



Acta Botanica
Mexicana

Efecto de contrastes microclimáticos y especie de forófito en la predominancia de epífilos en una selva tropical húmeda

Effect of microclimatic contrasts and phorophyte species on the predominance of epiphylls in a humid tropical rainforest

Alejandro R. Villa¹ , Edgar S. Blanco-Yanes^{2,3,6} , Paola Martínez Colín⁴ , Amparo B. Cerón-Carpio⁵ 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: La supervivencia de epífilos como líquenes, hepáticas y algas en regiones tropicales húmedas está fuertemente influenciada por factores abióticos como la humedad y temperatura ambiental. Sin embargo, factores bióticos como las características morfológicas del hospedero o la competencia con otros epífilos rara vez son considerados. El objetivo de este estudio fue analizar el efecto del microclima y de la especie de forófito en la predominancia de líquenes foliícolas, hepáticas foliosas y algas.

Métodos: La predominancia de epífilos se evaluó en dos sitios del sotobosque de la reserva Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, cada uno con diferentes condiciones microclimáticas (alta humedad con baja temperatura y baja humedad con alta temperatura) y en dos especies de forófitos (*Astrocaryum mexicanum* y *Danaea nodosa*). A través de muestreo dirigido, se colectaron tres folíolos de seis individuos de cada especie en ambos sitios. Se calculó la predominancia de epífilos en 36 folíolos de cada especie, usando tres transectos aleatorios de 30 × 1 mm en cada folíolo. Se contó la presencia de hepáticas foliosas, líquenes foliícolas y algas verdes en cada 1 mm², equivalente a una unidad de muestreo. Para determinar si el micrositio y la especie de forófito influyen en la predominancia de los epífilos, se realizaron pruebas de contraste de media entre cada grupo de epífilo: hepáticas, líquenes, algas y las asociaciones entre ellos.

Resultados clave: El tipo de hospedero influyó más en la predominancia de líquenes que las condiciones microclimáticas. En cambio, ambos factores fueron significativos para hepáticas y algas.

Conclusiones: Los resultados indican que la predominancia de epífilos en las hojas es un proceso en el que intervienen no sólo las variaciones microclimáticas; también influyen las características inherentes de las plantas hospederas.

Palabras clave: algas, hepáticas, líquenes, Los Tuxtlas, microclima.

Abstract:

Backgrounds and Aims: The survival of epiphylls such as lichens, liverworts and algae in humid tropical regions is strongly influenced by abiotic factors such as humidity and ambient temperature. However, biotic factors such as host morphological characteristics or competition with other epiphylls are rarely considered. The objective of this study was to analyze the effect of microclimate and phorophyte species on the predominance of foliose lichens, liverworts, and algae.

Methods: Epiphyll predominance was evaluated at two understory sites in the Los Tuxtlas Tropical Biology Station, each with distinct microclimatic conditions (high humidity with low temperature and low humidity with high temperature) and in two phorophyte species (*Astrocaryum mexicanum* and *Danaea nodosa*). Three leaflets from six individuals of each species were collected at both sites using targeted sampling. Epiphyll predominance was calculated for 36 leaflets of each species using three random 30 × 1 mm transects along each leaflet. The presence of foliose liverworts, folicolous lichens, and green algae was counted in each 1 mm², equivalent to one sampling unit. To determine whether the microsite and the phorophyte species influence the predominance of epiphylls, mean contrast tests were performed between each epiphyll group: liverworts, lichens, algae and the associations between them.

Key results: Host type had a greater influence on lichen predominance than microclimatic conditions. However, both factors were significant for liverworts and algae.

Conclusions: The results indicate that the predominance of epiphylls on leaves is a process influenced not only by microclimatic variations but also by the inherent characteristics of the host plants.

Key words: algae, liverworts, lichens, Los Tuxtlas, microclimate.

¹Instituto de Ecología, A.C., Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas, Carretera antigua a Coatepec, Col. El Haya 351, 91073 Xalapa, Veracruz, México.

²Instituto de Ecología A.C., Programa de Maestría en Ciencias Biológicas, Centro Regional del Bajío, Avenida Lázaro Cárdenas 253, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México.

³Herbario MHES, Museo de Historia Natural de El Salvador, Ministerio de Cultura, final calle Los Viveros, 1101 San Salvador, El Salvador.

⁴Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Ciudad Universitaria, Investigación Científica s/n, 04510 Coyoacán, Ciudad de México, México.

⁵Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Herbario y Jardín Botánico, Vicerrectoría de Investigación y Estudios

de Posgrado, Ciudad Universitaria, Avenida San Claudio s/n, Colonia San Manuel, 72570 Puebla, Puebla, México.

⁶Autor para la correspondencia: edgarsblanco@gmail.com

Recibido: 4 de junio de 2025.

Revisado: 12 de febrero de 2026.

Aceptado por Moisés Méndez-Toribio: 6 de abril de 2026.

Publicado Primero en línea: 23 de abril de 2026.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 133 (2026)



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

Citar como: Villa, A. R., E. S. Blanco-Yanes, P. Martínez Colín y A. B. Cerón-Carpio. 2026. Efecto de contrastes microclimáticos y especie de forófito en la predominancia de epífilos en una selva tropical húmeda. Acta Botanica Mexicana 133: e2477. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm133.2026.2477>

Introducción

En las regiones tropicales húmedas las hojas de los helechos y angiospermas son frecuentemente colonizadas por epífilos (Coley et al., 1993; Voglgruber, 2011). Los grupos colonizadores más frecuentes son líquenes foliícolas y hepáticas foliosas, seguidos de musgos, algas verdes, hongos no liquenizados y bacterias (Coley y Kursar, 1996; Lücking, 2008). Los epífilos pueden causar efectos negativos, neutros o positivos en las hojas hospederas (Cerón-Carpio et al., 2023). Por ejemplo, en las hojas senescentes una amplia cobertura de epífilos genera retención de humedad y proliferación de microorganismos patógenos (Bentley, 1987). Además, pueden interferir en la penetración de la luz y afectar la eficiencia fotosintética (Hallen, 2005). Sin embargo, las zonas foliares colonizadas pueden ajustar su fotosíntesis a estas condiciones (Cerón-Carpio et al., 2023; Wanek y Pörtl, 2005). También se ha sugerido que la presencia de epífilos puede beneficiar a sus hospederos; por ejemplo, las cianobacterias epífilas incorporan a las hojas hasta 25% del nitrógeno atmosférico (Bentley, 1987). Algunos metabolitos secundarios de los líquenes y las hepáticas podrían funcionar como repelentes contra insectos fitófagos protegiendo al forófito que, en algunos casos, tienen importancia económica como *Mangifera indica* L. (Mueller y Wolf-Mueller, 1991; Coley y Kursar, 1996; Pinokiyo et al., 2006).

