

## El epifitismo en las selvas montanas del Parque Nacional "El Rey", Argentina: Composición florística y patrón de distribución.

Alejandro Diego Brown

Escuela Superior de Bosques, Facultad de Agronomía (U.N.L.P.). Diag. 113 y 61 (C.P. 1900), La Plata, Argentina

(Rec. 12-I-1989. Acep. 17-VII-1989)

**Abstract:** In the Montane Forest of El Rey National Park in Northwest Argentina, between 800 and 1700 m.a.s.l., epiphytism is conspicuous both in flora and structure, comprising at least 47 species of vascular epiphytes: 18 species of fern, 11 Bromeliaceae, 9 Orchidaceae, 4 Piperaceae, 4 Cactaceae and 1 Begoniaceae. Percentage of trees with vascular epiphytes was 52% for the Basal Forest (900 m.a.s.l.) and more than 78% in the Myrtaceae Forest (1100 m.a.s.l.). These species are distributed in no less than ten biotopes in which the phorophytes may be divided, forming five ecological groups according to kind of substrate and light intensity. The stability of the substrate is an important factor for epiphyte distribution promoting a succession from the distal to the basal extremes of branches. This succession starts in a smooth and highly unstable substrate exposed to high watery stress and ends in a rough, rugose substrate where accumulation of water, nutrients and organic matter allow the settling of bigger epiphytes with longer life cycles.

**Key words:** epiphyte distribution, succession, Argentina.

El patrón de distribución de los epífitos según la localización en el perfil de la selva y en su sustrato ha sido generalmente relacionado con la dependencia del agua (Oliver 1930, Schnell 1952, en Johansson 1974) o a criterios combinados como adaptación a la luz y al agua (Davis y Richards 1933-34). Grubb *et al.* (1963) los dividen en función a la tolerancia a la luz, al igual que Guillaumont (1967) y Hosokawa (1969) (ambos citados por Johansson 1974). Went (1940) (en Johansson 1974) considerando las demandas del sustrato, los divide en epífitos de corteza y de humus. Sota (1972) al trabajar con pteridófitas exclusivamente, los divide en epífitos de sombra, de sol y de condición extrema, y por su morfología externa en péndulos, reptantes, nidiepífitas, etc. Pittendrigh (1948) realiza una clasificación en tipos ecológicos de las bromelias dividiéndolas en especies "tanque" y "atmosféricas" según la forma de captar el agua y la humedad del ambiente. Otros autores explican el patrón de distribución de los epífitos recurriendo a principios de la "teoría de las islas" (Yeaton y Gladstone 1982), a factores múltiples que incluyen la temperatura, condiciones de

nubosidad, sustrato y composición florística de los árboles (Sugden y Robins 1979) o a una combinación de microclima y características, estabilidad y distribución del sustrato (Benzing 1987).

Asimismo se han diferenciado en los portaepífitos diferentes biotopos que representan unidades ecológicas con una flora epifítica característica (Johansson 1974).

El objetivo del presente trabajo es describir florística y estructuralmente al epifitismo en la Selva Montana del P.N. El Rey y analizar las causas que motivan el patrón de distribución de los epífitos sobre los portaepífitos, considerando al sustrato como un medio dinámico sobre el que las distintas especies de epífitos se reemplazan a medida que el biotopo evoluciona desde etapas pioneras inestables a maduras más estables.

### MATERIAL Y METODOS

El área de estudio se ubica en el Parque Nacional El Rey en el noroeste de Argentina a los 64°40' W y a los 24°15' S (Fig. 1). El clima es subtropical con estación lluviosa estival y estación seca invernal-primaveral. Las precipitaciones ocurren en un porcentaje superior al 80% en el período diciembre-marzo, en tanto que en los tres meses de invierno llueve sólo el 1.8% de los 1500 mm anuales. Las

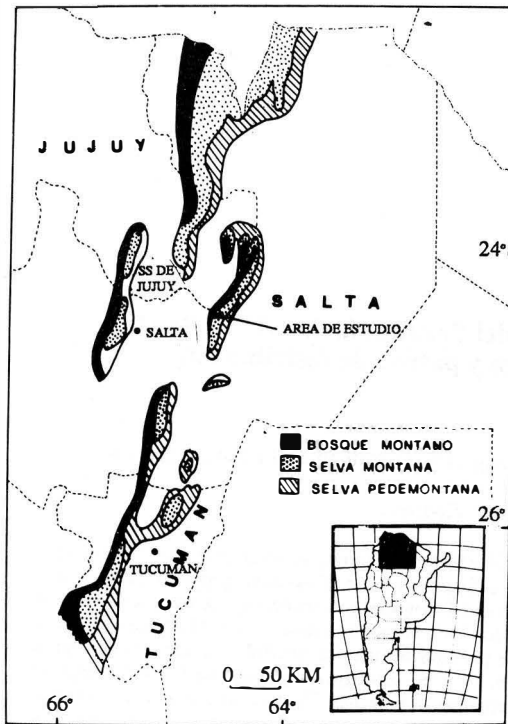


Fig. 1. Distribución de los distintos tipos de bosques en el noroeste argentino y ubicación del Parque Nacional El Rey (según Brown 1986).

lluvias estivales son de tipo torrencial y principalmente nocturnas, pudiendo en una sola noche precipitar más de 80 mm (Fig. 2). Durante el invierno, ocurren lloviznas que suelen prolongarse sin interrupción durante varios días. El relieve es montañoso y la Selva Montana se desarrolla en la franja altitudinal comprendida entre los 800 y 1700 m s.n.m., aproximadamente. En el P.N. El Rey, se puede observar una zonificación altitudinal de la vegetación dentro de la Selva Montana fisonómicamente bien observable, aunque florísticamente poco evidente. Entre los 800-900 m se desarrolla la denominada "Selva de tipa y laurel" con

