de agua, disminuyendo en número de especies e individuos al aumentar la distancia respecto a la laguna, mientras que en el gradiente vertical las epífitas se encontrarán en mayor número sobre las raíces, disminuyendo en riqueza y abundancia hacia la copa. Se espera que la altura total del forófito (ATE) y el diámetro del fuste (DDF) estén asociadas positivamente a la distribución de la comunidad epífita de El Cacahuate al igual que en otros ecosistemas tropicales, encontrándose mayor riqueza y abundancia en los árboles más altos y con tallos más gruesos. Por último, debido a que se ha reportado que las variaciones microclimáticas afectan a la distribución de epífitas al interior de diversas

vegetaciones, se espera encontrar diferencias de temperatura y humedad relativa en el manglar interior de El Cacahuate que permitan explicar la distribución de las epífitas presentes.

### **Objetivo general**

-Conocer la composición y estructura de la vegetación epífita vascular asociada a *Rhizophora mangle* L. en la vegetación de manglar de la laguna El Cacahuate, Tenosique, Tabasco, México.

### **Objetivos específicos**

- Generar un listado florístico de las epífitas vasculares asociadas al mangle rojo del área de estudio y evaluar su similitud con las comunidades epífitas del manglar costero y selvas adyacentes.

-Conocer la riqueza y abundancia de las epífitas vasculares en los gradientes horizontal y vertical en el área de estudio y estimar la similitud de la riqueza y abundancia para ambos gradientes.

-Determinar si la altura total del forófito y el diámetro del fuste están relacionadas con la riqueza y abundancia de epífitas en el área de estudio.

-Determinar si las condiciones ambientales de temperatura y humedad relativa muestran diferencias dentro del manglar que pudieran explicar la distribución de epífitas en el área de estudio.

## **Metodología**

### **Selección de los sitios de muestreo e individuos a muestrear.**

Para la determinación de la estructura y composición de la comunidad epífita se establecerán diez transectos en la vegetación de manglar asociada a la laguna El Cacahuate. Los transectos serán de igual longitud (60 m) y perpendiculares al margen del cuerpo de la laguna, con separación de 40 m entre transectos en su punto inicial (excepto entre los transectos 1 y 2 que están separados 40 m por la ausencia de vegetación de mangle causado por un incendio). En cada transecto, se establecerá un punto cada 15 m y se tomará el árbol de mangle más cercano a cada punto, logrando un muestreo de cinco individuos por transecto. Cada árbol se considerará como unidad de muestreo, dando un total de 50 unidades para toda la zona de estudio.

### **Registros del inventario florístico.**

Se realizará un listado florístico de epífitas vasculares asociadas a mangle rojo en el área de estudio, para esto, se registrarán los avistamientos dentro de un radio de 20 m de cada unidad de muestreo. Se colectará cada especie solamente una vez (por triplicado) para la zona de estudio y no por árbol muestreado, según lo recomendado por Krömer y Gradstein (2016), para evitar el daño a la comunidad vegetal. De cada individuo colectado, se anotará la información del sitio y zona de muestreo y otros datos que ayuden a la identificación taxonómica (caracteres que puedan perderse durante el secado: colores, indumento, olores, texturas).

### **Identificación taxonómica.**

El material vegetal colectado se herborizará y se identificará taxonómicamente. Para la identificación de especies, se consultarán claves de identificación y literatura especializada (Standley & Steyermark 1946, Ames & Correll 1985, Hietz & Hietz-Seifert 1994; Espejo-Serna *et al.* 2004, Beutelspacher 2011) y descripciones originales (disponibles en Biodiversity Heritage

Library). Los ejemplares herborizados se incorporarán al herbario UJAT (abreviatura según Thiers 2021).

### **Registro de la abundancia de epífitas vasculares.**

Para la colecta y conteo de las epífitas vasculares asociadas a *Rhizophora mangle* L., se utilizarán los métodos (modificado de Krömer y Gradstein 2016): 1) “Ground-based inventory”, que se basa en la observación con binoculares o cámaras digitales desde el suelo o lancha; 2) colecta manual trepando cada árbol; y 3) colecta con resortera y línea con pesas, que consta en lanzar a con una resortera un objeto pesado atado a un hilo, con esto se puede acceder a ramas para el arrastre de material vegetal y el uso de garrocha.

Se realizará un censo de plantas epífitas vasculares asociadas a los árboles de mangle seleccionados en cada transecto. Se registrarán los siguientes datos por cada epífita censada: no. de transecto, no. único de árbol, coordenadas, especie (común o nombre científico), ubicación en el forófito (zona I-V), presencia de flores, frutos o semillas, presencia de crecimiento vegetativo y forma, tamaño (Peq=pequeño, Med=mediano, Gran=grande). Las clasificaciones de tamaños “pequeño”, “mediano” y “grande” se considerarán según los límites morfológicos observados en campo y se registraron para cada especie (cuadro 5). Para las bromelias con tamaños menores a 4 cm y que no poseen características distinguibles para su identificación, se registrará solo el género y se anexarán al análisis como “indeterminadas”. Para las bromelias con crecimiento vegetativo visiblemente separado de otro, se registrará cada una como un individuo y se contabilizará el número de ejes de crecimiento provenientes de la roseta central. En el caso de orquídeas que formen láminas, se registrará cada una como una unidad, se medirá su longitud y se anotará el número de pseudobulbos vivos y necróticos. En el caso de los cactus, se considerará cada especie como unidad y se medirá la longitud. Para los casos en los que existe la asociación

de varias especies epífitas, se reportará cada especie como una unidad siguiendo los criterios anteriores.

### **Procesamiento de los registros de epífitas.**

Para el inventario de epífitas vasculares de la laguna el Cacahuate, se concentrarán los registros de especies generando un listado florístico. Se realizará una búsqueda bibliográfica sobre los registros de especies epífitas en manglares y selvas en un radio de 220 km y se obtendrá sus listados de especies epífitas. Para estimar la similitud de la comunidad de epífitas en El Cacahuate y las vegetaciones adyacentes, se utilizará el coeficiente de similitud de Jaccard:  $J_j = c / (a + b - c)$ . Donde: a= número de especies del sitio A; b= número de especies del sitio B; c= número de especies presentes en sitios A y B. El intervalo de valores para este índice va de 0 cuando no hay especies compartidas entre ambos sitios, hasta 1 cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies (Moreno 2001). Los resultados de este análisis se presentarán mediante dendrogramas que expresen el grado de similitud entre vegetaciones.

Para El Cacahuate se realizará una curva de acumulación de especies usando el índice de Chao2. El índice de Chao2 permite la comprobación de la representatividad del muestreo, con el fin de recopilar la suficiente información para estimar cuántas especies conforman la comunidad de epífitas vasculares. La abundancia de cada especie se determinará con el conteo neto de cada unidad vegetativa para la zona de estudio. Se organizarán los datos de riqueza y abundancia registrados en cada árbol y zonas verticales. Para el gradiente vertical se compararán las zonas del forófito (zonas I-V) y para el gradiente horizontal se comparará cada árbol de cada transecto según su distancia respecto al margen de la laguna (bandas 1-5). Para esto, se utilizará el índice de similitud de Jaccard (para la riqueza) y de Bray-Curtis (para la abundancia). Los resultados de este análisis se presentarán mediante dendrogramas.

### **Zonificación del forófito.**

Se establecerá una zonificación vertical y horizontal para los árboles de *Rhizophora mangle* L. (modificado de Johansson 1974) de cinco estratos según la disposición morfológica del individuo: Zonificación: I) raíces fúlcreas enraizadas; II) tronco central; III) base de la copa; IV) parte media de la copa; V) parte exterior de la copa. Las raíces aéreas enraizadas (o en contacto con el agua) provenientes del estrato 3, se seccionarán en estrato I y II.

A cada árbol se le medirá la altura (h) y el diámetro a la altura del pecho (DAP) a 1.3 m por encima de la raíz fúlcrea más alta (Jiménez-López *et al.* 2017), esto para la correcta representación de los forófitos en un análisis de la comunidad en los gradientes vertical y horizontal mediante gráficos con las variables altura, diámetro, riqueza y abundancia.

### **Medición de variables ambientales.**

Se medirán las variables humedad y temperatura con 12 data loggers Cernícalo Drop D2 marca Kestrel®. Se colocarán cercanos a los transectos 3 y 8 del área de estudio, en tres árboles por transecto y dos zonas por árbol (zona I y IV) a igual altura, dando un total de 12 puntos de muestreo de datos ambientales. Se establecerá un muestreo de 12 meses para ambas variables, con lecturas programadas cada 2 hrs. Los datos de las variables temperatura y humedad se analizarán mediante MANOVA (multivariate análisis of variance; paramétrico) o Kruskal-Wallis combinado (no paramétrico), para determinar si existen diferencias entre los parámetros ambientales que determinen la distribución de la comunidad de epífitas a lo largo de los estratos.

### Cronograma de actividades

Año	2021				2022												2023											
Mes	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8				
Revisión de literatura																												
Redacción protocolo de tesis																												
Medición preliminar de la población																												
Planteamiento del diseño experimental																												
Presentación de la versión final del protocolo																												
Muestreo de transectos																												
Colecta de ejemplares y herborización																												
Instalación de Data Loggers																												
Muestreo Data Loggers																												
Desinstalación de Data Loggers																												
Procesamiento de los datos					Similitud con manglar costero y selva alta en la región.								Riqueza, abundancia, índices similitud								Data Loggers							
Redacción de la tesis					Métodos, Resultados												Discusión, Conclusión											
Redacción de manuscritos					Primer manuscrito												Segundo manuscrito											
Envío de manuscritos																												

## Referencias

- Aburto-Oropeza O, Burelo-Ramos CM, Ezcurra E, Ezcurra P, Henriquez CL, Vanderplank S, Zapata F. 2021. Relict inland mangrove ecosystem reveals Last Interglacial sea levels. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **118**: 1-8. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.2024518118>
- Alanís-Méndez JL, Muñoz-Artega FO, López-Ortega M, Cuervo-López L, Raya-Cruz BE. 2007. Aportes al conocimiento de las epífitas (Bromeliaceae, Cactaceae y Orchidaceae) en dos tipos de vegetación del Municipio de Pánuco, Veracruz, México. *Revista Científica UDO Agrícola* **7**: 160-174. ISSN-e 1317-9152
- Cach-Pérez MJ, Andrade JL, Reyes-García C. 2018. Morphophysiological Plasticity in Epiphytic Bromeliads Across a Precipitation Gradient in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science* **11**: 1–10. DOI: <https://doi.org/10.1177/1940082918781926>
- Cámara-Cabrales L, Hernández-Trejo H, Castillo-Acosta O, Galindo-Alcántara A, Morales A, Zequeira-Larios C, Rullán-Ferrer C, Jesús-García MC, Gama-Campillo L, Capello-García S, Guadarrama MA. 2011. *Estudio regional forestal de la UMAFOR de Los Ríos*. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. <http://www.conafor.gob.mx:8080/documentos/docs/9/3641Estudio%20Regional%20Forestal%202709.pdf> (consultado en abril de 2022)
- Ceja-Romero J, Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, García-Cruz J, Mendoza-Ruiz A, Pérez-García B. 2008. Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias* **1**: 34-41. <https://www.redalyc.org/pdf/644/64411463006.pdf#:~:text=Un%20componente%20importante%20dentro%20de%20algunas%20de%20estas,la%20biodiversidad%20de%20las%20comunidades%20donde%20se%20encuentran> (consultado en enero 2024)
- Chávez-Sahagún E, Andrade J, Reyes C, De la Barrera E, Us Santamaría RA. 2015. Epífitas grandes pueden vivir y reproducirse sobre el suelo en una selva baja caducifolia de Yucatán.

Centro de Investigación Científica de Yucatán. Poster. DOI:

<https://doi.org/10.13140/RG.2.2.14597.78564>

CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. 2011. *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México. ISBN: 978-607-7607-49-6

CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. 2013. *La biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Gobierno del Estado de Chiapas. México. SBN: 978-607-7607-98-4

CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. 2019. *La biodiversidad en Tabasco: Estudio de Estado*. CONABIO, México. <https://bioteca.biodiversidad.gob.mx/janium/Documentos/14868.pdf> (consultado en septiembre 2023).

CONAP [Consejo Nacional de Áreas Protegidas]. 2010. *Guía de Reconocimiento del Género Tillandsia de Guatemala*. 1ra Ed. Guatemala. <https://www.caftadr-environment.org/wp-content/uploads/2016/04/guia-de-Reconocimiento-de-Tillandsia-2.pdf> (consultado en marzo 2023).

Cortés-Anzúres BO, Corona-López AM, Damon A, Mata-Rosas M, Flores-Palacios A. 2020. Phorophyte type determines epiphyte-phorophyte network structure in a Mexican oak forest. *Flora* **272**, 151704. ISSN 0367-2530. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151704>.

Díaz-Jiménez P. 2007. Flora epífita de los manglares de Tabasco, México. *Kuxulkab' XIII*: 11-17. ISSN: 1665-0514

Durán R, Méndez M. 2010. Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. 496 pp. ISBN: 9786077823056.

- Estrada-Loreto F, Barba-Macías E. 2011. Indicadores ecológicos de la zona riparia del río San Pedro, Tabasco, México. El Colegio de la Frontera Sur. Tesis de maestría. [https://ecosur.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1017/1656/1/100000050585\\_documento.pdf](https://ecosur.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1017/1656/1/100000050585_documento.pdf) (consultado enero 2024)
- Flores-Palacios A, García-Franco JG. 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana* **22**: 181-191. <https://journals.flvc.org/selbyana/article/view/121662> (consultado en enero 2024)
- Flores-Palacios A, García-Franco JG. 2006. The relationship between tree size and epiphyte richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* **33**: 323–330. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01382.x>
- Flores-Palacios A, García-Franco JG. 2008. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **17**: 191-207. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9239-6>
- García-Franco JG. 1996. Distribución de epifitas vasculares en matorrales costeros de Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana* **37**: 1-9. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm37.1996.764>
- García-Franco JG, Toledo-Aceves T. 2008. Epifitas vasculares: bromelias y orquídeas. En: Robert M, Hernandez-Ortiz V, Gallina S, Mehltreter K. (eds.). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto de Ecología, A.C. México. ISBN: 970-709-112-6
- García González A, Plasencia-Vázquez A, Serrano A, Riverón-Giró F, Ferrer-Sánchez Y, Zamora-Crescencio P. 2021. Assemblage of vascular epiphytes associated to seasonally inundated forest in the Southeastern Mexico: Challenges for its conservation. *Global Ecology and Conservation* **25**. e01404. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01404>.

Global Mangrove Watch [GMW]. 2020. The area of mangrove habitat in the world.  
<https://www.globalmangrovetwatch.org/> (consultado en noviembre de 2021)

Gobierno del estado de Tabasco. 2021. Propuesta de Programa de Manejo para la Reserva Ecológica Cascadas de Reforma.  
<https://tabasco.gob.mx/sites/default/files/users/sbstabasco/ReservaEcol%C3%B3gicaCascadasdeReforma.pdf> (consultado septiembre 2023)

Gómez-Escamilla IN, Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, Krömer T. 2019. Distribución geográfica de angiospermas epífitas de la región terrestre prioritaria Cerros Negro-Yucaño, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical* **67**: 118-131. ISSN: 0034-7744. DOI: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v67i1.32726>

Hernández-Pérez E, Solano E, Ríos-Gómez R. 2018. Host affinity and vertical distribution of epiphytic orchids in a montane cloud forest in southern Mexico. *Botanical Sciences* **96**: 200-217. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1869>

Hernández-Sastre J, Jiménez-Pérez NC, Guadarrama-Olivera MA. 2014. *Diversidad y estructura vertical de la comunidad de epífitas vasculares del Ejido Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique, Tabasco*. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. México.

Hernández-Trejo H. 2009. Criterios para la selección del sitio de manglar Cascadas de Reforma – Balancán. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica. CONABIO, México, D.F  
[http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/manglares/doctos/criterios/GM34\\_Cascadas\\_de\\_Reforma\\_Balancan\\_criterios.pdf](http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/manglares/doctos/criterios/GM34_Cascadas_de_Reforma_Balancan_criterios.pdf) (consultado enero 2024)

Hernández-Trejo H, Jesús-García MC, Anacleto-Rosas AD, Rivera-Monroy V. 2019. Los manglares. En: CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la

- Biodiversidad]. *La Biodiversidad del estado de Tabasco. Estudio de Estado* Vol. II. 1ra Ed. CONABIO. México. pp 123-132. ISBN: 9786078570218
- Hietz P, Hietz-Seifert U. 1994. *Epifitas de Veracruz: Guía ilustrada para las regiones de Xalapa y Los Tuxtlas, Veracruz*. Instituto de Ecología, 1ra. Ed. ISBN: 9687213604, 9789687213606
- Hietz P, Hietz-Seifert U. 1995a. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **4**: 487-498. DOI: <https://doi.org/10.2307/3236347>
- Hietz P, Hietz-Seifert U. 1995b. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **6**: 719 - 728. DOI: <https://doi.org/10.2307/3236443>.
- Jiménez-López DA, Roblero-Velasco R de J, Martínez-Meléndez N, Ocampo G, Gallardo-Cruz JA. 2017. Relación entre variables del forófito y la riqueza de epifitas vasculares en los Pantanos de Centla, Tabasco, México. *Acta Botánica Mexicana* **121**: 125-137. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm121.2017.1179>
- Jiménez-López DA, Peralta-Carreta C, Solórzano JV, Cervantes-Jiménez GL, Domínguez-Vázquez MA. 2018. A checklist of vascular epiphytes of El Cometa Lagoon, Pantanos de Centla Biosphere Reserve, Mexico. *Journal of Threatened Taxa* **10**: 12589-12597. ISSN-e 0974-7907. DOI: <https://doi.org/10.11609/jott.3794.10.11.12589-12597>
- Krömer T, García-Franco JG, Toledo-Aceves T. 2014. Epifitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. En: González-Zuarth CA, Eds. *Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental*. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC) - El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). México, D.F. y Campeche, México. pp. 606-623. ISBN 978-607-8429-05-9

- Krömer T, Gradstein SR. 2016. Vascular epiphytes. En: Larsen TH Ed. *Core Standardized Methods for Rapid Biological Field Assessment*. Conservation International, Arlington, VA. pp. 25-36. ISBN: 978-1-934151-96-9
- Krömer T, Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, Acebey AR, García-Cruz J, Mathieu 2020 G. Las angiospermas epífitas del estado de Veracruz, México: diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **91**: e913415. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3415>
- Kupec A. 2018. The Comparison of Vascular Epiphytes Diversity Related to their Occurrence in Natural and Artificial Mangrove Channels, Greenfields, Eastern Coast of Nicaragua. En: Sharma S, ed. *Mangrove Ecosystem Ecology and Function*. IntechOpen. DOI: <https://doi.org/10.5772/intechopen.79133>. <https://www.intechopen.com/chapters/62328> (consultado noviembre 2021)
- Lundell CL. 1942. Flora of Eastern Tabasco and adjacent Mexican areas. *Contr. University of Michigan Herbarium* **83**: 1-74.
- Martínez-Camilo R, Gallardo-Cruz JA, Solórzano J, Peralta-Carreta C, Jiménez-López DA, Castillo-Acosta O, Sánchez-González M, Meave JA. 2020. An Assessment of the Spatial Variability of Tropical Swamp Forest along a 300 km Long Transect in the Usumacinta River Basin, Mexico. *Forests* **11**: 1238. DOI: <https://doi.org/10.3390/f11121238>
- Martínez-Meléndez N, Pérez-Farrera MA, Flores-Palacios A. 2008. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* **56**: 2069-2086. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v56i4.5780>
- Martínez-Meléndez N, Martínez-Camilo R, Pérez-Farrera MA, Martínez-Meléndez J. 2011. *Las epífitas de la Reserva El Triunfo, Chiapas. Guía ilustrada de las especies más notables*. Colección Jaguar, UNICACH. Chiapas, México. pp. 208. ISBN: 978-607-7510-94-9

- Mondragón-Chaparro DM, Ramírez IM, Flores MM, García-Franco JG. 2011. *La Familia Bromeliaceae en México*. México-Texcoco, Universidad Autónoma de Chapingo. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1918>
- Moreno CE. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. 1ra ed. M&T – Manuales y Tesis SEA, vol. 1. 84 pp. ISBN: 84-922495-2-8
- Noguera-Savelli E, Pacheco-Pizano J, Cetzal-Ix W. 2021. Epifitas del fragmento de manglar de la UMA Nohan, Carmen, Campeche, México. *Desde el Herbario CICY* **13**: 136–142. [https://www.cicy.mx/Documentos/CICY/Desde\\_Herbario/2021/2021-07-08-Noguera-Savelli-et-al.-Epifitas-del-fragmento-de-manglar.pdf](https://www.cicy.mx/Documentos/CICY/Desde_Herbario/2021/2021-07-08-Noguera-Savelli-et-al.-Epifitas-del-fragmento-de-manglar.pdf) (consultado enero 2024)
- Palomeque-Martínez I, Contreras-Rodríguez I, Castillo-Acosta O, Canul-Hernández J, Cámara-Cabrales LDC, Hernández-Trejo H, García-Pérez AL, Izquierdo-Valenzuela S, Zequeira-Larios C, Zavala-Cruz J. 2014. Vegetación y Uso Del Suelo de la Reserva Ecológica Cascadas de Reforma, Balancán, Tabasco. *Kuxulkab'* **17**: 49-59. DOI: <https://doi.org/10.19136/kuxulkab.a17n32.376>
- Periódico Oficial. 2002. Gobierno del estado de Tabasco. Cascadas de Reforma. <https://tabasco.gob.mx/sites/default/files/users/sbstabasco/DRE-CR-Reserva%20Ecol%C3%B3gica%20Cascadas%20de%20Reforma.pdf> (consultado agosto 2025)
- Pozo C, Armijo-Canto N, Calmé S. 2011. *Riqueza Biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación*, Tomo I. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones (ppd). México, D. F. ISBN: 978-607-7607-46-5
- Ramírez I, Carnevali G, Chi-May F. 2004. *Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la porción mexicana de la Península de Yucatán*. México: Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. 1ra ed. ISBN: 968-6532-14-5

Rojas-Zárate Y, Mondragón D. 2016. Bromelias epífitas del distrito de Zaachila, Oaxaca, México.

*Revista Mexicana de Biodiversidad* **87**: 252-254. DOI:

<https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.01.003>

Rosa-Manzano E. 2014. Distribución vertical y fisiología de orquídeas epífitas en dos selvas secas de la península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Tesis de doctorado.

[https://cicy.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1003/661/1/PCB\\_D\\_Tesis\\_2014\\_Edilia](https://cicy.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1003/661/1/PCB_D_Tesis_2014_Edilia)

[\\_De\\_La\\_Rosa\\_Manzano.pdf](#) (consultado en enero de 2024)

Ruíz-Cordova JP, Toledo-Hernández VH, Flores-Palacios A. 2014. The effect of substrate abundance in the vertical stratification of bromeliad epiphytes in a tropical dry forest (Mexico).

*Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **209**, 375-384. DOI:

<https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.06.003>

Rzedowski J. (1996). Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botanica Mexicana* **35**: 25-44. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm35.1996.955>

SEMARNAT [Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales] 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental– Especies nativas de México de flora y fauna silvestres– Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio– Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 30 diciembre, 2010.

[https://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM\\_059\\_SEMARNAT\\_2010.pdf](https://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf)

(consultado en enero 2024)

Secretaría De Energía, Recursos Naturales Y Protección Ambiental [SERNAPAM], Centro del Cambio Global y La Sustentabilidad en el Sureste A.C. [CCGSS] (2015) *Propuesta de Programa de manejo para la Reserva Ecológica Cascadas de Reforma, Tabasco, México.*

<https://tabasco.gob.mx/sites/default/files/users/sbstabasco/ReservaEcol%C3%B3gicaCascadasdeReforma.pdf> (consultado el 19 de diciembre de 2021)

Sousa M, Colpo KD. 2017. Diversity and distribution of epiphytic bromeliads in a Brazilian subtropical mangrove. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **89**: 1085-1093. DOI: <https://doi.org/10.1590/0001-3765201720160702>

Spalding MD, Leal M (eds). 2021. The State of the World's Mangroves 2021. Global Mangrove Alliance. Pp. 1-79 <https://www.mangrovealliance.org/wp-content/uploads/2021/07/The-State-of-the-Worlds-Mangroves-2021-FINAL.pdf> (consultado en agosto de 2022)

Stanton DE, Huallpa-Chávez J, Villegas L, Villasante F, Armesto J, Hedin LO, Horn H. 2014. Epiphytes improve host plant water use by microenvironment modification. *Functional Ecology* **28**: 1274-1283. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12249>

Stoddart DR, Bryan GW, Gibbs PE. 1973. Inland mangroves and water chemistry, Barbuda, West Indies. *Journal of Natural History* **7**: 33-46.

Taylor A, Zotz G, Weigelt P, Cai L, Karger D, König C, Kreft H. 2021. Vascular epiphytes contribute disproportionately to global centers of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography* **31**: 62-74. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.13411>

Téllez-Velasco MAA. 2011. *Diagnóstico de la familia Orchidaceae en México*. Universidad Autónoma Chapingo. México. Pp. 181. ISBN: 978-607-12-0206-2 [https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/244899/Diagnostico\\_de\\_la\\_familia\\_orchidaceae\\_en\\_mexico.pdf](https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/244899/Diagnostico_de_la_familia_orchidaceae_en_mexico.pdf) (consultado en enero de 2024)

Thiers B. (2021). Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. USA: New York Botanical Garden's Virtual Herbarium; Disponible en: <http://sweetgum.nybg.org/ih>

- Toledo T, Hernández-Rojas A, García-Franco JG, Mehltreter K. 2021. *Guía de bromelias y helechos epífitos*. CONABIO. [http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/HQ001\\_ANEXO\\_Guia\\_amplia\\_Bromelias\\_helechos\\_epifitos.pdf](http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/HQ001_ANEXO_Guia_amplia_Bromelias_helechos_epifitos.pdf) (consultado noviembre 2022)
- Velázquez-Salazar S, Rodríguez-Zúñiga MT, Alcántara-Maya JA, Villeda-Chávez E, Valderrama-Landeros L, Troche-Souza C, Vázquez-Balderas B, Pérez-Espinosa I, Cruz-López MI, Ressler R, De la Borbolla DVG, Paz O, Aguilar-Sierra V, Hruby FC, Muñoa-Coutiño JH. 2021. *Manglares de México. Actualización y análisis de los datos 2020*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México CDMX. Pp. 168. ISBN: 978-607-8570-50-8
- Villalobos-Zapata GJ, Mendoza-Vega J. 2010. *La Biodiversidad en Campeche: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México. 730 p. ISBN 978-607-7887-21-8
- Wolf J, Flamenco-Sandoval A. 2005. *Distribución y riqueza de epífitas de Chiapas*. Primera edición. Ed. Plaza y Valdez S.A. de C.V. México. ISBN: 970-722-399-5
- Woodroffe CD. (1988). Relict mangrove stand on Last Interglacial terrace, Christmas Island, Indian Ocean. *Journal Tropical Ecology* **4**: 1–17. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400002431>
- Yat-Mó WD. 2017. Colección de especies del género *Tillandsia* de la familia Bromeliaceae en el orquideario de la granja de la carrera de Agronomía del Centro Universitario del Norte, Cobán, Alta Verapaz. Universidad de San Carlos de Guatemala. Tesis nivel intermedio de técnico. [http://biblioteca.usac.edu.gt/tesis/17/17\\_1147.pdf](http://biblioteca.usac.edu.gt/tesis/17/17_1147.pdf) (consultado enero 2022)

## Nombre del artículo:

La comunidad epífita vascular de un manglar interior y su similitud con vegetaciones adyacentes.

## Autores:

Neil Ebeth Meled Morales-Rodríguez<sup>1</sup>, Carlos Manuel Burelo-Ramos<sup>1</sup>, José G. García-Franco<sup>2</sup>, Octavio Aburto-Oropeza<sup>3</sup> y María Eugenia Molina-Paniagua<sup>1</sup>

**Resumen:** Antecedentes: La laguna el Cacahuate, Tabasco, México, se ubicada a 170 km de la actual zona costera y contiene un manglar interior rodeado de remanentes de selva tropical. Este estudio describe la composición de las epífitas vasculares asociada a este manglar interior y evalúa su similitud con las comunidades epífitas de manglares de la costa y vegetaciones adyacentes.

Preguntas y / o Hipótesis: ¿Cuál es la composición de la comunidad epífita vascular asociada a este manglar interior? ¿Qué tan similar es esta comunidad de epífitas con las presentes en manglares costeros y selvas cercanas?

Especies de estudio: Epífitas vasculares asociadas a *Rhizophora mangle*.

Sitio y años de estudio: Manglar interior de El Cacahuate, manglares costeros y vegetación de selva tropical. Abril de 2022 a febrero de 2023.

Métodos: Se registraron epífitas vasculares en árboles de *Rhizophora mangle*. La comunidad epífita de El Cacahuate se comparó con comunidades epífitas de manglares costeros y selvas tropicales húmedos dentro de un radio de 220 km del sitio de estudio, por medio de los índices de similitud de Jaccard y  $\beta$ -diversidad.

Resultados: Se registraron 28 especies de epífitas vasculares en el manglar del Cacahuate. La comunidad epífita de El Cacahuate tiene mayor similitud con las comunidades epífitas de manglares costeros de Tabasco.

Conclusiones: El manglar interior de El Cacahuate tiene alta diversidad de epífitas y una gran similitud con las comunidades epífitas de los manglares costeros de Tabasco. Estudios futuros permitirán entender si estas especies llegaron durante el asilamiento inicial de este manglar, o como resultado de dispersión escalonada o a larga distancia desde los manglares costeros y vegetación aledaña.

**Palabras clave:** biodiversidad, florística, Reserva de la Biosfera Wanhá', *Rhizophora mangle*.

**Institución de adscripción de cada autor:** <sup>1</sup>Laboratorio de Manglares Interiores. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Carretera Villahermosa-Cárdenas Km. 0.5 S/N, Entronque a Bosques de Saloya. CP 86150.

<sup>2</sup>Instituto de Ecología. Carretera antigua a Coatepec 351, Col. El Haya, Xalapa, Ver. CP 91073.

<sup>3</sup>Scripps Institution of Oceanography. 9500 Gilman Drive La Jolla, CA 92093.

**Enviado a:** *Botanical Sciences*

**Nombre de la Editorial:** Sociedad Botánica de México

**Fecha de envío:** 10 de mayo de 2023

**La comunidad epífita vascular de un manglar interior y su similitud con vegetaciones  
adyacentes.**

**The vascular epiphyte community of an inland mangrove and its similarity with adjacent  
vegetations.**

Neil Ebeth Meled Morales-Rodríguez<sup>1\*</sup>, Carlos Manuel Burelo-Ramos<sup>1</sup>, José G. García-Franco<sup>2</sup>,  
Octavio Aburto-Oropeza<sup>3</sup> y María Eugenia Molina-Paniagua<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Manglares Interiores. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Carretera  
Villahermosa-Cárdenas Km. 0.5 S/N, Entronque a Bosques de Saloya. CP 86150.

<sup>2</sup>Instituto de Ecología. Carretera antigua a Coatepec 351, Col. El Haya, Xalapa, Ver. CP 91073.

<sup>3</sup>Scripps Institution of Oceanography. 9500 Gilman Drive La Jolla, CA 92093.

\***Autor de correspondencia:** nemmr@hotmail.com

**Título corto:** Epífitas de un manglar interior y vegetaciones adyacentes.

La comunidad epífita de un manglar interior tabasqueño.

**Contribución de los autores:** NEMMR (<http://orcid.org/0000-0002-3173-538X>), ejecutó el  
trabajo de campo, realizó el análisis de datos, escribió y revisó borradores del manuscrito; CMBR  
(<http://orcid.org/0000-0003-2977-1063>) dirigió el trabajo de campo, JGGF (<http://orcid.org/0000-0003-0540-6045>) dirigió el trabajo de campo, realizó el análisis de datos, escribió y revisó

borradores del manuscrito; CMBR y OAO (<http://orcid.org/0000-0002-8173-1432>) financiaron el trabajo de campo ; MEMP (<http://orcid.org/0000-0002-3116-7757>) elaboró los mapas y depuró las bases de datos. Todos los autores revisaron la versión final del manuscrito.

**No conflictos de interés:** Los autores declaran que no existe conflicto de interés, financiero o personal, en la información, presentación de los datos y los resultados de este artículo.

**Agencias de apoyo:** Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación A.C. (CBMC) y Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (UJAT).

## Resumen

**Antecedentes:** La laguna el Cacahuate, Tabasco, México, se ubicada a 170 km de la actual zona costera y contiene un manglar interior rodeado de remanentes de selva tropical. Este estudio describe la composición de las epífitas vasculares asociada a este manglar interior y evalúa su similitud con las comunidades epífitas de manglares de la costa y vegetaciones adyacentes.

**Preguntas y / o Hipótesis:** ¿Cuál es la composición de la comunidad epífita vascular asociada a este manglar interior? ¿Qué tan similar es esta comunidad de epífitas con las presentes en manglares costeros y selvas cercanas?

**Especies de estudio:** Epífitas vasculares asociadas a *Rhizophora mangle*.

**Sitio y años de estudio:** Manglar interior de El Cacahuate, manglares costeros y vegetación de selva tropical. Abril de 2022 a febrero de 2023.

**Métodos:** Se registraron epífitas vasculares en árboles de *Rhizophora mangle*. La comunidad epífita de El Cacahuate se comparó con comunidades epífitas de manglares costeros y selvas tropicales húmedos dentro de un radio de 220 km del sitio de estudio, por medio de los índices de similitud de Jaccard y  $\beta$ -diversidad.

**Resultados:** Se registraron 28 especies de epífitas vasculares en el manglar del Cacahuate. La comunidad epífita de El Cacahuate tiene mayor similitud con las comunidades epífitas de manglares costeros de Tabasco.