El éxito de las comunidades de epífilos depende de factores abióticos tales como luz, precipitación y temperatura (Sonnleitner et al., 2009), pero también de las características de las hojas del forófito, principalmente de la longevidad foliar (Coley y Kursar, 1996; Lücking, 1998; Voglgruber, 2011). Respecto a los factores abióticos, la humedad del aire es especialmente importante, ya que los epífilos son organismos poiquilohídricos y por lo tanto su contenido de agua depende de la humedad relativa del ambiente (Coley y Kursar, 1996; Lücking, 1998; De los Ríos, 2000; Rodríguez-Castro y Flores, 2021). Debido a su estrecha relación con la disponibilidad de agua, se ha sugerido que el microclima influye en la distribución, abundancia, reproducción y crecimiento de los epífilos (Rodríguez-Castro y Flores, 2021). Por ejemplo, las hepáticas requieren humedad relativa alta y constante (más de 90%) para que su fotosíntesis no se reduzca; sin embargo, en esas condiciones los líquenes experimentan una depresión fotosintética sustancial, por lo que prefieren sitios más

secos (Coley y Kursar, 1996). Aunque la importancia de otros factores abióticos (temperatura, humedad, iluminación) para estos organismos está bien documentada, el efecto del microclima sobre los epífilos es uno de los menos investigados. Se ha observado que las hepáticas foliosas predominan en las hojas de forófitos en sitios húmedos con poca iluminación, mientras que los líquenes prevalecen en hospederos de sitios más secos con mayor iluminación (Sonnleitner et al., 2009; Voglgruber, 2011; Cerón-Carpio et al., 2023). En México se han realizado pocos estudios enfocados a los epífilos en las selvas tropicales húmedas. Martínez-Colín et al. (2021) encontraron que la diversidad de epífilos y sus patrones de establecimiento en Los Tuxtlas son similares a los registrados en otras regiones del Neotrópico.

Otro aspecto crucial en la supervivencia y crecimiento de las comunidades de epífilos, que frecuentemente es pasado por alto, es la relación de estos con sus hospederos. En epífilos que habitan la corteza de árboles, además de las condiciones microclimáticas, otros aspectos como el pH, el ángulo de inclinación, la caducidad de la corteza y la presencia de savia, son factores que pueden influir en la composición de las comunidades epífilas (Cáceres et al., 2007). La microtopografía y longevidad de las hojas son propiedades del forófito altamente relacionadas con la supervivencia y procesos de colonización de los epífilos (Coley et al., 1993). Las características epidérmicas de las hojas como la presencia de glándulas, ceras, tricomas o surcos modifican la humedad de la superficie foliar y por consecuencia influyen en el establecimiento de las comunidades de epífilos (Lücking, 1998; Voglgruber, 2011). Asimismo, la longevidad de las hojas puede influir en la predominancia de epífilos ya que la máxima colonización se encuentra en forófitos con alta longevidad foliar (Coley et al., 1993; Cerón-Carpio et al., 2023). Por lo tanto, el objetivo de este estudio es analizar el efecto del microclima y de los forófitos en la predominancia de líquenes foliícolas, hepáticas foliosas y algas verdes en una selva tropical húmeda de México.

Materiales y Métodos

Área de estudio

Se realizó trabajo de campo durante junio de 2024, en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas (EBTLT), del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de Mé-



xico (UNAM), ubicada en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. La reserva tiene una extensión de 640 ha, clima cálido-húmedo, temperatura promedio anual superior a 27 °C y precipitación promedio anual superior a 5000 mm (Soto y Gama, 1997; Cerón-Carpio et al., 2023). La vegetación es selva alta perennifolia, las palmeras del género *Chamaedorea* Willd. y *Astrocaryum mexicanum* Liebm. ex Mart. destacan por su abundancia en el sotobosque de la reserva (Ibarra-Manríquez, 1988; Cornejo-Tenorio et al., 2019).

Selección de sitios de muestreo

Se seleccionaron dos áreas con diferentes características microclimáticas en el sotobosque de la reserva: micrositio 1 (MS1) ubicado en la orilla de un río en el interior del sendero Darwin (18°34'59.76"N, 95°4'24.17"W) y micrositio 2 (MS2) que se encuentra en el cauce de un afluente tempo-

ral, en los límites de la EBTLT que colinda con potreros (18°35'14.60"N, 95°4'37.65"W) (Fig. 1). En ambos micrositios se encontraban las dos especies de forófitos seleccionadas en este estudio. En cada micrositio, se midió en diferentes puntos del sotobosque (n=24) la iluminación en luxes usando un luxómetro (Extech, LT300, New Hampshire, EUA), la cobertura del dosel se obtuvo con un densiómetro esférico (Forestry Suppliers, Model A, Mississippi, EUA), la temperatura y la humedad relativa se registraron con un termohigrómetro (AcuRite, 00891W3, Wisconsin, EUA). Para confirmar que existían diferencias microclimáticas entre los micrositios se realizó un análisis de componentes principales (PCA) exploratorio incluyendo todas las variables seleccionadas. Posteriormente se utilizó una prueba de contraste de medias t-student de cada variable para determinar diferencias estadísticamente significativas entre los micrositios.