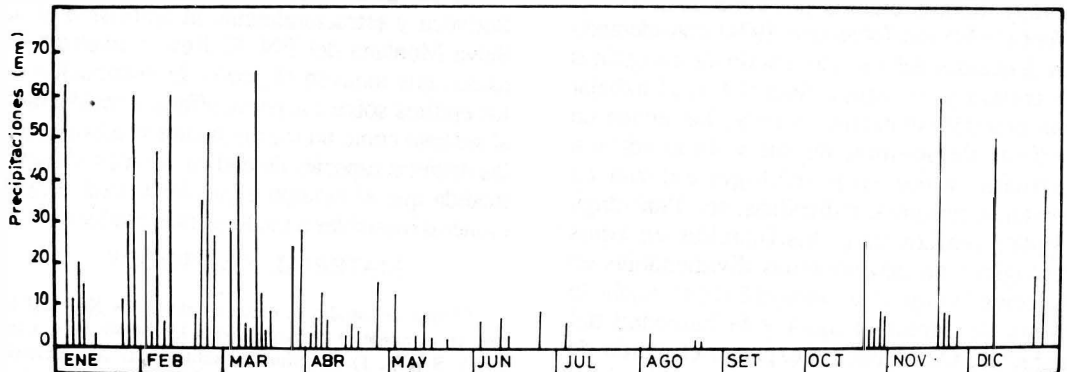


Fig. 2. Distribución diaria de las precipitaciones en el Parque Nacional El Rey durante el año 1980 (Datos de la Intendencia del P.N. El Rey).

predominio de *Tipuana tipu* (Leguminosae) y *Phoebe porphyria* (Lauraceae) respectivamente. Otras especies importantes son *Pisonia ambigua*, *Ocotea puberula*, *Urera baccifera*, *Coccoloba tiliacea*. A una altura superior se desarrolla la Selva de Mirtáceas, denominada así por el predominio de especies e individuos de esta familia (*Eugenia uniflora*, *Myrcianthes pungens*, *Myrrhinium loranthoides*, *Blepharocalyx gigantea*). Otras especies importantes son *Phoebe porphyria*, *Allophylus edulis*, *Terminalia triflora*, *Cedrella lilloi*, *Ruprechtia laxiflora*. El área de estudio es descrita con más detalle en trabajos previos (Brown 1986, Brown *et al.* 1985, 1986).

Los censos de epífitos se realizaron en un muestreo de la totalidad de árboles con más de 10 cm de D.A.P., incluidos en parcelas de 20 x 20 m. en distintos pisos altitudinales de las Selvas Montanas. El tamaño de la muestra fue de 28 parcelas en la Selva de tipa y laurel (900 m s.n.m.) y de 27 en la Selva de mirtáceas (1050 m s.n.m.).

Las observaciones se realizaron con largavistas (10 x 50 mm) y se registró los parámetros básicos de cada portaepífito (D.A.P., altura, diámetro de copa y especie). Para cada portaepífito se registró: número de especies de epífitos vasculares, cobertura total en clases (0-10%; 11-50%; >50%), cobertura de cada especie separadamente (utilizando las mismas clases de cobertura), localización topográfica (tronco, ramas, horquetas). Las ramas fueron subdivididas con base en el grosor en 4 categorías: rama gruesa (>20 cm de diámetro), rama media (entre 20 y 10 cm), rama fina (entre 10 y 2 cm) y ramita (con menos de 2 cm). En las especies no coloniales se registró el número de individuos (en bromeliáceas, cactáceas y urticáceas). Estas observaciones se complementaron con censos de árboles y ramas caídas durante el período de estudio (abril 1983 a diciembre 1985).

## RESULTADOS

### Composición florística e importancia del epifitismo

Se registró un total de 47 especies de epífitos vasculares, entre ellos 18 pteridófitas, 11 bromeliáceas, 9 orquídeas, 4 piperáceas, 4 cactáceas y 1 begoniácea. Además algunas especies arbustivas y arbóreas frecuentemente se presentan en situación epifítica (por ejemplo *Urera baccifera*, *Solanum riparium*, *Pentapanax angelicifolius*).

Al comparar el número de especies de epífitas presentes en relación a otros tipos biológicos, como por ejemplo

CUADRO 1

Número de individuos por especie de epífito y clase de altura en un ejemplar de laurel (*Phoebe porphyria*) de 0.73 m de D.A.P. y 20 m de altura en la Selva de Mirtáceas.

## CLASE DE ALTURA (m)

Especie de epífito	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	Total
<i>Peperomia</i> sp. (2)	5	12	20	10	15	18					80
<i>Asplenium auritum</i>	1	22	25	70	38	689	67	10			301
<i>Achmea distichanta</i>	6	4	7	19	3	4	6				49
<i>Urera baccifera</i>			3		1						4
<i>Asplenium raemorsum</i>		3	15	15	12	11	9	1			66
<i>Malaxis aff. hyeronimii</i>		2	2	1			1				6
<i>Rhysalis lorentziana</i>		3	3	6	16	10	6	2	3		4
<i>Mapadillana</i>					1						1
<i>Polypodium tweediaeum</i>			5		21	48	100	1	20	19	21
<i>Micrograma squamulosa</i>				1	2	3	6	6	5	3	26
<i>alis tucumanensis</i>					1	2		1	1		5
<i>Peperomia</i> sp. (1)	1		5	6	9	12	55	107	79	21	295
<i>Phypsalis</i> sp.								1			1
<i>Tillandsia pulchella</i>								6	22		28
TOTAL	13	46	85	128	119	176	250	135	130	43	1125

CUADRO 2

Número de individuos por especie de epífito y clase de altura en un ejemplar de "noga" (*Juglans australis*) de tronco vertical de 0.5 m de D.A.P. y 25 m de altura en la Selva de Mirtáceas

## CLASE DE ALTURA (m)

Especie de epífito	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24	Total
<i>Rhysalis tucumanensis</i>							1						1
<i>Aechmea distichanta</i>							2	4					6
<i>Polypodium tweediaeum</i>							21	35	1	2			59
<i>Tillandsia</i> sp. (1)								2					2
<i>Peperomia</i> sp. (1)								2					2
<i>Oncidium viperinum</i>						1			1				2
<i>Tillandsia pulchella</i>						2	8	4	4	6	12	3	35
<i>Tillandsia</i> sp. (2)										1		1	2
<i>Tillandsia</i> sp. (3)											3		3
TOTAL							27	51	6	9	15	4	112

especies arbóreas que están representadas por alrededor de 60 especies, podemos concluir que el epifitismo es florísticamente conspicuo en el área de estudio.