**Conclusiones:** El manglar interior de El Cacahuate tiene alta diversidad de epífitas y una gran similitud con las comunidades epífitas de los manglares costeros de Tabasco. Estudios futuros permitirán entender si estas especies llegaron durante el asilamiento inicial de este manglar, o como resultado de dispersión escalonada o a larga distancia desde los manglares costeros y vegetación aledaña.

**Palabras clave:** biodiversidad, florística, Reserva de la Biosfera Wanka, *Rhizophora mangle*.

**Abstract:**

**Background:** The Cacahuate Lagoon, Tabasco, Mexico is located 170 km from the current coastal line and contains an inland mangrove ecosystem surrounded by tropical forest remnants. This study describes the composition of the vascular epiphytes associated with this inland mangrove and evaluates its similarity with the epiphytic communities of coastal mangroves and adjacent vegetation.

**Questions and / or Hypotheses:** What is the composition of the vascular epiphytic community associated with this inland mangrove? How similar is this community of epiphytes to those of coastal mangroves and nearby tropical forests?

**Studied species / data description /Mathematical model:** Vascular epiphytes associated with *Rhizophora mangle*.

**Study site and dates:** El Cacahuate Inland Mangrove, coastal mangroves, and tropical forest vegetation; April 2022 to February 2023.

**Methods:** Vascular epiphytes were recorded in *Rhizophora mangle* trees. The epiphytic community of El Cacahuate was compared with epiphytic communities of coastal mangroves and humid tropical forests within a 220 km radius of the study site, using Jaccard's similarity index and its  $\beta$ -diversity.

**Results:** Twenty-eight species of vascular epiphytes were recorded in the Cacahuate mangrove. The epiphytic community of El Cacahuate has greater similarity to the epiphytic communities of the coastal mangroves of Tabasco.

**Conclusions:** The interior mangrove of El Cacahuate presents a high diversity of epiphytes and a great similarity with the epiphytic communities of the coastal mangroves of Tabasco. Future studies will allow us to understand whether these species arrived during the initial isolation of this mangrove, or because of short- or long-distance dispersal from coastal mangroves and surrounding vegetation.

**Keywords:** biodiversity, floristics, red mangrove, *Rhizophora mangle*, Wanha' Biosphere Reserve.

Las plantas epífitas vasculares cumplen todo su ciclo de vida sobre otra planta, pero sin ser parásitas, ya que obtienen agua y nutrientes del ambiente y no del hospedero (Granados-Sánchez *et al.* 2003, Zotz 2016). Estas plantas comprenden cerca del 10 % de las especies de la flora vascular conocidas a nivel mundial (Zotz *et al.* 2021). En el neotrópico las plantas epífitas contribuyen de manera importante a la diversidad total de la vegetación donde se encuentran (Rzedowski 1996, Krömer *et al.* 2007, Ceja-Romero *et al.* 2008, Krömer *et al.* 2014) ya que en algunos bosques pueden llegar a representar el 50 % de la flora vascular presente (Kelly *et al.* 2004). En estos bosques se presentan temperaturas templadas a cálidas y constantes precipitaciones y neblinas, lo que permite una alta humedad, que junto a una gran diversidad de especies arbóreas con características estructurales variadas (altura, coberturas, cortezas, entre otros), se favorece el desarrollo de un alto número de especies epífitas (Flores-Palacios & García-Franco 2006). En contraste, se ha visto que los manglares costeros presentan generalmente baja riqueza de epífitas (Carmona-Díaz *et al.* 2014), lo cual suele atribuirse a la pobre diversidad arbórea y por consiguiente a una baja complejidad estructural del hábitat (Zotz & Reuter 2009). Si bien las epífitas presentan adaptaciones para sobrevivir en las diversas condiciones de estrés ambiental, se considera que la alta salinidad presente en los manglares costeros puede ser un factor limitante para algunas especies (Gómez & Winker 1991, Zotz & Reuter 2009). Aunque es común la presencia de epífitas en estos ecosistemas costeros, la mayoría de los estudios no reportan a las epífitas presentes, ya que los objetivos y esfuerzos de muestreo se dirigen a las especies arbóreas por ser los elementos fisionómicos dominantes (Aksornkoe 1993, Carmona-Díaz *et al.* 2014, Rahman *et al.* 2015, Sousa & Colpo 2017, Kupec 2018, Rohani *et al.* 2020).

Los ecosistemas de manglar se distribuyen principalmente en zonas tropicales y subtropicales, asociados generalmente a la costa y a cuerpos de agua salobre (Leal & Spalding 2021). Sin embargo, se han registrado ecosistemas de manglar en humedales de agua dulce y alejados de la influencia marina, denominados manglares interiores. Desde hace algunas décadas, se ha reportado la existencia de manglares interiores en Australia, Antigua-Barbuda, Bahamas, Indonesia y Pakistán, alejados de la costa de 15 hasta 50 km, y entre los seis y 37 m sobre el nivel del mar (Stoddart *et al.* 1973, Lugo 1981, Taylor 1986; Woodroffe 1988, Patel & Agoramoorthy 2012; Tripathi *et al.* 2013; Patel 2014). Recientemente en México se reportó la existencia de individuos de *Rhizophora mangle*, junto con otras 111 especies de afinidad costera, en los márgenes del Río San Pedro Mártir en Tabasco (Aburto-Oropeza *et al.* 2021). La presencia de este manglar interior se debe a un fenómeno climático global que sucedió hace unos 120,000 años cuando el incremento de la temperatura global provocó el aumento del nivel del mar desplazando la línea de costa tierra adentro, y cuando se enfrió el planeta el mar se retrajo hasta su posición actual, quedando algunos árboles de mangle en los márgenes del río, y un ecosistema de manglar aislado en la laguna El Cacahuate a 170 km de la costa de Tabasco (Aburto-Oropeza *et al.* 2021).

Actualmente La laguna El Cacahuate está rodeada de una matriz compuesta por remanentes de selva alta perennifolia pertenecientes a la Zona de Protección de Flora y Fauna “Cañón del Usumacinta” (CONANP 2015) y grandes extensiones de tierra con actividades agropecuarias. Sin embargo, pero la vegetación hidrófita que rodea el cuerpo de agua dificulta el acceso hasta el manglar, por lo que el impacto humano en este último ha sido mínimo. El manglar de El Cacahuate por sí mismo se considera una zona relictas del Pleistoceno y un refugio de la

biodiversidad debido a su alto grado de conservación (Aburto-Oropeza *et al.* 2021), y junto con sus zonas de selva aledañas forman parte del área núcleo de la Reserva de la Biosfera Wanhá' (SEMARNAT 2023).

En el manglar de la laguna El Cacahuate se han observado diversas especies de epífitas vasculares; sin embargo, se desconoce si estas pudieron haber arribado durante el periodo interglaciario junto con las otras especies características de las zonas costeras, o si llegaron después al dispersarse las semillas de los fragmentos de selvas cercanas. El presente estudio tuvo como objetivos: 1) conocer la riqueza de la comunidad de epífitas vasculares presente en el manglar interior de la laguna El Cacahuate, y 2) conocer la similitud florística de las epífitas vasculares del Cacahuate con los manglares costeros y selvas adyacentes. Nosotros esperamos que, por encontrarse el manglar interior del Cacahuate en un ambiente de agua dulce y en la cercanía de las zonas de selva, la similitud de la comunidad de epífitas debería de ser mayor con las comunidades epífitas de las vegetaciones terrestres más cercanas.

### **Materiales y métodos**

*Área de estudio.* El estudio se realizó en la laguna El Cacahuate que se ubica en la comunidad Sueños de Oro del municipio de Tenosique, Tabasco, México (Fig. 1). Es un cuerpo léntico asociado a la subcuenca del río San Pedro Mártir, ubicado a 170 km de distancia en línea recta hacia la costa y a más de 300 km siguiendo el cauce del río ( $17^{\circ} 17' 58.949''$  N y  $91^{\circ} 5' 13.091''$  O, altitud 45 m s.n.m.). La región presenta un clima cálido húmedo con lluvias abundantes en verano (Amf; Aceves-Navarro & Rivera-Hernández 2019). La temperatura promedio es de  $27^{\circ}\text{C}$  y la precipitación media anual es de 2,264 mm, siendo septiembre el mes más lluvioso (391 mm)

y marzo el mes más seco (54 mm; Geofolio 2023). La laguna tiene una extensión aproximada de 13.7 ha y alcanza una profundidad de hasta 24 m. Los suelos que rodea la laguna son de tipo franco arcilloso y gleysol (Palma-López *et al.* 2017, Geofolio 2023). En la porción de manglar, se presenta una capa superficial de hojarasca de 15 a 40 cm de profundidad, seguida de la mineralización de materia orgánica.

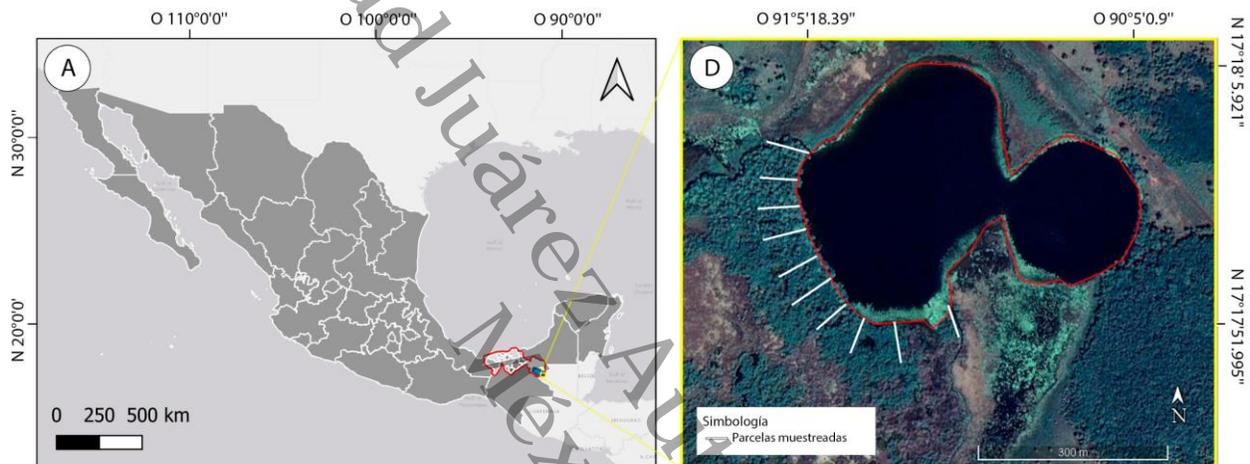


Figura 1. Área de estudio. A) México con el estado de Tabasco (en color rojo) y el municipio de Tenosique (en color azul). B) laguna El Cacahuete (en color rojo) que muestra el diseño de las parcelas de muestreo (líneas blancas) en la vegetación de manglar.

La vegetación presente en el área es pastizal inundable (60%), vegetación acuática (15%) y cobertura arbórea de manglar (25%) (Geofolio 2023). Los pastizales inundables, se componen principalmente de *Hydrocotyle umbellata* L., *Eleocharis interstincta* (Vahl) Roem. & Schult., *Cladium jamaicense* Crantz, *Acrostichum danaeifolium* Langsd. & Fisch. y *Bletia purpurea* (Lam.) DC. La vegetación acuática se conforma de hidrófitas enraizadas de hojas flotantes como *H.*

*umbellata* y *Nymphaea ampla* (Salisb.) DC., hidrófitas libres flotadoras como *Salvinia auriculata* Aubl. y de hidrófitas libres sumergidas como *Cabomba palaeformis* Fassett, *Utricularia foliosa* L. y *U. purpurea* Walter. La porción de manglar se encuentra al suroeste de la laguna, comprendiendo 7 ha continuas de vegetación conservada. En esta vegetación de manglar se encuentra *Rhizophora mangle* L. que es la especie arbórea más abundante, acompañada en menor proporción por *Bucida buceras* L., *Chrysobalanus icaco* L., *Haematoxylum campechianum* L. y *Pachira aquatica* Aubl. Además, en este manglar se distribuyen especies arborescentes como *Acoelorrhaphe wrightii* (Griseb. & H.Wendl.) H.Wendl. ex Becc. y hemiepífitas como *Anthurium schlechtendalii* Kunth ssp. *schlechtendalii*, *Monstera tuberculata* Lundell y *Philodendron radiatum* Schott.

*Riqueza de epífitas vasculares.* El trabajo de campo se realizó en los meses de abril 2022 a febrero 2023. El registro de las especies de epífitas vasculares en la vegetación de manglar, se realizó en diez parcelas rectangulares de 75 m de largo por 20 m de ancho, perpendiculares al margen de la laguna y con separación de 40 m entre cada una en su punto inicial, por excepción del transecto 1 y 2 donde la separación fue de 65 m (1,500 m<sup>2</sup> cada parcela, 15,000 m<sup>2</sup> en total; Fig. 1). Con este diseño se trató de que el muestreo incluyera la variación existente en la vegetación de manglar presente en la laguna. Por otro lado, como *R. mangle* es la especie dominante y caracteriza este manglar, el registro de las especies de epífitas se focalizó en esta especie. En cada árbol de *R. mangle* presente en las parcelas de muestreo se registraron todas las especies epífitas vasculares presentes (excepto hemiepífitas *sensu* Granados-Sánchez *et al.* 2003). Se obtuvieron ejemplares de respaldo siguiendo las metodologías estandarizadas de Lot & Chiang (1986) y Krömer & Gradstein (2016) para la colecta de epífitas. Cuando se observó que

las especies tenían pocos individuos, solo se tomaron fotografías con el fin de minimizar el impacto por la extracción de ejemplares.

La identificación de las especies se realizó con el apoyo de claves taxonómicas y literatura especializada de las familias Bromeliaceae, Cactaceae y Orchidaceae (Ames & Correll 1985, Alderete-Chávez & Capello-García 1988, Davidse *et al.* 1994, Hietz & Hietz-Seifert 1994, Hágsater *et al.* 2005, CONAP 2010, Espejo-Serna *et al.* 2004, Beutelspacher 2011, Martínez-Meléndez *et al.* 2011, Mondragón-Chaparro *et al.* 2011, Noguera-Savelli & Cetzal-Ix 2014, Campos-Díaz *et al.* 2020), así como de Aspleniaceae, Polypodiaceae, Pteridaceae (Mickel & Smith 2004). Para corroborar la identificación de las especies, se revisaron las descripciones originales de cada una disponibles en Biodiversity Heritage Library (BHL 2022).

Adicionalmente, se consultó en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010) y la Red List de la IUCN (2021) para conocer el estado de conservación de las epífitas registradas en el área de estudio. Los ejemplares herborizados se depositaron en el herbario UJAT (abreviatura según Thiers 2021), y las fotografías se encuentran en el archivo fotográfico de la hemeroteca de la División Académica de Ciencias Biológicas-UJAT.

*Similitud de la comunidad epífitas de la laguna El Cacahuate, el manglar costero y vegetaciones adyacentes.* Para determinar el grado de similitud en la composición entre las comunidades epífitas, se recopilaron los listados florísticos disponibles de diversos tipos de vegetación ubicados en un radio de 220 km del área de estudio (Fig. 2). Esta distancia corresponde a la separación que guarda la laguna El Cacahuate (MI Cacahuate) con los manglares costeros de Tabasco. Algunos de los estudios revisados se realizaron con distintos

objetivos y esfuerzos de muestreo, por lo que sólo se consideró la lista de especies epífitas vasculares reportados en ellos (excluyendo a las hemiepífitas). De la porción del territorio mexicano, los listados recopilados corresponden a manglares costeros de Tabasco (MC Paraíso: Cárdenas, Centla, Comalcalco, Paraíso, Díaz-Jiménez 2007; MC Centla: Centla, Jiménez-López *et al.* 2017, Jiménez-López *et al.* 2018), manglares costeros de Campeche (MC Camp: UMA Nohan, Cd. del Carmen, Campeche, Noguera-Savelli *et al.* 2021), selva alta perennifolia (SAP Ten: Tenosique, Tabasco, Hernández-Sastré *et al.* 2014), selva mediana perennifolia (SMP Ten: Tenosique, Tabasco, Morales-Damián 2012; SMP Macus: Macuspana, Tabasco, López-Gómez 2014), selva mediana subperennifolia (SMS Chis: Catazajá, Chiapas, Gutiérrez-Báez 2004) y selva baja caducifolia (SBC Ten: Tenosique, Tabasco, Morales-Damián 2012) (Apéndice 1). Además, se incorporó el listado de la flora ribereña del San Pedro Mártir que comprende registros de epífitas en selvas alta, mediana y baja perennifolias con presencia de individuos de *R. mangle* (S-M RSPM, Aburo-Oropeza *et al.* 2021). En el territorio guatemalteco solo se obtuvieron dos listados florísticos dentro de la distancia establecida para el análisis; uno de bosque tropical perturbado (BTP Tikal, Hellmuth & D'Angelo-Jerez 2022), y el otro de una combinación de selva y *R. mangle* de la zona de El Petén (S-M Peten, CONAP 2010). Los tipos de vegetación identificados se basan en las clasificaciones propuestas por CONABIO (2013, 2019) para Chiapas y Tabasco, México y de Melgar (2003) y CONAP (2010) para el Tikal y El Petén, Guatemala.

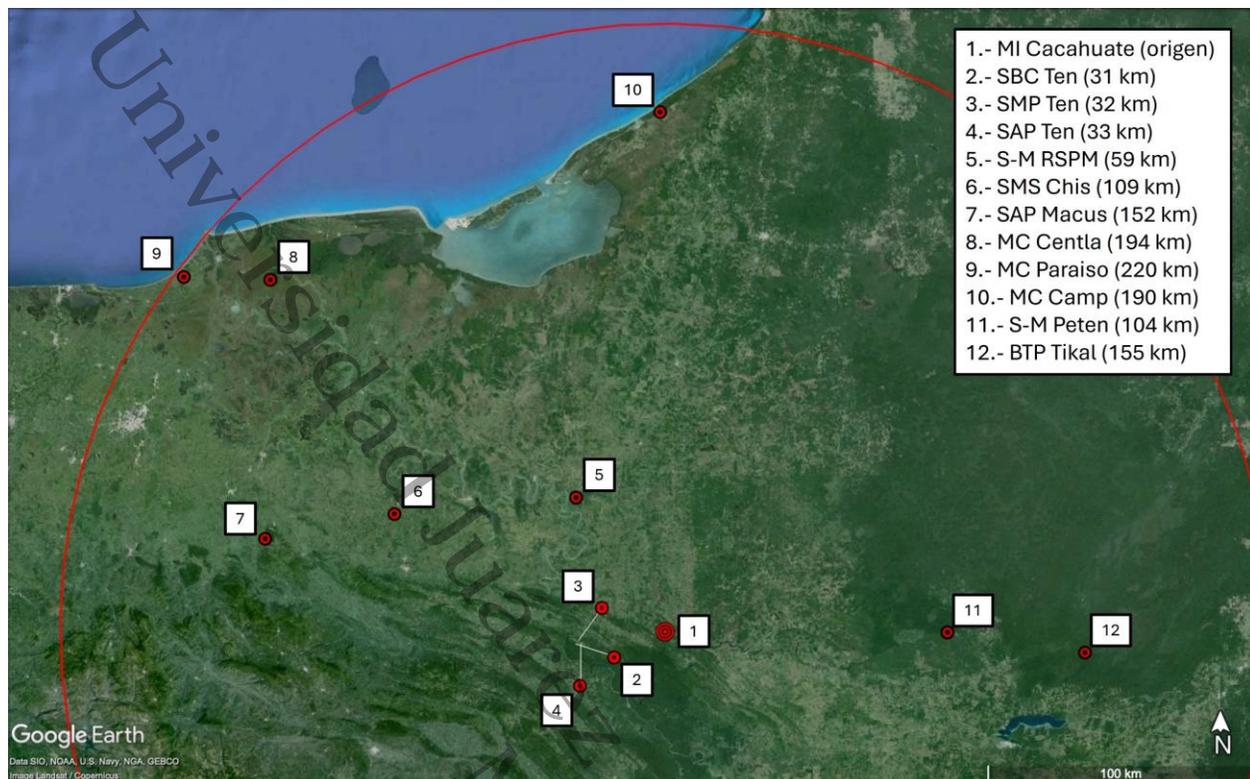


Figura 2. Ubicación de los Sitios listados florísticos recopilados en un radio de 220 km respecto a la laguna El Cacahuate. Se indica la distancia en kilómetros que tiene cada sitio con el manglar interior de El Cacahuate. Descripción de los acrónimos en la sección Materiales y métodos.

Se construyó una matriz de datos con las especies epífitas registradas en nuestra área de estudio y las especies epífitas de los listados recopilados de la literatura. La nomenclatura se actualizó y estandarizó por medio de bases de datos electrónicas (Tropicos 2023). Posteriormente se exploró la similitud entre comunidades epífitas vasculares presentes en los diferentes tipos de vegetación y localidades, utilizando un análisis de agrupamiento jerárquico (UPGMA) basado en el índice de similitud de Jaccard ( $I_j$ ). Este índice se seleccionó ya que utiliza la presencia-ausencia de las especies, que son los datos que se pudieron obtener para cada sitio de los estudios revisados. Por

último, se realizó un análisis de la diversidad beta utilizando el coeficiente de Whittaker ( $C_w$ ), con el propósito de conocer el recambio de especies entre comunidades. Ambos análisis se realizaron mediante el programa Past 4.12b (Hammer *et al.* 2001).

## Resultados

*Riqueza de epífitas vasculares en el manglar de El Cacahuate.* Se registró un total de seis familias, 19 géneros y 28 especies de epífitas (Tabla 1); siendo Orchidaceae (con 12 especies) y Bromeliaceae (con 10 especies) las familias con mayor número de especies, seguidas de Cactaceae y Polypodiaceae (con dos especies cada una), y Aspleniaceae y Pteridaceae (una especie cada una; Fig. 3). Los géneros con mayor número de especies fueron *Tillandsia* (Bromeliaceae) con ocho y *Epidendrum* (Orchidaceae) con tres. De las especies epífitas vasculares registradas en El Cacahuate, *Asplenium serratum* se encuentra listada como especie Amenazada en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010), mientras que *Tillandsia fasciculata* y *Selenicereus grandiflorus* se citan en la *Red List of Threatened Species* de la *International Union for Conservation of Nature* (IUCN 2021) como especies con preocupación menor (LC, *Least concern*)

Tabla 1. Listado de especies epifitas vasculares asociadas al manglar de la laguna El Cacahuate, Tenosique, Tabasco. \*Nuevos registros para la Reserva de la Biosfera Wanha'.

Familia	Especie
Aspleniaceae	<i>Asplenium serratum</i> L.*
Bromeliaceae	<i>Aechmea bracteata</i> (Sw.) Griseb.
	<i>Catopsis morreniana</i> Mez
	<i>Tillandsia balbisiana</i> Schult. & Schult.f.
	<i>T. brachycaulos</i> Schldtl.
	<i>T. bulbosa</i> Hook.
	<i>T. dasyliiriifolia</i> Baker*
	<i>T. fasciculata</i> Sw.
	<i>T. juncea</i> (Ruiz & Pav.) Poir.
	<i>T. schiedeana</i> Steud.
	<i>T. streptophylla</i> Scheidw. Ex E.Morren
Cactaceae	<i>Deamia testudo</i> (Karw. Ex Zucc.) Britton & Rose
	<i>Selenicereus grandiflorus</i> (L.) Briton & Rose
Orchidaceae	<i>Catasetum integerrimum</i> Hook.
	<i>Cohniella ascendens</i> (Lindl.) Christenson
	<i>Encyclia bractescens</i> (Lindl.) Hoehne
	<i>Epidendrum cardiophorum</i> Schltr.
	<i>E. diffusum</i> Sw.*
	<i>E. nocturnum</i> Jacq.
	<i>Myrmecophila tibicinis</i> (Bateman) Rolfe
	<i>Nidema boothi</i> (Lindl.) Schltr.*
	<i>Notylia barkerii</i> Lindl.*
	<i>Oncidium sphacelatum</i> Lindl.
Polypodiaceae	<i>Specklinia grobyi</i> (Bateman ex Lindl.) F.Barros
	<i>Vanilla insignis</i> Ames*
	<i>Microgramma nitida</i> (J. Sm.) A.R. Sm.*
	<i>Polypodium polypodioides</i> (L.) Watt*
Pteridaceae	<i>Vittaria lineata</i> (L.) Sm.

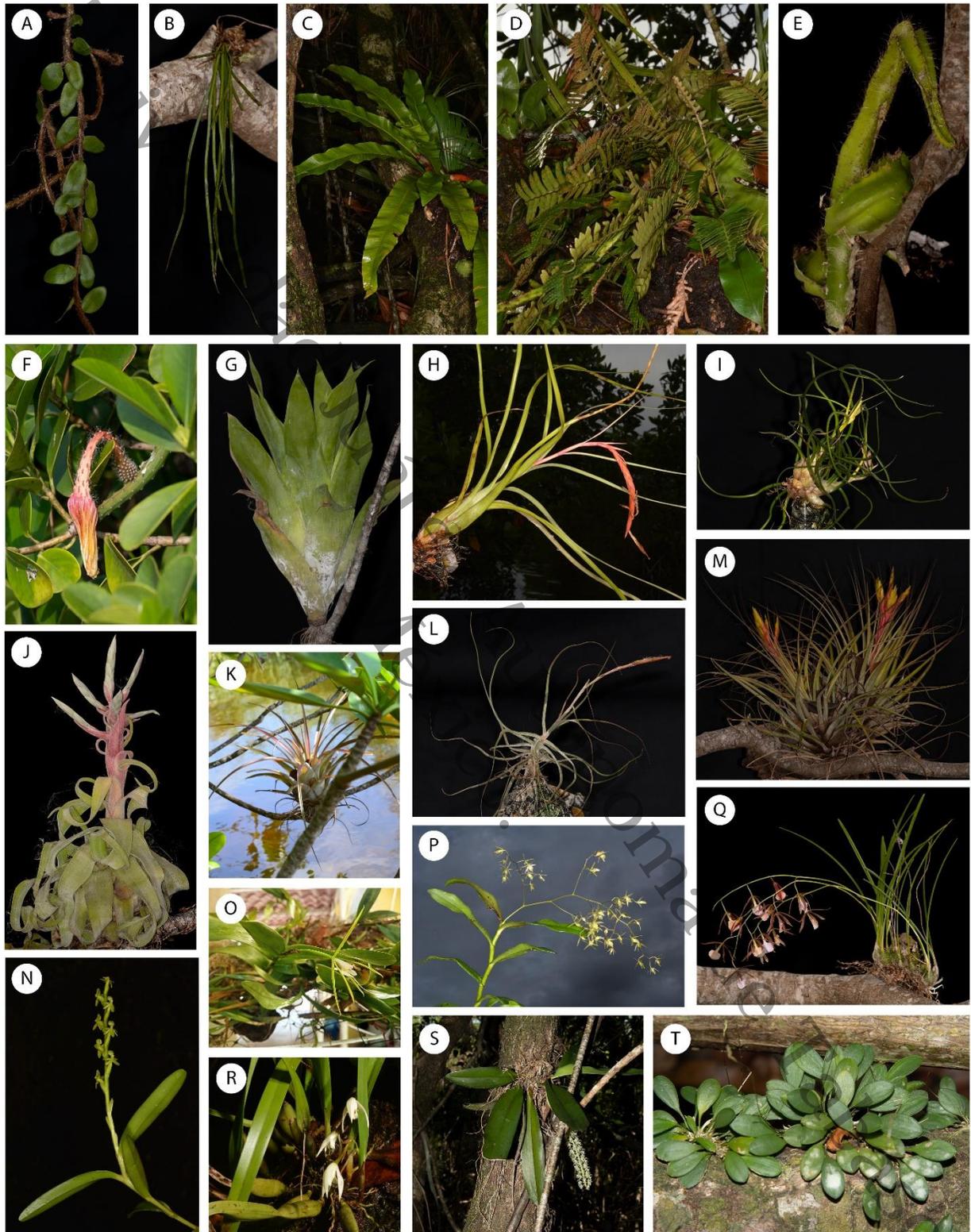


Figura 3. Especies de epífitas vasculares registradas en el manglar interior de la laguna El Cacahuate, Tenosique, Tabasco: A) *Microgramma nitida*, B) *Vittaria lineata*, C) *Asplenium serratum*, D) *Polypodium polypodioides*, E) *Deamia testudo*, F) *Selenicereus grandiflorus*, G) *Catopsis morreniana*, H) *Tillandsia balbisiana*, I) *T. bulbosa*, J) *T. streptophylla*, K) *T. dasyliriifolia*, L) *T. schiedeana*, M) *T. fasciculata*, N) *Epidendrum cardiophorum*, O) *E. nocturnum*, P) *E. diffusum*, Q) *Encyclia bractescens*, R) *Nidema boothi*, S) *Notylia barkerii* y T) *Specklinia grobyi*. Fotografías por Jesús Rodríguez y Neil Morales.

*Similitud entre las comunidades epífitas de manglares y selvas.* La revisión de los listados florísticos permitió recopilar un total de 126 especies epífitas de los diferentes sitios con vegetación de manglar costero, manglar interior, selvas y bosque perturbado dentro del área de búsqueda seleccionada (Apéndice 1). Los sitios de selva tropical con mayor número de especies epífitas fueron la selva alta perennifolia de Tenosique (SAP Ten, 53 especies), la vegetación ribereña del Río san Pedro (S-M RSPM, 52), la selva mediana perennifolia de Macuspana (SMP Macus, 45), el manglar interior de la laguna El Cacahuate (MI Cacahuate, 28) y el manglar costero de Centla (MC Centla, 25). Mientras que en el resto de los sitios el número de especies epífitas fluctuó de 4-16, registrándose 14 especies en los manglares costeros de Campeche y Paraíso (MC Camp, MC Paraíso, Apéndice 1).

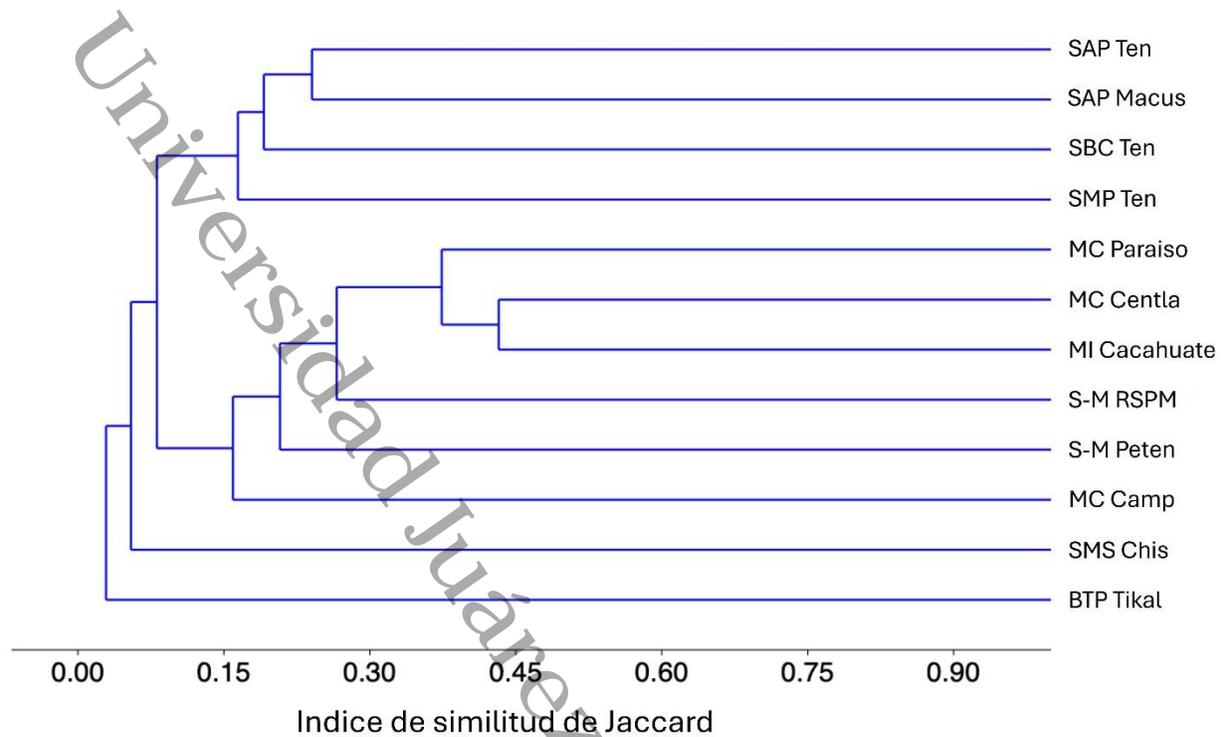


Figura 4. Dendrograma de similitud entre las comunidades de epífitas vasculares del manglar de la Laguna El Cacahuate, los listados obtenidos para diferentes sitios de Tabasco, Campeche y Guatemala. Descripción de los acrónimos en la sección Materiales y métodos.

El análisis de agrupamiento (Fig. 4) separó claramente cuatro grupos (a un nivel de similitud de 0.15). Dos grupos mostraron una sola localidad: el bosque tropical perturbado de Tikal (BTP Tikal) y la selva mediana subperennifolia de Chiapas (SMS Chis) respectivamente. Los otros dos grupos contienen varias localidades. El primero está conformado por diferentes tipos de selva de Tabasco (SAP Ten, SAP Macus, SBC Ten, SMP Ten); mientras que el segundo grupo incluye las localidades con vegetación acuática: los manglares costeros (Camp, Paraiso y Centla) y la vegetación ribereña y de manglares interiores (S-M RSPM, S-M Peten, MI Cacahuate). En este

último grupo el manglar interior del Cacahuate muestra mayor similitud de especies epífitas con los manglares costeros de Centla ( $Ij = 0.43$ , 16 especies compartidas) y Paraíso ( $Ij = 0.35$ , 11 especies compartidas), a pesar de encontrarse a 194 y 220 km de distancia del Cacahuate, respectivamente. La vegetación ribereña de selva y manglar del Río San Pedro compartió un mayor número de especies (20) con el manglar del Cacahuate, pero la similitud fue ligeramente menor ( $Ij = 0.34$ ) aunque la distancia entre estos sitios es de 59 km. La menor similitud de la comunidad de epífitas de El Cacahuate se presentó con la selva mediana subperennifolia de Chiapas ( $Ij = 0.07$ ) y el bosque tropical perturbado del Tikal ( $Ij = 0.03$ ), con seis y dos especies en común, respectivamente; ambos sitios localizados a un poco más de 100 km del Cacahuate. El análisis de diversidad beta (Tabla 2) muestra que la zona de estudio presenta el menor grado de recambio de especies con los manglares costeros (Centla y Paraíso) y la vegetación ribereña de selva y manglar del río San Pedro ( $Cw = 0.40, 0.48$  y  $0.48$ ; respectivamente). En cambio, con el manglar costero de Campeche el grado de recambio es más alto ( $Cw 0.67$ ).