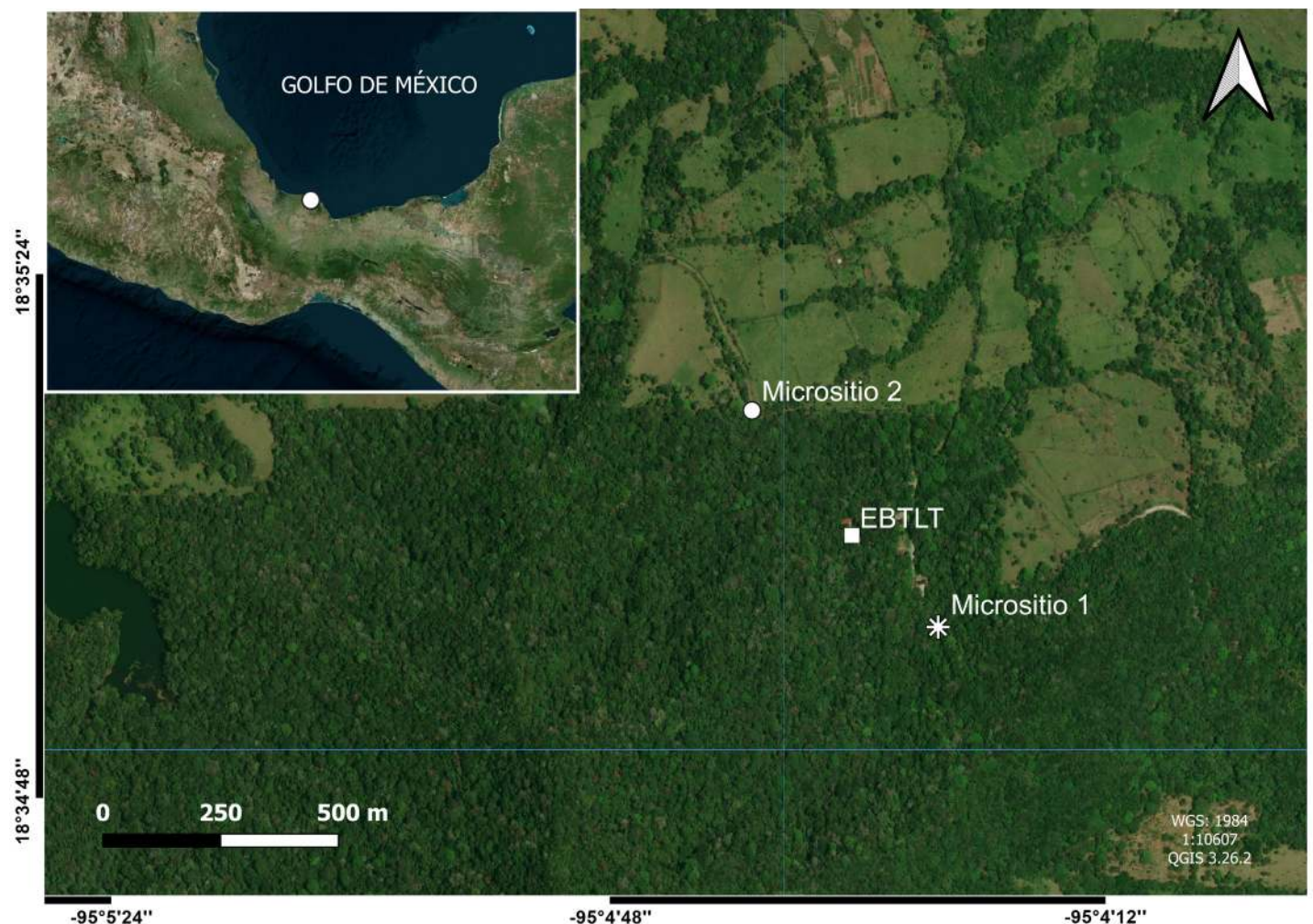


Figura 1: Ubicación del área de estudio y de los sitios de muestreo en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Selección de los forófitos

Se seleccionaron a las especies *Danaea nodosa* (L.) Sm. (Marattiaceae) y *Astrocaryum mexicanum* (Arecaceae) ya que ambas están presentes en los dos micrositios y previamente se ha reportado la presencia de epífilos en sus hojas (Martínez-Colín et al., 2021; Cerón-Carpio et al., 2023). Además, ambas especies tienen una arquitectura foliar similar: láminas folioladas, glabras, coriáceas (Ibarra-Manríquez, 1988; Mickel y Smith, 2004) y una alta longevidad foliar, para el helecho terrestre *D. nodosa* es de 30 meses y en la palmera *A. mexicanum* más de 50 meses (Martínez-Colín et al., 2021; Cerón-Carpio et al., 2023) (Fig. 2).

Obtención de las muestras

Una vez seleccionados los micrositios y especies, en cada forófito se midieron simultáneamente las variables previamente descritas. Las mediciones se realizaron por la mañana, de 9:00 a 12:00, durante la segunda semana de junio de 2024 (todos los días soleados). En cada micrositio se reco-

lectaron tres folíolos de seis individuos de cada especie de forófito, que equivale a 36 folíolos por cada especie de forófito (18 en cada sitio). Se aplicó muestreo dirigido seleccionando las hojas o frondas más senescentes con la mayor cobertura de epífilos y que estaban a una altura máxima de 1.5 m del suelo. Se colectaron únicamente los folíolos de la zona media-apical de las láminas. Para aumentar la independencia entre las muestras se seleccionaron individuos a una distancia mínima de 3 m entre sí y máximo a 2 m del afluente. El material colectado fue rotulado, almacenado en bolsas herméticas y transportado al laboratorio de la EBTLT para su posterior análisis.

Predominancia de epífilos

La predominancia de epífilos se evaluó por medio de su proporción en el área total muestreada. Para ello se establecieron tres transectos aleatorios de 30 × 1 mm impresos en acetato y ubicados sobre la superficie adaxial de los folíolos recolectados. Cada transecto se dividió en 30 cuadros

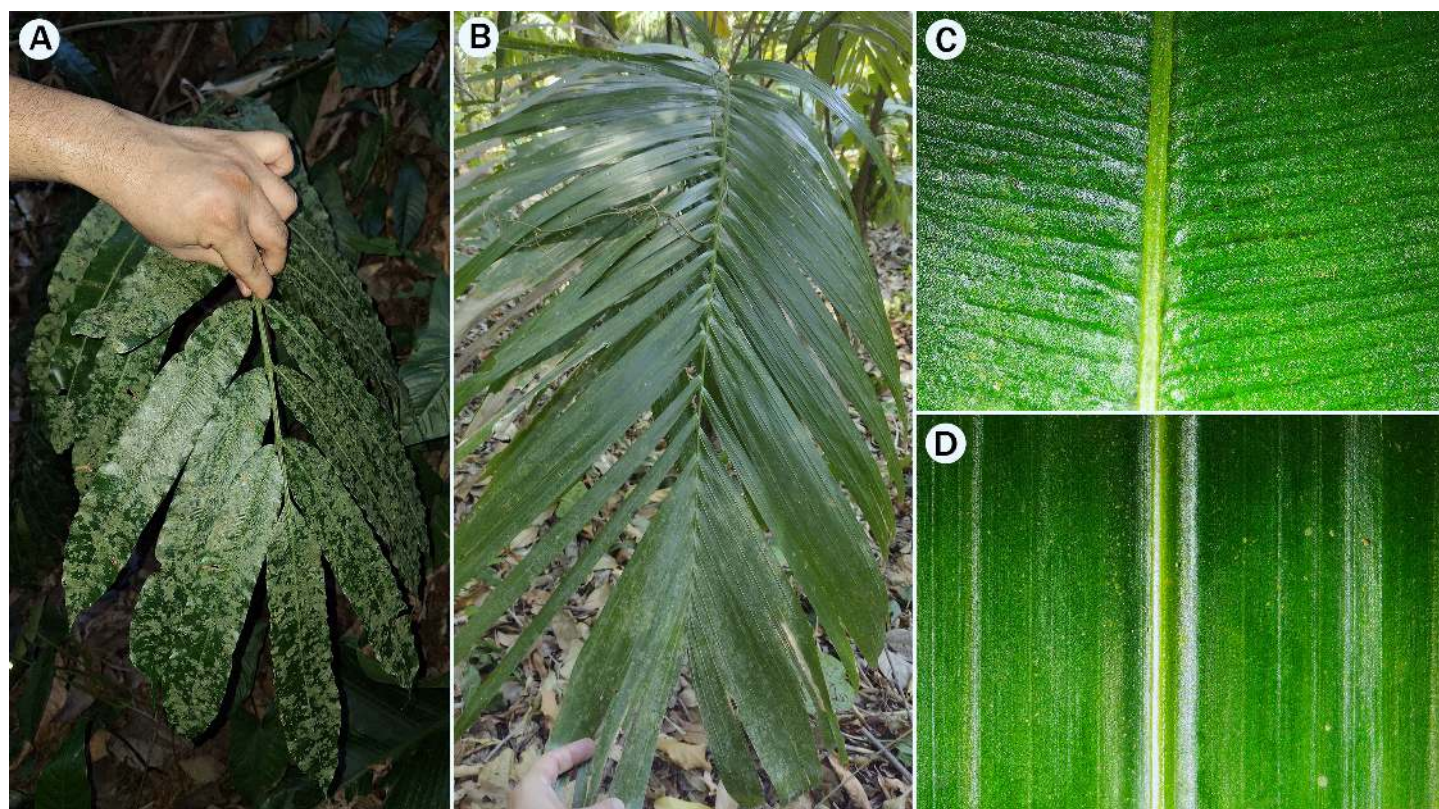


Figura 2: Especies de forófitos seleccionadas para evaluar la predominancia de epífilos. A. *Danaea nodosa* (L.) Sm. (Marattiaceae), se observa el establecimiento de epífilos en sus frondas; B. hojas de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. ex Mart. con epífilos en sus hojas; C. acercamiento de la superficie foliar de *A. mexicanum*; D. acercamiento de la superficie foliar de *D. nodosa*.