En cuanto al porcentaje de árboles con epífitos vasculares se registró en la Selva de Mirtáceas un 78% de los 164 árboles muestreados y sólo tres especies carecían de ellos (*Citronella apogon*, *Vassobia breviflora* y *Solanum riparium*). En la Selva de tipa y laurel, en un área de características xéricas, el 52% de los 92 árboles muestreados poseían epífitos vasculares.

El número máximo de especies en un solo portaepífito fue de 14 registrado en un ejemplar de *Phoebe porphyria*

de 73 cm de D.A.P. y 20 m de altura. El número de especies por portaepífitos en la Selva de tipa y laurel se encuentra en la mayoría de los individuos entre 1 y 5 especies y sólo el 22% de los árboles presentó más de 5 especies. En la Selva de mirtáceas solamente el 18% de los árboles presentó más de 5 especies de epífitos vasculares.

El número máximo de individuos de epífitos sobre un solo árbol se calculó en 1125 individuos en un ejemplar de *Phoebe porphyria* de 20 m de altura y casi 1 metro de D.A.P. y de 112 ind/árbol en un ejemplar de *Juglans australis* de 25 m de altura y 25 cm D.A.P. (Cuadros 1 y 2).

### Distribución de los epífitos en la selva

Las distintas especies de epífitos no se distribuyen al azar en la selva sino que por el contrario, existe una clara zonación vertical en su localización. Esta zonación se ve afectada por la formación de "claros" en la selva debido a la caída de árboles grandes o sobre los márgenes de los arroyos donde la estratificación de las condiciones de luminosidad y humedad es diferente. Se tuvo en cuenta la distribución de los distintos sustratos disponibles (tronco, ramas gruesas, ramas finas) y la franja vertical utilizada por las distintas especies. Otro factor de importancia es la posición del soporte. Los troncos verticales (por ejemplo de *Tipuana tipu* o *Ruprechtia laxiflora*) a pesar de ser muy gruesos (más de 50 cm de D.A.P.) y tener corteza rugosa, no ofrecen un soporte adecuado para los epífitos. En cambio, los troncos inclinados como en ejemplares maduros de *Phoebe porphyria*, son sustratos altamente colonizables. De esta manera se puede concluir que la distribución vertical de los epífitos responde al gradiente microambiental de la selva y a la presencia de soportes adecuados (tamaño, corteza y posición). En general un soporte vertical y expuesto tendrá muy pocas especies de epífitos y un soporte horizontal y protegido tendrá una alta diversidad y cobertura de los mismos.

### Distribución vertical del epifitismo

En la selva de tipa y laurel existe un marcado gradiente vertical en la distribución de los epífitos vasculares. Por ejemplo, en dos ejemplares de *Tipuana tipu* (especie dominante en esta selva) de 35 m de altura y 1 metro de D.A.P. los epífitos son escasos en los primeros 14 m (Fig. 3 a y b). Las especies presentes en el tronco son *Tillandsia maxima* (en horqueta) y *Rhysalis lumbricoides* (con raíces adventicias). Entre los 14-22 m con la aparición de horquetas y ramas gruesas inclinadas, la diversidad aumenta. Una de las especies presentes es *Aechmea distichanta*, muy abundante y formando colonias que cubren la superficie dorsal del tronco y ramas gruesas inclinadas. Estas colonias sólo permiten el desarrollo de epífitos en la superficie latero-inferior del soporte como *Rhysalis tucumanensis* y *Phlebodium aureum*, o especies cuyas semillas pueden germinar en el interior de estas colonias y desarrollarse por encima de las mismas (*Urera baccifera*, *Carica sp.*) y forman pequeñas comunidades o asociaciones muy características.

En especies arbóreas que normalmente en estado de desarrollo maduro poseen tronco inclinado como *Phoebe porphyria* o *Parapiptadenia excelsa* se puede observar numerosas especies en los primeros metros del suelo como *Peperomia sp.* (2), *Tillandsia maxima*, y *Aechmea distichanta*. También *Phlebodium aureum*, *Rhysalis tucumanensis*, *Urera baccifera*, *Asterostigma vermicidum*.

En las ramas horizontales también se evidencia una clara zonación de los epífitos (Fig. 4 a, b y c) desde la parte proximal (basal) hacia la parte distal. En la Fig. 4 c se observa una rama horizontal de *Tipuana tipu* ubicada entre los 10-15 metros de altura. *Tillandsia maxima* ocupa la parte proximal junto con *Rhysalis tucumanensis*, *Urera baccifera* y *Peperomia sp.* (1). En las zonas medias de la rama predomina *Aechmea distichanta* con *Rhysalis tucumanensis*, *Urera baccifera*,

*Microgramma squamulosa* y *Polypodium tweediaenum*. A medida que nos trasladamos hacia el extremo distal predomina *Polypodium tweediaenum*, *Tillandsia pulchella* y *Microgramma squamulosa*. En las ramas finas sólo se encontró a *Polypodium tweediaenum* y en las ramitas no se registró ninguna especie. En otra rama del mismo árbol se registró en ramas gruesas a *Aechmea distichanta*, *Phlebodium aureum*, *Rhysalis tucumanensis*, *Polypodium tweediaenum*, *Tillandsia didisticha*, *Tillandsia tricholepis* y *Microgramma squamulosa*. En las ramitas se registró solamente a *Tillandsia tricholepis*.

En un ejemplar de *Blepharocalyx gigantea* con tronco vertical se registró en los primeros 4 metros a *Asplenium auritum*, *Microgramma squamulosa*, *Rhysalis lorentziana* y *Peperomia sp.* (1). Entre los 4 y 10 metros estaban presentes *Microgramma squamulosa*, *Rhysalis lorentziana*, *Peperomia sp.* (1), *Tillandsia pulchella*, *Tillandsia tricholepis*, *Polypodium tweediaenum*, *Asplenium praemorsum*, *Rhysalis tucumanensis* y *Aechmea distichanta*. Esta composición se mantiene en las ramas gruesas y medias hasta los 16 metros con excepción de *Asplenium praemorsum* que no sobrepasó los 12 metros. En las ramas finas se registró solamente a *Microgramma squamulosa* y *Tillandsia pulchella*.