Tabla 2. Diversidad beta de epífitas vasculares entre los listados florísticos recopilados. Arriba de la diagonal indican el coeficiente de Whittaker para cada par de sitios. Abajo de la diagonal indican las especies compartidas entre sitios. La primera fila muestra las especies totales de cada localidad. La primera columna muestra las especies únicas para cada sitio. Descripción de los acrónimos en la sección Materiales y métodos.

	Totales	28	13	11	53	52	4	45	25	14	14	16	5
Únicas	Sitios	MI Cacahuate	SBC Ten	SMP Ten	SAP Ten	S-M RSPM	SMS Chis	SMP Macus	MC Centla	MC Paraíso	MC Camp	S-M Petén	BTP Tikal
0	MI Cacahuate	0	0.66	0.85	0.65	0.48	0.88	0.84	0.4	0.48	0.67	0.64	0.94
0	SBC Ten	7	0	0.75	0.64	0.82	0.88	0.72	0.84	0.85	0.93	1	1
0	SMP Ten	3	3	0	0.66	0.9	1	0.75	0.94	0.84	0.92	1	1
14	SAP Ten	14	12	11	0	0.68	0.96	0.61	0.82	0.82	0.88	0.91	0.93
14	S-M RSPM	21	6	3	17	0	0.89	0.69	0.61	0.67	0.82	0.74	0.89
1	SMS Chis	2	1	0	1	3	0	0.92	0.79	0.89	0.78	1	1
15	SMP Macus	5	7	7	19	15	2	0	0.83	0.93	0.93	1	1
3	MC Centla	16	3	1	7	15	3	6	0	0.44	0.59	0.66	0.93
1	MC Paraíso	11	2	2	6	11	1	2	11	0	0.71	0.6	0.89
5	MC Camp	7	1	1	4	6	2	2	7	4	0	0.87	1
4	S-M Petén	8	0	0	3	9	0	0	7	6	2	0	0.81
1	BTP Tikal	1	0	0	2	3	0	0	1	1	0	2	0

## Discusión

*Riqueza de epífitas vasculares en el manglar de la laguna El Cacahuate.* La comunidad de epífitas vasculares presente en la vegetación de manglar de la laguna El Cacahuate es una de las más ricas registradas a la fecha respecto a otros ecosistemas de manglar (28 especies). Los estudios anteriores indican la presencia de un menor número de especies en manglares costeros (Menéndez-Liguori 1976, Díaz-Jiménez 2007, Jiménez-López *et al.* 2017, Sousa & Colpo 2017, Jiménez-López *et al.* 2018, Rohani *et al.* 2020, Noguera-Savelli *et al.* 2021). Muchos de esos

trabajos no han tenido un muestreo extensivo o no han sido dirigidos específicamente a especies epífitas, solo los trabajos realizados por Jiménez-López y colaboradores (2017, 2018) en el manglar de la laguna El Cometa, Centla, Tabasco fueron específicos para epífitas donde registraron 25 especies. En contraste, los sitios con vegetación de selva en Tenosique y Macuspana, y la vegetación ribereña de selva y manglar del San Pedro Mártir, Tabasco tienen un mayor número de especies de epífitas que el manglar del Cacahuate.

La baja riqueza de epífitas en manglares costeros se ha asociado a condiciones ambientales adversas como altas temperaturas, bajas precipitaciones y el exceso de salinidad. Los árboles de mangle eliminan el exceso de sal a través de sus hojas (Mikolaev *et al.* 2016, Zotz & Reuter 2009). Por lo que grandes cantidades de sal pueden llegar a acumularse en raíces y las hojas arrojadas de algunas epífitas vasculares (*v.gr.* orquídeas y bromelias) por la materia orgánica y el agua que caen de las copas. La sal disminuye el potencial osmótico de las células de las epífitas, lo que reduce su supervivencia, sobre todo de aquellas especies que no poseen adaptaciones para desarrollarse en condiciones de estrés hídrico (Benzing 2000, Zotz & Reuter 2009). Sin embargo, Gómez & Winkler (1991) sugieren que la alta precipitación en algunas zonas costeras puede diluir la alta salinidad, lo que puede permitir la existencia de algunas epífitas no xerófitas. El manglar de la laguna El Cacahuate presenta un ambiente menos estresante que el de los manglares de la zona costera, al ubicarse en un cuerpo de agua dulce y estar en una zona de alta precipitación (media anual de 2300 mm) y temperaturas cálidas (media anual de 26° C) (Geofolio 2023). Estas condiciones parecen ser favorables al gran número de especies de orquídeas, bromelias y helechos presentes en este sitio. Estudios ecofisiológicos específicos de las especies de epífitas compartidas y no compartidas entre este manglar interior y

los manglares costeros, permitirán entender mejor los factores que limitan y favorecen la distribución de las epífitas en estos manglares.

*Similitud entre las comunidades epífitas de la laguna El Cacahuate, el manglar costero y vegetaciones adyacentes.* Por la cercanía de la sierra de Tenosique (ca. 32 km), se esperaba que la zona de estudio mostrase mayor similitud en su composición de epífitas con las selvas de los alrededores (SAP, SMS, SBC). Debido a la estructura y anatomía de las semillas de muchas epífitas vasculares, procesos de colonización y recolonización de epífitas vasculares pueden ser frecuentes entre sitios cercanos (Toledo-Aceves *et al.* 2012; Chilapa-Galván *et al.* 2017). Sin embargo, la mayor similitud del manglar del Cacahuate se observó con las comunidades epífitas de los manglares costeros de Centla y Paraíso (que se ubican a 194-200 km) y la vegetación ribereña del Río San Pedro (ca. 59 km). Estos tres sitios comparten con el manglar interior del Cacahuate cinco especies de bromelias, dos de orquídeas y dos de cactáceas (Apéndice 1). Lo anterior permite plantear al menos dos hipótesis: 1) La primera sugiere que cuando el mar incursionó hace 120 mil años, no solo se dispersaron y establecieron individuos de *Rhizophora mangle* sobre los márgenes del río San Pedro y la laguna el Cacahuate, sino que este proceso fue acompañado con otras especies costeras, entre ellas algunas de las epífitas de afinidad costera que se registraron en el área de estudio. 2) La segunda apunta a que la presencia de estas epífitas con distribución costera puede deberse a procesos de dispersión contemporáneos. Se ha documentado que después de 30 años de haber reforestado un canal artificial, cerca del 50% de las especies de epífitas originales registradas en un canal natural recolonizaron los mangles juveniles del canal artificial (Kupec 2018). Lo anterior indica que las epífitas pudieron tener (y posiblemente aún

tienen) eventos de dispersión y colonización escalonados a lo largo de la vegetación de mangle establecida en el río San Pedro, aunque también puede suceder eventos de dispersión de las semillas a gran distancia (Schurr *et al.* 2009). Estos dos procesos pueden ser muy exitosos en función del número de propágulos, la disponibilidad de hábitat (Rodríguez-Romero *et al.* 2011), y las características morfoanatómicas de las semillas (Arditti & Ghani 2000; Chilpa-Galván *et al.* 2018). Por ejemplo, algunos grupos de helechos (Aspleniaceae, Polypodiaceae y Pteridaceae) poseen esporas muy pequeñas que se propagan con facilidad a grandes distancias (Martínez-Salas & Ramos 2014; Perrie *et al.* 2010; Shepherd *et al.* 2009); los frutos de las orquídeas (Orchidaceae) poseen millones de semillas cilíndricas, a veces aladas, de pocas micras y con peso no mayor a 22 microgramos (Arditti & Ghani 2000; Menchaca-García & Moreno-Martínez 2011) que les permite dispersarse hasta 2,000 km; mientras que las bromelias (Bromeliaceae, subfam. *Tillandsoides*) presentan semillas con apéndices plumosos que favorecen su desplazamiento a través del viento y permite su adherencia a las superficies de las cortezas (Mondragón-Chaparro *et al.* 2011; Einzmann & Zotz 2017), y algunas otras especies son dispersadas por aves (*v.gr.*, *Aechmea bracteata*). Futuros estudios genéticos permitirán conocer las relaciones y cercanía genética de los individuos de las especies epífitas compartidas entre el manglar interior de El Cacahuate y los manglares costeros de Tabasco, principalmente en aquellas especies que poseen un amplio rango de distribución.

### **Agradecimientos**

A la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco por el financiamiento a través del Proyecto “Biodiversidad y conservación de los manglares interiores del río San Pedro Mártir como

elementos para Desarrollo Sostenible en Balancán y Tenosique Tabasco, México” (No. 20220327). Al Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación, A.C. y a Mares Mexicanos por el financiamiento parcial del trabajo de campo. Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por la beca otorgada al primer autor. Al herbario UJAT por el acceso de sus instalaciones y las facilidades otorgadas durante la fase de gabinete. A M. Ferrer, J. Rodríguez y E. López por su ayuda en el trabajo de campo. Gracias especiales a W. Miss y su familia por la hospitalidad y facilitarnos el acceso al sitio de estudio. A S. Morales, C. Rodríguez e I. Morales por facilitar el transporte al sitio de estudio. A la Mtra. F. Jiménez H. y al Dr. R. Adams por la revisión de los primeros borradores.

### Literatura citada

- Aburto-Oropeza O, Burelo-Ramos CM, Ezcurra E, Ezcurra P, Henriquez CL, Vanderplank S, Zapata F. 2021. Relict inland mangrove ecosystem reveals Last Interglacial sea levels. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **118**: 1-8. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.2024518118>
- Aceves-Navarro LA, Rivera-Hernández B. 2019. Clima. En: Cruz Angón A. eds. *La Biodiversidad del estado de Tabasco. Estudio de Estado. Vol. II*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. pp. 123-132. ISBN: 978-607-8328-19-5
- Aksornkoae S. 1993. *Ecology and Management of Mangroves*. Bangkok, Thailand. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. ISBN: 2-8317-0165-1 <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/WTL-024.pdf> (consultado en marzo 2023).

Alderete-Chávez A, Capello-García S. 1988. *Orquídeas de Tabasco*. México. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Instituto de Cultura de Tabasco, Villahermosa. ISBN: 968-889-138-X

Ames O, Correll DS. 1985. *Orchids of Guatemala and Belize*. Nueva York. Dover Publications, Inc. ISBN: 0486248348

Arditti J, Ghani AKA. 2000. Tansley review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist* **145**: 367-421. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x>

Benzing DH. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge. Cambridge University Press. ISBN: 9780521430319

Beutelspacher CR. 2011. *Guía de orquídeas de Chiapas*. Chiapas, México. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. ISBN: 978-607-7510-66-6

BHL [Biodiversity Heritage Library]. 2022. [www.biodiversitylibrary.org](http://www.biodiversitylibrary.org) (consultado en junio 2023)

Campos Díaz MJ, Burelo Ramos CM, Arias S. 2020. La familia Cactaceae en Tabasco, México. *Acta Botánica Mexicana*. **127**: e1635. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1635>

Carmona-Díaz G, Hernández-Carmona S, Morales-Mávil JE, Hernández-Salazar LT, García-Orduña F. 2014. Contribución al conocimiento ecológico de la epífita vascular *Aechmea bracteata* (Bromeliaceae) en el manglar de Sontecomapan, Catemaco, Veracruz, México. *Revista Biológico Agropecuario Tuxpan* **2**: 816-821. <https://biblat.unam.mx/hevila/RevistabiologicoagropecuariaTuxpan/2014/no4/13.pdf>

(consultado en marzo 2023)

- Ceja-Romero J, Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, García-Cruz J, Mendoza-Ruiz A, Pérez-García B. 2008. Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias* **1**: 34-41. <https://www.redalyc.org/pdf/644/64411463006.pdf#:~:text=Un%20componente%20importante%20dentro%20de%20algunas%20de%20estas,la%20biodiversidad%20de%20las%20comunidades%20donde%20se%20encuentran> (consultado en enero 2024)
- Chilpa-Galván N, Márquez-Guzmán J, Zotz G, Echevarría-Machado I, Andrade JL, Espadas-Manrique C, Reyes-García C. 2018. Seed traits favouring dispersal and establishment of six epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae) species. *Seed Science Research* **28**: 349-359. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258518000247>
- CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. 2013. La biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Gobierno del Estado de Chiapas. México. ISBN: 978-607-7607-98-4
- CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. 2019. La biodiversidad en Tabasco. Estudio de Estado. CONABIO, México. <https://bioteca.biodiversidad.gob.mx/janium/Documentos/14868.pdf> (consultado en septiembre 2023).
- CONAP [Consejo Nacional de Áreas Protegidas]. 2010. *Guía de Reconocimiento del Género Tillandsia de Guatemala*. 1ra Ed. Guatemala. <https://www.caftadr-environment.org/wp-content/uploads/2016/04/guia-de-Reconocimiento-de-Tillandsia-2.pdf> (consultado en marzo 2023).
- CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2015. Área de protección de flora y fauna Cañon del Usumacinta. SEMARNAT, CONANP. 2010 p.

[https://www.conanp.gob.mx/que\\_hacemos/pdf/programas\\_manejo/2015/Canon\\_del\\_Usumacinta.pdf](https://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/pdf/programas_manejo/2015/Canon_del_Usumacinta.pdf) (consultado en marzo 2024).

CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2023. *Estudio Previo Justificativo para el establecimiento del Área Natural Protegida Reserva de la Biósfera Wanha*. Tabasco, México. 232 páginas. Incluyendo 4 anexos. <https://www.conanp.gob.mx/pdf/separata/EPJ-RB-Wanha.pdf> (consultado en septiembre 2023).

Davidse G, Sousa-Sánchez M, Chater AO. 1994. Alismataceae a Cyperaceae. En: Davidse G, eds. *Flora Mesoamericana*. 6: I–XVI. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 1–543. ISBN: 9683633102

Díaz-Jiménez P. 2007. Flora epífita de los manglares de Tabasco, México. *Kuxulkab'* XIII: 11-17. ISSN: 1665-0514

Einzmann HJR, Zotz G. 2017. Dispersal and establishment of vascular epiphytes in human-modified landscapes. *AoB Plants* 9: plx052. DOI: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plx052>

Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, Ramírez-Morillo I, Holst B, Luther H, Till W. 2004. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana* 25: 33-86. DOI: <https://doi.org/10.2307/41760147>

Flores-Palacios A, García-Franco JG. 2006. The relationship between tree size and epiphyte richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* 33: 323-330. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01382.x>

Geofolio 2023. <https://geofolio.org/f/140105265> (consultado en noviembre 2023).

- Gómez MA, Winkler S. 1991. Bromelias en manglares del Pacífico de Guatemala. *Revista de Biología Tropical* **39**: 207-214. DOI: <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/24862/25074>
- Goode LK, Allen ME. 2009. Seed germination conditions and implications for establishment of an epiphyte, *Aechmea bracteata* (Bromeliaceae). *Plant Ecology* **204**: 179-188. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-009-9582-7>
- Granados-Sánchez D, López-Ríos GF, Hernández-García MÁ, Sánchez-González A. 2003. Ecología de las plantas epífitas. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **9**: 101-111. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=62913142001> (consultado en marzo 2023)
- Gutiérrez-Báez C. 2004. Listado florístico del norte de Chiapas: Catazajá y límites con Palenque. *Polibotánica* **17**: 107-124. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=62101707> (consultado en marzo 2023)
- Hágsater E, Soto-Arenas GA, Salazar GA, Jiménez-Machorro R, López-Rosas MA, Dressler RL. 2005. *Orchids of Mexico*. Instituto Chinoín, Ciudad de México. ISBN: 978-9687889078
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* **4**: 9. <https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past/>
- Hellmuth N, D'Angelo-Jerez S. 2022. Epífitas en una de las ceibas gigantes más populares de Tikal. Plantas que crecen en las ramas y extremidades de los árboles. FLAAR (USA) & FLAAR Mesoamérica (Guatemala). <https://flaar-mesoamerica.org/wp-content/uploads/2023/01/PANAT-epiphytes-giant-Ceiba-Jul-20-2022-SJ-Sep-2022-espanol-PM-Nov-2022.pdf> (consultado en octubre 2023).

- Hernández-Sastre J, Jiménez-Pérez NC, Guadarrama-Olivera MA. 2014. *Diversidad y estructura vertical de la comunidad de epífitas vasculares del Ejido Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique, Tabasco*. Tesis. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. México.
- Hietz P, Hietz-Seifert U. 1994. *Epífitas de Veracruz: Guía ilustrada para las regiones de Xalapa y Los Tuxtlas, Veracruz*. Instituto de Ecología, A.C. 1ra. Ed. ISBN: 968-7213-60-4
- IUCN [International Union for Conservation of Nature]. 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-3. <https://www.iucnredlist.org> (consultado en noviembre 2023).
- Jiménez-López DA, Roblero-Vélasco R de J, Martínez-Meléndez N, Ocampo G, Gallardo-Cruz JA. 2017. Relación entre variables del forófito y la riqueza de epífitas vasculares en los Pantanos de Centla, Tabasco, México. *Acta Botánica Mexicana* **121**: 125-137. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm121.2017.1179>
- Jiménez-López DA, Peralta-Carreta C, Solórzano JV, Cervantes-Jiménez GL, Domínguez-Vázquez MA. 2018. A checklist of vascular epiphytes of El Cometa Lagoon, Pantanos de Centla Biosphere Reserve, México. *Journal of Threatened Taxa* **10**: 12589-12597. DOI: <https://doi.org/10.11609/jott.3794.10.11.12589-12597>
- Kelly DL, O'Donovan G, Feehan J, Murphy S, Drangeid SO, Marcano-Berti L. 2004. The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: Patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology* **20**: 643-666. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467404001671>
- Krömer T, García-Franco JG, Toledo-Aceves T. 2014. Epífitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. En: González-Zuarth CA, Eds. *Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental*. Instituto Nacional de

Ecología y Cambio Climático (INECC) - El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). México, D.F. y Campeche, México. pp. 606-623. ISBN 978-607-8429-05-9 (edición digital)

Krömer T, Gradstein SR, Acebey A. 2007. Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 42: 23-33. <http://www.scielo.org.bo/pdf/reb/v42n1/v42n1a03.pdf> (consultado en enero 2024)

Krömer T, Gradstein SR. 2016. Vascular epiphytes. En: Larsen TH Ed. *Core Standardized Methods for Rapid Biological Field Assessment*. Conservation International, Arlington, VA. pp. 25-36. ISBN: 978-1-934151-96-9

Kupec A. 2018. The Comparison of Vascular Epiphytes Diversity Related to their Occurrence in Natural and Artificial Mangrove Channels, Greenfields, Eastern Coast of Nicaragua. En: Sharma S, ed. *Mangrove Ecosystem Ecology and Function*. IntechOpen. DOI: <https://doi.org/10.5772/intechopen.79133>. <https://www.intechopen.com/chapters/62328> (consultado noviembre 2021)

Leal M, Spalding MD, eds. 2021. The State of the World's Mangroves 2021. Global Mangrove Alliance. [https://www.mangrovealliance.org/wp-content/uploads/2022/09/The-State-of-the-Worlds-Mangroves-Report\\_2022.pdf](https://www.mangrovealliance.org/wp-content/uploads/2022/09/The-State-of-the-Worlds-Mangroves-Report_2022.pdf) (consultado en marzo 2023).

López-Gómez D. 2014. *Efecto de borde sobre la biodiversidad de orquídeas epífitas en el Parque Estatal de Agua Blanca, Macuspana, Tabasco, México*. Tesis de Maestría. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.

Lot A, Chiang F (Comp.). 1986. *Manual de Herbario, administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos*. México, D.F. Consejo Nacional de la Flora de México.

- Lugo AE. 1981. The inland mangroves of Inagua. *Journal of Natural History* **15**: 845-852. DOI: <https://doi.org/10.1080/00222938100770611>
- Martínez-Meléndez N, Martínez-Camilo R, Pérez-Farrera MA, Martínez-Meléndez J. 2011. *Las epífitas de la Reserva El Triunfo, Chiapas. Guía ilustrada de las especies más notables*. Colección Jaguar, UNICACH. Chiapas, México. ISBN: 978-607-7510-94-9
- Martínez-Salas E, Ramos CH. 2014. Biodiversidad de Pteridophyta en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: S110-S113. DOI: <https://doi.org/10.755/rmb.31827>
- Martínez-Sánchez A, Galindo-Alcántara A, Ruiz-Acosta SC, Morales-Hernández A. 2008. *Evaluación y gestión de la microcuenca del río San Pedro en el estado de Tabasco, México*. Semana de Divulgación y Video Científico. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. [https://archivos.ujat.mx/dip/divulgacion%20y%20video%20cientifico%202008/DACBIOL/A](https://archivos.ujat.mx/dip/divulgacion%20y%20video%20cientifico%202008/DACBIOL/A%20MartinezS.pdf) [MartinezS.pdf](https://archivos.ujat.mx/dip/divulgacion%20y%20video%20cientifico%202008/DACBIOL/A%20MartinezS.pdf) (consultado en julio 2023).
- Melgar W. 2003. *Estado de la diversidad biológica de los árboles y bosques de Guatemala*. Documentos de Trabajo: Recursos Genéticos Forestales. FGR/53S Servicio de Desarrollo de Recursos Forestales, Dirección de Recursos Forestales, FAO, Roma. <https://www.fao.org/3/j0605s/j0605s00.htm> (consultado en octubre 2023).
- Menchaca-García RA, Morano-Martínez D. 2011. *Manual para la propagación de orquídeas*. Comisión Nacional Forestal, SEMARNAT. Jalisco, México. <http://www.conafor.gob.mx:8080/biblioteca/ver.aspx?articulo=462> (consultado en marzo 2023)

- Menéndez-Liguori F. 1976. *Los manglares de la laguna de Sontecomapan los Tuxtlas, Ver.: Estudio florístico-ecológico*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. <https://repositorio.unam.mx/contenidos/219059> (consultado en marzo 2023)
- Mickel JT, Smith AR. 2004. The Pteridophytes of Mexico. *Memories of the New York Botanical Garden* **88**: 1-1054. ISBN: 0-89327-488-7
- Mikolaev, YO, Bernal ES, Baños JB, Escobar MO, Hernández JG. 2016. Saline year-gradients in the Lagoon “La Salina,” Tonameca, Oaxaca, Mexico: Effects on growth of mangrove biotope. *Water, Air, & Soil Pollution* **227**: 426. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11270-016-3133-3>
- Mondragón-Chaparro DM, Ramírez IM, Flores MM, García Franco JG. 2011. *La Familia Bromeliaceae en México*. México-Texcoco, Universidad Autónoma de Chapingo, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas. ISBN: 978-607-12-0200-0
- Morales-Damián A. 2012. *Inventario de orquídeas del Ejido Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique, Tabasco*. Tesis de Licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Noguera-Savelli E, Pacheco-Pizano J, Cetzal-Ix W. 2021. Epífitas del fragmento de manglar de la UMA Nohan, Carmen, Campeche, México. *Desde el Herbario CICY* **13**: 136-142. [https://www.cicy.mx/Documentos/CICY/Desde\\_Herbario/2021/2021-07-08-Noguera-Savelli-et-al.-Epifitas-del-fragmento-de-manglar.pdf](https://www.cicy.mx/Documentos/CICY/Desde_Herbario/2021/2021-07-08-Noguera-Savelli-et-al.-Epifitas-del-fragmento-de-manglar.pdf) (consultado en enero 2024)
- Noguera-Savelli E, Cetzal-Ix W. 2014. Revisión e integración del conocimiento de las Orchidaceae de Tabasco, México. *Botanical Sciences* **92**: 519-540. DOI: <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.117>

- Palma-López DJ, Jiménez Ramírez R, Zavala-Cruz J, Bautista-Zúñiga F, Gavi Reyes F, Palma-Cancino DY. 2017. Actualización de la clasificación de suelos de Tabasco, México. *Agroproductividad* **10**: 29-35. DOI: <https://core.ac.uk/download/pdf/249319925.pdf>
- Patel P. 2014. Inland mangroves of the world. *Current Science* **7**: 1094 <https://www.currentscience.ac.in/Volumes/107/07/1094.pdf> (consultado en marzo 2024)
- Patel P, Agoramoorthy G. 2012. India's Rare Inland Mangroves Deserve Protection. *Environmental Science & Technology* **46**: 4261-4262. DOI: <https://doi.org/10.1021/es301062v>
- Perrie LR, Ohlsen DJ, Shepherd LD, Garrett M, Brownsey PJ, Bayly MJ. 2010. Tasmanian and Victorian populations of the fern *Asplenium hookerianum* result from independent dispersal from New Zealand. *Australian Systematic Botany* **23**: 387-392. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/SB10028>
- Rahman MS, Hossain GM, Khan SA, Uddin SN. 2015. An annotated checklist of the vascular plants of Sundarban Mangrove Forest of Bangladesh. *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy* **22**: 17-41. DOI: <https://doi.org/10.3329/bjpt.v22i1.23862>
- Rodríguez Romero ML, Zavala-Hurtado JA, Pacheco L. 2011. Presencia, abundancia y estrategias reproductivas de helechos en áreas alteradas de la Sierra Nevada, México. *Revista de Biología Tropical* **59**: 417-433. DOI: [https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442011000100036](https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442011000100036)
- Rohani S, Lee FL, Yusoff AS. 2020. Diversity and vertical distribution of vascular epiphytes on a Malaysian Mangrove Island. *Biotropia* **27**: 134-142. DOI: <https://doi.org/10.11598/btb.2020.27.2.1182>

- Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* **35**: 25-44. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm35.1996.955>
- Schurr FM, Spriegel O, Steinitz O, Trakhtenbrot A, Tsoar A, Nathan R. 2009. Long-distance seed dispersal. *Annual Plant Review* **38**: 204-237. DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/9781444314557.ch6>
- SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. 2da Sección, 30 de diciembre de 2010. (consultado en agosto 2023).
- SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2023. Edicto: Reserva de la Biosfera la región denominada Wanha, ubicada en los municipios de Balancán y Tenosique, en el estado de Tabasco, México. *Diario Oficial de la Federación*. 9 de agosto de 2023. [https://dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5698495&fecha=15/08/2023#gsc.tab=0](https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5698495&fecha=15/08/2023#gsc.tab=0) (consultado en agosto 2023).
- Shepherd LD, De Lange PJ, Perrie LR. 2009. Multiple colonizations of a remote oceanic archipelago by one species: how common is long-distance dispersal? *Journal of Biogeography* **36**: 1972-1977. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02120.x>
- Sousa M, Colpo KD. 2017. Diversity and distribution of epiphytic bromeliads in a Brazilian subtropical mangrove. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **89**: 1085-1093. DOI: <https://doi.org/10.1590/0001-3765201720160702>

- Stoddart DR, Bryan GW, Gibbs PE. 1973. Inland mangroves and water chemistry, Barbuda, West Indies. *Journal of Natural History* **7**: 33-46. DOI: <https://doi.org/10.1080/00222937300770031>
- Taylor FJ. 1986. Mangroves in freshwater. *Blumea* **31**: 271-272. <https://repository.naturalis.nl/pub/526099/BLUM1986031002002.pdf> (consultado en marzo 2023)
- Thiers B. 2021. Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. USA: New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih> (consultado en marzo 2024)
- Toledo-Aceves T, García-Franco JG, Hernández-Rojas A, MacMillan K. 2012. Recolonization of vascular epiphytes in a shade coffee agrosystems. *Applied Vegetation Science* **15**: 99-107. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01140.x>
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <<https://tropicos.org>> © 2023 Missouri Botanical Garden - 4344 Shaw Boulevard - Saint Louis, Missouri 63110. (consultado en Enero-Julio 2023)
- Woodroffe CD. 1988. Relict mangrove stand on Last Interglacial terrace, Christmas Island, Indian Ocean. *Journal of Tropical Ecology* **4**: 1-17. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400002431>
- Zotz G. 2016. Physiological ecology. En: Zotz G. ed. *Plants on plants - The biology of vascular epiphytes*. Springer. Cham, Switzerland. pp. 95-137. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-39237-0>
- Zotz G, Reuter N. 2009. The effect of exposure to sea water on germination and vegetative growth of an epiphytic bromeliad. *Journal of Tropical Ecology* **25**: 311-319. <https://doi.org/10.1017/S0266467409006014>

Zotz G, Weigelt P, Kessler M, Kreft H, Taylor A. 2021. EpiList 1.0: a global checklist of vascular epiphytes. *Ecology* **102**: e03326. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.3326>

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.

## Apéndices

Apéndice 1. Listado de especies epífitas vasculares (excluyendo hemiepífitas) registradas en el manglar interior de la laguna El Cacahuate (MI Cacahuate) y especies obtenidas de la revisión de literatura de estudios florísticos en un radio de 220 km. Se indica el tipo de vegetación y las referencias de donde se obtuvo la información. Manglares costeros de Tabasco (MC Paraíso: municipios de Cárdenas, Centla, Comalcalco y Paraíso, Díaz-Jiménez 2007; MC Centla: laguna El Cometa, Centla, Jiménez-López *et al.* 2017, Jiménez-López *et al.* 2018); Manglares costeros de Campeche (MC Camp: UMA Nohan, Cd. del Carmen, Noguera-Savelli *et al.* 2021); Selva alta perennifolia (SAP Ten: Tenosique, Tabasco: Hernández-Sastré *et al.* 2014); Selva mediana perennifolia (SMP Ten: Tenosique, Tabasco, Morales-Damián 2012; SMP Macus: Macuspana, Tabasco, López-Gómez 2014); Selva mediana subperennifolia (SMS Chis: Catazajá, Chiapas, Gutiérrez-Báez 2004) y selva baja caducifolia (SBC Ten: Tenosique, Tabasco, Morales-Damián 2012); Vegetación ribereña del río San Pedro Mártir que comprende selva alta, mediana y baja perennifolias e individuos de *R. mangle* (S-M RSPM: Aburo-Oropeza *et al.* 2021); Bosque tropical perturbado (BTP Tikal: Parque Nacional Tikal, Hellmuth & D'Angelo-Jerez 2022); Selva y *R. mangle* de la zona de El Petén (S-M Petén, CONAP 2010). Los tipos de vegetación se basan en las clasificaciones de CONABIO (2013, 2019) para Chiapas y Tabasco, México, y Melgar (2003) y CONAP (2010) para Tikal y El Petén, Guatemala.