de 1 × 1 mm y se contó la presencia de hepáticas foliosas, líquenes foliícolas y algas verdes en cada uno de los cuadros (modificado de Coley et al., 1993) (Fig. 3A). Adicionalmente, se contaron los cuadros donde se encontró la conver-

gencia de líquenes-hepáticas (L+H) y líquenes-hepáticas-algas (L+H+A). El valor de cada transecto fue sumado para obtener el valor total de predominancia de cada foliolo. El conteo se realizó con un microscopio digital (Andons-

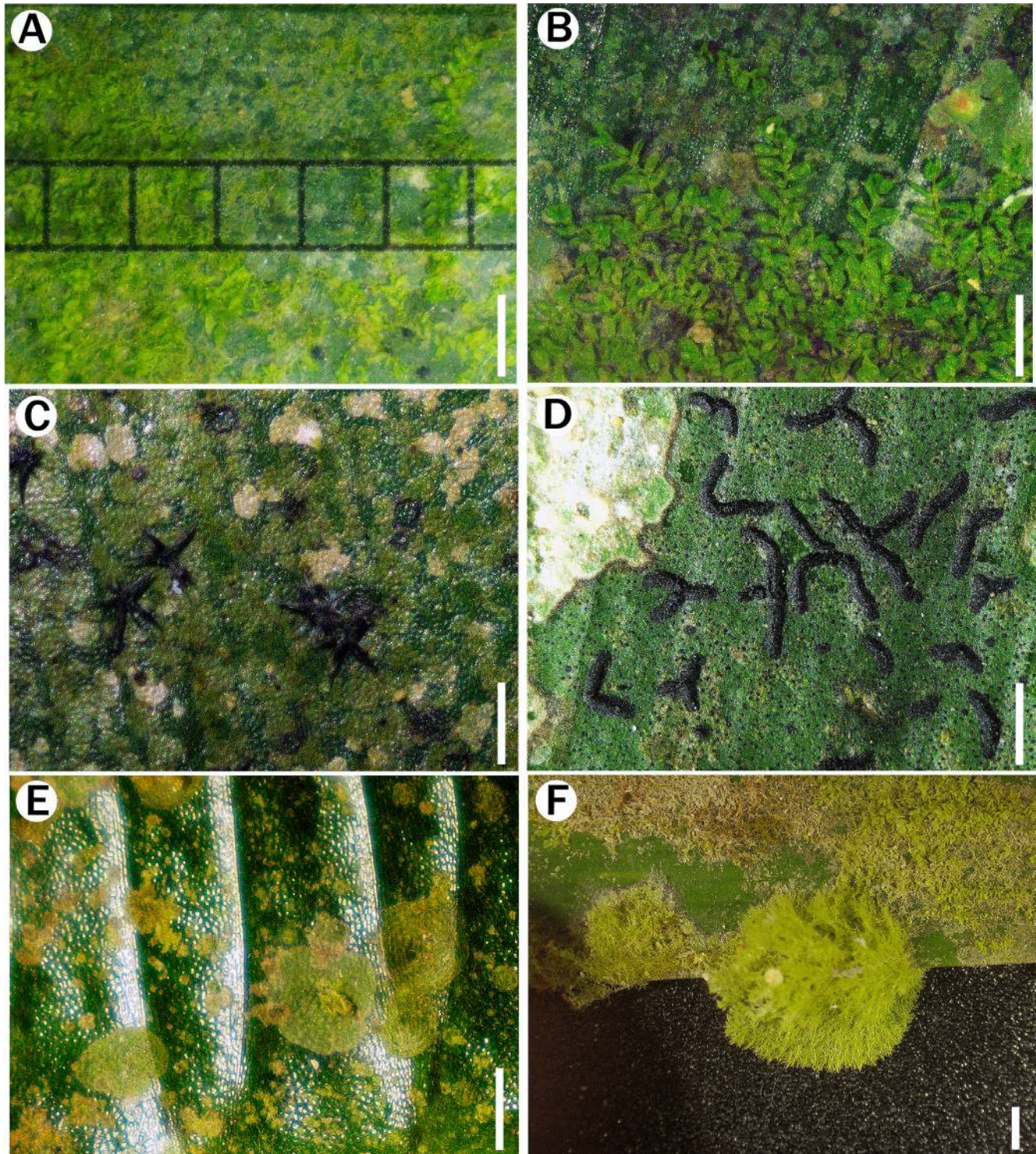


Figura 3: Grupos de epífilos detectados durante la revisión de muestras. A. fragmento de un transecto, cada cuadro representa una unidad de muestreo; B. hepática foliosa (Lejeuneaceae); C. líquen foliícola *Trichothelium* cf. *epiphyllum* Müll. Arg.; D. líquen foliícola *Fouragea* cf. *filicina* (Mont.) Trevis.; E. alga verde *Phycopeltis* sp.; F. alga verde *Trentepohlia* sp. Escala = 1 mm, en todos los casos.

tar, AD249S-M Plus, Shenzhen, China). Para reconocer los principales grupos de epífilos se usó literatura especializada (Lücking y Cáceres, 2002; Delgadillo-Moya et al., 2022). Todas las muestras fueron depositadas en la Colección de Hongos Liqueñizados, Facultad de Ciencias Biológicas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (HUAPLI).

Análisis estadísticos

El efecto del microclima en la predominancia de líquenes, hepáticas y algas se analizó en el programa R v. 4.3.1 (R Core Team, 2020) utilizando las funciones de R y el paquete “ggstatsplot” (Patil, 2021). Para visualizar el cambio en la predominancia de los tres tipos de epífilos se elaboró un mapa de calor y se realizaron contrastes pareados de medias de la predominancia de cada grupo (variable de respuesta) para cada combinación de tipo de forófito y micrositio: *A. mexicanum* en el MS1 (*Am*+MS1), *A. mexicanum* en el MS2 (*Am*+MS2), *D. nodosa* en el MS1 (*Dn*+MS1) y *D. nodosa* en el MS2 (*Dn*+MS2).

Resultados

Grupos de epífilos asociados a *A. mexicanum* y *D. nodosa*

Se registraron 22 taxa diferentes entre los epífilos observados (Apéndice 1). La mayoría corresponden a líquenes ($n=18$), seguidos por hepáticas (dos especies de la familia Lejeuneaceae) y dos especies de algas, una del género *Phycopeltis* Millardet y otra de *Trentepohlia* Roth. Aunque las hepáticas foliosas estuvieron representadas por dos especies, no pudo identificarse su género debido a la ausencia de estructuras reproductivas (Fig. 3).