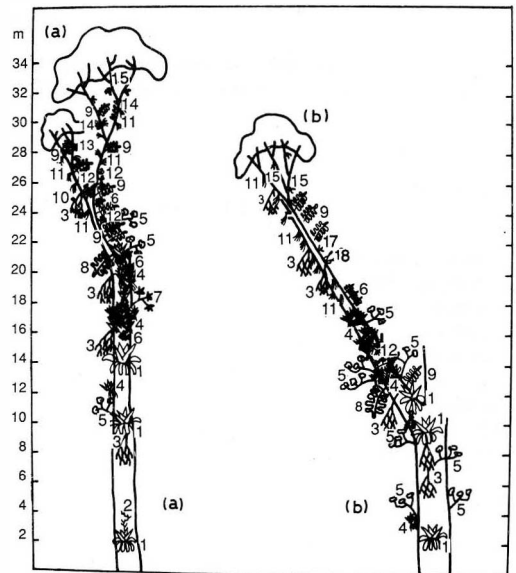


Fig. 3 : Distribución de los epífitos en un tronco vertical (a) y en una rama vertical (b) en dos ejemplares de *Tipuana tipu* de 35 y 30 m respectivamente. 1= *Tillandsia maxima*; 2= *Rhysalis lumbricoides*; 3= *Rhysalis tucumanensis*; 4= *Aechmea distichanta*; 5= *Urera baccifera*; 6= *Polypodium squamidum*; 7= *Carica sp.*; 8= *Phlebodium aureum*; 9= *Polypodium tweediaenum*; 10= *Tillandsia liliacea*; 11= *Tillandsia pulchella*; 12= *Peperomia sp.* (1); 13= *Tillandsia didisticha*; 14= *Microgramma squamulosa*; 15= *Tillandsia tricholepis*; 16= *Rhysalis lorentziana*; 17= *Tillandsia ixioideis*; 18= *Oncidium viperinum*; 19= *Tillandsia sp.*; 20= *Asplenium auritum*; 21= *Peperomia sp.* (2); 22= *Asplenium formosum*; 23= *Vriesia tucumanensis*; 24= *Asplenium praemorsum*.

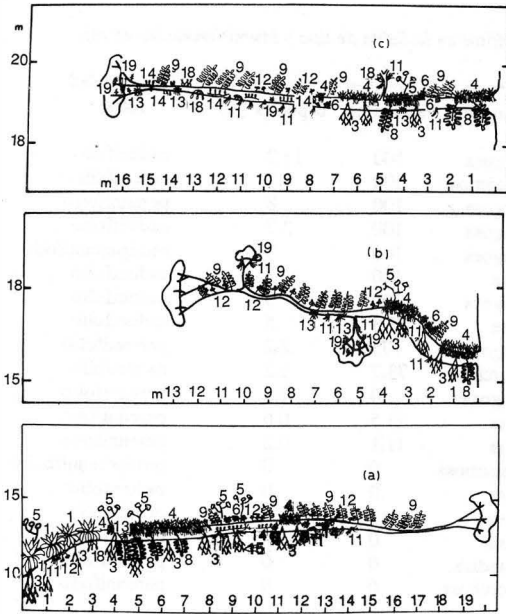


Figura 4: Distribución de los epífitos en una rama horizontal de *Tipuana tipu* ubicada entre los 10-15 metros (a); idem entre los 15-18 metros (b); idem entre los 18-20 metros (c). En la misma se puede observar cómo la complejidad estructural va en aumento desde el extremo distal hacia el proximal. Ver referencias Fig. 3.

En ejemplares con tronco inclinado como en *Phoebe porphyria*, el número de epífitos presentes en los primeros 4-5 metros es elevado con *Rhypsalis tucumanensis*, *Rhypsalis lorentziana*, *Aechmea distichanta*, *Asplenium auritum*, *Asplenium formosum*, *Asplenium praemorsum*, *Asplenium serra*, *Microgramma squamulosa*, *Peperomia sp. (2)*, *Polypodium tweediaenum*, *Campyloneurum aglaolepis*, *Malaxis padillana*. En ramas gruesas y medias (entre 5 y 9 metros de altura) la diversidad disminuye registrándose solamente *Polypodium tweediaenum*, *Peperomia sp. (1)*, *Microgramma squamulosa* y *Tillandsia pulchella*. En ramas finas sólo están presentes *Polypodium tweediaenum*, *Peperomia sp. (1)* y *Microgramma squamulosa*.

#### Grupos ecológicos de epífitos

Con base en las observaciones sobre zonificación vertical y horizontal se pueden agrupar a los epífitos en diferentes categorías:

a) Especies umbrófilas y soporte grueso. Se desarrollan en los troncos inclinados, en los primeros 5 m del perfil de la selva. Estas especies dependen de condiciones de humedad elevadas y la luz directa produce su marchitamiento rápidamente. En general son plantas no rizomatosas, desarrolladas sobre una capa humifera espesa. Entre algunas de las especies de este grupo se puede mencionar a *Peperomia sp. (2)*, *Asplenium auritum*, *A. praemorsum*, *A.*

*formosum*, *A. serra*, *Malaxis aff. hieronimii*, *M. padillana*, *Rhypsalis lorentziana*, *Tillandsia maxima*. Otras especies más tolerantes a la luz intensa como *Aechmea distichanta*, *Rhypsalis tucumanensis* y *Peperomia sp. (1)* pueden estar presentes. En el caso de *Aechmea distichanta* adopta un fenotipo diferente con hojas de coloración más oscura y mayor longitud foliar.

b) Especies umbrófilas y soporte fino. Este grupo de especies habita la franja inferior y se encuentran en los troncos y ramas de los árboles del estrato arbóreo inferior. Ellas son *Oncidium sp.*, *Hymenophyllum sp.*, *Vriesia tucumanensis*. También pueden registrarse *Rhypsalis lorentziana*, *Microgramma squamulosa*, *Campyloneurum aglaolepis*, *Peperomia sp. (1)* y más raramente *Tillandsia pulchella*.