Familia	Especies /Sitios												
		MI Cacahuate	SBC Ten	SMP Ten	SAP Ten	S-M RSPM	SMS Chis	SMP Macus	MC Centla	MC Paraíso	MC Camp	S-M Petén	BTP Tikal
Aspleniaceae	<i>Asplenium auritum</i> Sw.				x								
	<i>Asplenium serratum</i> L.	x			x								
Bromeliaceae	<i>Aechmea bracteata</i> (Sw.) Griseb.	x			x	x			x	x	x		
	<i>Aechmea mexicana</i> Baker					x							
	<i>Aechmea tillandsioides</i> (Mart. ex Schult. & Schult.f.) Baker					x							
	<i>Billbergia viridiflora</i> H.Wendl.					x							
	<i>Catopsis morreniana</i> Mez	x				x							
	<i>Catopsis nutans</i> (Sw.) Griseb.				x								
	<i>Tillandsia anceps</i> G. Lodd.												x
	<i>Tillandsia balbisiana</i> Schult. & Schult.f.	x			x	x			x	x			x
	<i>Tillandsia brachycaulos</i> Schldtl.	x				x			x	x			x
	<i>Tillandsia bulbosa</i> Hook.	x				x			x	x			x

Familia	Especies /Sitios	MI Cacahuatate	SBC Ten	SMP Ten	SAP Ten	S-M RSPM	SMS Chris	SMP Macus	MC Centla	MC Paraiso	MC Camp	S-M Petén	BTP Tikal
	<i>Tillandsia chlorophylla</i> L. B. Smith											x	
	<i>Tillandsia dasytirofolia</i> Baker	x							x		x	x	
	<i>Tillandsia fasciculata</i> Sw.	x				x			x			x	
	<i>Tillandsia festucoides</i> Brongn. Ex Mez					x						x	
	<i>Tillandsia filifolia</i> Schldtl. & Cham.				x							x	
	<i>Tillandsia ionantha</i> Planch									x			
	<i>Tillandsia juncea</i> (Ruiz & Pav.) Poir.	x				x						x	x
	<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.					x							
	<i>Tillandsia polystachia</i> (L.) L.											x	
	<i>Tillandsia pseudobaileyi</i> C.S. Gardner										x		
	<i>Tillandsia pruinosa</i> Sw.											x	
	<i>Tillandsia schiedeana</i> Steud.	x			x	x				x		x	
	<i>Tillandsia streptophylla</i> Scheidw. Ex E.Morren	x				x			x	x	x	x	
	<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.					x			x	x		x	x
	<i>Tillandsia valenzuelana</i> A. Rich											x	
Cactaceae	<i>Deamia testudo</i> (Karw. Ex Zucc.) Britton & Rose	x			x	x			x	x	x		
	<i>Pseudorhypsalis ramulosa</i> (Salm-Dyck) Barthlott				x								
	<i>Epiphyllum crenatum</i> (Lindl.) G.Don					x							
	<i>Epiphyllum hookeri</i> Haw.								x		x		
	<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw.				x	x							x
	<i>Rhypsalis baccifera</i> (J.S. Muell.) Steam				x								x
	<i>Selenicereus donkelaarii</i> (Salm-Dick) Britton & Rose										x		
	<i>Selenicereus grandiflorus</i> (L.) Britton & Rose	x				x			x	x			
	<i>Selenicereus undatus</i> (Haw.) D.R. Hunt												x
Gesneriaceae	<i>Columnea schiedeana</i> Schldtl.				x								
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes collariatum</i> Bosch				x								
Lycopodiaceae	<i>Huperzia dichotoma</i> (Jacq.) Trevis.				x								
Orchidaceae	<i>Acianthera hondurensis</i> (Ames) Pridgeon & M. W. Chase				x	x							
	<i>Brassavola nodosa</i> (L.) Lindl.								x	x			
	<i>Brassia caudata</i> (L.) Lindl.			x	x								
	<i>Brassia maculata</i> R. Br.			x	x								
	<i>Camaridium pulchrum</i> Schltr.				x			x					
	<i>Campylocentrum micranthum</i> (Lindl.) Maury							x	x				
	<i>Catasetum integerrimum</i> Hook.	x	x	x	x	x		x	x	x			
	<i>Chysis bractescens</i> Lindl.			x	x			x					

Familia	Especies /Sitios	MI Cacahuatate	SBC Ten	SMP Ten	SAP Ten	S-M RSPM	SMS Chis	SMP Macus	MC Centla	MC Paraiso	MC Camp	S-M Petén	BTP Tikal
	<i>Coelia triptera</i> (Sm.) G. Don ex Steud.			x	x			x					
	<i>Cohniella ascendens</i> (Lindl.) Christenson	x	x		x	x	x	x	x				
	<i>Cohniella cosymbephorum</i> (C. Morren) R. Jiménez & Carnevali								x				
	<i>Cohniella lindenii</i> (Brongn.) M.W.Chase & N.H.Williams					x		x					
	<i>Cohniella luridum</i> (Lindl.) M.W. Chase & N.H. Williams			x	x			x					
	<i>Cohniella yucatanensis</i> Cetzal & Carnevali											x	
	<i>Coryanthes picturata</i> Rchb.f.					x		x					
	<i>Cynoches ventricosum</i> Bateman							x					
	<i>Dichaea muricatoides</i> Hamer & Garay				x								
	<i>Dichaea panamensis</i> Lindl.							x					
	<i>Encyclia alata</i> (Bateman) Schltr.					x		x	x				
	<i>Encyclia bractescens</i> (Lindl.) Hochne	x	x		x	x							
	<i>Encyclia guatemalensis</i> (Klotzsh) Dressler & G.E. Pollard											x	
	<i>Epidendrum anceps</i> Jacq.							x					
	<i>Epidendrum cardiophorum</i> Schltr.	x				x		x					
	<i>Epidendrum difforme</i> Jacq.					x		x					
	<i>Epidendrum diffusum</i> Sw.	x	x		x								
	<i>Epidendrum flexuosum</i> G. Mey.					x		x					
	<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	x		x	x	x						x	
	<i>Epidendrum stamfordianum</i> Bateman				x	x		x					
	<i>Gongora leucochila</i> Lem.				x			x					
	<i>Gongora unicolor</i> Rolfe					x							
	<i>Isochilus carnosiflorus</i> Lindl.				x	x		x					
	<i>Lophiaris lindenii</i> (Brongn.) Braem				x	x							
	<i>Lophiaris oerstedii</i> (Rchb. f.) R. Jiménez Carnevali & Dressler					x	x	x	x			x	
	<i>Lophiaris teaboana</i> R. Jiménez, Carnevali & Tapia Muñoz						x						
	<i>Lycaste aromatica</i> (Graham) Lindl.							x					
	<i>Maxillaria aciantha</i> Rchb. f.							x					
	<i>Maxillaria crassifolia</i> (Lindl.) Rchb. f.			x	x	x		x					
	<i>Maxillaria elatior</i> (Rchb. f.) Rchb. f.				x			x					
	<i>Maxillaria hedwigiae</i> Hamer & Dodson							x					
	<i>Maxillaria tenuifolia</i> Lindl.					x		x					
	<i>Maxillaria uncata</i> Lind.							x					
	<i>Maxillaria variabilis</i> Bateman ex Lindl.				x			x					
	<i>Myrmecophila christinae</i> var. <i>christinae</i> Carnevali & Gómez-Juárez											x	

Familia	Especies /Sitios	MI Cacahuatate	SBC Ten	SMP Ten	SAP Ten	S-M RSPM	SMS Chis	SMP Macus	MC Centla	MC Paraiso	MC Camp	S-M Petén	BTP Tikal
	<i>Myrmecophila tibicinis</i> (Bateman) Rolfe	x				x	x		x	x	x		
	<i>Nemaconia striata</i> (Lindl.) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas				x			x					
	<i>Nidema boothi</i> (Lindl.) Schltr.	x	x	x	x			x		x			
	<i>Notylia barkeri</i> Lindl.	x	x		x			x	x			x	
	<i>Notylia orbicularis</i> A.Rich.					x							
	<i>Oncidium sphacelatum</i> Lindl.	x	x		x	x		x					
	<i>Ornithocephalus inflexus</i> Lindl.		x					x					
	<i>Platystele minimiflora</i> (Schltr.) Garay							x					
	<i>Platythelys querceticola</i> (Lindl.) Garay				x								
	<i>Platystele stenostachya</i> (Rchb.f.) Garay							x					
	<i>Polystachya caracasana</i> Rchb.f.					x							
	<i>Polystachya cerea</i> Lindl.		x		x			x					
	<i>Prosthechea cochleata</i> (L.) W.E.Higgins		x		x	x							
	<i>Prosthechea boothiana</i> (Lindl.) W.E.Higgins								x				
	<i>Prosthechea livida</i> (Lindl.) W.E.Higgins					x							
	<i>Prosthechea pygmaea</i> (Hook.) W. E. Higgins							x					
	<i>Prosthechea radiata</i> (Lindl.) W. E. Higgins							x					
	<i>Restrepiella ophiocephala</i> (Lindl.) Garay & Dunst.							x					
	<i>Sarcinula brighamii</i> (S. Watson) Luer							x					
	<i>Scaphyglottis confusa</i> (Schltr.) Ames & Correll		x		x								
	<i>Sobralia decora</i> Bateman			x	x			x					
	<i>Sobralia fragrans</i> Lindl.				x								
	<i>Sobralia macrantha</i> Lindl.		x	x	x								
	<i>Specklinia grobyi</i> (Bateman ex Lindl.) F.Barros	x				x							
	<i>Specklinia picta</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W. Chase							x					
	<i>Specklinia pisinna</i> (Luer) Solano y Soto Arenas							x					
	<i>Stelis gracilis</i> Ames							x					
	<i>Tribulago tribuloides</i> (Sw.) Luer				x								
	<i>Trichosalpinx ciliaris</i> (Lindl.) Luer					x							
	<i>Trigonidium egertonianum</i> Bateman ex Lindl.		x		x	x		x					
	<i>Vanilla insignis</i> Ames	x				x							
Piperaceae	<i>Peperomia angustata</i> Kunth					x							
	<i>Peperomia cobana</i> C.DC.					x							
	<i>Peperomia glutinosa</i> Millsp.				x								

Familia	Especies /Sitios	MI Cacahuate	SBC Ten	SMP Ten	SAP Ten	S-M RSPM	SMS Chis	SMP Macus	MC Centla	MC Paraiso	MC Camp	S-M Petén	BTP Tikal
	<i>Peperomia obtusifolia</i> (L.) A.Dietr.					x							
	<i>Peperomia quadrifolia</i> (L.) Kunth				x								
	<i>Peperomia rotundifolia</i> (L.) Kunth				x								
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée				x								
	<i>Neurodium lanceolatum</i> (L.) Fée					x							
	<i>Microgramma nitida</i> (J. Sm.) A.R. Sm.	x							x				
	<i>Phlebodium decumanum</i> (Willd.) J. Sm.								x				
	<i>Polypodium polypodioides</i> (L.) Watt	x			x				x				
Pteridaceae	<i>Antrophyum ensiforme</i> Hook.				x								
	<i>Vittaria lineata</i> (L.) Sm.	x				x			x				

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. 75

## Nombre del manuscrito:

Estructura horizontal y vertical de la comunidad epífita vascular de un manglar interior de Tabasco, México.

## Autores:

Neil Ebeth Meled Morales-Rodríguez<sup>1</sup>, José G. García-Franco<sup>2</sup>, Carlos Manuel Burelo-Ramos<sup>1</sup>, y Octavio Aburto-Oropeza<sup>3</sup>

**Resumen:** Antecedentes: La distribución de las epífitas en los bosques tropicales es afectada por las características de los forófitos y las condiciones ambientales. Recientemente se descubrió un manglar interior donde se reportan 28 especies epífitas, pero se desconoce cómo se distribuyen en esta vegetación. Preguntas de investigación: ¿Cómo se distribuyen las epífitas vasculares en los gradientes horizontal y vertical de un manglar interior? ¿La altura y grosor del fuste de los forófitos o la temperatura y humedad del ambiente influyen en esta distribución? Objetos de estudio: Forófitos de *Rhizophora mangle*, comunidad de epífitas vasculares, y variables ambientales. Sitio y años de estudio: Manglar interior de la laguna El Cacahuate, Tenosique, Tabasco, México; latitud 17.299750°, longitud -91.086716°; monitoreo ambiental desde abril de 2022 a abril de 2023. Métodos: Se seleccionaron 50 árboles donde se registraron las epífitas vasculares y dos variables morfométricas. Se monitorearon dos variables ambientales del ecosistema. Con los registros de epífitas se determinó su estructura en los gradientes horizontal y vertical, se determinó su asociación con las variables morfométricas y se exploró si las condiciones ambientales mostraban diferencias entre gradientes. Resultados: Se registraron 3,973 individuos de 27 especies epífitas. Se observan sitios diferentes en riqueza y abundancia, reportándose los mayores números en los árboles ubicados sobre el margen de la laguna, al centro de la vegetación y en las raíces de los árboles. Las variables del forófito mostraron baja asociación con la riqueza y abundancia mientras que la humedad relativa mostró diferencias entre los estratos verticales. Conclusiones: En el Cacahuate se registró la mayor riqueza y abundancia de epífitas reportada hasta la fecha en ecosistemas con *R. mangle*. Las diferencias verticales de la humedad relativa, sumado a la arquitectura irregular de los forófitos y la radiación solar, son barreras para el establecimiento de ciertas especies hacia las zonas más expuestas del dosel.

**Palabras clave:** biodiversidad, ecología, laguna El Cacahuate, mangle rojo, zona núcleo.

**Institución de adscripción de cada autor:** <sup>1</sup>Laboratorio de Manglares Interiores. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Carretera Villahermosa-Cárdenas Km. 0.5 S/N, Entronque a Bosques de Saloya. CP 86150. <sup>2</sup>Instituto de Ecología. Carretera antigua a Coatepec 351, Col. El Haya, Xalapa, Ver. CP 91073. <sup>3</sup>Scripps Institution of Oceanography. 9500 Gilman Drive La Jolla, CA 92093.

**Estructura horizontal y vertical de la comunidad epífita vascular de un manglar interior  
de Tabasco, México.**

**Horizontal and vertical structure of the vascular epiphyte community of an inland  
mangrove of Tabasco, México.**

Neil Ebeth Meled Morales-Rodríguez<sup>1\*</sup>, Carlos Manuel Burelo-Ramos<sup>1</sup>, José G. García-Franco<sup>2</sup>  
y Octavio Aburto-Oropeza<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Manglares Interiores. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Carretera  
Villahermosa-Cárdenas Km. 0.5 S/N, Entronque a Bosques de Saloya. CP 86150.

<sup>2</sup>Instituto de Ecología. Carretera antigua a Coatepec 351, Col. El Haya, Xalapa, Ver. CP 91073.

<sup>3</sup>Scripps Institution of Oceanography. 9500 Gilman Drive La Jolla, CA 92093.

\***Autor de correspondencia:** nemmr@hotmail.com

**Título corto:** Estructura de la comunidad epífita de un manglar interior

**Contribución de los autores:** NEMMR (<http://orcid.org/0000-0002-3173-538X>), ejecutó el trabajo de campo, realizó el análisis de datos, escribió y revisó borradores del manuscrito; CMBR (<http://orcid.org/0000-0003-2977-1063>) dirigió el trabajo de campo, JGGF (<http://orcid.org/0000-0003-0540-6045>) dirigió el trabajo de campo, realizó análisis de datos, escribió y revisó

borradores del manuscrito; CMBR y OAO (<http://orcid.org/0000-0002-8173-1432>) financiaron el trabajo de campo. Todos los autores revisaron la versión final del manuscrito.

**No conflictos de interés:** Los autores declaran que no existe conflicto de interés, financiero o personal, en la información, presentación de los datos y los resultados de este artículo.

**Agencias de apoyo:** Centro para la Biodiversidad Marina y la Conservación A.C. (CBMC) y Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (UJAT).

## Resumen

**Antecedentes:** La distribución de las epífitas en los bosques tropicales es afectada por las características de los forófitos y las condiciones ambientales. Recientemente se descubrió un manglar interior donde se reportan 28 especies epífitas, pero se desconoce cómo se distribuyen en esta vegetación.

**Preguntas de investigación:** ¿Cómo se distribuyen las epífitas vasculares en los gradientes horizontal y vertical de un manglar interior? ¿La altura y grosor del fuste de los forófitos o la temperatura y humedad del ambiente influyen en esta distribución?

**Objetos de estudio:** Forófitos de *Rhizophora mangle*, comunidad de epífitas vasculares, y variables ambientales.

**Sitio y años de estudio:** Manglar interior de la laguna El Cacahuate, Tenosique, Tabasco, México; latitud 17.299750°, longitud -91.086716°; monitoreo ambiental desde abril de 2022 a abril de 2023.

**Métodos:** Se seleccionaron 50 árboles donde se registraron las epífitas vasculares y dos variables morfométricas. Se monitorearon dos variables ambientales del ecosistema. Con los registros de epífitas se determinó su estructura en los gradientes horizontal y vertical, se determinó su asociación con las variables morfométricas y se exploró si las condiciones ambientales mostraban diferencias entre gradientes.

**Resultados:** Se registraron 3,973 individuos de 27 especies epífitas. Se observan sitios diferentes en riqueza y abundancia, reportándose los mayores números en los árboles ubicados sobre el margen de la laguna, al centro de la vegetación y en las raíces de los árboles. Las variables del forófito mostraron baja asociación con la riqueza y abundancia mientras que la humedad relativa mostró diferencias entre los estratos verticales.

**Conclusiones:** En el Cacahuate se registró la mayor riqueza y abundancia de epífitas reportada hasta la fecha en ecosistemas con *R. mangle*. Las diferencias verticales de la humedad relativa, sumado a la arquitectura irregular de los forófitos y la radiación solar, son barreras para el establecimiento de ciertas especies hacia las zonas más expuestas del dosel.

**Palabras clave:** biodiversidad, ecología, laguna El Cacahuate, mangle rojo, zona núcleo.

### Abstract

**Background:** The distribution of epiphytes in tropical forests is affected by the characteristics of the phorophytes and environmental conditions. Recently an inland mangrove forest was discovered where 28 epiphyte species are reported, but it is unknown how they are distributed in this vegetation.

**Questions and / or Hypotheses:** How are vascular epiphytes distributed along the horizontal and vertical gradients of an inland mangrove forest? Do the height and thickness of the phorophyte shaft or the temperature and humidity of the environment influence this distribution?

**Studied species / data description /Mathematical model:** *Rhizophora mangle* phorophytes, vascular epiphyte community, and environmental variables.

**Study site and dates:** Inland mangrove of El Cacahuate lagoon, Tenosique, Tabasco, Mexico; latitude 17.299750°, longitude -91.086716°; environmental monitoring from April 2022 to April 2023.

**Methods:** Fifty trees were selected where vascular epiphytes and two morphometric variables were recorded. Two environmental variables of the ecosystem were monitored. With the epiphyte records we determined their structure in horizontal and vertical gradients, determined their association with morphometric variables and explored whether environmental conditions showed differences between gradients.

**Results:** We recorded 3,973 individuals of 27 epiphyte species. Different sites were observed in richness and abundance, with the highest numbers reported in the trees located on the margin of the lagoon, in the center of the vegetation and in the roots of the trees. Phorophyte variables showed low association with richness and abundance while relative humidity showed differences between vertical strata.

**Conclusions:** The richness and abundance of epiphytes reported to date in ecosystems with *R. mangle* was the highest in the Cacahuate. The vertical differences in relative humidity, coupled with the irregular architecture of the phorophytes and solar radiation, are barriers to the establishment of certain species towards the more exposed areas of the canopy.

**Keywords:** biodiversity, core zone, ecology, El Cacahuate lagoon, red mangrove.

En la mayoría de los ecosistemas los árboles conforman la estructura fisionómica más llamativa ya sea por su altura, porte y cantidad de espacio que ocupan respecto a otras formas de vida, sin embargo, sobre éstos se pueden encontrar otro tipo de plantas: las epífitas. Estas plantas cumplen todo su ciclo de vida sobre otra planta, principalmente árboles y arbustos y poseen adaptaciones anatómicas y fisiológicas que les permiten desarrollarse sin estar en contacto con el suelo, siendo las condiciones ambientales las que determinan en mayor medida el éxito de su establecimiento (Granados-Sánchez *et al.* 2003). Entre estas adaptaciones se encuentran el metabolismo CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas por sus siglas en inglés), raíces fotosintéticas, indumento que evita la desecación, hojas arregladas en rosetas formando un tanque que permiten captar agua y materia orgánica, entre otras (Granados-Sánchez *et al.* 2003, Ceja-Romero *et al.* 2008).

Las epífitas vasculares (nombradas solo epífitas de aquí en adelante) comprenden a los helechos y otras angiospermas herbáceas (Zotz & Bader 2009), siendo los casos más destacables las orquídeas (Orchidaceae, Asparagales), bromelias (Bromeliaceae, Poales), peperomias (Piperaceae, Piperales), cactáceas (Cactaceae, Caryophyllales), entre otros (Zotz 2016).

Las epífitas pueden encontrarse en diversos tipos de vegetación alrededor del mundo, pero se ha reportado su mayor abundancia en los trópicos y una mayor riqueza en el hemisferio sur (Taylor *et al.* 2021). En México, a los bosques mesófilos de montaña (*sensu* Rzedowski 1978) se les atribuye la mayor abundancia de epífitas debido a la alta humedad relativa que suele variar poco durante el año, sobre todo en aquellos bosques que poseen un alto grado de conservación (Krömer *et al.* 2014, Mora-Olivo *et al.* 2018). En estos bosques se ha documentado que el tamaño

de los forófitos está relacionado positivamente con la riqueza y abundancia de epífitas, ya que los árboles de mayor edad (por ende, de mayor tamaño y grosor) poseen gran disponibilidad de espacio sobre sus cortezas y pueden haber estado expuestos largo tiempo a los propágulos de las epífitas (Granados-Sánchez *et al.* 2003; Flores-Palacios & García-Franco 2006). En contraste, se ha reportado que las vegetaciones con menos humedad relativa y mayor radiación solar como lo son matorrales costeros y pastizales, donde los forófitos son predominantemente arbustos de menor tamaño y porte, suelen encontrarse epífitas que soportan un mayor grado de estrés hídrico y lumínico (García-Franco 1996), pero en general la riqueza de especies es menor. Estas epífitas también se pueden encontrar en los límites o bordes de la vegetación que se encuentra rodeada de una matriz abierta, siendo el borde una zona intermedia entre los dos hábitats a través de la cuál ocurre intercambio biótico y abiótico (López-Barrera 2004, Nava-Cruz *et al.* 2007). Se ha documentado que las condiciones xéricas de los bordes pueden tener efectos negativos en la fisiología de las plantas (William 2002, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003) y se pueden ver reflejados en los tamaños de los individuos o su supervivencia, sobre todo en aquellas epífitas que no poseen adaptaciones para estos ambientes extremos. Así mismo, se ha observado que dentro de la vegetación existen microhábitats que influyen en la distribución de epífitas, principalmente en los estratos más bajos del gradiente vertical de los hospederos (Hernández-Pérez *et al.* 2018), beneficiándose por la acumulación de materia orgánica que a su vez permite mantener un mayor régimen de humedad.

En el sureste mexicano existen algunos estudios ecológicos sobre las epífitas en diversos ecosistemas (Hietz & Hietz-Seifert 1995a, 1995b, García-Franco 1996, Flores-Palacios y García-Franco 2001, 2006, Gutiérrez-Báez 2004, Alanís-Méndez *et al.* 2007, García-Franco y Toledo-

Aceves 2008, Martínez-Meléndez *et al.* 2008, Cach-Pérez *et al.* 2018, Morales-Damián 2012, Hernández-Sastre *et al.* 2014, López-Gómez 2014, Rosa-Manzano 2014, Ruíz-Córdova *et al.* 2014, Chávez-Sahagún *et al.* 2015, Rojas-Zárate y Mondragón 2016, Hernández-Pérez *et al.* 2018, Gómez-Escamilla *et al.* 2019, Cortés-Anzúres *et al.* 2020, García-González *et al.* 2021); sin embargo, son pocos los casos en los que se ha estudiado la estructura de comunidades de epífitas vasculares en vegetaciones de manglar (Díaz-Jiménez 2007, Jiménez-López *et al.* 2017, Jiménez-López *et al.* 2018, Noguera-Savelli *et al.* 2021), por lo tanto, ante el reciente descubrimiento de un manglar interior en Tenosique, Tabasco, México, es necesario realizar estudios ecológicos dirigidos a las epífitas que se encuentran asociadas a este ecosistema de agua dulce.

El manglar de la laguna El Cacahuete arribó a la zona hace 120 mil años por un cambio en la línea de costa del último periodo interglacial, quedando aislado a 170 km tierra adentro tiempo después cuando el mar regresó hasta la actual línea de costa. La importancia geográfica y biológica de los manglares interiores se ha documentado (Aburto-Oropeza *et al.* 2021, CONANP 2023) y existe un listado florístico que indica la presencia de 28 especies epífitas asociadas a los árboles de *Rhizophora mangle* de la laguna El Cacahuete (Morales-Rodríguez *et al.* datos no publicados) pero se desconoce la distribución horizontal y vertical en la vegetación de manglar. La arquitectura de los árboles de *R. mangle* es muy particular debido a la presencia de raíces fúlcreas y adventicias, un tronco que suele estar poco erguido y una copa extendida que ofrecen a las epífitas características microambientales diferentes, mientras que en los bosques tropicales los árboles poseen un porte más erecto y uniforme con una copa más cerrada que ayuda a mantener una mayor humedad y sombra debajo de ella, resultando en condiciones microclimáticas más

homogéneas. Por lo anterior, nos preguntamos 1) ¿cómo se distribuyen las epífitas en este manglar interior según su distancia horizontal respecto al margen de la laguna y según su distancia vertical respecto al suelo?, 2) ¿el tamaño de los forófitos muestra algún grado de asociación con la distribución de estas epífitas? y 3) ¿la humedad y temperatura del ambiente muestran diferencias conforme nos alejamos del espejo de agua o de las raíces hacia a la copa?

Ante esto planteamos las siguientes hipótesis: 1) debido a que el manglar interior de El Cacahuate se encuentra rodeado de una laguna y pastizales, lo que implica zonas de borde con diferentes condiciones ambientales, se espera que la riqueza y abundancia sea mayor al centro de la vegetación (para el gradiente horizontal) y en las raíces (para el gradiente vertical); 2) debido a la arquitectura particular de *Rhizophora mangle*, se espera que las variables morfométricas del forófito muestren baja asociación con la riqueza y abundancia de epífitas; y 3) ya que las condiciones ambientales pueden verse modificadas por el efecto de borde por el pastizal y el espejo de agua, se espera encontrar que la temperatura y humedad relativa dentro del manglar sea diferente que en los márgenes.

### **Materiales y métodos**

*Área de estudio.* El presente estudio se realizó en el fragmento de manglar de la laguna El Cacahuate, del poblado Sueños de Oro en Tenosique, Tabasco, México (Fig. 1). El Cacahuate es un cuerpo de agua asociado al río San Pedro Mártir y forma parte de una zona núcleo de la Reserva de la Biosfera Wanka' (SEMARNAT 2023), se ubica en las coordenadas geográficas 17° 17' 53.293" N y 91° 5' 16.928" O, a una altitud de 45 m s.n.m y alejada 170 km en línea recta de la costa del Golfo de México y a 10 km al oeste de la frontera México-Guatemala.

La región presenta un clima cálido húmedo con lluvias abundantes en verano (Amf; Aceves-Navarro & Rivera-Hernández 2019), con temperatura promedio anual de 27 °C, precipitación media anual de 2,264 mm y suelos franco-arcillosos y gleysoles (Geofolio 2023).

Al norte de la laguna se encuentra una matriz agropecuaria llamada “Rancho Caído”; de noreste a sureste se observan selvas perturbadas dominadas por árboles de tinto (*Haematoxylum campechianum* L.) y cocoloba (*Coccoloba* sp.); al sur se encuentra la sierra sur de Tenosique a una distancia de 2 km; y al este se conecta por medio de un canal con la laguna “Aurora”. El fragmento de manglar se ubica al suroeste del espejo de agua, tiene una extensión aproximada de 8 ha continuas y está compuesto principalmente por *Rhizophora mangle* L. y en menor proporción por icaco (*Chrysobalanus icaco* L.), pucté (*Bucida buceras* L.), tinto y zapote de agua (*Pachira aquatica* Aubl.). Además, este ecosistema está acompañado por especies arborescentes como el tasiste (*Acoelorrhaphe wrightii* (Griseb. & H.Wendl.) H.Wendl. ex Becc.); vegetación acuática como cabomba (*Cabomba palaeformis* Fassett), hoja de agua (*Hydrocotyle umbellata* L.), hoja de sol (*Nymphaea ampla* (Salisb.) DC.), navajuela (*Cladium jamaicense* Crantz), orquídea purpura (*Bletia purpurea* (Lam.) DC), utricularias (*Utricularia foliosa* L. y *U. purpurea* Walter); y algunas hemiepipítas (*Anthurium schlechtendalii* Kunth, *Clusia* sp., *Monstera tuberculata* Lundell y *Philodendron radiatum* Schott). Además de estas especies, alrededor del fragmento de manglar se observan pastizales que en temporada de lluvias suelen mantenerse inundados y en temporada de sequías pueden verse afectados por incendios.

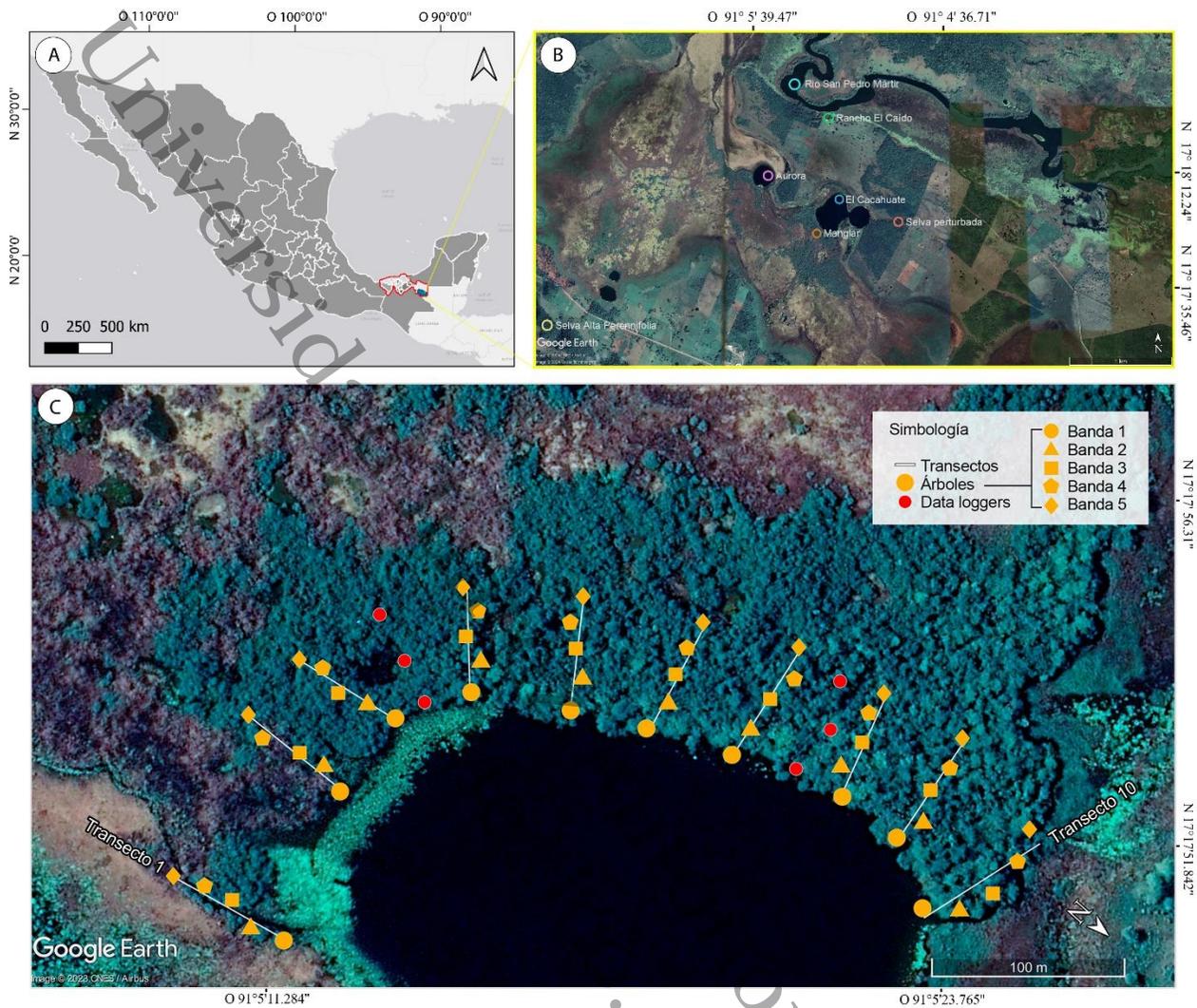


Figura 1. Área de estudio. A) México, con el estado de Tabasco resaltado en rojo y Tenosique en azul; B) laguna El Cacahuate y ecosistemas adyacentes; C) diseño de muestreo de los forófitos en el fragmento de manglar (figuras amarillas) y ubicación de los registradores automáticos de los datos ambientales (puntos rojos).

*Diseño de las unidades de muestreo.* Para el registro de los árboles hospederos y el censo de las epífitas, se establecieron diez transectos de 60 m de largo en el fragmento de manglar. Los transectos se orientaron perpendicularmente a la orilla de la laguna, con una separación de 40 m entre sí en su punto inicial, con excepción de los transectos 1 y 2 que por la discontinuidad de la vegetación la distancia fue de 65 m. Sobre cada transecto se marcó un punto de muestreo cada 15 m de distancia a partir del margen de la laguna y se seleccionó el árbol de *Rhizophora mangle* más cercano a cada punto, obteniendo un total de 50 árboles de mangle rojo en el área de estudio (Fig. 1C).

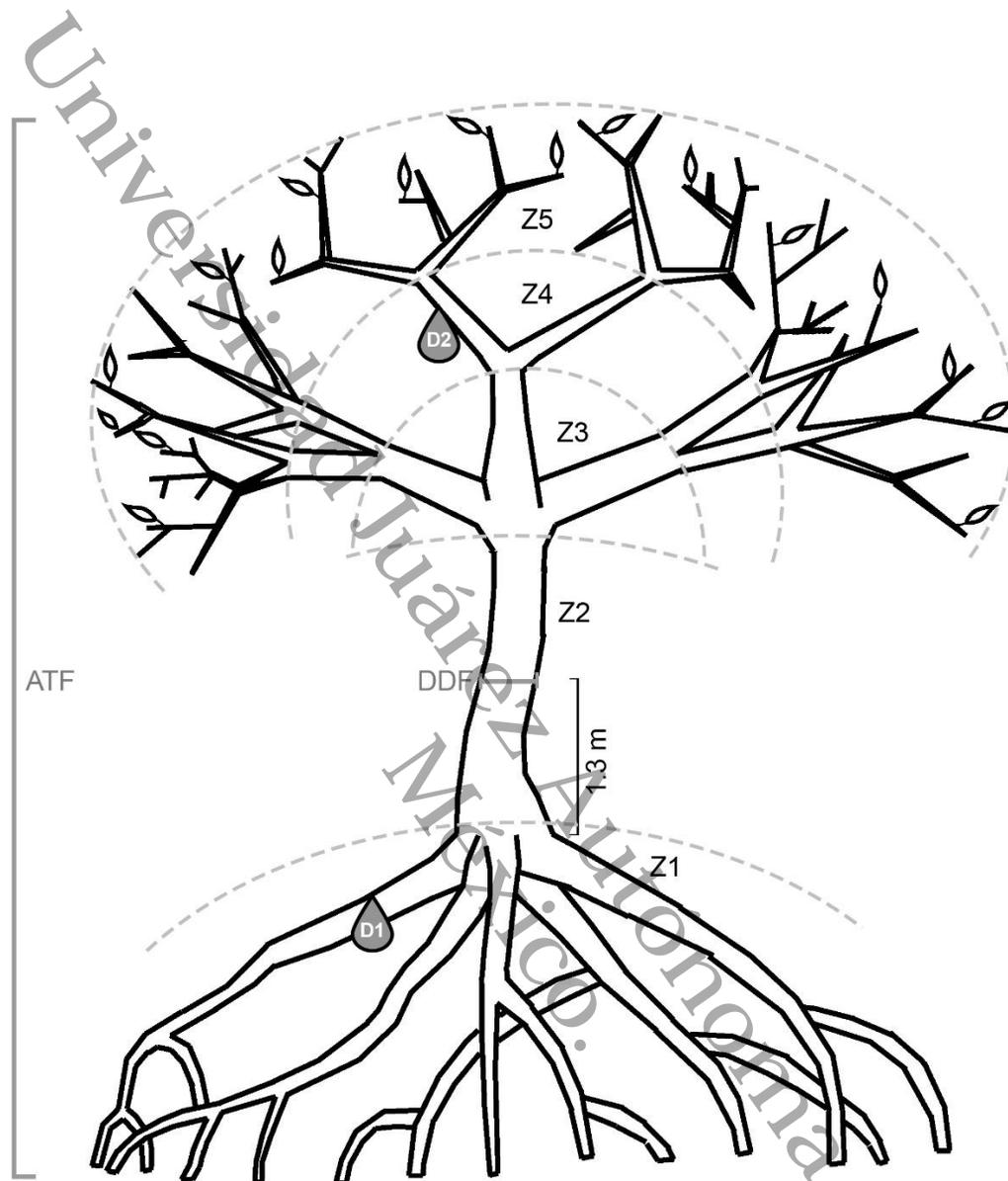


Figura 2. Representación de la arquitectura de *Rhizophora mangle* y zonificación vertical en la cual se registraron las epífitas (modificado de Johansson 1974): Z1) raíces fúlcreas enraizadas, Z2) tronco central, Z3) ramas primarias, Z4) ramas secundarias y Z5) ramas exteriores. Se muestran cómo se hicieron las mediciones del diámetro del fuste (DDF) y altura total del forófito (ATF). D1 y D2 indican las posiciones inferior y superior de los registradores ambientales.