Contrastes microclimáticos y predominancia por micrositio

El análisis de componentes principales mostró una separación entre el MS1 y MS2 marcada principalmente por las variables de humedad relativa (HR) y temperatura (T) (Fig. 4). Estos resultados fueron congruentes con las pruebas de contrastes de medias, donde no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre la iluminación y densidad de dosel del MS1 y MS2, pero sí para la temperatura y humedad relativa (Cuadro 1). En ambos sitios, los líquenes fueron el grupo con la mayor predominancia, seguidos

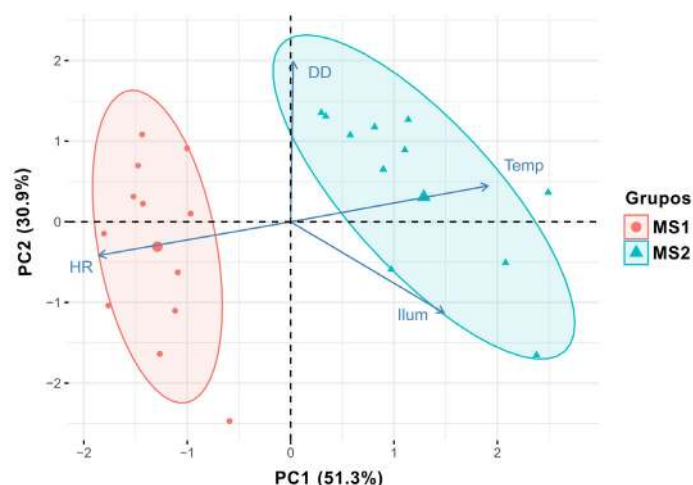


Figura 4: Análisis de componentes principales empleando variables microclimáticas para diferenciar los sitios de estudio.

Cuadro 1: Diferencias entre la media de cada variable y sus respectivas desviaciones estándar medidas en los sitios de muestreo. HR=Humedad Relativa, T=Temperatura, Ilum=Iluminación, DD=Cobertura del Dosel. *Indica significancia estadística ($\alpha=0.05$).

Variable	Sitio 1	Sitio 2	Valor de p de la prueba de t-student
HR (%)	60.1 $\pm$ 1.27	55.8 $\pm$ 0.378	p<0.001*
T (°C)	31.6 $\pm$ 0.5	33.5 $\pm$ 0.507	p<0.001*
Ilum (lx)	698 $\pm$ 175	1029 $\pm$ 563	p=0.0016*
DD (%)	84.3 $\pm$ 8.83	87.3 $\pm$ 6.79	p=0.111

por las hepáticas y algas verdes (Fig. 5). La predominancia de hepáticas difirió significativamente tanto entre micrositios dentro de una misma especie de forófito, como entre especies de forófito dentro de un mismo micrositio (Fig. 6A), mientras que en los líquenes sólo se encontraron diferencias entre forófitos en el MS2 (*Am*+MS1 vs. *Dn*+MS1, $p=0.35$; *Am*+MS2 vs. *Dn*+MS2, $p<0.001$) (Fig. 6B). Finalmente, las algas (Fig. 6C) y la asociación L+H (Fig. 6D) presentaron el mayor contraste entre micrositios.

Predominancia de epífilos por forófito

En el caso de los contrastes por forófito, las diferencias más marcadas se encontraron en las hepáticas (Fig. 6A). Por otra parte, los líquenes no presentaron diferencias estadísticamente significativas entre forófitos presentes en el MS1



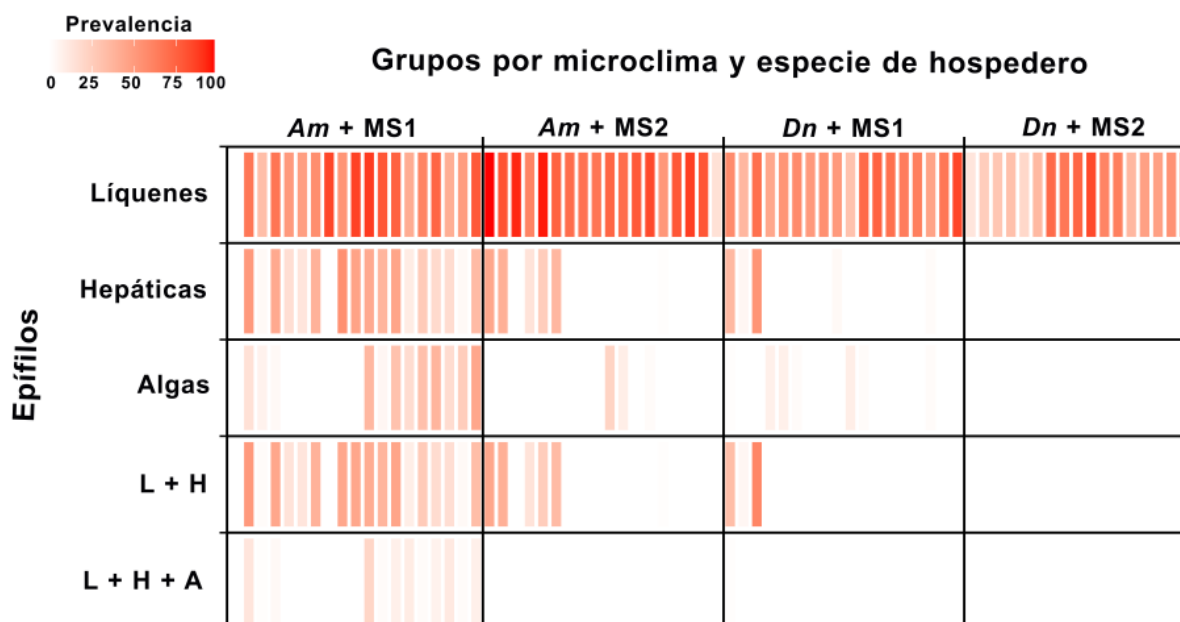


Figura 5: Mapa de calor que indica la predominancia de los epífilos en cada combinación de micrositio y especie de forófito. Am=*Astrocaryum mexicanum* Liebm. ex Mart.; Dn=*Danaea nodosa* (L.) Sm.; L+H=asociación de líquen y hepática; L+H+A=asociación de líquen, hepática y alga; MS1= Micrositio 1; MS2=Micrositio 2.

($p=0.08$), pero sí en el MS2 (Fig. 6B). Además, se encontró que la predominancia de líquenes fue estadísticamente mayor en los forófitos de *D. nodosa* del MS1, que en el MS2. Respecto a las algas, la mayor predominancia estuvo asociada a *A. mexicanum* y al MS1. La predominancia de algas presentó diferencias significativas entre forófitos de la misma especie en distintos microclimas y entre las dos especies de forófitos en el mismo microclima (Fig. 6C). Finalmente, las asociaciones L+H y L+H+A tuvieron mayor predominancia en el micrositio con mayor humedad y estuvieron principalmente asociados a *A. mexicanum* (Fig. 6D y Apéndice 2).

Discusión

Influencia del microclima y del forófito en la predominancia de epífilos

Los resultados muestran diferencias en la predominancia de epífilos en función de la especie de forófito y de los contrastes microclimáticos medidos en los dos micrositios. Los líquenes foliícolas y las hepáticas foliosas responden de manera diferente a los factores abióticos, porque carecen de mecanismos que les permitan controlar su contenido hídrico

(Coley y Kursar, 1996; Lücking, 1998; De los Ríos, 2000; Rodríguez-Castro y Flores, 2021). Al igual que los resultados aquí presentados, otros estudios han encontrado una fuerte relación de la colonización de epífilos con la humedad relativa. Al respecto, Sonnleitner et al. (2009) observaron que las coberturas de briofitas epífilas del sotobosque de la selva tropical Esquinas de Costa Rica dependían de una alta humedad relativa y de sus fluctuaciones diarias, más que de las diferencias en la temperatura del aire, disponibilidad de luz y de los forófitos. Sin embargo, con los datos colectados en este estudio no se logró reconocer la fluctuación diaria de las variables medidas.