c) Especies de luz moderada y soporte grueso a medio. En este grupo hay especies que poseen raíces funcionales (*Urera baccifera*, *Aechmea distichanta*, *Rhypsalis tucumanensis*), que necesitan de un grosor mínimo para arraigarse, dependiendo de los minerales y materia orgánica que se acumula en los "suelos suspendidos" desarrollados sobre estos soportes. Ocupan la franja intermedia del perfil de la selva y poseen adaptaciones de resistencia a la sequía como hojas crasas (*Peperomia sp. (1)*), tallo suculento (*Rhypsalis tucumanensis*), reviviscencia (*Polypodium tweediaenum*, *Polypodium squalidum*), caída o abscisión de la fronda (*Phlebodium aureum*).

d) Especies de elevada intensidad de luz y soporte fino. En este grupo se incluyen especies de características claramente xerofíticas. con raíces principalmente como órgano de fijación y rizomatosas y/o con adaptaciones para una rápida absorción de agua de lluvia. Las especies presentes en este grupo son *Tillandsia pulchella*, *Tillandsia didisticha*, *Oncidium viperinum*, *Polypodium tweediaenum*, *Microgramma squamulosa*.

e) Especies de muy alta intensidad de luz y soporte muy fino. Es el grupo que se desarrolla en las condiciones más adversas. Sólo unas pocas especies logran establecerse y corresponden a especies de epífitos pioneras en los bosques secundarios. Ellas son principalmente bromeliáceas: *Tillandsia loliacea*, *T. tricholepis*, *T. recurvata* y también *T. pulchella*. Son frecuentes además dos especies de Pteridófitas, *Polypodium tweediaenum* y *Microgramma squamulosa*.

#### Distribución de los epífitos en las distintas especies arbóreas

Existe una clara preferencia de los epífitos por determinadas especies de árboles. Esta preferencia depende del grosor de los soportes que presentan, su posición, y también de algunas características de la corteza como grado de rugosidad y porosidad (Cuadro 3). Para epífitos de sombra y de luz moderada de soportes gruesos la especie arbórea más importante es *Phoebe porphyria* que posee troncos inclinados y ramas gruesas horizontales en los primeros 10 m. del perfil de la selva. Para las especies de luz moderada a intensa también de soportes gruesos las especies arbóreas más importantes son *Tipuana tipu*, *Ruprechtia laxiflora*, y *Cedrella lilloi*. Estas especies poseen ramas horizontales entre los 10-20m, las cuales son intensamente colonizadas por epífitos de luz moderada y soporte grueso a medio (Grupo c). Otras especies arbóreas de corteza caediza como *Eugenia uniflora*, *Myrcianthes pungens* son poco importantes para los epífitos, al igual que otras especies con

CUADRO 3

Algunas características de las diferentes especies de portaepífitos en la Selva de tipa y laurel (unidades en m).

	n	Alt. X	D.A.P. X	Diámetro copa (X)	Tipo de corteza	% epífitos vasculares	Número de especies (X)	Periodicidad foliar
<i>Tipuana tipu</i>	8	36	1.07	22.4	rugosa	100	11.2	caducifolio
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	3	21	0.43	8.5	escamosa	100	8.3	caducifolio
<i>Myroxylon peruiferum</i>	1	35	0.63	11.6	rugosa	100	8	perennifolio
<i>Pentapanax angelicifolius</i>	3	15	0.51	8.5	rugosa	100	3.7	caducifolio
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	1	7	0.22	5	rugosa	100	3	semiperennifolio
<i>Ruprechtia apetala</i>	1	15	0.26	8.9	lisa	100	3	caducifolio
<i>Terminalia triflora</i>	1	17	0.23	5.7	rugosa	100	3	caducifolio
<i>Coccoloba tiliacea</i>	6	18	0.34	10.4	lisa	83.3	5	caducifolio
<i>Scutia buxifolia</i>	4	10	0.20	7.1	rugosa	75	2.2	perennifolio
<i>Pisonia ambigua</i>	19	15	0.45	9.2	corchosa	73.7	3.2	caducifolio
<i>Fagara rhoifolia</i>	6	10	0.15	7.4	rugosa	50	1.5	perennifolio
<i>Ocotea puberula</i>	17	15	0.22	9.2	lisa	23.5	0.6	perennifolio
<i>Solanum riparium</i>	9	7	0.17	6.4	lisa	11.1	0.2	perennifolio
<i>Allophylus edulis</i>	5	8	0.12	6.3	escamosa	0	0	semiperennifolio
<i>Carica quercifolia</i>	3	7	0.29	4.2	lisa	0	0	caducifolio
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	2	15	0.26	5.5	lisa	0	0	caducifolio
<i>Eupatorium</i> sp.	1	6	0.17	4	lisa	0	0	caducifolio
<i>Myrcianthes pungens</i>	1	17	0.45	10	caediza	0	0	perennifolio
<i>Rapanea laetevirens</i>	1	6	0.13	3.3	corchosa	0	0	perennifolio
Total	92					52.2	2.8	

ra por epífitos vasculares en especies arbóreas de la Selva de tipa y laurel y de mirtáceas, respectivamente. La especie con mayor porcentaje de individuos con cobertura superior al 50% en la Selva de tipa y laurel fue *Tipuana tipu*, mientras que la mayoría de los árboles de esta selva presentan cobertura inferior al 10%. En la Selva de mirtáceas las especies con mayor porcentaje de individuos con cobertura superior al 50% fueron *Cedrella lilloi*, *Phoebe porphyria*, *Parapiptadenia excelsa*. También se observa un porcentaje elevado de individuos con cobertura inferior al 10%.

El Cuadro 6 resume los valores de frecuencia de las distintas especies de epífitos en los diferentes portaepífitos en la Selva de tipa y laurel. De esta tabla se desprende que las especies arbóreas con mayor número de especies de epífitos vasculares son *Tipuana tipu* (19 especies), *Parapiptadenia excelsa* (13), y *Coccoloba tiliacea* (12). Los epífitos más frecuentes son *Polypodium tweediaeum*, *Tillandsia pulchella*, *Peperomia* sp. (1) y *Rhysalis tucumanensis*, presentes en más del 32% de los árboles muestreados.