*Zonificación y medición de los forófitos.* Debido a la arquitectura particular que presentan los árboles de mangle rojo, se delimitaron cinco zonas del forófito basado en la propuesta por Johansson (1974), resultando en: Z1) raíces fúlcreas enraizadas, Z2) tronco central, Z3) ramas primarias, Z4) ramas secundarias y Z5) ramas exteriores (Fig. 2). Con el fin de caracterizar los árboles seleccionados, a cada uno se le midió la altura total del forófito (ATF) y el diámetro del fuste (DDF) a 1.3 m por encima de la raíz fúlcrea más alta; excepto para aquellos árboles donde el tronco central medía menos de 1.3 m de largo, en los cuáles se registró el diámetro del fuste a una distancia intermedia entre la raíz fúlcrea más alta y la primera ramificación.

*Muestreo de variables ambientales.* Para el registro de las variables ambientales se trazaron dos líneas perpendiculares al margen de la laguna diferentes a los transectos del censo de epífitas, en cada transecto se seleccionaron tres árboles de mangle rojo, uno próximo al margen de la laguna en la banda 1, otro a 30 m en la banda 3 y el último a 60 m en la banda 5 (Fig. 1D). En cada árbol se colocaron dos registradores automáticos de temperatura y humedad relativa del aire (data loggers Kestrel Drop D2), el primero a 1 m de altura desde el suelo en la zona de las raíces y el segundo a 5-6 m de altura desde el suelo en la zona de las ramas secundarias (Fig. 2). Con esto se generaron dos tipos de monitoreo ambiental, uno horizontal con tres bandas etiquetados como margen, centro y fondo, y otro vertical que se denominó como inferior y superior. Los registros ambientales se capturaron cada hora durante un año, en el periodo de abril de 2022 a abril de 2023.

*Censo de epífitas vasculares.* El muestreo de las epífitas vasculares se realizó de febrero a septiembre de 2022 utilizando los siguientes métodos (basados de Krömer *et al.* 2007, Krömer y Gradstein 2016): 1) “Inventario a nivel del suelo”, que consistió en la observación directa o con binoculares y cámara digital desde tierra, o desde una lancha para los árboles ubicados a la orilla del cuerpo de agua; y 2) “Inventario a nivel de raíces y copa”, subiendo a las raíces fúlcreas y ramas del árbol para realizar observaciones directas y con binoculares.

En cada árbol se registró la riqueza, cuantificando la presencia de las diferentes especies epífitas en cada zona vertical. En el registro no se incluyeron las hemiepífitas (*sensu* Granados-Sánchez *et al.* 2003). De cada especie, se registró el número de individuos y su tamaño. Las plantas con crecimiento vegetativo visiblemente separado uno del otro, como en algunas bromelias que tienen varios ejes de crecimiento pero que convergen a un solo sistema radicular, fueron consideradas un solo individuo. Para las especies que forman láminas, que son agregados en los que no se puede distinguir un individuo de otro y cubren ampliamente la corteza de los forófitos, se registró toda la lámina como un solo individuo, por ejemplo, aquellas orquídeas con crecimiento denso de raíces y pseudobulbos. Si dos o más especies formaban un conglomerado vegetal o se encontraban sobre una misma lámina, se contabilizaba cada especie como un registro individual, siguiendo los anteriores criterios. Por último, las epífitas que estaban adheridas a más de una zona vertical se anotó un registro individual para cada una de las zonas, por ejemplo, el tallo de un cactus que se encontraba desde las raíces (Z1) hasta las ramas primarias (Z3). Para el registro de los tamaños de cada individuo se creó una clasificación de tres tallas: plantas pequeñas, medianas y grandes. Cada categoría de tamaño se basó dividiendo en tres rangos iguales las medidas máximas y mínimas que presentaba cada especie. Por ejemplo, *Tillandsia*

sp.1 se reportó con medidas entre 10 y 40 cm de altura, por lo que las plantas pequeñas medían entre 10 y 19 cm, las plantas medianas se encontraban entre los 20 y 29 cm y las plantas grandes presentaban medidas entre 30 y 40 cm. Este criterio se repitió en cada especie con individuos visiblemente separados entre sí. En las especies que forman láminas, se consideró el largo de la lámina para los tres criterios de clasificación. Por ejemplo, *Epidendrum* sp. 1 alcanza tamaños entre 8 y 64 cm de largo, por lo que las plantas pequeñas poseen entre 8 y 26 cm, las medianas entre 27 y 45 cm y las grandes entre 46 y 64 cm.

La identificación de especies epífitas vasculares se realizó con el apoyo de claves taxonómicas y literatura especializada de las familias Bromeliaceae, Cactaceae y Orchidaceae (Ames & Correll 1985, Alderete-Chávez & Capello-García 1988, Davidse *et al.* 1994, Hietz & Hietz-Seifert 1994, Hágsater *et al.* 2005, CONAP 2010, Espejo-Serna *et al.* 2004, Beutelspacher 2011, Martínez-Meléndez *et al.* 2011, Mondragón-Chaparro *et al.* 2011, Noguera-Savelli & Cetzal-Ix 2014, Campos-Díaz *et al.* 2020), así como de Aspleniaceae, Polypodiaceae, Pteridaceae (Mickel & Smith 2004). Las plantas muy pequeñas e inmaduras que carecían de suficientes caracteres para identificar sus especies fueron contadas y agrupadas por género como plantas indeterminadas, pero no se incluyeron en los análisis de la comunidad epífita.

*Análisis descriptivo de la comunidad epífita y representatividad del muestreo.* Se exploró la representatividad del muestreo de epífitas por medio de una curva de acumulación de especies (rarefacción, con extrapolación a 100 unidades de muestreo) y una curva de cobertura de muestreo mediante el programa iNEXT disponible en línea (Chao *et al.* 2014, Chao 2016). Posteriormente, se estimó la diversidad de la comunidad epífita del manglar interior de El

Cacahuatate mediante el programa Past 4.12b (Hammer *et al.* 2001) utilizando el índice de Shannon-Wiener ( $H$ ), el cual refleja qué tan heterogénea es la comunidad con base en las especies presentes y su abundancia relativa.

*Variables morfométricas de los forófitos y su relación con la comunidad epífita.* Para conocer si existe relación entre la riqueza y la abundancia de epífitas con los tamaños de sus hospederos, se realizaron análisis de regresión bivariados con el software Past 4.12b (Hammer *et al.* 2001) considerando a la altura total del forófito (ATF) y el diámetro del fuste (DDF) como variables independientes y la riqueza y abundancia como las variables dependientes. En dichas regresiones se utilizó el algoritmo de mínimos cuadrados ordinarios, el cuál obtiene un modelo lineal que se ajusta a los datos según la distancia más corta entre los errores cuadráticos medios de los valores de la variable dependiente.

*Variables ambientales del manglar.* Los datos de temperatura y humedad relativa de todos los registradores ambientales se promediaron para obtener un dato por cada mes de muestreo y se generaron gráficas del comportamiento general de la temperatura y humedad en el área de estudio. Por otro lado, los datos promediados se organizaron por meses y puntos de registro, se verificó la normalidad (prueba de Shapiro-Wilk) y homocedasticidad (prueba de Levene) de los datos de cada variable y se agruparon en dos gradientes, uno horizontal que consideraba a las bandas (margen, centro y fondo) y uno vertical que consideraba las zonas (inferior y superior). Al encontrar una distribución normal de los datos para la variable temperatura, se realizó un análisis de varianza de dos vías para identificar diferencias significativas entre las bandas y las zonas, por

otro lado, al encontrarse que la humedad relativa presenta datos con distribución diferente a la normal, se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para identificar las diferencias entre las bandas y la prueba de Mann-Whitney para la diferencia entre zonas. Estas pruebas se realizaron mediante el programa Past 4.12b (Hammer *et al.* 2001), con el fin de abonar al entendimiento de la homogeneidad o heterogeneidad ambiental entre las bandas o zonas.

*La comunidad epífita vascular en los gradientes vertical y horizontal.* Para conocer cómo se distribuyen las especies epífitas de manera horizontal y vertical en el manglar, los datos se agruparon de la siguiente manera. Para el gradiente horizontal, los árboles se agruparon en cinco bandas por su distancia al cuerpo de agua. Esto es, todos los árboles de los 10 transectos del metro 0 se agruparon en la banda 1, todos los del metro 15 en la banda 2, y así sucesivamente hasta completar las cinco bandas (Fig. 1D). Para el gradiente vertical, las epífitas se agruparon de acuerdo con su ubicación en la “zonificación de los forófitos” (Fig. 2). Esto es, los datos de las epífitas registradas en las raíces en los 50 árboles se concentraron para formar la zona 1; posteriormente, los datos de los troncos centrales se consideraron en la zona 2 y así sucesivamente para tener las cinco zonas verticales.

Con base en lo anterior, se exploró la similitud de los conjuntos de epífitas de ambos gradientes por separado mediante un análisis de agrupamiento jerárquico (UPGMA) basado en el índice de Bray-Curtis (*Ib*), el cual considera los datos de abundancia de cada especie.

Para abonar al entendimiento de los grupos formados mediante el análisis de agrupamiento jerárquico, se exploró el recambio de especies entre las bandas y zonas mediante un análisis de diversidad beta utilizando el coeficiente de Whittaker ( $C_w$ ), el cual permitió conocer el número

de especies compartidas entre sitios, las diferencias en su composición y el número de especies exclusivas de cada banda y zona. Adicionalmente, se representó gráficamente la riqueza y abundancia de las familias en cada banda y zona, así como las categorías de tamaños en ambos gradientes, con el fin de conocer la distribución de los grupos taxonómicos y los tamaños de epífitas en cada banda y zona. Por último, se identificaron las especies indicadoras con el valor indicador (*ValInd* %) más alto para cada banda y zona. El valor indicador se expresa en porcentaje y refleja la especificidad (exclusividad) y fidelidad (grado de ocurrencia) de las especies a un hábitat particular (Martín-Regalado 2019). Un valor indicador alto significa que la especie aumenta su probabilidad de encontrarse en dicha banda o zona, por lo tanto, su presencia es mayor. Los anteriores análisis y las gráficas se realizaron en el programa Past 4.12b (Hammer *et al.* 2001).

## Resultados

*Análisis descriptivo de la comunidad epífita y representatividad del muestreo.* Se registró un total de 3,973 individuos de plantas epífitas vasculares que corresponden a 27 especies de las familias Aspleniaceae (con una especie con un individuo), Bromeliaceae (10 spp, 2,841 ind.), Cactaceae (2 spp, 51 ind.), Orchidaceae (11 spp, 1,046 ind.), Polypodiaceae (2 spp, 33 ind.) y Pteridaceae (1 sp, 1 ind.).

Entre los 50 árboles de mangle muestreados la mayor riqueza se presentó en el árbol #41 (transecto 9, banda 1) con 13 especies, mientras que la mayor abundancia de epífitas se encontró en el árbol #21 (transecto 5, banda 1) con 332 individuos (Fig. 3).

La curva de acumulación de especies y curva de cobertura de muestreo (Fig. 4) indican que el esfuerzo de muestreo (rarefacción a 50 árboles) fue suficiente para registrar la mayor parte de las especies epífitas cubriendo gran parte del ecosistema de manglar (cobertura de muestreo = 0.9911), y se estima la presencia de 29 especies al duplicar el esfuerzo de colecta (extrapolación a 100 árboles). El análisis de diversidad mediante el índice de Shannon-Wiener ( $H$ ) indica una diversidad intermedia en El Cacahuate ( $H = 2.2$ ).

México.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.95

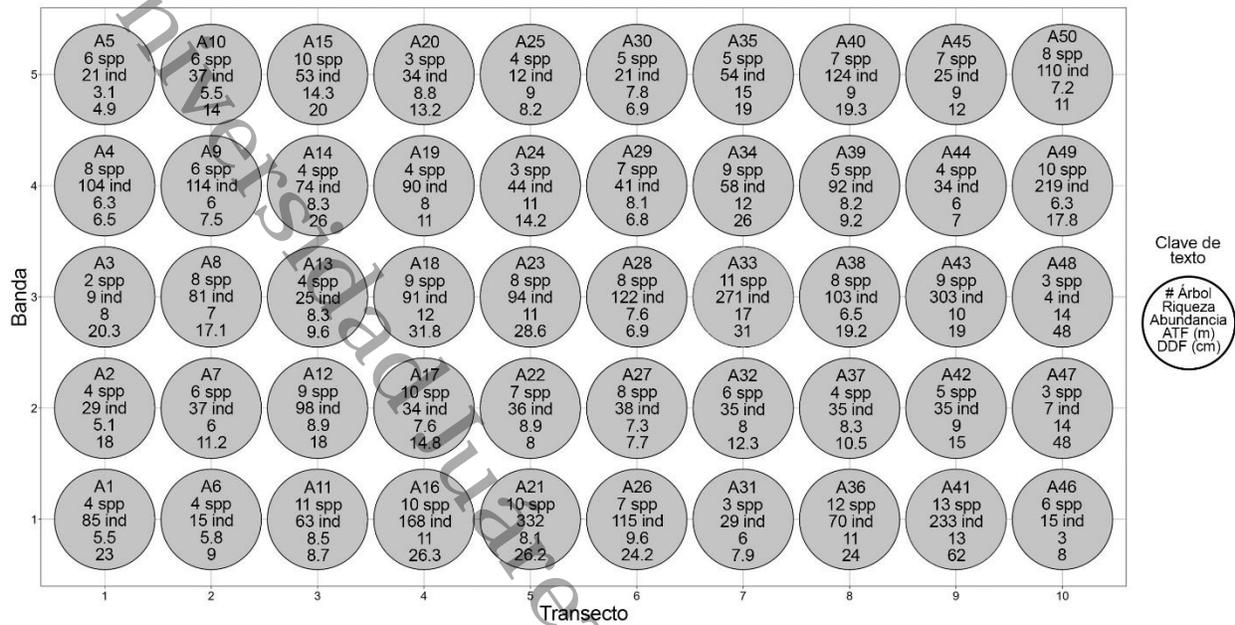


Figura 3. Diagrama general del estudio. Cada círculo representa un árbol (A1 a A50), repartidos entre los transectos (eje X) y bandas (eje Y) a modo de vista cenital. En cada círculo se muestra los datos de riqueza (spp) y abundancia (ind) de epifitas, además de la altura total (ATF) y diámetro del fuste (DDF) de cada árbol.

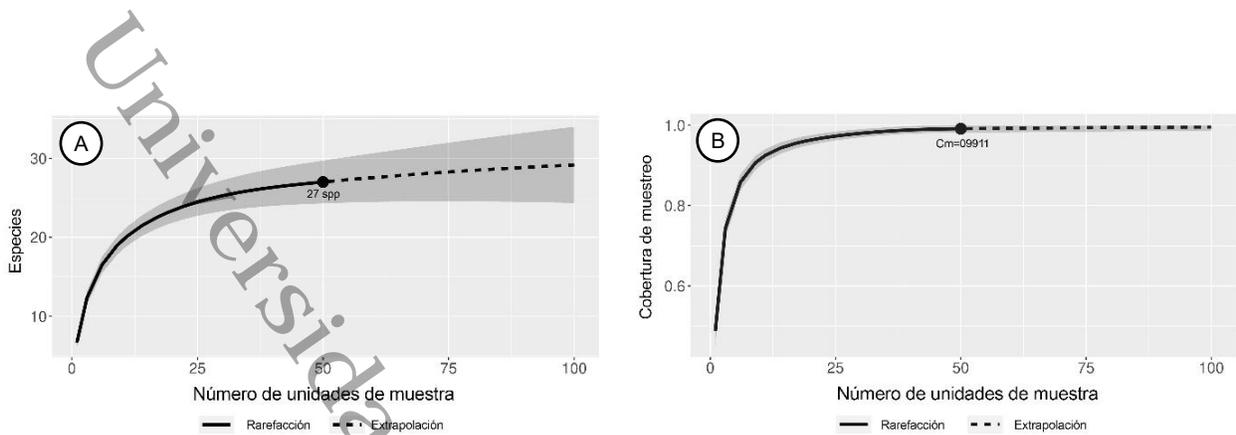


Figura 4. Curvas de acumulación de especies. (A) con extrapolación a 100 unidades de muestreo y (B) cobertura del muestreo basado en las unidades de muestra de este estudio ( $C_m=0.9911$ ).

Área sombreada indica 95% de margen de confianza.

*Variables morfológicas de los forófitos y su relación con la comunidad epífita.* Los 50 forófitos seleccionados en el área de estudio (Fig. 3) presentan una altura total promedio de 8.5 m ( $D.E.=2.9$ ) y un diámetro del fuste promedio de 16.8 cm ( $D.E.=10.7$ ). Sobre estos árboles se registró un promedio de 7 especies ( $D.E.=3$ ) y una media de 79 individuos ( $D.E.=76$ ) de plantas epífitas. Los análisis de regresión lineal (Fig. 5) donde se confrontan la altura total del forófito (ATF) y el diámetro del fuste (DDF) con la riqueza (Riq) y abundancia de epífitas (Abun) indican muy baja relación: DDF vs Abun ( $r = 0.43$ ,  $r^2 = 0.18$ ,  $p = 0.001$ ), DDF vs Riq ( $r = 0.37$ ,  $r^2 = 0.13$ ,  $p = 0.008$ ), ATF vs Riq ( $r = 0.36$ ,  $r^2 = 0.13$ ,  $p = 0.01$ ) y por último ATF vs Abun ( $r = 0.3$ ,  $r^2 = 0.09$ ,  $p = 0.03$ ).

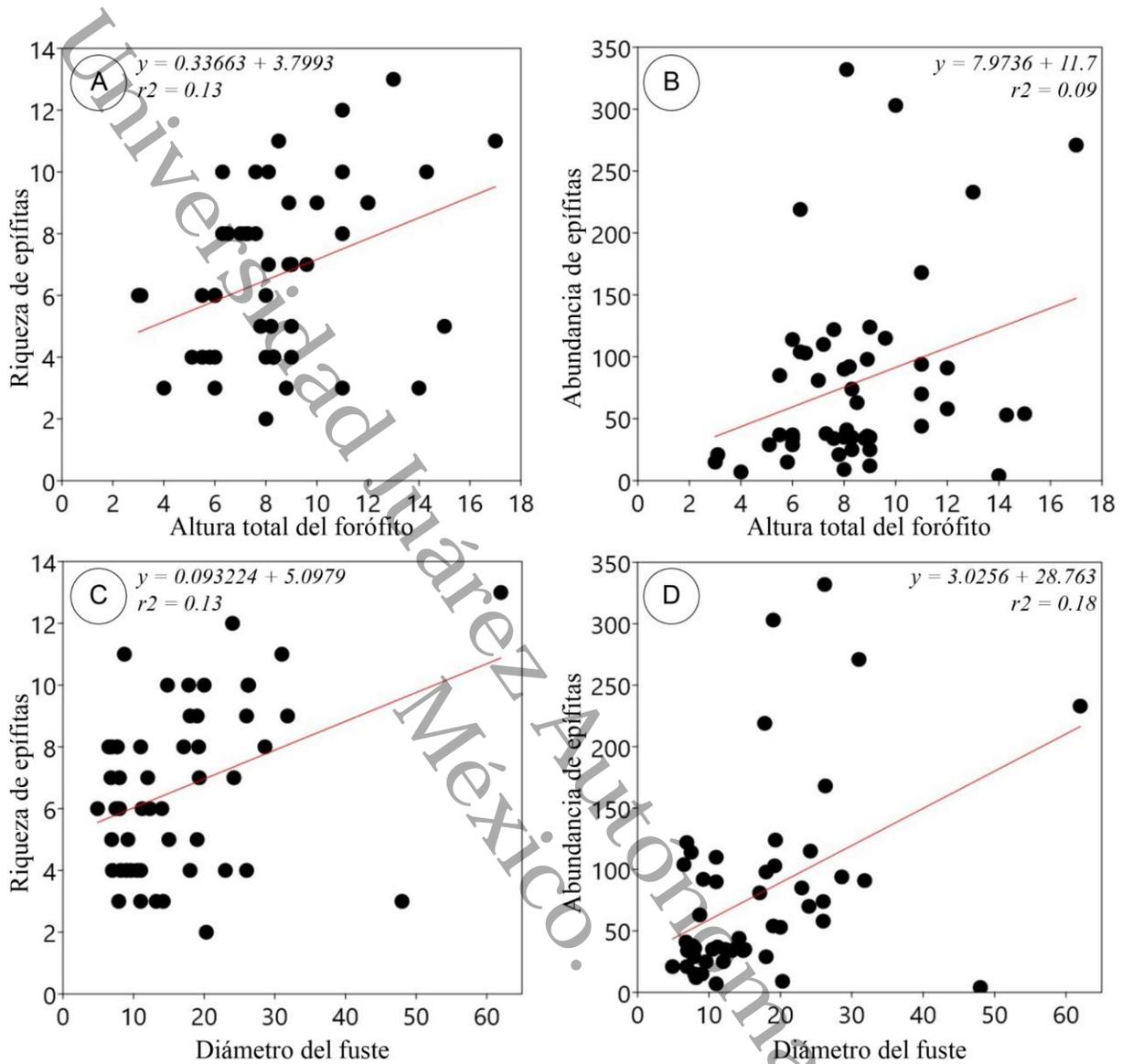


Figura 5. Regresiones lineales (cuadrados mínimos ordinarios) para las variables diámetro del fuste (cm) y altura total del forófito (m) y su asociación con la riqueza y abundancia de epífitas en el área de estudio. Se incluye la función lineal ( $y$ ) y coeficiente de determinación ( $r^2$ ) de cada modelo.

*Variables ambientales del manglar.* El monitoreo de las variables ambientales para toda el área de estudio (Fig. 6) indica que abril de 2022 es el mes más caluroso (media mensual de 29.5 °C) y diciembre es el menos caluroso (media mensual de 24.5 °C). Por otro lado, el mes con mayor humedad relativa fue noviembre (media mensual de 90.7 %) y el más seco corresponde a abril 2023 (media mensual de 69 %). Al analizar los datos en ambos gradientes ambientales (Apéndice 1), la temperatura no presentó diferencias significativas (ANOVA dos vías, bandas  $p = 0.98$ , zonas  $p = 0.11$ ), sin embargo, la humedad relativa sí mostró diferencias significativas entre las zonas inferior y superior (Kruskal-Wallis, bandas  $p = 0.4$ ; Mann-Whitney, zonas  $p = 0.004$ ; Fig. 7).

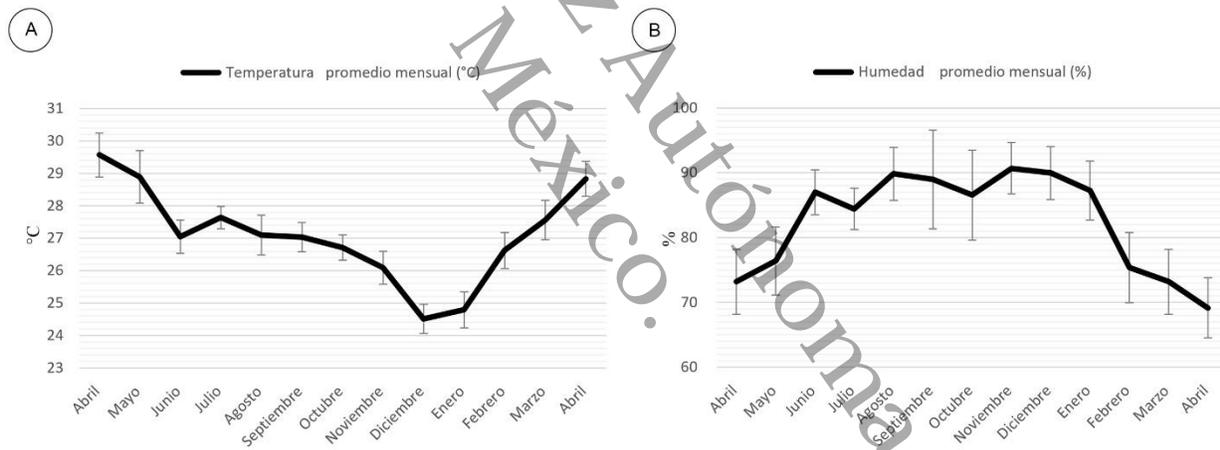


Figura 6. Comportamiento de la (A) temperatura y (B) humedad relativa del ambiente en el periodo abril 2022 a abril 2023 en el área de estudio. Se muestran promedios y desviación estándar para cada mes.

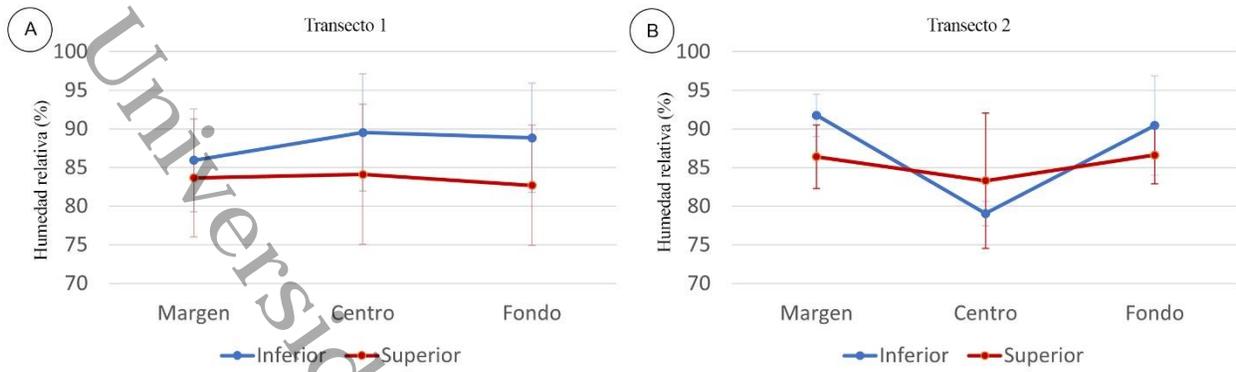


Figura 7. Humedad relativa entre las bandas (margen, centro y fondo) y zonas (inferior y superior) registrada en los dos transectos muestreados. Se muestra mediana y desviación cuartil.

*La comunidad epífita vascular en los gradientes vertical y horizontal.* En el gradiente horizontal, la comunidad epífita muestra la mayor abundancia y riqueza en la banda 1 (B1), con 1,131 individuos y 21 especies epífitas. En el caso del gradiente vertical, las raíces (Z1) presentaron la mayor abundancia con 1,988 individuos, pero el tronco (Z2) fue la zona donde se registró la mayor riqueza con 26 especies (Apéndice 2).

El análisis de conglomerados (Fig. 8) muestra tres grupos para el gradiente horizontal (al nivel de similitud mayor a 0.7; Fig. 8A), el primero conformado por las bandas 1 y 4, el segundo por las bandas 2 y 5, y en el último grupo se encuentra únicamente la banda 3. Por otro lado, para el gradiente vertical se observan tres grupos (al nivel de similitud mayor a 0.65; Fig. 8B), el primero que agrupa a toda la copa (zonas 3, 4 y 5 respectivamente), siendo el fuste y las raíces grupos independientes cada uno.

El análisis de diversidad beta (Tabla 1) muestra que en las bandas el mayor grado de recambio de especies epífitas ocurre entre los árboles que se ubican a 15 m y 45 m (B2 y B4;  $C_w = 0.25$ ) del margen de la laguna, mientras que en las zonas se observa mayor reemplazo de la composición epífita entre el fuste y las ramas más expuestas de la copa (Z2 y Z5;  $C_w = 0.41$ ).

Las gráficas de la riqueza y abundancia de cada familia en los gradientes horizontal y vertical (Fig. 9 y 10) muestran a las bromelias con los promedios más altos para la vegetación del área de estudio, observándose la mayor abundancia neta de esta familia sobre los árboles del margen de la laguna (banda 1; 1,005 individuos) y las raíces (zona 1; 1,218 ind.), seguido de las orquídeas que muestran su mayor abundancia al centro de la vegetación (banda 3) y las raíces (zona 1), mientras que las cactáceas y helechos presentan números más bajos pero los helechos están ausentes en la copa (zonas 3 a 5).

De acuerdo con la clasificación de tamaños (Figura 11), las epífitas más abundantes son las medianas con 1,901 individuos, seguido de las pequeñas con 1,038 y por último las grandes con 1,034. En ambos gradientes las epífitas de tamaño mediano presentaron la mayor abundancia, horizontalmente en la banda 3 con 724 individuos y verticalmente en la zona 1 con 1,016 individuos.

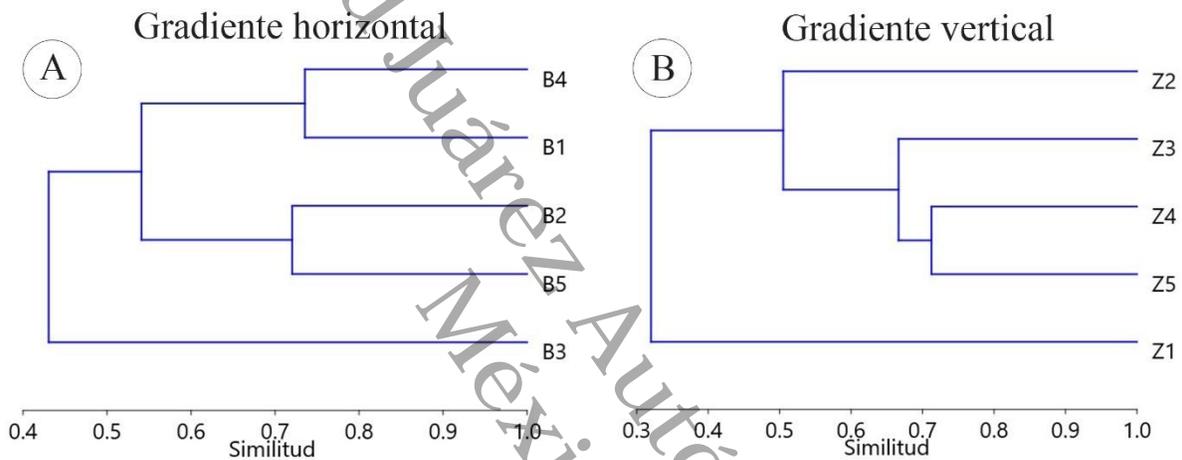


Figura 8. Dendrogramas de similitud (classical clustering, UPGMA) basados en el índice de Bray-Curtis (abundancia de especies) para las bandas (B, 1 a 5) y zonas 1 a 5.

Tabla 1. Diversidad beta de las epífitas en las bandas y zonas. Arriba de la diagonal indican el coeficiente de Whittaker para cada par de sitios. Abajo de la diagonal indican las especies compartidas entre sitios.

		Gradiente horizontal					Gradiente vertical								
		Totales	21	16	20	16	18			Totales	21	26	15	12	11
Únicas	Bandas	B1	B2	B3	B4	B5	Únicas	Zonas	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5		
2	B1	-	0.19	0.22	0.19	0.18	1	Z1	-	0.15	0.22	0.33	0.31		
1	B2	15	-	0.22	0.25	0.18	4	Z2	19	-	0.27	0.37	0.41		
1	B3	16	14	-	0.17	0.21	0	Z3	14	15	-	0.19	0.23		
1	B4	15	12	15	-	0.24	0	Z4	11	12	11	-	0.13		
1	B5	16	14	15	13	-	0	Z5	11	11	9	10	-		

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco  
México.