Voglgruber (2011) encontró en una selva tropical húmeda del Parque Nacional Piedras Blancas en Costa Rica que las hepáticas tuvieron una mayor cobertura en los forófitos de sitios con más humedad y, al contrario, los líquenes predominaron en forófitos de sitios más secos. Cerón-Carpio et al. (2023) en un estudio realizado en la estación biológica de los Tuxtlas, en Veracruz, México, notaron una relación entre la cobertura de epífilos, los tipos de epífilos y las características de los micrositios: las hepáticas prosperaron únicamente en las hojas más senescentes del hele-



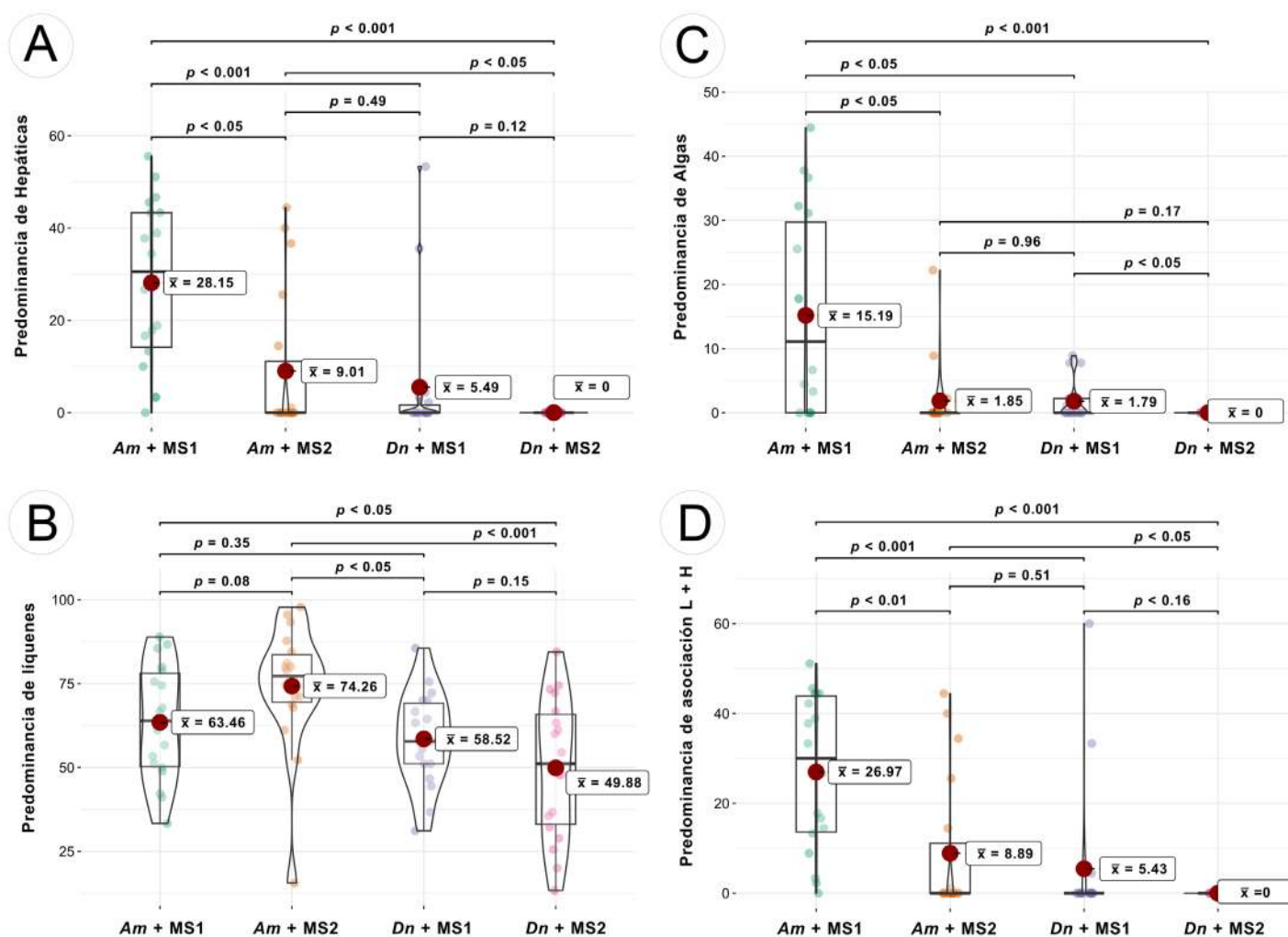


Figura 6: Comparación de predominancia de epífilos en diferentes condiciones microclimáticas y en distintos forófitos. A. hepáticas; B. líquenes; C. algas; D. asociación líquen-hepática. Am=*Astrocaryum mexicanum* Liebm. ex Mart.; Dn=*Danaea nodosa* (L.) Sm.; MS1=Micrositio 1; MS2=Micrositio 2.

cho *Polypodium rhachipterygium* Liebm., que crece en las rocas de los cauces de los ríos. No obstante, los forófitos que estaban más alejados del cauce o en mayores altitudes (entre ellos *D. nodosa*) se encontraron filidios de hepáticas en hojas jóvenes (dos meses); sin embargo, éstos no se desarrollaron. En hojas de mayor edad (16.5-26 meses) predominaron los líquenes foliícolas.

Lücking (1998) estudió los líquenes foliícolas en tres micrositios del sotobosque (sombreados, claros de luz y arroyos) de una selva tropical del camino de “Botarrama” en Costa Rica. Concluyó que hay dos factores principales que determinan la riqueza y cobertura de líquenes foliícolas: la humedad relativa del aire y las características foliares

del forófito. En este estudio también se observaron diferencias en la predominancia de epífilos, particularmente líquenes, asociadas a la humedad y especie de hospedero. Diversos estudios han documentado que la predominancia, el establecimiento y el desarrollo de los grupos de epífilos están relacionados con las características de los forófitos, particularmente con ciertos atributos foliares, entre los que destacan la microtopografía de la superficie, la continuidad del área foliar, presencia de compuestos secundarios en la superficie de las hojas y, especialmente, la longevidad foliar (Lücking, 1998; Sonnleitner et al., 2009; Voglgruber, 2011; Piercey-Normore y Athukorala, 2017; Cerón-Carpio et al., 2023).

Las hojas de la palmera *A. mexicanum* presentaron una mayor predominancia de hepáticas y algas en ambos micrositios. Además, tuvieron más asociaciones de epífilos (L+H y L+H+A) en ambos micrositios. Aunque en este estudio, no se cuantificó la edad de las plantas o de sus hojas, la diferencia en la predominancia de epífilos registrada entre las dos especies de forófitos en los mismos sitios podría relacionarse con la alta longevidad foliar de *A. mexicanum*, y también con su alta disponibilidad como forófito (Martínez-Colín et al., 2021), ya que es una de las especies más abundantes del sotobosque en el área de estudio (Arroyo-Rodríguez et al., 2007). En *A. mexicanum*, la longevidad foliar es superior a 50 meses (Martínez-Colín et al., 2021), mientras que en *D. nodosa* es mayor a 30 meses (Cerón-Carpio et al., 2023). Debido a que las hojas más longevas se encuentran expuestas durante más tiempo a los propágulos de los epífilos, la longevidad foliar de ambas especies podría influir en la proporción de colonización epífila.