En la Selva de mirtáceas (Cuadro 7) las especies de árboles con mayor número total de especies de epífitos fueron *Phoebe porphyria* (21 especies), *Ruprechtia laxiflora* (18) y *Parapiptadenia excelsa* (14). Estos valores son superiores a los registrados en la Selva de tipa y laurel. Las especies de epífitos vasculares más frecuentes son *Peperomia* sp. (1), *Microgramma squamulosa*, *Polypodium tweediaeum*, *Rhysalis tucumanensis* y *Tillandsia pulchella* presentes en más del 20% de los árboles muestreados.

#### Asociación de especies de epífitos

Se ha podido constatar repetidamente la presencia de varias especies de epífitos comúnmente asociadas. En las ramas gruesas de los árboles del estrato arbóreo superior (*Juglans australis*, *Tipuana tipu*, *Phoebe porphyria*) se sue-

len presentar juntas *Aechmea distichanta*, *Rhysalis tucumanensis*, *Urera baccifera* y *Phlebodium aureum* (Fig. 5 a). También se pueden encontrar otras especies como *Polypodium tweediaeum*, *Microgramma squamulosa*, *Peperomia* sp. (1). En el mismo sustrato también se encuentran asociados *Tillandsia maxima*, *Rhysalis tucumanensis*, y *Urera baccifera*.

En las ramas medianas es común encontrar asociadas a *Tillandsia pulchella*, *Oncidium viperinum*, *Polypodium tweediaeum*, *Peperomia* sp. (1) (Fig. 5 b). En ramas finas se encuentran generalmente juntas a *Tillandsia pulchella*, *Rhysalis tucumanensis*, *Polypodium tweediaeum*, *Tillandsia tricholepis*, *Microgramma squamulosa*, *Peperomia* sp. (1) o *Tillandsia pulchella*, *Polypodium tweediaeum* y *Peperomia* sp. (1) (Fig. 5 c).

## DISCUSION

### Composición florística e importancia del epifitismo

Las Selvas Montanas del Parque Nacional El Rey constituyen una "isla" biogeográfica (Fig. 1) rodeada de un extenso ecotono con los bosques xerófilos chaqueños ubicados altitudinalmente por debajo. Esta característica explicaría la abundancia en el estrato epifítico de elementos florísticos característicos de estos últimos ambientes como varias especies del género *Tillandsia* "tipo atmosférico", como así

CUADRO 4

Número de individuos por especie arbórea en la Selva de tipa y laurel en clases de cobertura por epifitos vasculares. Entre paréntesis se indica porcentaje de individuos dentro de la especie respectiva que se presentan en esa categoría de cobertura

Especies de árbol	COBERTURA			
	0%	1-10%	11-50%	+ 50 %
<i>Tipuana tipu</i>				8 (100)
<i>Chrysophyllum marginatum</i>				1 (100)
<i>Myroxylon perviperum</i>				
<i>Coccoloba tiliacea</i>	1 (16.7)	3 ( 50)	2 (33.3)	
<i>Pentapanax angelicifolius</i>		2 ( 75)	1 (25)	
<i>Scutia buxifolia</i>	1 (25)	2 ( 50)	1 (25)	
<i>Parapiptadenia excelsa</i>		2 ( 75)	1 (25)	
<i>Pisonia ambigua</i>	5 (26)	12 ( 63)	1 ( 5.3)	1 ( 5.3)
<i>Ruprechtia apetala</i>		1 (100)		
<i>Terminalia triflora</i>		1 (100)		
<i>Fagara rhoifolia</i>	3 (50)	3 ( 50)		
<i>Ocotea puberula</i>	13 (76.5)	4 (23.5)		
<i>Solanum riparium</i>	8 (89)	1 (11)		
<i>Allophyllus edulis</i>	5 (100)			
<i>Carica quercifolia</i>	3 (100)			
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	2 (100)			
<i>Eupatorium sp.</i>	1 (100)			
<i>Myrcianthes pungens</i>	1 (100)			
<i>Rapanea laetevirens</i>	1 (100)			
Total (92 individuos)	44 (47.8)	31 (33.7)	5 ( 5.4)	12 (13.0)

CUADRO 5

Número de individuos por especie arbórea en la Selva de Mirtáceas en clases de cobertura por epifitos vasculares. Entre paréntesis se indica el porcentaje de individuos dentro de la especie respectiva que se presentan en esa categoría de cobertura

Especies de árbol	COBERTURA			
	0%	1-10%	11-50%	+ 50 %
<i>Cedrella lilloi</i>				3 (100)
<i>Phoebe porphyria</i>		1 ( 20)		4 ( 80)
<i>Parapiptadenia excelsa</i>			1 (25)	3 ( 75)
<i>Rapanea laetevirens</i>			1 (50)	1 ( 50)
<i>Cupania vernalis</i>		1 ( 25)	1 (25)	2 ( 50)
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>		1 ( 50)	1 (50)	
<i>Blepharocalyx gigantea</i>	1 (20)	1 ( 20)	2 (40)	1 ( 20)
<i>Patagonula americana</i>		6 ( 60)	3 (30)	1 ( 10)
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	1 (10)	5 ( 50)	1 (10)	3 ( 30)
<i>Myrrhimum loranthoides</i>	3 (21)	7 ( 50)	1 ( 7)	3 ( 21)
<i>Terminalia triflora</i>		16 ( 73)	3 (14)	3 ( 14)
<i>Scutia buxifolia</i>		1 (100)		
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	1 (20)	4 ( 80)		
<i>Allophyllus edulis</i>	4 (31)	7 ( 54)	2 (15)	
<i>Pisonia ambigua</i>	1 (25)	3 ( 75)		
<i>Myrcianthes pungens</i>	2 (40)	3 ( 60)		
<i>Eugenia uniflora</i>	20 (40)	29 ( 58)		1 ( 2)
<i>Vassobia breviflora</i>	1 (100)			
<i>Solanum riparium</i>	1 (100)			
<i>Citronella apogon</i>	1 (100)			
Total	36 (22)	85 ( 52)	16 (10)	25 (15)