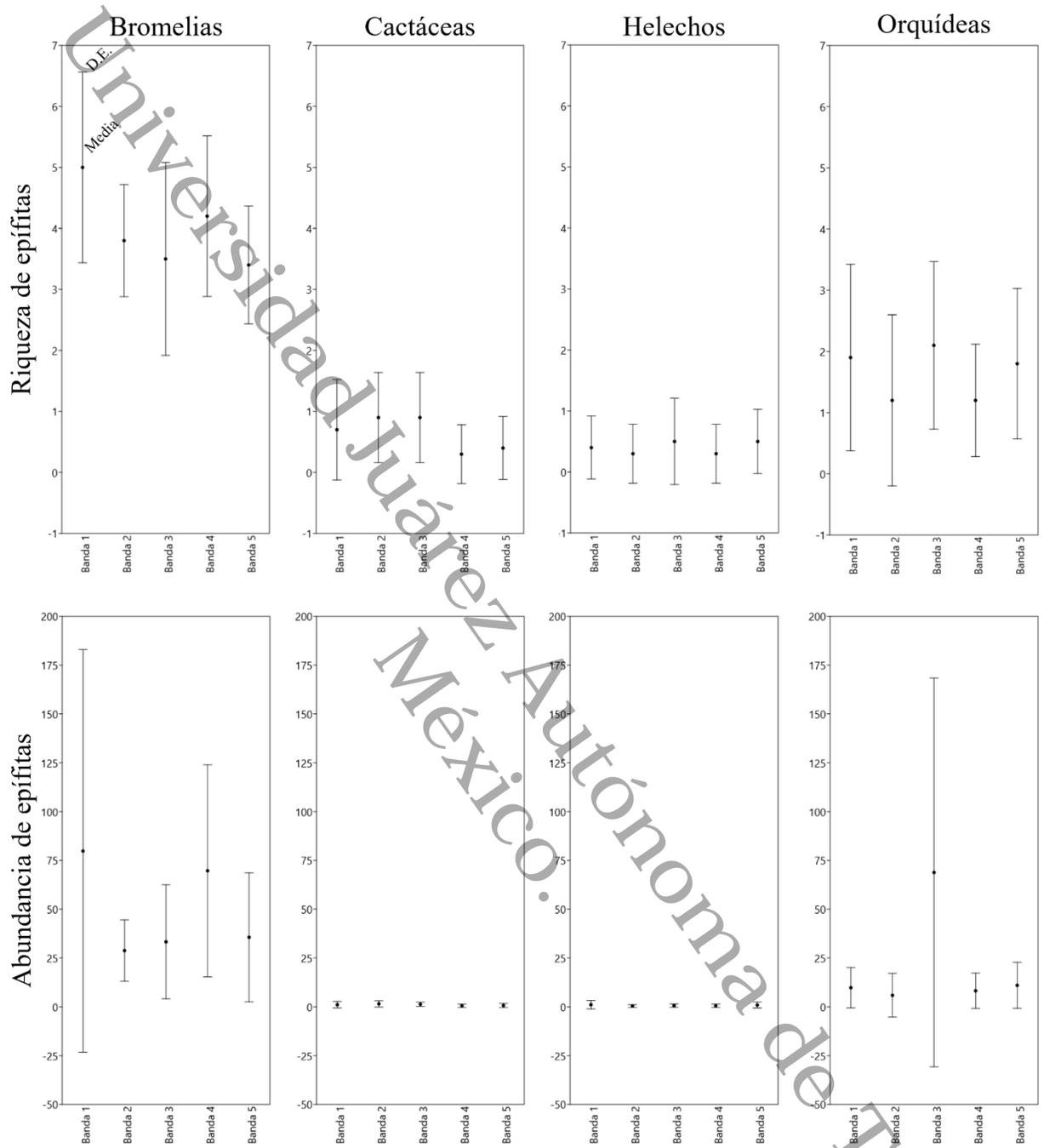


Figura 9. Riqueza y abundancia de las familias de epífitas en las cinco bandas del gradiente horizontal. Se muestra la media y desviación estándar de la riqueza y abundancia registrada para los forófitos pertenecientes a cada banda.

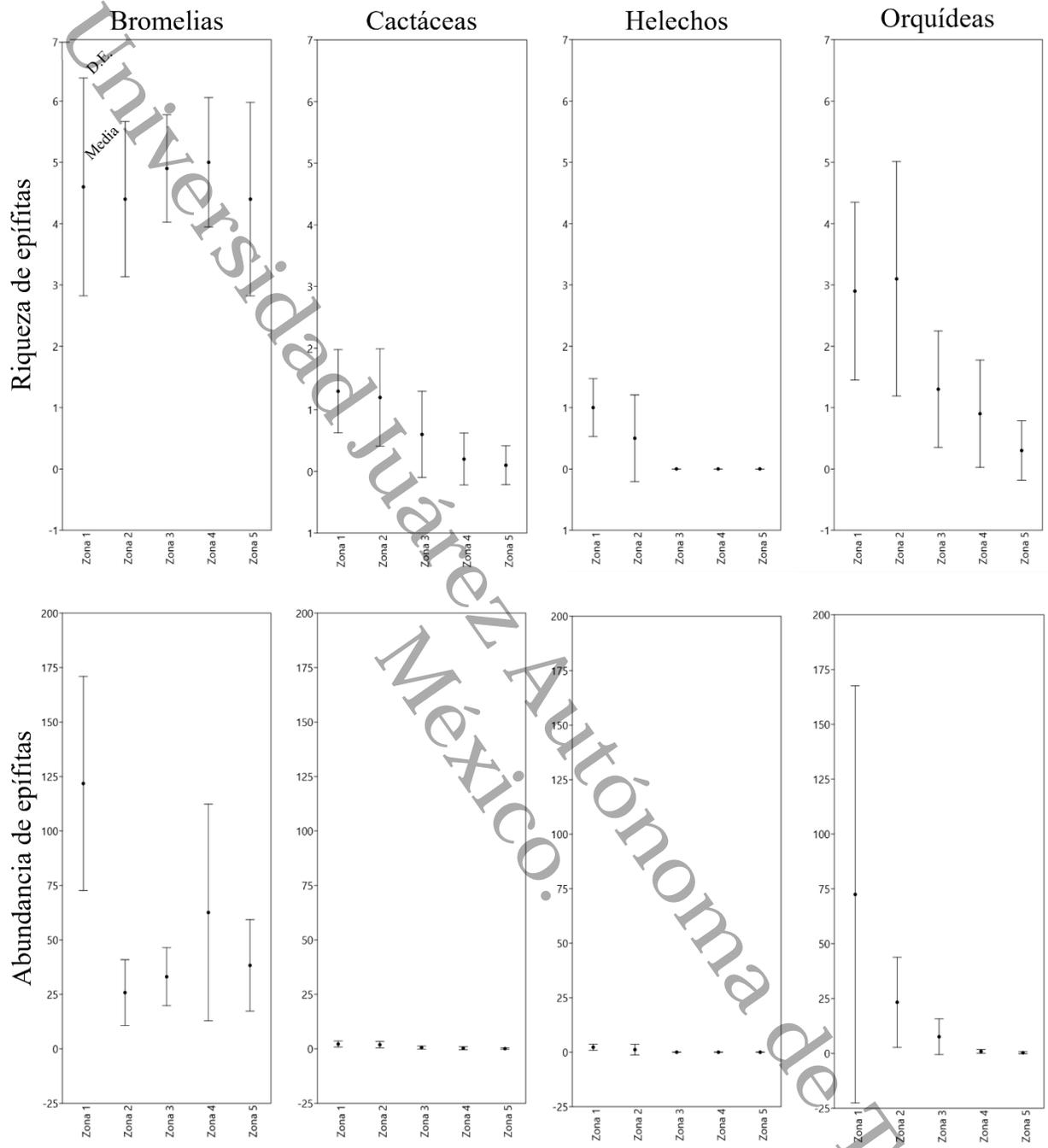


Figura 10. Riqueza y abundancia de las familias de epífitas en las cinco zonas del gradiente vertical. Se muestra la media y desviación estándar de la riqueza y abundancia registrada para cada zona de los forófitos.

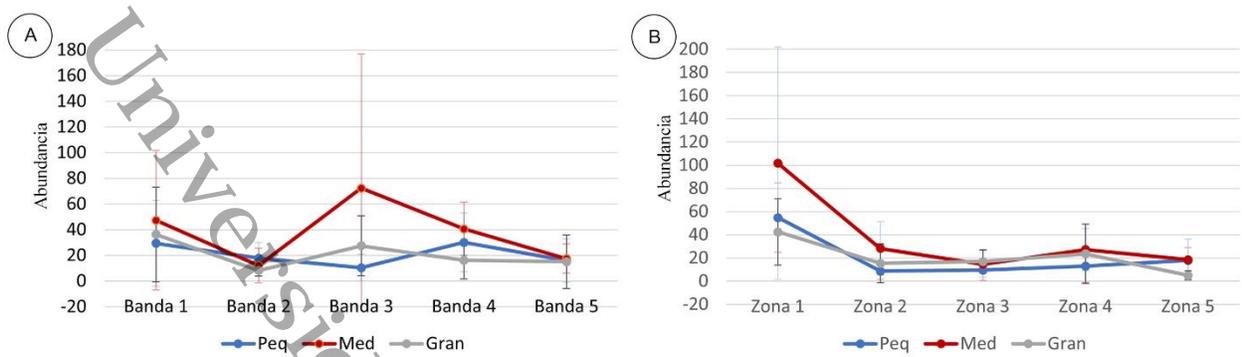


Figura 11. Abundancias para cada categoría de tamaño de epifitas en los gradientes A) horizontal y B) vertical. Categorías de tamaño de las epifitas: “Peq” pequeñas, “Med” medianas, “Gran” grandes. Se muestran promedios y desviación estándar para cada banda y zona.

Universidad Juárez  
México.  
Autónoma de Tabasco

Por último, el análisis de especies indicadoras (Tabla 2) muestra que en el gradiente horizontal el valor más alto se encontró en la banda 3 con la especie *Specklinia grobyi* ( $ValInd = 50\%$ ), mientras que en el gradiente vertical la especie indicadora más importante es *Microgramma nitida* ( $ValInd = 70.71\%$ ) en la zona 1.

Tabla 2. Especies indicadoras para la comunidad epífita de la laguna El Cacahuete. Se muestran las tres especies más importantes para cada banda y zona.  $ValInd (\%) =$  valor indicador de especies.

Gradiente horizontal	Especie	ValInd (%)	Gradiente vertical	Especie	ValInd (%)
Banda 1	<i>Catopsis morreniana</i>	41.79	Zona 1	<i>Microgramma nitida</i>	70.71
	<i>Tillandsia balbisiana</i>	32.83		<i>T. dasyliriifolia</i>	68.88
	<i>T. schiedeana</i>	31.49		<i>S. grobyi</i>	45.39
Banda 2	<i>Selenicereus grandiflorus</i>	22	Zona 2	<i>Nidema boothi</i>	41.36
	<i>T. streptophylla</i>	14.8		<i>M. tibicinis</i>	32.2
	<i>T. dasyliriifolia</i>	11.02		<i>S. grandiflorus</i>	24
Banda 3	<i>Specklinia grobyi</i>	50	Zona 3	<i>M. tibicinis</i>	30.09
	<i>Oncidium sphacelatum</i>	15		<i>T. balbisiana</i>	17.66
	<i>Deamia testudo</i>	15		<i>T. schiedeana</i>	14.05
Banda 4	<i>T. dasyliriifolia</i>	28.24	Zona 4	<i>T. bulbosa</i>	38.24
	<i>T. schiedeana</i>	24.51		<i>T. balbisiana</i>	29.93
	<i>T. balbisiana</i>	19.45		<i>T. streptophylla</i>	22.76
Banda 5	<i>T. dasyliriifolia</i>	14.51	Zona 5	<i>C. morreniana</i>	20.15
	<i>T. schiedeana</i>	12.41		<i>T. streptophylla</i>	18.54
	<i>Myrmecophila tibicinis</i>	11.74		<i>T. bulbosa</i>	17.62

## Discusión

*Análisis descriptivo de los datos y representatividad del muestreo.* El manglar interior de El Cacahuate presentó 27 especies epífitas con un total de 3973 individuos sobre los 50 árboles muestreados (media de 79,  $\pm 75.8$  individuos por árbol). Esto contrasta con lo reportado para una porción de selva alta perennifolia que se encuentra a 33 km de distancia, donde se encontró menor número de epífitas, con 699 individuos de epífitas asociados a 38 árboles (promedio de 18.3 ind/árb; Hernández-Sastré *et al.* 2014). Aunque el anterior estudio no contiene información suficiente para estimar las medidas de dispersión central o analizar a fondo la distribución de epífitas dentro del ecosistema, conocer el número de epífitas presentes en el total árboles muestreados nos permite intuir que el manglar interior de El Cacahuate es un ecosistema con alta abundancia de epífitas respecto a las selvas adyacentes. Por otro lado, no encontramos datos concretos de abundancia de epífitas en manglares cercanos a nuestra área de estudio (Díaz-Jiménez 2007, Jiménez-López *et al.* 2017, 2018; Noguera-Savelli *et al.* 2021), pero analizando sus características podemos intuir que El Cacahuate es un manglar de *Rhizophora mangle* con alta riqueza y abundancia por las siguientes razones: 1) La supervivencia de ciertas especies epífitas está limitada por la salinidad presente en la zona costera, sin embargo, como El Cacahuate es un humedal de agua dulce el estrés hídrico-salino está ausente; además, las condiciones de precipitación propia de la sierra sur de Tenosique (anual de 2,000 – 2,266 mm) mantiene una mayor humedad relativa del ambiente, comparadas con las de la zona costera (anual de 1,200 - 1,800 mm; CONABIO 2010, 2019, Geofolio 2023). 2) Los forófitos de El Cacahuate presentan tallas más pequeñas (media de 8.54,  $\pm 2.3$  m), en contraste con los reportados para la zona costera (media de 17 m, sin datos de D.E.; Jiménez-López *et al.* 2017) y que limitan el paso

de luz, por lo que en El Cacahuate la propia arquitectura de *R. mangle* (raíces fúlcreas, fuste, raíces adventicias y ramificación de la copa) brinda variedad de sitios más expuestos al sol o a la sombra (Reyes-García *et al.* 2012, Cach-Pérez *et al.* 2013); además, su corteza rugosa favorece el establecimiento de algunas especies epífitas (*v.gr.* bromelias; Sousa y Colpo 2017).

Por otro lado, el índice de Shannon-Wiener indica que El Cacahuate presenta una diversidad media ( $H=2.2$ ), ya que debajo de 2 se considera diversidad baja y por encima de 3.5 como diversidad alta (*sensu* Margalef 1972). Ya que este índice trabaja con el número de especies presentes y su abundancia relativa, su resultado permite interpretar que tan heterogénea es la comunidad. Por ejemplo, en la selva alta de Tenosique (Hernández-Sastré 2014) se reporta una diversidad un poco más alta ( $H=3.15$ ) debido a que existe un mayor número de especies epífitas (53 spp.) con pocas especies dominantes. Mientras que Carvente-Acteopan *et al.* (2017) señala una diversidad baja ( $H=1.3$ ) para un bosque de pino-encino de Chiapas, donde existe siete especies epífitas siendo tres de ellas claramente dominantes. Aunque no se encontraron datos sobre diversidad basada en el índice de Shannon-Wiener en los estudios dirigidos a las epífitas de los manglares del Golfo de México (Díaz-Jiménez 2007, Jiménez-López *et al.* 2017, 2018, Noguera-Savelli *et al.* 2021), García-Luna *et al.* (2024) reporta una diversidad baja ( $H=1.36$ ; con 60 forófitos muestreados) para un manglar de Quintana Roo, siendo esta una menor diversidad que en El Cacahuate (con 50 forófitos muestreados). Al ampliar la búsqueda a otros ecosistemas con *R. mangle* fuera de México, como en el caso de un manglar de Nicaragua (Kupec 2017), de igual manera se observa una menor diversidad ( $H=1.77$ ). Por lo anterior, recomendamos complementar los estudios en manglares costeros del Golfo de México para determinar la diversidad de epífitas presente en estos ecosistemas, aunque por la alta riqueza y abundancia de

epífitas presentes en el manglar interior del área de estudio respecto a su contraparte costera, podemos intuir que El Cacahuate presenta la diversidad más alta reportada hasta la fecha en ecosistemas de *R. mangle* del sureste de México.

*VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LOS FORÓFITOS Y SU RELACIÓN CON LA COMUNIDAD EPÍFITA.* Diversos estudios han reportado que la riqueza y abundancia de epífitas suele aumentar si los árboles son más altos y/o presentan tallos más gruesos (Flores-Palacios & García-Franco 2006, Sousa & Colpo 2017, Gorman *et al.* 2019). Esta misma asociación positiva se ha reportado en un manglar costero tabasqueño (Jiménez-López *et al.* 2017). Sin embargo, en El Cacahuate la altura total de los forófitos o el diámetro de los fustes no muestran una asociación importante con la presencia o abundancia de epífitas, ya que los coeficientes de determinación ( $r^2$ ) de las regresiones indican que esta asociación es muy baja debido a la amplia dispersión de los datos respecto a su modelo lineal. Esto se puede deber a que en este manglar interior existen árboles muy altos con fustes anchos, pero con poca presencia de epífitas; mientras que otros árboles son muy bajos y delgados con gran abundancia de epífitas. La propia heterogeneidad estructural de los forófitos de *Rhizophora mangle* en El Cacahuate, con raíces fúlcreas extendidas varios metros, raíces adventicias presentes en algunos individuos, fustes generalmente inclinados o curvos y copas extendidas, brindan diversidad de sitios donde pueden establecerse las epífitas. Lo anterior explica la heterogeneidad de la distribución de epífitas sobre los forófitos, siendo el tamaño de los árboles poco determinante por sí mismo dentro de este manglar.

*VARIABLES AMBIENTALES DEL MANGLAR.* Para El Cacahuate se observa que la temperatura es homogénea a lo largo y alto del manglar, sin embargo, la humedad relativa varía entre la zona superior e inferior. En el gradiente vertical se observa una disminución de la riqueza y abundancia de epífitas conforme se incrementa el gradiente hacia las ramas más externas. Aunque no hicimos mediciones directas ni indirectas de la incidencia de luz, es claro que las epífitas de las ramas más altas están más expuestas a las condiciones xéricas de los bordes de la vegetación, ya que el exceso de luz solar afecta a diversos procesos fisiológicos y anatómicos de algunas epífitas (William 2002, Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003, González-Salvatierra et al. 2013). Por otro lado, las epífitas al borde superior de la vegetación están más expuestas a la lluvia y el viento, por lo que son fácilmente removidas de las ramas más externas siendo desplazadas a gradientes inferiores (Murren & Ellison 1996). Además, la estructura irregular de *R. mangle* y el espacio que existe entre cada árbol permiten la entrada de luz a zonas más bajas del forófito, por lo que la humedad ambiental, la luz, el viento y las lluvias juegan un papel importante en la distribución vertical de las epífitas en el área de estudio.

*Similitud de la comunidad epífita vascular en los gradientes vertical y horizontal.* El análisis de conglomerados indica que la composición de epífitas de las bandas más exteriores (bandas 1, 2, 4 y 5) presentan un grado de similitud más alto entre ellas, dejando en un grupo aparte a las epífitas de los árboles ubicados al centro de la vegetación (banda 3); a su vez, la copa de los árboles (zonas 3, 4 y 5) forman un solo grupo, mientras el fuste y las raíces son grupos independientes, siendo las raíces la zona vertical del árbol donde se reporta mayor abundancia y el fuste donde se reporta mayor riqueza. Lo observado en El Cacahuate coincide con lo reportado en otros

ecosistemas de manglar, donde las raíces y el fuste son las zonas del árbol con mayor presencia de epífitas (Díaz-Jiménez 2007, García-Luna *et al.* 2024) y suelen presentar composición diferente a la de la copa (Jiménez-López *et al.* 2017).

El análisis de diversidad beta muestra que en el gradiente horizontal seis especies se distribuyen de manera exclusiva en diferentes bandas respecto al margen de la laguna (una para cada banda por excepción de la primera banda que presenta dos), mientras que las 21 especies restantes se comparten en al menos dos bandas. Por ende, podemos interpretar que existe poca especificidad a alguna condición respecto al margen del agua. Esto puede deberse a que el manglar permanece inundado la mayor parte del año y la temperatura ambiental es homogénea en todo el ecosistema. Para el gradiente vertical se observa que el fuste presenta cuatro especies únicas, las raíces solo una, y el resto de las zonas no presentan especies exclusivas. Las especies exclusivas del fuste corresponden a dos helechos (*Asplenium serratum* y *Polypodium polypodioides*, con uno y cinco individuos respectivamente) y dos orquídeas (*Catasetum integerrimum* y *Notylia barkerii*, con un individuo cada una). Por otro lado, un helecho presentó el valor indicador más alto para el gradiente vertical en las raíces (zona 1) y una orquídea en el centro de la vegetación (banda 3), mientras que solo una cactácea (*Selenicereus grandiflorus*) mostró alta especificidad por los árboles ubicados a 15 m de la laguna (banda 2) y los fustes (zona 2). A su vez, la presencia de un mayor número de especies únicas en el fuste puede deberse a que son estructuras cambiantes y con un alto estrés ambiental (Fireberg 1996), que conforme aumentan su diámetro brindan mayor estabilidad al presentar características que favorecen el establecimiento de ciertas especies epífitas, como la textura de la corteza y el ángulo de inclinación del fuste, la presencia de micorrizas o briofitas que favorecen la germinación de ciertas epífitas, la cantidad de espacio

disponible o que esta zona posea un mayor tiempo de exposición a germoplasma (Hernández-Pérez *et al.* 2018). Por otro lado, que la copa (zonas 3 a 5) no tenga especies únicas se debe a las características extremas del borde de la vegetación, siendo las bromelias las que colonizan las zonas más altas del gradiente.

Se observa un descenso en números entre las tallas medianas y grandes, pudiendo ser indicador de que muchas epífitas no llegan a tallas mayores. Esto puede deberse a la propia fisiología de las especies, ya que las bromelias (género *Tillandsia*) al generar su inflorescencia la roseta muere, dejando hijuelos de menor tamaño (Toledo *et al.* 2021) que con el paso del tiempo pueden fragmentarse en plantas individuales. De igual manera, algunas orquídeas poseen un crecimiento lateral que genera nuevos pseudobulbos mientras los más maduros perecen, pero en ocasiones este eje de crecimiento se bifurca generando individuos separados de menor tamaño. En el gradiente horizontal la talla mediana muestra su mayor abundancia al centro de la vegetación (banda 3), sin embargo, esta banda es la que presenta la menor presencia de tallas pequeñas, lo que podría indicar: 1) bajo número de semillas o esporas que llegan y logran desarrollarse hasta la talla mediana, ya sea por la poca llegada de germoplasma al ser una zona menos expuesta al viento; 2) la alta presencia de otras epífitas limita el establecimiento y desarrollo de nuevos individuos por algún tipo de competencia por espacio y recursos. Por otro lado, en el gradiente vertical la talla mediana es más abundante en las raíces y disminuye conforme se incrementa el gradiente, siendo las ramas más externas de la copa (zona 5) donde se observó menor presencia de epífitas de tallas grandes. Una menor presencia de epífitas grandes (y el resto de las tallas en general) en las ramas más externas de la copa se debe a las condiciones extremas del borde que afectan a la fisiología de ciertas epífitas.

Lo anterior indica que las bromelias son especies recurrentes sobre los forófitos de *R. mangle*, las orquídeas presentan mayor afinidad a las bandas y zonas alejadas de los bordes, las cactáceas son especies ocasionales y los helechos son un grupo raro en el manglar de El Cacahuate. La amplia distribución de bromelias dentro del ecosistema se debe a: 1) su estrategia reproductiva, con gran número de semillas con apéndices plumosos que les facilitan establecerse sobre la corteza rugosa de los mangles (Mondragón-Chaparro *et al.* 2011; Einzmann & Zotz 2017) y su capacidad de propagarse asexualmente; y 2) sus adaptaciones anatómicas y fisiológicas (Benzing 1990, Gómez y Winkler 1991, Zotz y Andrade 2002, Reyes-García *et al.* 2012, Dejean *et al.* 1995, Graham y Andrade 2004, Reyes-García *et al.* 2012, Chilpa-Galván *et al.* 2013, Granados-Sánchez *et al.* 2003, Ceja-Romero *et al.* 2008) les permiten colonizar desde hábitats méxicos hasta xéricos, ya que soportan periodos de baja humedad, pocos nutrientes y alta radiación solar permitiendo un alto reclutamiento (sobrevivencia de los individuos hasta su estadio reproductivo; Morlans 2004). Las cactáceas tienen poca representación dentro del manglar del área de estudio, con solo dos especies y un bajo número de individuos (41 en total), esto debido a que sus semillas son dispersadas por las aves o mamíferos que comen sus frutos, lo que podría representar una barrera para el establecimiento dentro del ecosistema mientras que el resto de los grupos (bromelias, helechos y orquídeas) son transportadas por el viento a mayor diversidad de sitios. Las orquídeas y helechos solo dominan hacia el centro de la vegetación (banda 3) y son escasas en las zonas más expuestas de la copa (zonas 3, 4 y 5) debido a que: 1) la zona 5 está conformada por las ramas más externas y jóvenes, por lo que han pasado un menor tiempo de exposición a las esporas y semillas comparado a otras zonas más maduras del árbol (Yeaton y Gladston 1982, Migenis y Ackerman 1993, García-Franco 1996, Gil-Sáenz 2005); 2) sus

semillas y esporas son transportadas por el aire debido a su diminuto tamaño (Arditti & Ghani 2000; Menchaca-García & Moreno-Martínez 2011), por lo que pueden ser fácilmente removidas de las ramas más jóvenes por las ráfagas de viento y la lluvia, dificultando su establecimiento en las zonas más expuestas al borde de la vegetación (Murren & Ellison 1996); 2) las orquídeas presentan barreras en su reclutamiento, ya que requieren la presencia de micorrizas para sobrevivir durante sus primeros estadios después de germinar (Petrolli 2022), por lo que las zonas más bajas del árbol brindan un ambiente menos estresante para el desarrollo de sus simbiontes debido a una mayor disponibilidad de materia orgánica y agua.

### Literatura citada

- Aburto-Oropeza O, Burelo-Ramos CM, Ezcurrea E, Ezcurrea P, Henriquez CL, Vanderplank S, Zapata F. 2021. Relict inland mangrove ecosystem reveals Last Interglacial sea levels. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **118**: 1-8. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.2024518118>
- Aceves-Navarro LA, Rivera-Hernández B. 2019. Clima. En: Cruz Angón A. eds. *La Biodiversidad del estado de Tabasco. Estudio de Estado. Vol. II*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. pp. 123-132. ISBN: 978-607-8328-19-5
- Alanís-Méndez JL, Muñoz-Artega FO, López-Ortega M, Cuervo-López L, Raya-Cruz BE. 2007. Aportes al conocimiento de las epífitas (Bromeliaceae, Cactaceae y Orchidaceae) en dos tipos de vegetación del Municipio de Pánuco, Veracruz, México. *Revista Científica UDO Agrícola* **7**: 160-174. ISSN 1317-9152,

- Alderete-Chávez A, Capello-García S. 1988. *Orquídeas de Tabasco*. México. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Instituto de Cultura de Tabasco, Villahermosa. ISBN: 968-889-138-X
- Ames O, Correll DS. 1985. *Orchids of Guatemala and Belize*. Nueva York. Dover Publications, Inc. ISBN: 0486248348
- Benítez-Malvido J, Martínez-Ramos M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* **17**: 598-606. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01120.x>
- Benzing DH. 1990. *Vascular Epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge. <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511525438>
- Beutelspacher CR. 2011. *Guía de orquídeas de Chiapas*. Chiapas, México. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. ISBN: 978-607-7510-66-6
- Cach-Pérez MJ, Andrade JL, Chilpa-Galván N, Tamayo-Chim M, Orellana R, Reyes-García C. 2013. Climatic and structural factors influencing epiphytic bromeliad community assemblage along a gradient of water-limited environments in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science* **6**: 283-302. DOI: <https://doi.org/10.1177/19400829130060020>
- Cach-Pérez MJ, Andrade JL, Reyes-García C. 2018. Morphophysiological Plasticity in Epiphytic Bromeliads Across a Precipitation Gradient in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science* **11**: 1-10. DOI: <https://doi.org/10.1177/1940082918781926>
- Campos Díaz MJ, Burelo Ramos CM, Arias S. 2020. La familia Cactaceae en Tabasco, México. *Acta Botánica Mexicana* **127**: e1635. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1635>

- Carvente-Acteopan S, Pérez-Olvera MA, Florez-Cruz M, Navarro-Garza H, Flores-Hernández N. 2017. Diversidad y abundancia de bromelias epífitas en “El Punto” Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* **18**: 3661-3671. DOI: <https://doi.org/10.29312/remexca.v8i18.211>
- Ceja-Romero J, Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, García-Cruz J, Mendoza-Ruiz A, Pérez-García B. 2008. Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias* **1**: 34-41. <https://www.redalyc.org/pdf/644/64411463006.pdf#:~:text=Un%20componente%20importante%20dentro%20de%20algunas%20de%20estas,la%20biodiversidad%20de%20las%20comunidades%20donde%20se%20encuentran> (consultado en enero 2024)
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* **84**: 45-67.
- Chao A, Ma KH, Hsieh TC. 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at [http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software\\_download/inext-online/](http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/inext-online/)
- Chávez-Sahagún E, Andrade J, Reyes C, Barreray E, Santamaría. 2015. Epífitas grandes pueden vivir y reproducirse sobre el suelo en una selva baja caducifolia de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Poster. DOI: <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.14597.78564>
- Chilpa-Galván N, Tamayo-Chim M, Andrade JL, Reyes-García C. 2013. Water table depth may influence the asymmetric arrangement of epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *Plant Ecology* **214**: 1037-1048. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-013-0229-3>

CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. 2010. *La biodiversidad en Campeche. Estudio de Estado*. CONABIO. México.

<https://bioteca.biodiversidad.gob.mx/janium/Documentos/7371.pdf> (consultado en marzo 2024)

CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. 2019. *La biodiversidad en Tabasco. Estudio de Estado*. CONABIO, México.

<https://bioteca.biodiversidad.gob.mx/janium/Documentos/14868.pdf> (consultado en septiembre 2023).

CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2023. *Estudio Previo Justificativo para el establecimiento del Área Natural Protegida Reserva de la Biósfera Wanha'*. Tabasco, México. 232 páginas. Incluyendo 4 anexos. <https://www.conanp.gob.mx/pdf/separata/EPJ-RB-Wanha.pdf> (consultado en septiembre 2023).

CONAP [Consejo Nacional de Áreas Protegidas]. 2010. *Guía de Reconocimiento del Género Tillandsia de Guatemala*. 1ra Ed. Guatemala. <https://www.caftadr-environment.org/wp-content/uploads/2016/04/guia-de-Reconocimiento-de-Tillandsia-2.pdf> (consultado en marzo 2023).

Cortés-Anzúres BO, Corona-López AM, Damon A, Mata-Rosas M, Flores-Palacios A. 2020. Phorophyte type determines epiphyte-phorophyte network structure in a Mexican oak forest. *Flora* **272**: 151704. ISSN 0367-2530. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151704>.

Davidse G, Sousa-Sánchez M, Chater AO. 1994. Alismataceae a Cyperaceae. En: Davidse G, eds. *Flora Mesoamericana* **6**: I-XVI. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 1–543. ISBN: 9683633102

- Dejean A, Olmsted I, Snelling RR. 1995. Tree-Epiphyte relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* **27**: 57-70. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2388903>
- Díaz-Jiménez P. 2007. Flora epífita de los manglares de Tabasco, México. *Kuxulkab' XIII*: 11-17. ISSN: 1665-0514
- Einzmann HJR, Zotz G. 2017. Dispersal and establishment of vascular epiphytes in human-modified landscapes. *AoB Plants* **9**: plx052. DOI: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plx052>
- Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, Ramírez-Morillo I, Holst B, Luther H, Till W. 2004. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana* **25**: 33-86. DOI: <https://doi.org/10.2307/41760147>
- Fireberg M. 1996. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotropica* **28**: 345-355. DOI: <https://doi.org/10.2307/2389198>
- Flores-Palacios A, García-Franco JG. 2006. The relationship between tree size and epiphyte richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* **33**: 323-330. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01382.x>
- Flores-Palacios A, García-Franco JG. 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana* **22**: 181-191. <https://journals.flvc.org/selbyana/article/view/121662> (consultado en enero 2024)
- Flores-Palacios A, García-Franco JG. 2006. The relationship between tree size and epiphyte richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* **33**: 323-330. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01382.x>

- García-Franco JG. 1996. Distribución de epifitas vasculares en matorrales costeros de Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana* **37**: 1-9. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm37.1996.764>
- García-Franco JG, Toledo-Aceves T. 2008. Epifitas vasculares: bromelias y orquídeas. En: Robert M, Hernández-Ortiz V, Gallina S, Mehltreter K. (eds.). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto de Ecología, A.C. México. ISBN: 970-709-112-6
- García-González A, Plasencia-Vázquez A, Serrano A, Riverón-Giró F, Ferrer-Sánchez Y, Zamora-Crescencio P. 2021. Assemblage of vascular epiphytes associated to seasonally inundated forest in the Southeastern Mexico: Challenges for its conservation. *Global Ecology and Conservation* **25**: e01404. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01404>.
- García-Luna C, Carrillo-Bastos A, Cutz-Pool LQ, González-Salvatierra C. 2024. Composición de las epifitas vasculares asociadas al manglar ribereño en la comunidad de Ramonal, Quintana Roo, México. *Madera y Bosques* **30**. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2024.3042616>
- Geofolio 2023. <https://geofolio.org/f/140105265> (consultado en noviembre 2023).
- Gil-Sáenz CE. 2005. *Distribución vertical, composición y diversidad de epifitas vasculares a lo largo de un gradiente espacial en la ciudad de Bogotá, Colombia*. Tesis de licenciatura. Pontificia Universidad Javeriana. <https://repository.javeriana.edu.co/bitstream/handle/10554/56066/EPIFITAS.pdf> (consultado en julio de 2024)
- Gómez MA, Winkler S. 1991. Bromelias en manglares del Pacífico de Guatemala. *Revista de Biología Tropical* **39**: 207-214. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v39i2>

- Gómez-Escamilla IN, Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, Krömer T. 2019. Distribución geográfica de angiospermas epífitas de la región terrestre prioritaria Cerros Negro-Yucaño, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical* **67**: 118-131. ISSN: 0034-7744. DOI: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v67i1.32726>
- González-Salvatierra C, Andrade JL, Orellana R, Peña-Rodríguez LM, Reyes-García C. 2013. Microambiente lumínico y morfología y fisiología foliar de *Bromelia karatas* (Bromeliaceae) en una selva baja caducifolia de Yucatán, México. *Botanical Sciences* **91**: 75-84. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.403>
- Gorman A, Kerhoulas L, Poldá W, Kerhoulas N. 2019. Epiphyte Diversity, Abundance, and Distribution in an Old Sitka Spruce Crown. *Evansia* **36**: 12-22. DOI: <https://doi.org/10.1639/0747-9859-36.1.12>
- Graham EA, Andrade JL. 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany* **91**: 699-706. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.91.5.699>
- Granados-Sánchez D, López-Ríos GF, Hernández-García MÁ, Sánchez-González A. 2003. Ecología de las plantas epífitas. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **9**: 101-111. ISSN: 2007-3828 [https://www.researchgate.net/publication/313146012\\_Ecologia\\_de\\_las\\_plantas\\_epifitas#fullTextFileContent](https://www.researchgate.net/publication/313146012_Ecologia_de_las_plantas_epifitas#fullTextFileContent) (consultado en mayo 2023).
- Gutiérrez-Báez C. 2004. Listado Florístico Del Norte De Chiapas: Catazajá Y Límites Con Palenque. *Polibotánica* **17**: 107-124. ISSN 14052768. [https://www.researchgate.net/publication/242166542\\_LISTADO\\_FLORISTICO\\_DEL\\_NORTE](https://www.researchgate.net/publication/242166542_LISTADO_FLORISTICO_DEL_NORTE)

[E DE CHIAPAS CATAZAJA Y LIMITES CON PALENQUE](#) (consultado en octubre 2023).