Al igual que la longevidad foliar, existen otros factores que no se consideraron y que podrían influir en la predominancia de epífilos, como la composición química de la superficie de las hojas o la microtopografía foliar de las especies. Referente a la composición química de la superficie foliar de *D. nodosa*, se han registrado altos contenidos de ácido cinámico y etilfenol, compuestos que podrían afectar el establecimiento de epífilos y explicar la afinidad de ciertos grupos epífilos con forófitos específicos (Cerón-Carpio et al., 2019).

Los compuestos secundarios en la superficie de las hojas de *A. mexicanum* no han sido analizados. Sin embargo, estudios anatómicos en otros miembros del género *Astrocaryum* G. Mey. reportaron que algunas especies contienen cera en la superficie abaxial y adaxial de las hojas, cuya presencia podría afectar el establecimiento de comunidades epífilas (Millán y Khan, 2010; Voglgruber et al., 2011).

La microtopografía de las hojas de ambas especies también podría influir en los resultados encontrados. La superficie foliar de las hojas de *A. mexicana* presenta surcos más pronunciados que en *D. nodosa*. Esta diferencia podría promover el establecimiento de los epífilos (Lücking, 1998). No obstante, Coley et al. (1993) realizaron experimentos donde modificaron la textura de la superficie foliar adaxial y no encontraron diferencias significativas en la tasa de colonización de hepáticas y líquenes epífilos. Por lo tanto, aún

existe incertidumbre sobre la influencia de la microtopografía foliar en la predominancia de epífilos.

Las hepáticas y líquenes no presentaron una afinidad particular a la especie de forófito. Sin embargo, las algas del género *Phycopeltis* se encontraron exclusivamente en *D. nodosa* mientras que el alga *Trentepohlia* sp. tuvo mayor predominancia en *A. mexicanum*. *Phycopeltis* es común en regiones tropicales y subtropicales (Zhu et al., 2015; Cerón-Carpio et al., 2023). *Trentepohlia* es un alga generalista que habita en diversos sustratos (rocas, corteza, hojas, frutos, suelo e incluso plástico). Sin embargo, esta es la primera vez que se documenta su asociación con *A. mexicanum* (Guiry y Guiry, 2024).

Conclusiones

Los resultados sugieren que las diferencias puntuales de temperatura y humedad entre los micrositios influyen en la predominancia de los epífilos y que ésta varía consistentemente en relación con la especie de forófito; sin embargo, esta respuesta difiere entre los grupos de epífilos. Las hepáticas y algas mostraron mayor sensibilidad a las condiciones microclimáticas, mientras que el tipo de forófito tuvo mayor influencia en los líquenes. La colonización de epífilos es un proceso complejo condicionado por la interacción de múltiples variables. Por lo tanto, se sugiere que futuros estudios referentes a la diversidad, sucesión o interacciones entre epífilos incluyan como factores de análisis el efecto del microclima, la especificidad del epífito y las características del forófito.

Contribución de autores

Administración del proyecto: ABCC, ARV, ESBY; Análisis formal: ABCC, ARV; Conceptualización: ABCC, ARV, ESBY; Curación de datos: ABCC, ARV, ESBY, PMC; Investigación: ABCC, ARV, ESBY; Metodología: ABCC, ARV, ESBY; Obtención de financiamiento: ABCC, ARV, ESBY; Recursos: ABCC, ARV; Software: ARV; Supervisión: ABCC, ARV; Redacción – borrador original: ABCC, ARV, ESBY; Redacción – revisión y edición: ABCC, ARV, ESBY, PMC; Validación: ABCC, ARV, ESBY, PMC; Visualización: ARV, ESBY.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) con becas



otorgadas a ESBY (CVU 1320567) y ARV (CVU 1197106) para realizar estudios de posgrado y por el Instituto de Ecología A.C. (INECOL) en el contexto del curso de campo “Ecología Comparativa de Plantas” del año 2024.

Agradecimientos

Los autores expresan su agradecimiento al personal de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas (EBTLT), cuya labor permite el desarrollo constante de trabajos de investigación; al Instituto de Ecología A.C. (INECOL) por la gestión administrativa y conexiones interinstitucionales que permiten el desarrollo curricular de sus estudiantes; a Klaus Mehlreter, organizador del curso de campo “Ecología Comparativa de Plantas”, por su apoyo material y logístico; a los revisores anónimos y al equipo editorial de Acta Botanica Mexicana, cuyos comentarios mejoraron sustancialmente la calidad del escrito.

Declaración de disponibilidad de datos

El conjunto de datos que apoya los resultados de este estudio fue sometido en SciELO Data y puede ser accedido en: <https://doi.org/10.48331/scielodata.P9QXQM>

Declaración de uso de Inteligencia Artificial

No se utilizó Inteligencia Artificial en ninguna etapa del proceso de investigación o durante la redacción de este manuscrito.

Literatura citada

- Arroyo-Rodríguez, V., A. Aguirre, J. Benítez-Malvido y S. Mandujano. 2007. Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, México. *Biological Conservation* 138(1-2): 198-206. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.016>
- Bentley, B. L. 1987. Nitrogen Fixation by Epiphylls in a Tropical Rainforest. *Annals Missouri Botanical Garden* 74(2): 234-241. DOI: <https://doi.org/10.2307/2399396>
- Cáceres, M. E., R. Lücking y G. Rambold. 2007. Phorophyte specificity and environmental parameters versus stochasticity as determinants for species composition of corticolous crustose lichen communities in the Atlantic rain forest of northeastern Brazil. *Mycological Progress* 6: 117-136. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11557-007-0532-2>
- Cerón-Carpio, A. B., B. Pérez-García, J. L. Monribot Villanueva, A. L. Kiel-Martínez, S. Espinosa-Matías, J. A. Guerrero-Analco y K. Mehlreter. 2019. Chemical composition and micromorphological structure of cuticular leaf waxes of eight tropical fern species of Mexico. *Biochemical Systematics and Ecology* 85: 13-20. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bse.2019.04.008>
- Cerón-Carpio, A. B., B. Pérez-García, J. A. Guerrero-Analco, R. E. Pérez-Pérez, M. E. Sánchez-Coronado, P. Martínez-Colín y K. Mehlreter. 2023. Impact of longevity and wettability of fern leaves on epiphyll colonization in a Mexican lowland rainforest. *Journal of Vegetation Science* 34(3): e13192. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.13192>
- Coley, P. D. y T. A. Kursar. 1996. Causes and consequences of epiphyll colonization. In: Mulkey, S., S. R. L. Chazdon y A. P. Smith (eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall. New York, USA. Pp. 337-362.
- Coley, P. D., T. A. Kursar y J. L. Machado. 1993. Colonization of tropical rain forest leaves by epiphylls: effects of site and host plant leaf lifetime. *Ecology* 74(2): 619-623. DOI: <https://doi.org/10.2307/1939322>
- Cornejo-Tenorio, G., G. Ibarra-Manríquez y S. Sinaca-Colín. 2019. *Flora de Los Tuxtlas. Guía ilustrada*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. Pp. 3.
- Delgadillo-Moya, C., D. A. Escolástico, E. Hernández-Rodríguez, P. Herrera-Paniagua, P. Peña-Retes y C. Juárez-Martínez. 2022. *Manual de Briofitas*, 3a ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. Pp. 156.
- De los Ríos, M. A. 2000. Estudio ultraestructural y enzimático de los simbiontes líquénicos: aspectos microclimáticos y relaciones talo-sustrato. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid. Madrid, España. Pp. 187.
- Guiry, M. D. y G. M. Guiry. 2024. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication. National University of Ireland. Galway, Ireland. <https://www.algaebase.org> (consultado febrero de 2026).
- Hallen, J. 2005. Trail width and epiphyllous coverage of *Chamaedorea* spp. Department of Natural Resources, University of Minnesota. Minnesota, USA. Pp 1-7.
- Ibarra-Manríquez, G. 1988. The palms of a tropical rain forest in Veracruz, Mexico. *Principes* 32(4): 147-155.