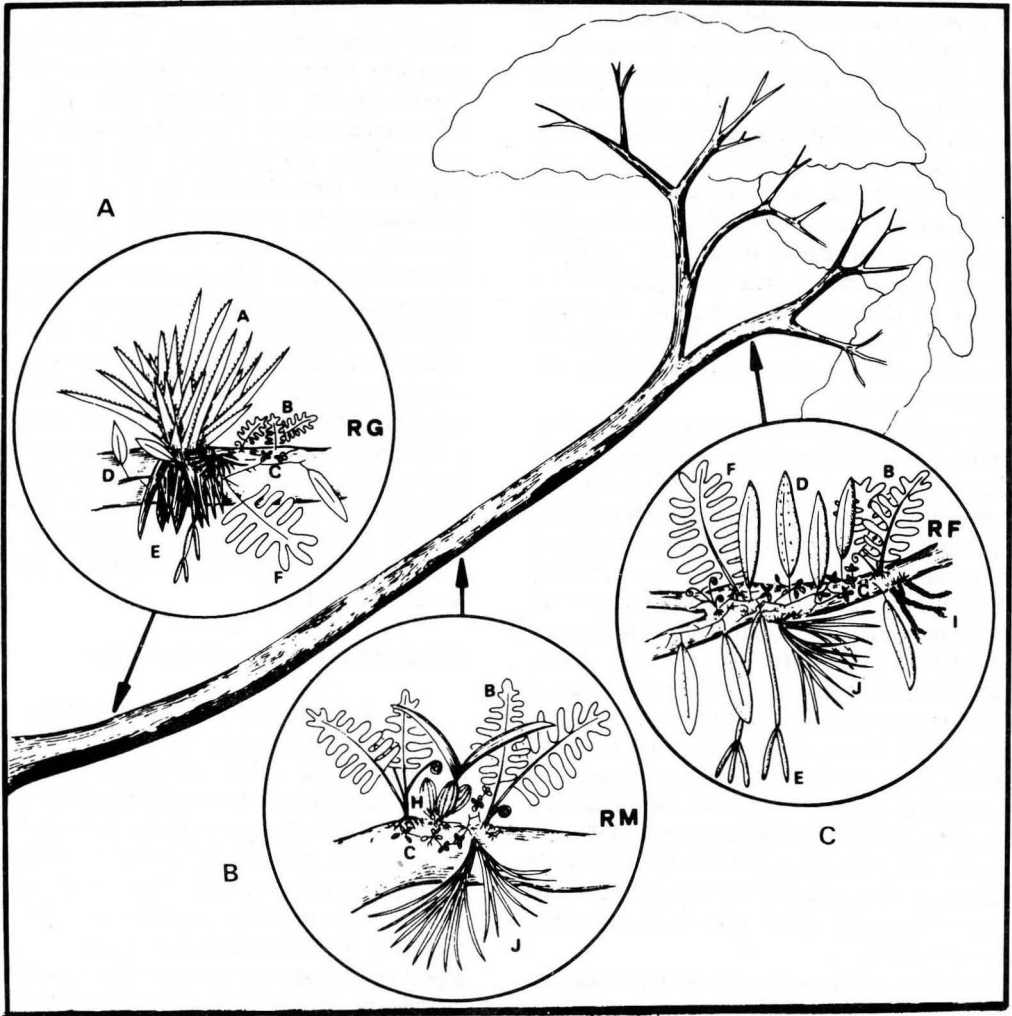


Figura 5: Asociación de epifitos en distintos grosores de soporte: A= soporte grueso; B= soporte medio; C= soporte fino.

- A. *Aechmea distichanta* B. *Polypodium tweediaenum* C.. *Peperomia* sp.<sup>1</sup>  
 D. *Microgramma squamulosa* E. *Rhysalis tucumanensis* F. *Phlebodium aureum*  
 H. *Oncidium viperinum* I. *Tillandsia tricholepis* J. *Tillandsia pulchella*

también especies de helechos resistentes a la sequía, como *Polypodium tweediaenum*, *Polypodium squalidum*, *Microgramma squamulosa*. Estas especies conforman una porción conspicua de la flora epifítica de estas Selvas Montanas para las cuales se pueden citar pocos elementos propios. Otras especies importantes como *Aechmea distichanta* son "epifitos facultativos" que se presentan como terrestres en el bosque chaqueño húmedo o en el propio sotobosque de la Selva Montana al igual que *Urea*

*baccifera*, común como epífita en la Selva de tipa y laurel. La presencia de formas comunes en el epifitismo con las halladas en el bosque chaqueño húmedo, como así también la ausencia de elementos propios asociados principalmente a las Selvas Montanas, podría estar relacionado a la historia biogeográfica de esta región vinculada a las fluctuaciones pleistocénicas de las condiciones climáticas y la consiguiente expansión o retracción de los ecosistemas húmedos (Brown 1986). La probable inestabilidad de esta "isla" de Selva

estar relacionado a la historia biogeográfica de esta región vinculada a las fluctuaciones pleistocénicas de las condiciones climáticas y la consiguiente expansión o retracción de los ecosistemas húmedos (Brown 1986). La probable inestabilidad de esta "isla" de Selva Montana podría explicar la escasa diversidad de elementos epifíticos popios que no puedan sobrevivir en ambientes chaqueños húmedos, a diferencia de otras "islas" de Selva Montana más al norte (área Calilegua-Baritú) o hacia el sur (Serranía de Aconquija, Tucumán) donde las condiciones climáticas actuales permitiría prever una mayor estabilidad del sistema a largo plazo.

Al considerar el número de especies de epífitos vasculares registrado en el parque que alcanza las 47 especies, y comparar con el número de especies en otros tipos biológicos se puede afirmar que el epifitismo es florísticamente conspicuo. Comparado con otras selvas tropicales montanas y pedemontanas en cambio se presenta como una selva de moderada diversidad de epífitos (Davis y Richards 1933, 1934, Grubb *et al.* 1963, Johansson 1974). Desde el punto de vista del porcentaje de árboles con epífitos vasculares y la cobertura de estos, el epifitismo en la Selva Montana del parque presenta una gran importancia estructural, dando una fisonomía característica a estas selvas. Este porcentaje superior al 50% en la Selva de tipa y laurel, y al 70% en la Selva de mirtáceas es comparable a los hallados por otros autores (Richards 1952, Grubb *et al.* 1963, Johansson 1974).