Hágsater E, Soto-Arenas GA, Salazar GA, Jiménez-Machorro R, López-Rosas MA, Dressler RL.

2005. *Orchids of Mexico*. Instituto Chinoín, Ciudad de México. ISBN: 978-9687889078

Hammer O, Harper D, Ryan P. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* **4**: 1-9.

Hernández-Pérez E, Solano E, Ríos-Gómez R. 2018. Host affinity and vertical distribution of epiphytic orchids in a montane cloud forest in southern Mexico. *Botanical Sciences* **96**: 200-217. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1869>

Hernández-Sastre J, Jiménez-Pérez NC, Guadarrama-Olivera MA. 2014. *Diversidad y estructura vertical de la comunidad de epífitas vasculares del Ejido Niños Héroe de Chapultepec, Tenosique, Tabasco*. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. México.

Hietz P, Hietz-Seifert U. 1994. *Epífitas de Veracruz: Guía ilustrada para las regiones de Xalapa y Los Tuxtlas, Veracruz*. Instituto de Ecología, 1ra. Ed. ISBN: 9687213604, 9789687213606

Hietz P, Hietz-Seifert U. 1995a. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **4**: 487-498. DOI: <https://doi.org/10.2307/3236347>

Hietz P, Hietz-Seifert U. 1995b. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **6**: 719-728. DOI: <https://doi.org/10.2307/3236443>.

Jiménez-López DA, Roblero-Velasco R de J, Martínez-Meléndez N, Ocampo G, Gallardo-Cruz JA. 2017. Relación entre variables del forófito y la riqueza de epífitas vasculares en los Pantanos

- de Centla, Tabasco, México. *Acta Botánica Mexicana* **121**: 125-137. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm121.2017.1179>
- Jiménez-López DA, Peralta-Carreta C, Solórzano JV, Cervantes-Jiménez GL, Domínguez-Vázquez MA. 2018. A checklist of vascular epiphytes of El Cometa Lagoon, Pantanos de Centla Biosphere Reserve, Mexico. *Journal of Threatened Taxa* **10**: 12589-12597. ISSN-e 0974-7907. DOI: <https://doi.org/10.11609/jott.3794.10.11.12589-12597>
- Johansson D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African Rain Forest. *Acta Phytogeographica Suecica* **59**: 1-129. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388283>
- Krömer T, Gradstein SR, Acebey A. 2007. Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia. *Ecología en Bolivia* **42**: 23-33.
- Krömer T, Gradstein SR. 2016. Vascular epiphytes. En: Larsen TH Ed. *Core Standardized Methods for Rapid Biological Field Assessment*. Conservation International, Arlington, VA. pp. 25-36. ISBN: 978-1-934151-96-9
- Krömer T, García-Franco JG, Toledo-Aceves T. 2014. Epífitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. En: González-Zuarth CA, Eds. *Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental*. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC) - El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). México, D.F. y Campeche, México. pp. 606-623. ISBN 978-607-8429-05-9
- Kupec A. 2018. The Comparison of Vascular Epiphytes Diversity Related to their Occurrence in Natural and Artificial Mangrove Channels, Greenfields, Eastern Coast of Nicaragua. En: Sharma S, ed. *Mangrove Ecosystem Ecology and Function*. *IntechOpen*. DOI: <https://doi.org/10.5772/intechopen.79133>

- López-Barrera F. 2004. Estructura y función en bordes de bosques. *Ecosistemas* **13**: 67-77. ISBN: 1697-2473. <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/581> (consultado en marzo de 2024)
- López-Gómez D. 2014. *Efecto de borde sobre la biodiversidad de orquídeas epífitas en el Parque Estatal de Agua Blanca, Macuspana, Tabasco, México*. Tesis de maestría. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Margalef R. 1972. Homage to E. Hutchison, or why is there an upper limit to diversity. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences* **44**: 21-235. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01736.x>
- Martínez-Meléndez N, Pérez-Farrera MA, Flores-Palacios A. 2008. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Rev. Biol. Trop.* **56**: 2069-2086. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v56i4.5780>
- Martínez-Meléndez N, Martínez-Camilo R, Pérez-Farrera MA, Martínez-Meléndez J. 2011. *Las epífitas de la Reserva El Triunfo, Chiapas. Guía ilustrada de las especies más notables*. Colección Jaguar, UNICACH. Chiapas, México. pp. 208. ISBN: 978-607-7510-94-9
- Martín-Regalado N. 2019. Detección de especies indicadoras de condiciones de habitats. En: Moreno-Ortega C.E. *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo / Libermex. Ciudad de México. Capítulo 10.
- Mickel JT, Smith AR. 2004. *The Pteridophytes of Mexico*. New York Botanical Garden Press **88**: 1-1054. ISBN: 0-89327-488-7

- Migenis LE, Ackerman JD. 1993. Orchid-epiphyte relationships in a forest watershed in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* **9**: 231-240. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400007227>
- Mondragón-Chaparro DM, Ramírez IM, Flores MM, García-Franco JG. 2011. *La Familia Bromeliaceae en México*. México-Texcoco, Universidad Autónoma de Chapingo. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1918>
- Morales-Damián A. 2012. Inventario de orquídeas del Ejido Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique, Tabasco. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Morales-Rodríguez NEM, Burelo-Ramos CM, García-Franco JG, Aburto-Oropeza O, Molina-Paniagua ME. datos no publicados. La comunidad epífita vascular de un manglar interior de Tabasco, México y su similitud con vegetaciones adyacentes. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Tesis de maestría.
- Morlans MC. 2004. Introducción a la Ecología de Poblaciones. Ed. Científica Universitaria, Universidad Nacional de Catamarca. ISSN: 1852-3013. <https://www.uv.mx/personal/tcarmona/files/2010/08/Morlans-2004.pdf> (consultado en junio de 2024)
- Murren CJ, Ellison AM. 1996. Effects of habitat, plant size, and floral display on male and female reproductive success of the Neotropical orchid *Brassavola nodosa*. *Biotropica* **28**: 30-41. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2388769>
- Nava-Cruz Y, Maass-Moreno M, Briones-Villareal O, Méndez-Ramírez I. 2007. Evaluación del efecto de borde sobre dos especies del bosque tropical caducifolio de Jalisco, México.

*Agrociencia* **41**: 111-120. <https://www.redalyc.org/pdf/302/30241111.pdf> (consultado en enero de 2024)

Noguera-Savelli E, Cetzal-Ix W. 2014. Review and integration of the knowledge of the Orchidaceae of Tabasco, Mexico. *Botanical Sciences* **92**: 519-540. <https://doi.org/10.17129/botsci.117>

Noguera-Savelli E, Pacheco-Pizano J, Cetzal-Ix W. 2021. Epífitas del fragmento de manglar de la UMA Nohan, Carmen, Campeche, México. *Desde el Herbario CICY* **13**: 136-142. [https://www.cicy.mx/Documentos/CICY/Desde\\_Herbario/2021/2021-07-08-Noguera-Savelli-et-al.-Epifitas-del-fragmento-de-manglar.pdf](https://www.cicy.mx/Documentos/CICY/Desde_Herbario/2021/2021-07-08-Noguera-Savelli-et-al.-Epifitas-del-fragmento-de-manglar.pdf) (consultado enero 2024)

Petrolli R. 2022. Symbioses mycorhiziennes des orchidées épiphytes. *Sciences du Vivant. Muséum National d'Histoire Naturelle*. Tesis de doctorado. <https://hal.science/tel-04518726> (consultado en abril de 2024)

Reyes-García C, Mejía-Chang M, Griffiths H. 2012. High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist* **193**: 745-754. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03946.x>

Rojas-Zárate Y, Mondragón D. 2016. Bromelias epífitas del distrito de Zaachila, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **87**: 252-254. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.01.003>

Rosa-Manzano E. 2014. Distribución vertical y fisiología de orquídeas epífitas en dos selvas secas de la península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Tesis de doctorado.

[https://eicy.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1003/661/1/PCB\\_D\\_Tesis\\_2014\\_Edilia\\_De\\_La\\_Rosa\\_Manzano.pdf](https://eicy.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1003/661/1/PCB_D_Tesis_2014_Edilia_De_La_Rosa_Manzano.pdf) (consultado en enero de 2024)

Ruíz-Cordova JP, Toledo-Hernández VH, Flores-Palacios A. 2014. The effect of substrate abundance in the vertical stratification of bromeliad epiphytes in a tropical dry forest (Mexico). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **209**: 375-384. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.06.003>

Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D.F. 432 pp.

SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2023. Edicto: Reserva de la Biosfera la región denominada Wanha', ubicada en los municipios de Balancán y Tenosique, en el estado de Tabasco, México. Diario Oficial de la Federación. 9 de agosto de 2023. [https://dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5698495&fecha=15/08/2023#gsc.tab=0](https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5698495&fecha=15/08/2023#gsc.tab=0)

(consultado en agosto 2023).

Sousa M, Colpo KD. 2017. Diversity and distribution of epiphytic bromeliads in a Brazilian subtropical mangrove. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **89**: 1085-1093. DOI: <https://doi.org/10.1590/0001-3765201720160702>

Taylor A, Zotz G, Weigelt P, Cai L, Karger D, König C, Kreft H. 2021. Vascular epiphytes contribute disproportionately to global centers of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography* **31**: 62-74. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.13411>

Toledo T, Hernández-Rojas A, García-Franco JG, Mehltreter K. 2021. Guía de bromelias y helechos epífitos. CONABIO. [http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/HQ001\\_ANEXO\\_Guia\\_amplia\\_Bromelias\\_helechos\\_epifitos.pdf](http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/HQ001_ANEXO_Guia_amplia_Bromelias_helechos_epifitos.pdf) (consultado en junio de 2024)

- William FL. 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science* **13**: 595-602. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02086.x>
- Yeaton RI, Gladstone DE. 1982. The pattern of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentialata* H.B.K.) in Guanacaste provincia, Costa Rica. *Biotropica* **14**: 137-140 DOI: <https://doi.org/10.2307/2387743>
- Zotz G, Bader MY. 2009. Epiphytic Plants in a Changing World-Global: Change Effects on Vascular and Non-Vascular Epiphytes. *Progress in Botany* **70**. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-540-68421-3>
- Zotz G. 2016. Physiological ecology. En: Zotz G. ed. *Plants on plants - The biology of vascular epiphytes*. Springer. Cham, Switzerland. pp. 95-137. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-39237-0>
- Zotz G, Andrade JL. 2002. La ecología y la fisiología de las epifitas y las hemiepifitas. En: Guariguata MR, Kattan GH. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica. Pp. 271-296. ISBN: 978-9968801119

Apéndice 1. Registros de las variables ambientales en el área de estudio durante el periodo abril 2022 a abril 2023.

Se muestran promedios mensuales y desviación estándar (D.E.) para la zona inferior y superior de cada banda

(bandas 1, 3 y 5) de los dos transectos muestreados.

Transecto	Ubicación vertical	Ubicación horizontal	Mes	Temperatura		Humedad relativa	
				Promedio mensual	D.E.	Promedio mensual	D.E.
1	Inferior Inferior	B1	Abril	29.33	3.64	74.78	14.66
			Mayo	27.19	2.97	88.11	12.63
			Junio	28.02	3.21	83.24	14.06
			Julio	28.08	2.81	88.92	12.39
			Agosto	27.70	2.94	91.30	12.41
			Septiembre	27.27	2.39	90.88	9.46
			Octubre	27.01	2.31	86.93	9.41
			Noviembre	26.24	2.04	87.55	8.91
			Diciembre	24.51	2.47	85.93	9.26
			Enero	24.38	2.59	81.84	8.68
			Febrero	26.56	3.10	69.10	9.97
			Marzo	27.43	3.53	67.49	12.56
	Abril	28.73	3.85	65.03	11.91		
		B3	Abril	29.16	2.85	74.07	12.10
			Mayo	28.56	3.64	77.86	15.70
			Junio	26.33	2.69	91.67	11.33
			Julio	27.20	3.13	86.41	13.40
			Agosto	26.72	2.97	90.88	11.69
			Septiembre	26.41	2.06	95.84	6.72
			Octubre	26.38	2.24	92.50	8.29
			Noviembre	25.73	2.05	93.83	7.70
			Diciembre	24.11	2.58	93.22	8.23
			Enero	25.22	2.74	89.54	9.73
			Febrero	26.58	3.38	77.30	11.68
			Marzo	27.25	3.75	75.71	14.36
		Abril	28.43	3.91	71.42	13.81	
		B5	Abril	28.98	3.39	80.90	14.22
			Mayo	28.84	4.50	77.58	17.76
			Junio	27.01	3.77	88.84	14.83
			Julio	27.84	4.22	85.05	16.62
			Agosto	26.71	3.12	95.97	9.18
			Septiembre	26.59	2.50	95.25	8.38
			Octubre	26.31	2.89	92.74	10.72
			Noviembre	25.52	2.14	95.95	6.30
			Diciembre	23.98	2.64	95.03	7.41
			Enero	24.35	2.52	93.41	8.61
	Febrero		26.09	3.76	81.64	13.18	
	Marzo		26.93	4.25	78.96	15.70	
	Abril	28.35	4.70	74.34	15.75		
	Superior	B1	Abril	29.88	3.50	67.40	16.73
			Mayo	29.04	3.97	71.63	18.68
			Junio	27.04	3.27	83.65	17.24
			Julio	27.83	3.81	80.52	18.36
			Agosto	27.62	4.07	84.18	17.69
			Septiembre	27.19	3.36	88.19	15.13
			Octubre	26.79	3.03	85.92	14.79
			Noviembre	26.04	2.78	88.16	13.88

Transecto	Ubicación vertical	Ubicación horizontal	Mes	Temperatura		Humedad relativa			
				Promedio mensual	D.E.	Promedio mensual	D.E.		
			Diciembre	24.35	3.29	87.11	14.80		
			Enero	25.07	3.21	84.78	14.52		
			Febrero	26.92	3.94	70.62	14.39		
			Marzo	27.65	4.24	69.15	17.02		
			Abril	29.10	4.54	65.02	16.37		
		B3	Abril	30.14	3.82	66.90	17.18		
			Mayo	29.59	4.74	71.17	19.55		
			Junio	27.39	4.12	84.11	18.37		
			Julio	27.74	4.25	81.26	19.29		
			Agosto	26.60	4.13	87.85	18.00		
			Septiembre	26.99	3.19	89.34	14.25		
			Octubre	26.94	3.37	86.21	15.90		
			Noviembre	26.10	2.91	90.19	13.98		
			Diciembre	24.15	2.62	93.85	8.96		
			Enero	25.04	2.74	90.27	10.84		
			Febrero	26.83	4.06	71.79	16.97		
			Marzo	27.73	4.48	70.60	18.75		
			Abril	29.00	4.68	67.48	18.16		
		B5	Abril	30.97	5.71	67.45	22.89		
			Mayo	30.42	6.32	69.99	22.59		
			Junio	27.56	4.68	84.62	18.82		
			Julio	28.04	4.76	81.94	19.33		
			Agosto	27.57	4.72	86.36	18.15		
			Septiembre	28.16	5.36	85.37	20.51		
			Octubre	27.64	4.91	82.69	21.41		
			Noviembre	26.28	3.61	89.22	15.97		
			Diciembre	24.60	3.94	88.00	16.76		
			Enero	24.76	4.47	85.34	18.13		
			Febrero	27.42	5.24	69.80	21.41		
			Marzo	28.46	5.97	68.19	22.30		
			Abril	29.78	6.11	63.81	20.70		
		2	Inferior	B1	Abril	29.62	3.03	73.88	12.87
					Mayo	28.86	3.54	79.20	14.38
					Junio	NA	NA	NA	NA
					Julio	NA	NA	NA	NA
					Agosto	27.36	2.78	93.00	11.98
Septiembre	27.07				2.43	93.32	9.11		
Octubre	26.91				2.40	90.42	9.94		
Noviembre	26.15				1.98	93.82	7.90		
Diciembre	24.62				2.49	92.77	8.30		
Enero	24.56				2.50	90.77	9.52		
Febrero	NA				NA	NA	NA		
Marzo	NA				NA	NA	NA		
Abril	NA				NA	NA	NA		
B3	Abril			28.84	2.61	78.90	9.76		
	Mayo			28.32	3.67	80.20	15.18		
	Junio			26.40	2.79	92.07	11.97		
	Julio			27.11	3.01	88.69	13.32		
	Agosto			26.29	2.96	92.96	11.67		
	Septiembre			27.10	1.47	67.02	15.27		
	Octubre			26.39	1.23	67.01	12.67		
	Noviembre			27.47	4.00	81.53	17.73		
	Diciembre			25.64	4.22	81.08	19.34		

Transecto	Ubicación vertical	Ubicación horizontal	Mes	Temperatura		Humedad relativa	
				Promedio mensual	D.E.	Promedio mensual	D.E.
				Enero	26.00	4.65	78.36
Febrero	26.35	3.21	79.05	12.21			
Marzo	26.96	3.59	78.83	14.01			
Abril	28.06	3.95	75.15	14.36			
B5	Abril	28.67	3.13	79.18	15.00		
	Mayo	28.62	4.23	78.10	18.22		
	Junio	26.78	3.60	90.45	15.16		
	Julio	27.43	3.67	86.79	16.57		
	Agosto	27.13	3.26	93.85	12.98		
	Septiembre	26.76	2.52	93.99	9.79		
	Octubre	26.50	2.45	92.31	10.44		
	Noviembre	25.64	2.19	95.29	7.37		
	Diciembre	24.11	2.75	93.88	9.30		
	Enero	23.99	2.98	91.79	10.67		
	Febrero	25.98	3.35	81.87	13.42		
	Marzo	26.71	3.83	81.01	15.29		
Abril	28.32	4.53	75.64	16.88			
Superior	B1	Abril	29.46	3.08	70.18	14.49	
		Mayo	28.89	3.76	72.87	17.41	
		Junio	26.79	2.94	85.03	16.42	
		Julio	27.31	3.00	81.22	16.70	
		Agosto	26.09	2.95	90.21	15.14	
		Septiembre	26.72	2.69	89.32	13.12	
		Octubre	26.26	2.90	86.41	14.65	
		Noviembre	25.71	2.31	90.61	11.21	
		Diciembre	24.81	2.44	89.44	12.77	
		Enero	NA	NA	NA	NA	
		Febrero	NA	NA	NA	NA	
		Marzo	NA	NA	NA	NA	
	Abril	NA	NA	NA	NA		
	B3	Abril	30.17	4.63	71.37	17.71	
		Mayo	29.43	5.04	73.76	19.38	
		Junio	27.14	4.26	86.17	18.11	
Julio		27.75	4.39	83.30	18.13		
Agosto		27.25	4.03	82.22	19.01		
Septiembre		26.83	3.04	90.69	13.00		
Octubre		26.69	3.02	88.85	12.65		
Noviembre		25.88	2.09	91.89	7.28		
Diciembre	24.45	2.64	90.36	9.10			
Enero	24.32	2.83	87.74	9.70			
Febrero	27.53	4.97	70.86	15.61			
Marzo	28.12	5.34	69.53	17.52			
Abril	29.22	5.28	65.15	16.46			
B5	Abril	NA	NA	NA	NA		
	Mayo	NA	NA	NA	NA		
	Junio	NA	NA	NA	NA		
	Julio	NA	NA	NA	NA		
	Agosto	28.11	5.40	89.10	20.55		
	Septiembre	27.31	4.21	88.27	17.72		
	Octubre	26.77	3.81	86.62	17.22		
	Noviembre	26.31	4.05	90.18	14.83		
Diciembre	24.77	4.38	88.95	16.42			

Transecto	Ubicación vertical	Ubicación horizontal	Mes	Temperatura		Humedad relativa	
				Promedio mensual	D.E.	Promedio mensual	D.E.
			Enero	25.00	4.85	85.77	18.38
			Febrero	25.99	5.31	81.54	19.40
			Marzo	28.34	6.11	72.49	21.55
			Abril	29.27	5.41	68.49	19.01

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco  
México.

Apéndice 2. Registro de especies epífitas por cada banda y zona del área de estudio.

Familia	Especies	Total	B1	B2	B3	B4	B5	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5
Aspleniaceae	<i>Asplenium serratum</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Bromeliaceae	<i>Aechmea bracteata</i>	2	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0
	<i>Catopsis morreniana</i>	67	40	14	5	0	8	26	6	0	8	27
	<i>Tillandsia balbisiana</i>	145	68	12	18	47	0	5	4	32	62	42
	<i>T. brachycaulos</i>	30	5	0	2	22	1	2	4	9	3	12
	<i>T. bulbosa</i>	421	186	53	114	47	21	82	28	44	161	106
	<i>T. dasyliriifolia</i>	1160	301	142	166	364	187	799	110	60	126	65
	<i>T. fasciculata</i>	109	61	5	10	24	9	30	4	23	23	29
	<i>T. juncea</i>	4	1	0	0	2	1	1	1	1	0	1
	<i>T. schiedeana</i>	780	307	54	59	239	121	255	92	137	208	88
	<i>T. streptophylla</i>	123	36	26	12	33	16	17	8	25	35	38
Cactaceae	<i>Deamia testudo</i>	16	3	4	6	0	3	6	7	3	0	0
	<i>Selenicereus grandiflorus</i>	35	8	11	7	5	4	16	12	3	3	1
Orchidaceae	<i>Catasetum integerrimum</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
	<i>Cohniella ascendens</i>	4	0	0	0	0	4	0	4	0	0	0
	<i>Encyclia bractescens</i>	6	2	2	0	0	2	0	4	1	1	0
	<i>Epidendrum cardiophorum</i>	127	3	10	33	37	44	44	69	14	0	0
	<i>E. diffusum</i>	54	1	0	34	19	0	42	12	0	0	0
	<i>E. nocturnum</i>	110	25	26	24	3	32	69	22	19	0	0
	<i>Myrmecophila tibicinis</i>	109	39	17	16	21	16	19	39	41	7	3
	<i>Nidema boothi</i>	44	27	3	1	1	12	16	26	1	1	0
	<i>Notylia barkerii</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
	<i>Oncidium sphacelatum</i>	4	0	0	3	1	0	3	1	0	0	0
	<i>Specklinia grobyi</i>	586	0	0	586	0	0	532	54	0	0	0
Polypodiaceae	<i>Microgramma nitida</i>	28	11	3	5	5	4	22	6	0	0	0
	<i>Polypodium polypodioides</i>	5	5	0	0	0	0	0	5	0	0	0
Pteridaceae	<i>Vittaria lineata</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
	Riqueza total	27	21	16	20	16	18	21	26	15	12	11
	Abundancia total	3973	1131	383	1103	870	486	1988	522	413	638	412

## Conclusiones generales

Los resultados nos indica que la comunidad epífita vascular de El Cacahuate conserva parte de su riqueza original de origen costero, que posiblemente migró junto al mangle rojo hace 120 mil años y que a través de los años se mezcló con las especies de las selvas, convirtiendo a la laguna El Cacahuate en un refugio de especies costeras y de interior.

La comunidad epífita en el manglar se distribuye principalmente en las raíces de los árboles, en donde aparentemente se presentan condiciones microambientales favorables para el establecimiento de estas plantas, entre ellas la alta humedad. Mientras que el decremento de especies hacia las zonas más expuestas podría deberse a una menor humedad ambiental y una mayor incidencia de luz por el efecto de borde, limitando la presencia de ciertos grupos biológicos que no poseen las adaptaciones anatómicas necesarias (cactáceas, orquídeas y helechos) pero permitiendo la presencia de aquellas más resistentes a la desecación (bromelias).

Este trabajo contribuye al conocimiento de la composición vegetal de los manglares interiores, ubicando a El Cacahuate como el manglar que alberga la mayor riqueza y abundancia de epífitas reportadas hasta la fecha en el sureste de México, a pesar de su reducido tamaño respecto a las zonas extensas de manglar costero. Esto podría deberse a que El Cacahuate es un ecosistema de agua dulce donde convergen epífitas afines a la costa y de selvas, que sin el estrés hídrico causado por la salinidad marina y con las condiciones propias del interior del continente permiten una alta proliferación de epífitas sobre los mangles.

Por la relevancia de los descubrimientos en los manglares interiores en los últimos años y ante el decreto de la Reserva de la Biosfera Wanka', es necesario ampliar los esfuerzos de investigación

con el fin de reforzar la teoría de la migración de especies epífitas (y otros grupos biológicos) de la costa hacia el interior y de las selvas hacia el manglar, además de estudiar otros factores bióticos o abióticos que permitan ampliar el conocimiento sobre la presencia de estas especies epífitas a lo largo y alto de los individuos de mangle rojo.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco  
México.

Alojamiento de la Tesis en el Repositorio Institucional	
Título de la Tesis:	COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS EPÍFITAS VASCULARES ASOCIADAS A MANGLAR ROJO ( <i>Rhizophora mangle</i> L.) DE LA LAGUNA EL CACAHUATE, TENOSIQUE, TABASCO.
Autor(a) o autores(ras) de la Tesis:	Neil Ebeth Meled Morales-Rodríguez, Carlos Manuel Burelo-Ramos y Octavio Aburto-Oropeza
ORCID:	NEMMR ( <a href="http://orcid.org/0000-0002-3173-538X">http://orcid.org/0000-0002-3173-538X</a> ) CMBR ( <a href="http://orcid.org/0000-0003-2977-1063">http://orcid.org/0000-0003-2977-1063</a> ) OAO ( <a href="http://orcid.org/0000-0002-8173-1432">http://orcid.org/0000-0002-8173-1432</a> )
Resumen de la Tesis:	<p><b>Antecedentes:</b> La laguna el Cacahuate, Tabasco, México, se ubicada a 170 km de la actual zona costera y contiene un manglar interior rodeado de remanentes de selva tropical. Este estudio describe la composición de las epífitas vasculares asociada a este manglar interior y evalúa su similitud con las comunidades epífitas de manglares de la costa y vegetaciones adyacentes.</p> <p><b>Preguntas y / o Hipótesis:</b> ¿Cuál es la composición de la comunidad epífita vascular asociada a este manglar interior? ¿Qué tan similar es esta comunidad de epífitas con las presentes en manglares costeros y selvas cercanas?</p> <p><b>Especies de estudio:</b> Epífitas vasculares asociadas a <i>Rhizophora mangle</i>.</p> <p><b>Sitio y años de estudio:</b> Manglar interior de El Cacahuate, manglares costeros y vegetación de selva tropical. Abril de 2022 a febrero de 2023.</p> <p><b>Métodos:</b> Se registraron epífitas vasculares en árboles de <i>Rhizophora mangle</i>. La comunidad epífita de El Cacahuate se comparó con comunidades epífitas de manglares costeros y selvas tropicales húmedos dentro de un radio de 220 km del sitio de estudio, por medio de los índices de similitud de Jaccard y <math>\beta</math>-diversidad.</p> <p><b>Resultados:</b> Se registraron 28 especies de epífitas vasculares en el manglar del Cacahuate. La comunidad epífita de El Cacahuate tiene mayor similitud con las comunidades epífitas de manglares costeros de Tabasco.</p> <p><b>Conclusiones:</b> El manglar interior de El Cacahuate tiene alta diversidad de epífitas y una gran similitud con las comunidades epífitas de los manglares costeros de Tabasco. Estudios futuros permitirán entender si estas especies llegaron durante el asilamiento inicial de este manglar, o como resultado de dispersión escalonada o a larga distancia desde los manglares costeros y vegetación aledaña.</p>

Palabras claves de la Tesis:	biodiversidad, florística, Reserva de la Biosfera Wanha', <i>Rhizophora mangle</i>
Referencias citadas:	
<p>Aburto-Oropeza O, Burelo-Ramos CM, Ezcurra E, Ezcurra P, Henriquez CL, Vanderplank S, Zapata F. 2021. Relict inland mangrove ecosystem reveals Last Interglacial sea levels. <i>Proceedings of the National Academy of Sciences</i> <b>118</b>: 1-8. DOI: <a href="https://doi.org/10.1073/pnas.2024518118">https://doi.org/10.1073/pnas.2024518118</a></p> <p>Aceves-Navarro LA, Rivera-Hernández B. 2019. Clima. En: Cruz Angón A. eds. <i>La Biodiversidad del estado de Tabasco. Estudio de Estado. Vol. II</i>. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. pp. 123-132. ISBN: 978-607-8328-19-5</p> <p>Aksornkoe S. 1993. <i>Ecology and Management of Mangroves</i>. Bangkok, Thailand. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. ISBN: 2-8317-0165-1 <a href="https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/WTL-024.pdf">https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/WTL-024.pdf</a> (consultado en marzo 2023).</p> <p>Alanís-Méndez JL, Muñoz-Artega FO, López-Ortega M, Cuervo-López L, Raya-Cruz BE. 2007. Aportes al conocimiento de las epífitas (Bromeliaceae, Cactaceae y Orchidaceae) en dos tipos de vegetación del Municipio de Pánuco, Veracruz, México. <i>Revista Científica UDO Agrícola</i> <b>7</b>: 160-174. ISSN-e 1317-9152</p> <p>Alderete-Chávez A, Capello-García S. 1988. <i>Orquídeas de Tabasco</i>. México. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Instituto de Cultura de Tabasco, Villahermosa. ISBN: 968-889-138-X</p> <p>Ames O, Correll DS. 1985. <i>Orchids of Guatemala and Belize</i>. Nueva York. Dover Publications, Inc. ISBN: 0486248348</p> <p>Arditti J, Ghani AKA. 2000. Tansley review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. <i>New Phytologist</i> <b>145</b>: 367-421. DOI: <a href="https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x">https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x</a></p> <p>Benítez-Malvido J, Martínez-Ramos M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. <i>Conservation Biology</i> <b>17</b>: 598-606. DOI: <a href="https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01120.x">https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01120.x</a></p> <p>Benzing DH. 1990. <i>Vascular Epiphytes</i>. Cambridge University Press, Cambridge. <a href="http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511525438">http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511525438</a></p> <p>Benzing DH. 2000. <i>Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation</i>. Cambridge. Cambridge University Press. ISBN: 9780521430319</p> <p>Beutelspacher CR. 2011. <i>Guía de orquídeas de Chiapas</i>. Chiapas, México. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. ISBN: 978-607-7510-66-6</p> <p>BHL [Biodiversity Heritage Library]. 2022. <a href="http://www.biodiversitylibrary.org">www.biodiversitylibrary.org</a> (consultado en junio 2023)</p> <p>Cach-Pérez MJ, Andrade JL, Chilpa-Galván N, Tamayo-Chim M, Orellana R, Reyes-García C. 2013. Climatic and structural factors influencing epiphytic bromeliad community assemblage along a gradient of water-limited environments in the Yucatán Peninsula, Mexico. <i>Tropical Conservation Science</i> <b>6</b>: 283-302. DOI: <a href="https://doi.org/10.1177/19400829130060020">https://doi.org/10.1177/19400829130060020</a></p>	

- Cach-Pérez MJ, Andrade JL, Reyes-García C. 2018. Morphophysiological Plasticity in Epiphytic Bromeliads Across a Precipitation Gradient in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science* **11**: 1–10. DOI: <https://doi.org/10.1177/1940082918781926>
- Cámara-Cabrales L, Hernández-Trejo H, Castillo-Acosta O, Galindo-Alcántara A, Morales A, Zequeira-Larios C, Rullán-Ferrer C, Jesús-García MC, Gama-Campillo L, Capello-García S, Guadarrama MA. 2011. *Estudio regional forestal de la UMAFOR de Los Ríos*. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. <http://www.conafor.gob.mx:8080/documentos/docs/9/3641Estudio%20Regional%20Foresta%202709.pdf> (consultado en abril de 2022)
- Campos Díaz MJ, Burelo Ramos CM, Arias S. 2020. La familia Cactaceae en Tabasco, México. *Acta Botánica Mexicana* **127**: e1635. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1635>
- Carmona-Díaz G, Hernández-Carmona S, Morales-Mávil JE, Hernández-Salazar LT, García-Orduña F. 2014. Contribución al conocimiento ecológico de la epífita vascular *Aechmea bracteata* (Bromeliaceae) en el manglar de Sontecomapan, Catemaco, Veracruz, México. *Revista Biológico Agropecuario Tuxpan* **2**: 816-821. <https://biblat.unam.mx/hevila/RevistabiologicoagropecuariaTuxpan/2014/no4/13.pdf> (consultado en marzo 2023)
- Carvente-Acteopan S, Pérez-Olvera MA, Florez-Cruz M, Navarro-Garza H, Flores-Hernández N. 2017. Diversidad ya bundancia de bromelias epífitas en “El Punto” Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* **18**: 3661-3671. DOI: <https://doi.org/10.29312/remexca.v8i18.211>
- Ceja-Romero J, Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, García-Cruz J, Mendoza-Ruiz A, Pérez-García B. 2008. Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias* **1**: 34-41. <https://www.redalyc.org/pdf/644/64411463006.pdf#:~:text=Un%20componente%20importante%20dentro%20de%20algunas%20de%20estas,la%20biodiversidad%20de%20las%20comunidades%20donde%20se%20encuentran> (consultado en enero 2024)
- (consultado en enero 2024)
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* **84**: 45-67.
- Chao A, Ma KH, Hsieh TC. 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at [http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software\\_download/inext-online/](http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/inext-online/)
- Chávez-Sahagún E, Andrade J, Reyes C, Barreray E. Santamaría. 2015. Epífitas grandes pueden vivir y reproducirse sobre el suelo en una selva baja caducifolia de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Poster. DOI: <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.14597.78564>
- Chilpa-Galván N, Márquez-Guzmán J, Zotz G, Echevarría-Machado I, Andrade JL, Espadas-Manrique C, Reyes-García C. 2018. Seed traits favouring dispersal and establishment of six epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae) species. *Seed Science Research* **28**: 349-359. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258518000247>
- Chilpa-Galván N, Tamayo-Chim M, Andrade JL, Reyes-García C. 2013. Water table depth may influence the asymmetric arrangement of epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *Plant Ecology* **214**: 1037-1048. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-013-0229-3>

- CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. 2011. *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México. ISBN: 978-607-7607-49-6
- CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. 2013. *La biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Gobierno del Estado de Chiapas. México. SBN: 978-607-7607-98-4
- CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. 2019. *La biodiversidad en Tabasco: Estudio de Estado*. CONABIO, México. <https://bioteca.biodiversidad.gob.mx/janium/Documentos/14868.pdf> (consultado en septiembre 2023).
- CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. 2010. *La biodiversidad en Campeche. Estudio de Estado*. CONABIO. México. <https://bioteca.biodiversidad.gob.mx/janium/Documentos/7371.pdf> (consultado en marzo 2024)
- CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2015. Área de protección de flora y fauna Cañon del Usumacinta. SEMARNAT, CONANP. 2010 p. [https://www.conanp.gob.mx/que\\_hacemos/pdf/programas\\_manejo/2015/Canon\\_del\\_Usumacinta.pdf](https://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/pdf/programas_manejo/2015/Canon_del_Usumacinta.pdf) (consultado en marzo 2024).
- CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2023. *Estudio Previo Justificativo para el establecimiento del Área Natural Protegida Reserva de la Biósfera Wanha*. Tabasco, México. 232 páginas. Incluyendo 4 anexos. <https://www.conanp.gob.mx/pdf/separata/EPI-RB-Wanha.pdf> (consultado en septiembre 2023).
- CONAP [Consejo Nacional de Áreas Protegidas]. 2010. *Guía de Reconocimiento del Género Tillandsia de Guatemala*. 1ra Ed. Guatemala. <https://www.caftadr-environment.org/wp-content/uploads/2016/04/guia-de-Reconocimiento-de-Tillandsia-2.pdf> (consultado en marzo 2023).
- Cortés-Anzúres BO, Corona-López AM, Damon A, Mata-Rosas M, Flores-Palacios A. 2020. Phorophyte type determines epiphyte-phorophyte network structure in a Mexican oak forest. *Flora* **272**: 151704. ISSN 0367-2530. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151704>.
- Davidse G, Sousa-Sánchez M, Chater AO. 1994. Alismataceae a Cyperaceae. En: Davidse G, eds. *Flora Mesoamericana* **6**: I-XVI. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 1–543. ISBN: 9683633102
- Dejean A, Olmsted I, Snelling RR. 1995. Tree-Epiphyte relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* **27**: 57-70. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2388903>
- Díaz-Jiménez P. 2007. Flora epífita de los manglares de Tabasco, México. *Kuxulkab'* **XIII**: 11-17. ISSN: 1665-0514
- Durán R, Méndez M. 2010. Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. 496 pp. ISBN: 9786077823056.
- Einzmann HJR, Zotz G. 2017. Dispersal and establishment of vascular epiphytes in human-modified landscapes. *AoB Plants* **9**: plx052. DOI: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plx052>

- Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, Ramírez-Morillo I, Holst B, Luther H, Till W. 2004. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana* **25**: 33-86. DOI: <https://doi.org/10.2307/41760147>
- Estrada-Loreto F, Barba-Macías E. 2011. Indicadores ecológicos de la zona riparia del río San Pedro, Tabasco, México. El Colegio de la Frontera Sur. Tesis de maestría. [https://ecosur.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1017/1656/1/100000050585\\_documento.pdf](https://ecosur.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1017/1656/1/100000050585_documento.pdf) (consultado enero 2024)
- Fireiberg M. 1996. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotropica* **28**: 345-355. DOI: <https://doi.org/10.2307/2389198>
- Flores-Palacios A, García-Franco JG. 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana* **22**: 181-191. <https://journals.flvc.org/selbyana/article/view/121662> (consultado en enero 2024)
- Flores-Palacios A, García-Franco JG. 2006. The relationship between tree size and epiphyte richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* **33**: 323-330. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01382.x>
- Flores-Palacios A, García-Franco JG. 2008. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **17**: 191-207. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9239-6>
- García González A, Plasencia-Vázquez A, Serrano A, Riverón-Giró F, Ferrer-Sánchez Y, Zamora-Crescencio P. 2021. Assemblage of vascular epiphytes associated to seasonally inundated forest in the Southeastern Mexico: Challenges for its conservation. *Global Ecology and Conservation* **25**. e01404. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01404>.
- García-Franco JG, Toledo-Aceves T. 2008. Epífitas vasculares: bromelias y orquídeas. En: Robert M, Hernandez-Ortiz V, Gallina S, Mehlreter K. (eds.). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto de Ecología, A.C. México. ISBN: 970-709-112-6
- García-Franco JG. 1996. Distribución de epífitas vasculares en matorrales costeros de Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana* **37**: 1-9. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm37.1996.764>
- García-González A, Plasencia-Vázquez A, Serrano A, Riverón-Giró F, Ferrer-Sánchez Y, Zamora-Crescencio P. 2021. Assemblage of vascular epiphytes associated to seasonally inundated forest in the Southeastern Mexico: Challenges for its conservation. *Global Ecology and Conservation* **25**: e01404. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01404>.
- García-Luna C, Carrillo-Bastos A, Cutz-Pool LQ, González-Salvatierra C. 2024. Composición de las epífitas vasculares asociadas al manglar ribereño en la comunidad de Ramonal, Quintana Roo, México. *Madera y Bosques* **30**. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2024.3042616>
- Geofolio 2023. <https://geofolio.org/f/140105265> (consultado en noviembre 2023).
- Gil-Sáenz CE. 2005. *Distribución vertical, composición y diversidad de epífitas vasculares a lo largo de un gradiente espacial en la ciudad de Bogotá, Colombia*. Tesis de licenciatura. Pontificia Universidad Javeriana. <https://repository.javeriana.edu.co/bitstream/handle/10554/56066/EPIFITAS.pdf> (consultado en julio de 2024)
- Global Mangrove Watch [GMW]. 2020. The area of mangrove habitat in the world. <https://www.globalmangrovetwatch.org/> (consultado en noviembre de 2021)

- Gobierno del estado de Tabasco. 2021. Propuesta de Programa de Manejo para la Reserva Ecológica Cascadas de Reforma. <https://tabasco.gob.mx/sites/default/files/users/sbstabasco/ReservaEcol%C3%B3gicaCascadasdeReforma.pdf> (consultado septiembre 2023)
- Gómez MA, Winkler S. 1991. Bromelias en manglares del Pacífico de Guatemala. *Revista de Biología Tropical* **39**: 207-214. DOI: <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/24862/25074>
- Gómez MA, Winkler S. 1991. Bromelias en manglares del Pacífico de Guatemala. *Revista de Biología Tropical* **39**: 207-214. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v39i2>
- Gómez-Escamilla IN, Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, Krömer T. 2019. Distribución geográfica de angiospermas epífitas de la región terrestre prioritaria Cerros Negro-Yucaño, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical* **67**: 118-131. ISSN: 0034-7744. DOI: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v67i1.32726>
- González-Salvatierra C, Andrade JL, Orellana R, Peña-Rodríguez LM, Reyes-García C. 2013. Microambiente lumínico y morfología y fisiología foliar de *Bromelia karatas* (Bromeliaceae) en una selva baja caducifolia de Yucatán, México. *Botanical Sciences* **91**: 75-84. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.403>
- Goode LK, Allen MF. 2009. Seed germination conditions and implications for establishment of an epiphyte, *Aechmea bracteata* (Bromeliaceae). *Plant Ecology* **204**: 179-188. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-009-9582-7>
- Gorman A, Kerhoulas L, Polda W, Kerhoulas N. 2019. Epiphyte Diversity, Abundance, and Distribution in an Old Sitka Spruce Crown. *Evansia* **36**: 12-22. DOI: <https://doi.org/10.1639/0747-9859-36.1.12>
- Graham EA, Andrade JL. 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany* **91**: 699-706. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.91.5.699>
- Granados-Sánchez D, López-Ríos GF, Hernández-García MÁ, Sánchez-González A. 2003. Ecología de las plantas epífitas. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **9**: 101-111. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=62913142001> (consultado en marzo 2023)
- Gutiérrez-Báez C. 2004. Listado florístico del norte de Chiapas: Catazajá y límites con Palenque. *Polibotánica* **17**: 107-124. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=62101707> (consultado en marzo 2023)
- Gutiérrez-Báez C. 2004. Listado Florístico Del Norte De Chiapas: Catazajá Y Límites Con Palenque. *Polibotánica* **17**: 107-124. ISSN 14052768. [https://www.researchgate.net/publication/242166542\\_LISTADO\\_FLORISTICO\\_DEL\\_NORTE\\_DE\\_CHIAPAS\\_CATAZAJA\\_Y\\_LIMITES\\_CON\\_PALENQUE](https://www.researchgate.net/publication/242166542_LISTADO_FLORISTICO_DEL_NORTE_DE_CHIAPAS_CATAZAJA_Y_LIMITES_CON_PALENQUE) (consultado en octubre 2023).
- Hágsater E, Soto-Arenas GA, Salazar GA, Jiménez-Machorro R, López-Rosas MA, Dressler RL. 2005. *Orchids of Mexico*. Instituto Chinoín, Ciudad de México. ISBN: 978-9687889078
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* **4**: 9. <https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past/>

- Hellmuth N, D'Angelo-Jerez S. 2022. Epífitas en una de las ceibas gigantes más populares de Tikal Plantas que crecen en las ramas y extremidades de los árboles. FLAAR (USA) & FLAAR Mesoamérica (Guatemala). <https://flaar-mesoamerica.org/wp-content/uploads/2023/01/PANAT-epiphytes-giant-Ceiba-Jul-20-2022-SJ-Sep-2022-espanol-PM-Nov-2022.pdf> (consultado en octubre 2023).
- Hernández-Pérez E, Solano E, Ríos-Gómez R. 2018. Host affinity and vertical distribution of epiphytic orchids in a montane cloud forest in southern Mexico. *Botanical Sciences* **96**: 200-217. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1869>
- Hernández-Sastre J, Jiménez-Pérez NC, Guadarrama-Olivera MA. 2014. *Diversidad y estructura vertical de la comunidad de epífitas vasculares del Ejido Niños Héros de Chapultepec, Tenosique, Tabasco*. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. México.
- Hernández-Trejo H, Jesús-García MC, Anacleto-Rosas AD, Rivera-Monroy V. 2019. Los manglares. En: CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. *La Biodiversidad del estado de Tabasco. Estudio de Estado Vol. II*. 1ra Ed. CONABIO. México. pp 123-132. ISBN: 9786078570218
- Hernández-Trejo H. 2009. Criterios para la selección del sitio de manglar Cascadas de Reforma – Balancán. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica. CONABIO, México, D.F [http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/manglares/doctos/criterios/GM34\\_Cascadas\\_de\\_Reforma\\_Balancan\\_criterios.pdf](http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/manglares/doctos/criterios/GM34_Cascadas_de_Reforma_Balancan_criterios.pdf) (consultado enero 2024)
- Hietz P, Hietz-Seifert U. 1994. *Epífitas de Veracruz: Guía ilustrada para las regiones de Xalapa y Los Tuxtlas, Veracruz*. Instituto de Ecología, A.C. 1ra. Ed. ISBN: 968-7213-60-4
- Hietz P, Hietz-Seifert U. 1994. *Epífitas de Veracruz: Guía ilustrada para las regiones de Xalapa y Los Tuxtlas, Veracruz*. Instituto de Ecología, 1ra. Ed. ISBN: 9687213604, 9789687213606
- Hietz P, Hietz-Seifert U. 1995a. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **4**: 487-498. DOI: <https://doi.org/10.2307/3236347>
- Hietz P, Hietz-Seifert U. 1995b. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **6**: 719 - 728. DOI: <https://doi.org/10.2307/3236443>.
- IUCN [International Union for Conservation of Nature]. 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-3. <https://www.iucnredlist.org> (consultado en noviembre 2023).
- Jiménez-López DA, Peralta-Carreta C, Solórzano JV, Cervantes-Jiménez GL, Domínguez-Vázquez MA. 2018. A checklist of vascular epiphytes of El Cometa Lagoon, Pantanos de Centla Biosphere Reserve, México. *Journal of Threatened Taxa* **10**: 12589-12597. DOI: <https://doi.org/10.11609/jott.3794.10.11.12589-12597>
- Jiménez-López DA, Roblero-Velasco R de J, Martínez-Meléndez N, Ocampo G, Gallardo-Cruz JA. 2017. Relación entre variables del forófito y la riqueza de epífitas vasculares en los Pantanos de Centla, Tabasco, México. *Acta Botánica Mexicana* **121**: 125-137. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm121.2017.1179>
- Johansson D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African Rain Forest. *Acta Phytogeographica Suecica* **59**: 1-129. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388283>

- Kelly DL, O'Donovan G, Feehan J, Murphy S, Drangeid SO, Marcano-Berti L. 2004. The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: Patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology* **20**: 643-666. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467404001671>
- Krömer T, Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, Acebey AR, García-Cruz J, Mathieu 2020 G. Las angiospermas epífitas del estado de Veracruz, México: diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **91**: e913415. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3415>
- Krömer T, García-Franco JG, Toledo-Aceves T. 2014. Epífitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. En: González-Zuarth CA, Eds. *Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental*. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC) - El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). México, D.F. y Campeche, México. pp. 606-623. ISBN 978-607-8429-05-9
- Krömer T, Gradstein SR, Acebey A. 2007. Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia. *Ecología en Bolivia* **42**: 23-33. <http://www.scielo.org.bo/pdf/reb/v42n1/v42n1a03.pdf> (consultado en enero 2024)
- Krömer T, Gradstein SR. 2016. Vascular epiphytes. En: Larsen TH Ed. *Core Standardized Methods for Rapid Biological Field Assessment*. Conservation International, Arlington, VA. pp. 25-36. ISBN: 978-1-934151-96-9
- Kupec A. 2018. The Comparison of Vascular Epiphytes Diversity Related to their Occurrence in Natural and Artificial Mangrove Channels, Greenfields, Eastern Coast of Nicaragua. En: Sharma S, ed. *Mangrove Ecosystem Ecology and Function*. *IntechOpen*. DOI: <https://doi.org/10.5772/intechopen.79133>
- Leal M, Spalding MD, eds. 2021. The State of the World's Mangroves 2021. Global Mangrove Alliance. <https://www.mangrovealliance.org/wp-content/uploads/2022/09/The-State-of-the-Worlds-Mangroves-Report-2022.pdf> (consultado en marzo 2023).
- López-Barrera F. 2004. Estructura y función en bordes de bosques. *Ecosistemas* **13**: 67-77. ISBN: 1697-2473. <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/581> (consultado en marzo de 2024)
- López-Gómez D. 2014. *Efecto de borde sobre la biodiversidad de orquídeas epífitas en el Parque Estatal de Agua Blanca, Macuspana, Tabasco, México*. Tesis de Maestría. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Lot A, Chiang F (Comp.). 1986. *Manual de Herbario, administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos*. México, D.F. Consejo Nacional de la Flora de México.
- Lugo AE. 1981. The inland mangroves of Inagua. *Journal of Natural History* **15**: 845-852. DOI: <https://doi.org/10.1080/00222938100770611>
- Lundell CL. 1942. Flora of Eastern Tabasco and adjacent Mexican areas. *Contr. University of Michigan Herbarium* **83**: 1-74.
- Margalef R. 1972. Homage to E. Hutchison, or why is there an upper limit to diversity. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences* **44**: 21-235. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01736.x>

- Martínez-Camilo R, Gallardo-Cruz JA, Solórzano J, Peralta-Carreta C, Jiménez-López DA, Castillo-Acosta O, Sánchez-González M, Meave JA. 2020. An Assessment of the Spatial Variability of Tropical Swamp Forest along a 300 km Long Transect in the Usumacinta River Basin, Mexico. *Forests* **11**: 1238. DOI: <https://doi.org/10.3390/f11121238>
- Martínez-Meléndez N, Martínez-Camilo R, Pérez-Farrera MA, Martínez-Meléndez J. 2011. *Las epífitas de la Reserva El Triunfo, Chiapas. Guía ilustrada de las especies más notables*. Colección Jaguar, UNICACH. Chiapas, México. ISBN: 978-607-7510-94-9
- Martínez-Meléndez N, Pérez-Farrera MA, Flores-Palacios A. 2008. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Rev. Biol. Trop.* **56**: 2069-2086. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v56i4.5780>
- Martínez-Salas E, Ramos CH. 2014. Biodiversidad de Pteridophyta en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: S110-S113. DOI: <https://doi.org/10.755/rmb.31827>
- Martínez-Sánchez A, Galindo-Alcántara A, Ruiz-Acosta SC, Morales-Hernández A. 2008. *Evaluación y gestión de la microcuenca del río San Pedro en el estado de Tabasco, México*. Semana de Divulgación y Video Científico. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. <https://archivos.ujat.mx/dip/divulgacion%20y%20video%20cientifico%202008/DACBIOL/AMartinezS.pdf> (consultado en julio 2023).
- Martín-Regalado N. 2019. Detección de especies indicadoras de condiciones de habitats. En: Moreno-Ortega C.E. *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo / Libermex. Ciudad de México. Capítulo 10.
- Melgar W. 2003. *Estado de la diversidad biológica de los árboles y bosques de Guatemala. Documentos de Trabajo: Recursos Genéticos Forestales*. FGR/53S Servicio de Desarrollo de Recursos Forestales, Dirección de Recursos Forestales, FAO, Roma. <https://www.fao.org/3/j0605s/j0605s00.htm> (consultado en octubre 2023).
- Menchaca-García RA, Morano-Martínez D. 2011. *Manual para la propagación de orquídeas*. Comisión Nacional Forestal, SEMARNAT. Jalisco, México. <http://www.conafor.gob.mx:8080/biblioteca/ver.aspx?articulo=462> (consultado en marzo 2023)
- Menéndez-Liguori F. 1976. *Los manglares de la laguna de Sontecomapan los Tuxtlas, Ver.: Estudio florístico-ecológico*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. <https://repositorio.unam.mx/contenidos/219059> (consultado en marzo 2023)
- Mickel JT, Smith AR. 2004. *The Pteridophytes of Mexico*. New York Botanical Garden Press **88**: 1-1054. ISBN: 0-89327-488-7
- Migenis LE, Ackerman JD. 1993. Orchid-epiphyte relationships in a forest watershed in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* **9**: 231-240. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400007227>
- Mikolaev, YO, Bernal ES, Baños JB, Escobar MO, Hernández JG. 2016. Saline year-gradients in the Lagoon “La Salina,” Tonameca, Oaxaca, Mexico: Effects on growth of mangrove biotope. *Water, Air, & Soil Pollution* **227**: 426. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11270-016-3133-3>

- Mondragón-Chaparro DM, Ramírez IM, Flores MM, García-Franco JG. 2011. *La Familia Bromeliaceae en México*. México-Textcoco, Universidad Autónoma de Chapingo. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1918>
- Morales-Damián A. 2012. Inventario de orquídeas del Ejido Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique, Tabasco. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Morales-Rodríguez NEM, Burelo-Ramos CM, García-Franco JG, Aburto-Oropeza O, Molina-Paniagua ME. datos no publicados. La comunidad epífita vascular de un manglar interior de Tabasco, México y su similitud con vegetaciones adyacentes. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Tesis de maestría.
- Moreno CE. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. 1ra ed. M&T – Manuales y Tesis SEA, vol. 1. 84 pp. ISBN: 84-922495-2-8
- Morlans MC. 2004. Introducción a la Ecología de Poblaciones. Ed. Científica Universitaria, Universidad Nacional de Catamarca. ISSN: 1852-3013. <https://www.uv.mx/personal/tcarmona/files/2010/08/Morlans-2004.pdf> (consultado en junio de 2024)
- Murren CJ, Ellison AM. 1996. Effects of habitat, plant size, and floral display on male and female reproductive success of the Neotropical orchid *Brassavola nodosa*. *Biotropica* **28**: 30-41. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2388769>
- Nava-Cruz Y, Maass-Moreno M, Briones-Villareal O, Méndez-Ramírez I. 2007. Evaluación del efecto de borde sobre dos especies del bosque tropical caducifolio de Jalisco, México. *Agrociencia* **41**: 111-120. <https://www.redalyc.org/pdf/302/30241111.pdf> (consultado en enero de 2024)
- Noguera-Savelli E, Cetzal-Ix W. 2014. Revisión e integración del conocimiento de las Orchidaceae de Tabasco, México. *Botanical Sciences* **92**: 519-540. DOI: <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.117>
- Noguera-Savelli E, Pacheco-Pizano J, Cetzal-Ix W. 2021. Epífitas del fragmento de manglar de la UMA Nohan, Carmen, Campeche, México. *Desde el Herbario CICY* **13**: 136–142. [https://www.cicy.mx/Documentos/CICY/Desde\\_Herbario/2021/2021-07-08-Noguera-Savelli-et-al.-Epifitas-del-fragmento-de-manglar.pdf](https://www.cicy.mx/Documentos/CICY/Desde_Herbario/2021/2021-07-08-Noguera-Savelli-et-al.-Epifitas-del-fragmento-de-manglar.pdf) (consultado enero 2024)
- Noguera-Savelli E, Pacheco-Pizano J, Cetzal-Ix W. 2021. Epífitas del fragmento de manglar de la UMA Nohan, Carmen, Campeche, México. *Desde el Herbario CICY* **13**: 136-142. [https://www.cicy.mx/Documentos/CICY/Desde\\_Herbario/2021/2021-07-08-Noguera-Savelli-et-al.-Epifitas-del-fragmento-de-manglar.pdf](https://www.cicy.mx/Documentos/CICY/Desde_Herbario/2021/2021-07-08-Noguera-Savelli-et-al.-Epifitas-del-fragmento-de-manglar.pdf) (consultado en enero 2024)
- Palma-López DJ, Jiménez Ramírez R, Zavala-Cruz J, Bautista-Zúñiga F, Gavi Reyes F, Palma-Cancino DY. 2017. Actualización de la clasificación de suelos de Tabasco, México. *Agroproductividad* **10**: 29-35. DOI: <https://core.ac.uk/download/pdf/249319925.pdf>
- Palomeque-Martínez I, Contreras-Rodríguez I, Castillo-Acosta O, Canul-Hernández J, Cámara-Cabrales LDC, Hernández-Trejo H, García-Pérez AL, Izquierdo-Valenzuela S, Zequeira-Larios C, Zavala-Cruz J. 2014. Vegetación y Uso Del Suelo de la Reserva Ecológica Cascadas de Reforma, Balancán, Tabasco. *Kuxulkab'* **17**: 49-59. DOI: <https://doi.org/10.19136/kuxulkab.a17n32.376>
- Patel P, Agoramoorthy G. 2012. India's Rare Inland Mangroves Deserve Protection. *Environmental Science & Technology* **46**: 4261-4262. DOI: <https://doi.org/10.1021/es301062v>

- Patel P. 2014. Inland mangroves of the world. *Current Science* 7: 1094 <https://www.currentscience.ac.in/Volumes/107/07/1094.pdf> (consultado en marzo 2024)
- Periódico Oficial. 2002. Gobierno del estado de Tabasco. Cascadas de Reforma. <https://tabasco.gob.mx/sites/default/files/users/sbstabasco/DRE-CR-Reserva%20Ecol%C3%B3gica%20Cascadas%20de%20Reforma.pdf> (consultado agosto 2025)
- Perrie LR, Ohlsen DJ, Shepherd LD, Garrett M, Brownsey PJ, Bayly MJ. 2010. Tasmanian and Victorian populations of the fern *Asplenium hookerianum* result from independent dispersal from New Zealand. *Australian Systematic Botany* 23: 387-392. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/SB10028>
- Petrolli R. 2022. Symbioses mycorrhiziales des orchidées épiphytes. Sciences du Vivant. *Muséum National d'Histoire Naturelle*. Tesis de doctorado. <https://hal.science/tel-04518726> (consultado en abril de 2024)
- Pozo C, Armijo-Canto N, Calmé S. 2011. *Riqueza Biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación*, Tomo I. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones (ppd). México, D. F. ISBN: 978-607-7607-46-5
- Rahman MS, Hossain GM, Khan SA, Uddin SN. 2015. An annotated checklist of the vascular plants of Sundarban Mangrove Forest of Bangladesh. *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy* 22: 17-41. DOI: <https://doi.org/10.3329/bjpt.v22i1.23862>
- Ramírez I, Carnevali G, Chi-May F. 2004. *Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la porción mexicana de la Península de Yucatán*. México: Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. 1ra ed. ISBN: 968-6532-14-5
- Reyes-García C, Mejía-Chang M, Griffiths H. 2012. High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist* 193: 745-754. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03946.x>
- Rodríguez Romero ML, Zavala-Hurtado JA, Pacheco L. 2011. Presencia, abundancia y estrategias reproductivas de helechos en áreas alteradas de la Sierra Nevada, México. *Revista de Biología Tropical* 59: 417-433. DOI: [https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442011000100036](https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442011000100036)
- Rohani S, Lee FL, Yusoff AS. 2020. Diversity and vertical distribution of vascular epiphytes on a Malaysian Mangrove Island. *Biotropia* 27: 134-142. DOI: <https://doi.org/10.11598/btb.2020.27.2.1182>
- Rojas-Zárate Y, Mondragón D. 2016. Bromelias epífitas del distrito de Zaachila, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 252-254. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.01.003>
- Rosa-Manzano E. 2014. Distribución vertical y fisiología de orquídeas epífitas en dos selvas secas de la península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Tesis de doctorado. [https://cicy.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1003/661/1/PCB\\_D\\_Tesis\\_2014\\_Edilia\\_De\\_La\\_Rosa\\_Manzano.pdf](https://cicy.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1003/661/1/PCB_D_Tesis_2014_Edilia_De_La_Rosa_Manzano.pdf) (consultado en enero de 2024)
- Ruíz-Cordova JP, Toledo-Hernández VH, Flores-Palacios A. 2014. The effect of substrate abundance in the vertical stratification of bromeliad epiphytes in a tropical dry forest

- (Mexico). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **209**, 375-384. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.06.003>
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D.F. 432 pp.
- Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* **35**: 25-44. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm35.1996.955>
- Schurr FM, Spriegel O, Steinitz O, Trakhtenbrot A, Tsoar A, Nathan R. 2009. Long-distance seed dispersal. *Annual Plant Review* **38**: 204-237. DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/9781444314557.ch6>
- Secretaría De Energía, Recursos Naturales Y Protección Ambiental [SERNAPAM], Centro del Cambio Global y La Sustentabilidad en el Sureste A.C. [CCGSS] (2015) *Propuesta de Programa de manejo para la Reserva Ecológica Cascadas de Reforma, Tabasco, México*. <https://tabasco.gob.mx/sites/default/files/users/sbstabasco/ReservaEcol%C3%B3gicaCascadasdeReforma.pdf> (consultado el 19 de diciembre de 2021)
- SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. 2da Sección, 30 de diciembre de 2010. (consultado en agosto 2023).
- SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2023. Edicto: Reserva de la Biosfera la región denominada Wanha', ubicada en los municipios de Balancán y Tenosique, en el estado de Tabasco, México. *Diario Oficial de la Federación*. 9 de agosto de 2023. [https://dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5698495&fecha=15/08/2023#gsc.tab=0](https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5698495&fecha=15/08/2023#gsc.tab=0) (consultado en agosto 2023).
- Shepherd LD, De Lange PJ, Perrie LR. 2009. Multiple colonizations of a remote oceanic archipelago by one species: how common is long-distance dispersal? *Journal of Biogeography* **36**: 1972-1977. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02120.x>
- Sousa M, Colpo KD. 2017. Diversity and distribution of epiphytic bromeliads in a Brazilian subtropical mangrove. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **89**: 1085-1093. DOI: <https://doi.org/10.1590/0001-3765201720160702>
- Spalding MD, Leal M (eds). 2021. The State of the World's Mangroves 2021. Global Mangrove Alliance. Pp. 1-79 <https://www.mangrovealliance.org/wp-content/uploads/2021/07/The-State-of-the-Worlds-Mangroves-2021-FINAL.pdf> (consultado en agosto de 2022)
- Stanton DE, Huallpa-Chávez J, Villegas L, Villasante F, Armesto J, Hedin LO, Horn H. 2014. Epiphytes improve host plant water use by microenvironment modification. *Functional Ecology* **28**: 1274-1283. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12249>
- Stoddart DR, Bryan GW, Gibbs PE. 1973. Inland mangroves and water chemistry, Barbuda, West Indies. *Journal of Natural History* **7**: 33-46. DOI: <https://doi.org/10.1080/00222937300770031>
- Taylor A, Zotz G, Weigelt P, Cai L, Karger D, König C, Kreft H. 2021. Vascular epiphytes contribute disproportionately to global centers of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography* **31**: 62-74. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.13411>

- Taylor FJ. 1986. Mangroves in freshwater. *Blumea* **31**: 271-272. <https://repository.naturalis.nl/pub/526099/BLUM1986031002002.pdf> (consultado en marzo 2023)
- Téllez-Velasco MAA. 2011. *Diagnóstico de la familia Orchidaceae en México*. Universidad Autónoma Chapingo. México. Pp. 181. ISBN: 978-607-12-0206-2 [https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/244899/Diagnostico\\_de\\_la\\_familia\\_orchidaceae\\_en\\_mexico.pdf](https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/244899/Diagnostico_de_la_familia_orchidaceae_en_mexico.pdf) (consultado en enero de 2024)
- Thiers B. (2021). Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. USA: New York Botanical Garden's Virtual Herbarium; Disponible en: <http://sweetgum.nybg.org/ih>
- Toledo T, Hernández-Rojas A, García-Franco JG, Mehltreter K. 2021. *Guía de bromelias y helechos epífitos*. CONABIO. [http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/HQ001\\_ANEXO Guia amplia Bromelias helechos epifitos.pdf](http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/HQ001_ANEXO_Guia_amplia_Bromelias_helechos_epifitos.pdf) (consultado noviembre 2022)
- Toledo-Aceves T, García-Franco JG, Hernández-Rojas A, MacMillan K. 2012. Recolonization of vascular epiphytes in a shade coffee agrosystems. *Applied Vegetation Science* **15**: 99-107. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01140.x>
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <<https://tropicos.org>> © 2023 Missouri Botanical Garden - 4344 Shaw Boulevard - Saint Louis, Missouri 63110. (consultado en Enero-Julio 2023)
- Velázquez-Salazar S, Rodríguez-Zúñiga MT, Alcántara-Maya JA, Villeda-Chávez E, Valderrama-Landeros L, Troche-Souza C, Vázquez-Balderas B, Pérez-Espinosa I, Cruz-López MI, Ressler R, De la Borbolla DVG, Paz O, Aguilar-Sierra V, Hruby FC, Muñoz-Coutiño JH. 2021. *Manglares de México. Actualización y análisis de los datos 2020*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México CDMX. Pp. 168. ISBN: 978-607-8570-50-8
- Villalobos-Zapata GJ, Mendoza-Vega J. 2010. *La Biodiversidad en Campeche: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México. 730 p. ISBN 978-607-7887-21-8
- William FL. 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science* **13**: 595-602. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02086.x>
- Wolf J, Flamenco-Sandoval A. 2005. *Distribución y riqueza de epífitas de Chiapas*. Primera edición. Ed. Plaza y Valdez S.A. de C.V. México. ISBN: 970-722-399-5
- Woodroffe CD. 1988. Relict mangrove stand on Last Interglacial terrace, Christmas Island, Indian Ocean. *Journal of Tropical Ecology* **4**: 1-17. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400002431>
- Yat-Mó WD. 2017. Colección de especies del género Tillandsia de la familia Bromeliaceae en el orquideario de la granja de la carrera de Agronomía del Centro Universitario del Norte, Cobán, Alta Verapaz. Universidad de San Carlos de Guatemala. Tesis nivel intermedio de técnico. [http://biblioteca.usac.edu.gt/tesis/17/17\\_1147.pdf](http://biblioteca.usac.edu.gt/tesis/17/17_1147.pdf) (consultado enero 2022)
- Yeaton RI, Gladstone DE. 1982. The pattern of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentialata* H.B.K.) in Guanacaste provincia, Costa Rica. *Biotropica* **14**: 137-140 DOI: <https://doi.org/10.2307/2387743>

- Zotz G, Andrade JL. 2002. La ecología y la fisiología de las epifitas y las hemiepifitas. En: Guariguata MR, Kattan GH. eds. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica. Pp. 271-296. ISBN: 978-9968801119
- Zotz G, Bader MY. 2009. Epiphytic Plants in a Changing World-Global: Change Effects on Vascular and Non-Vascular Epiphytes. *Progress in Botany* **70**. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-540-68421-3>
- Zotz G, Reuter N. 2009. The effect of exposure to sea water on germination and vegetative growth of an epiphytic bromeliad. *Journal of Tropical Ecology* **25**: 311-319. <https://doi.org/10.1017/S0266467409006014>
- Zotz G, Weigelt P, Kessler M, Kreft H, Taylor A. 2021. EpiList 1.0: a global checklist of vascular epiphytes. *Ecology* **102**: e03326. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.3326>
- Zotz G. 2016. Physiological ecology. En: Zotz G. ed. *Plants on plants - The biology of vascular epiphytes*. Springer. Cham, Switzerland. pp. 95-137. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-39237-0>