- Index fungorum. 2026. Index Fungorum base de datos. <https://www.indexfungorum.org/names/names.asp> (consultado febrero de 2026).
- Lücking, R. 1998. Ecology of Follicolous Lichens at the “Botarrama” Trail (Costa Rica), a Neotropical Rainforest site. Part II. Patterns of diversity and area cover, and their dependence on microclimate and phorophyte species. *Ecotropica* 4: 1-24.
- Lücking, R. y M. Cáceres. 2002. Follicolous Lichens of the World. Rapid Color Guide #130. The Field Museum. Chicago, USA. Pp. 1-7.
- Lücking, R. 2008. Follicolous lichenized fungi. New York: Flora Neotropica Monograph. The New York Botanical Garden Press. New York, USA. Pp. 866.
- Martínez-Colín, P., R. Lücking y M. A. Herrera-Campos. 2021. Diversity begets diversity: Phorophyte and microsite relations of follicolous lichens in the lowland rain forest at Los Tuxtlas Biosphere Reserve (Veracruz, Mexico). *Ecological Research* 36(2): 313-328. DOI: <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12201>
- Mickel, J. T. y A. R. Smith. 2004. The pteridophytes of Mexico. The New York Botanical Garden. New York, USA. Pp. 1054.
- Millán, B. y F. Kahn. 2010. Characterization of leaf anatomy in species of *Astrocaryum* and *Hexopetion* (Arecaceae). *Revista Peruana de Biología* 17(1): 81-94.
- Mueller, G. U. y B. Wolf-Mueller. 1991. Epiphyll deterrence to the leafcutter ant *Atta cephalotes*. *Oecologia* 86: 36-39. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00317386>
- MycoBank. 2026. Fungal Databases, Nomenclature & Species Banks. <https://www.mycobank.org/> (consultado febrero de 2026).
- Patil, I. 2021. Visualizations with statistical details: The ‘ggstatsplot’ approach. *The Journal of Open Source Software* 6(61): 3167. DOI: <https://doi.org/10.21105/joss.03167>
- Piercey-Normore, M. D. y S. N. Athukorala. 2017. Interface between fungi and green algae in lichen associations. *Botany* 95(10): 1005-1014. DOI: <https://doi.org/10.1139/cjb-2017-0037>
- Pinokiyo, A., K. P. Singh y J. S. Singh. 2006. Leaf-colonizing lichens: their diversity, ecology and future prospects. *Current Science* 90(4): 509-518.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> (consultado junio de 2024).
- Rodríguez-Castro, L. y N. Flores. 2021. Colonización de la hepática epífila *Leptolejeunea elliptica* (Lehm & Lindenb) Schiffn. (Lejeuneaceae), sobre dos especies de arbustos de la Isla Barro Colorado (BCI). *Tecnociencia* 23(1): 82-103. DOI: <https://doi.org/10.48204/j.tecno.v23n1a5>
- Sonnleitner, M., S. Dullinger, W. Wanek y H. Zechmeister. 2009. Microclimatic patterns correlate with the distribution of epiphyllous bryophytes in a tropical lowland rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 25(3): 321-330. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467409006002>
- Soto, M. y L. Gama. 1997. Climas. In: González Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. Pp. 7-23.
- Voglgruber, A. 2011. Leaf wax compounds of tropical understorey plants affect epiphyll community growth. Master thesis. University of Vienna. Vienna, Italy. Pp. 82.
- Wanek, W. y K. Pörtl. 2005. Phyllosphere nitrogen relations: reciprocal transfer of nitrogen between epiphyllous liverworts and host plants in the understorey of a lowland tropical wet forest in Costa Rica. *New Phytologist* 166(2): 577-588. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01319.x>
- Zhu, H., Z. Zhao, S. Xia, Z. Hu y G. Liu. 2015. Morphological Examination and Phylogenetic Analyses of *Phycopeltis* spp. (Trentepohliales, Ulvophyceae) from Tropical China. *Plos One* 10(2): e0114936. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114936>



Apéndice 1: Epífilos presentes en las hojas de los forófitos *A. mexicanum* Liebm. Ex Mart. y *D. nodosa* (L.) Sm. estudiados en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Los Tuxtlas, Veracruz, México. Los nombres se ordenaron alfabéticamente. Los líquenes foliícolas se verificaron con las bases de datos en línea [MycoBank \(2026\)](#) e [Index Fungorum \(2026\)](#), y las algas en [AlgaeBase \(Guiry y Guiry, 2024\)](#).

Grupo de epífilos	Taxón
Algas verdes	<i>Phycopeltis</i> sp.
	<i>Trentepohlia</i> sp.
Hepáticas foliosas	Lejeuneaceae sp. 1
	Lejeuneaceae sp. 2
	<i>Aptrootidea</i> cf. <i>marginata</i> (Lücking) Xavier-Leite, M.Cáceres & Lücking
	<i>Bilimbia</i> cf. <i>microphana</i> Vain.
	<i>Byssoloma</i> cf. <i>leucoblepharum</i> (Nyl.) Vain.
	<i>Coenogonium</i> sp.
	<i>Calenia</i> cf. <i>depressa</i> Müll. Arg.
	<i>Fouragea</i> cf. <i>filicina</i> (Mont.) Trevis.
	<i>Mazosia</i> cf. <i>rotula</i> (Mont.) A. Massal.
	<i>Phylloporis</i> cf. <i>phyllogena</i> (Müll. Arg.) Clem.
Líquenes foliícolas	<i>Porina</i> cf. <i>alba</i> (R. Sant.) Lücking
	<i>Porina</i> cf. <i>epiphylla</i> Fée
	<i>Porina</i> cf. <i>karnatakensis</i> Makhija, Adaw. & Patw.
	<i>Porina</i> cf. <i>nitidula</i> Müll. Arg.
	<i>Porina</i> cf. <i>rubentior</i> (Stirt.) Müll. Arg.
	<i>Porina</i> cf. <i>triseptata</i> (Vězda) Lücking
	<i>Pseudosagedia</i> cf. <i>atrocoerulea</i> (Müll. Arg.) Hafellner & Kalb
	<i>Strigula</i> cf. <i>smaragdula</i> Fr.
	<i>Trichothelium</i> cf. <i>bipindense</i> F.Schill.
	<i>Trichothelium</i> cf. <i>epiphyllum</i> Müll. Arg.



Apéndice 2: Comparación de predominancia de la asociación Liquen+Hepática+Alga (L+H+A) en diferentes condiciones microclimáticas y en distintos forófitos.