El número máximo de especies registradas en un solo árbol (14 especies) es inferior a las 26 especies observadas por Johansson (1974) y comparable a las 15 especies mencionado por Richards (1952) en la Guayana Británica y las 13 de Nigeria.

El número total de individuos epifíticos en un solo árbol fue calculado en 1125 para un ejemplar de *Phoebe porphyria* y es comparable a los 1800 y 1200 registrados por Johansson (1974) para un ejemplar de *Heritiera utilis* y *Parinari excelsa*, respectivamente.

Estas 5 formas de ejemplificar la importancia del epifitismo en un área determinada propuestas por Johansson presentan dificultades y ventajas diferentes. El número total de especies y el porcentaje del total de especies de un área determinada sin duda ofrece un panorama aceptable de la riqueza específica del epifitismo, pero la dificultad más común es que pocas áreas

de Selva tropical y Subtropical están suficientemente estudiadas como para poder estimarlo. Otro problema asociado a esto es la determinación del área mínima a que esta información está referida. El porcentaje de árboles con epífitos vasculares es quizás el método preferible para evaluar la importancia del epifitismo, pues no requiere la determinación del material. Pero es necesario tener en cuenta el tamaño mínimo de árbol a considerar pues existe una correlación positiva entre tamaño y número de especies de epífitos. En cuanto al número de especies e individuos de epífitos en un solo árbol, es principalmente la segunda una información difícil de obtener por la dificultad de observación y por los problemas que se presentan al tratar de separar individuos. En nuestra área de estudio, la mayoría de las especies son rizomatosas, formando colonias que pueden haberse originado de uno o varios individuos y la subjetividad del observador decidirá en definitiva.

#### Patrón de distribución de los epífitos

Dos factores han sido determinados como responsables del patrón de distribución de los epífitos en la selva: el gradiente vertical microclimático y el tipo de soporte (grosor y grado de inclinación). El primero divide a los epífitos en dos grandes grupos, las especies umbrófilas presentes en los primeros 5-10 metros del perfil de la selva y los heliófilos presentes entre los 10-15 metros y los 40 metros. En cuanto al tipo de soporte encontramos un aumento de la diversidad y tamaño de las especies e individuos desde los soportes finos hacia los más gruesos (con más de 20 cm de diámetro), tanto en sentido vertical como horizontal. Este gradiente puede ser explicado por varias causas: a) por diferentes condiciones microclimáticas desde condiciones de mayor luminosidad a zonas más umbrías; b) por un distinto tiempo para ser colonizado, desde soportes finos de reciente formación a soportes gruesos más viejos; c) por la distinta superficie de los soportes gruesos y rugosos, con mayor formación de "suelo suspendido" a soportes finos y lisos sin posibilidad de retención de materia orgánica y minerales; d) por diferentes condiciones de estabilidad en los soportes gruesos a soportes muy inestables en el extremo distal de las ramas (mayor posibilidad de romperse y mayor intensidad de movimiento).

La primera explicación (punto a) puede ser importante para explicar el gradiente vertical de

distribución de los epífitos en el perfil de la selva como fue mencionado anteriormente, pero pareciera de poca importancia para explicar el gradiente horizontal en ramas de árboles caducifolios del estrato arbóreo superior con follaje poco denso (por ejemplo, *Tipuana tipu*, *Ruprechtia laxiflora*, *Parapiptadenia excelsa*) en donde las condiciones microclimáticas no parecieran variar demasiado desde los sectores proximales a los distales de las ramas. Los restantes caminos (*b*, *c*, *d*) para explicar la distribución de los epífitos estarían estrechamente asociados a la idea de un gradiente sucesional desde etapas pioneras distales a etapas maduras proximales, en lo que se puede definir como una verdadera "Sucesión primaria epifítica". Esta sucesión va ocurriendo constantemente a través de la formación continua de nuevo sustrato con el crecimiento de las ramas y concluye al alcanzar la parte basal de las ramas su máximo desarrollo en grosor y su posterior caída producto del desrame natural o desgaje en tormentas.

La sucesión comienza con un sustrato leñoso liso y seco que en estas etapas pioneras será colonizado por líquenes. Posteriormente estos son reemplazados por pteridófitas resistentes a la sequía y bromeliáceas "tipo atmosférico". Hacia el interior de la rama comienzan a formarse colonias de *Aechmea distichanta*, especie que posee una marcada importancia en el cambio de las características del biotopo. Al reproducirse asexualmente rápidamente, asociado a los eventos de reproducción sexual y a la predación por monos (Brown 1986), va cubriendo totalmente la superficie dorsal de los soportes gruesos impidiendo la instalación de otras especies sobre la misma. Además, al retener las hojas muertas impide la instalación de epífitos sobre las superficies laterales del soporte. En este nuevo medio caracterizado por una abundante acumulación de materia orgánica producto de la retención de hojas muertas, de la "captura" de hojarasca producto de la caída de hojas y ramitas de los árboles y su acumulación por parte de hormigas que poseen colonias en el interior de estas masas epifíticas (Pittendrigh 1948, obs. pers.), comienzan a desarrollarse plantas que emergen por encima de las colonias de *Aechmea distichanta* como algunas especies de epífitos facultativos (*Urera baccifera*) o renovales de especies arbóreas que logran alcanzar la madurez sexual en esta situación

(*Solanum riparium*, *Pentapanax angelicifolius*). Otras especies en cambio no logran desarrollarse a través de la masa de epífitos y emergen lateralmente (*Phlebodium aureum*) o ventralmente (*Rhypsalis tucumanensis*).

Entre los parámetros que definen una sucesión primaria (Odum 1978) que pueden ser observados en esta sucesión epifítica se pueden citar los siguientes: un cambio de especies que se van reemplazando en el gradiente exterior-interior de la rama, donde muy pocas especies se presentan en todo el rango, el tamaño de los individuos tiende a incrementarse desde individuos con peso seco de pocos gramos en el extremo distal hasta plantas con más de 300 gramos de peso seco en el extremo basal; la diversidad y complejidad estructural también se incrementa desde las etapas pioneras hacia las maduras y la acumulación de materia orgánica alcanza al máximo en las colonias de *Aechmea distichanta* situadas en la porción medioproximal o proximal de las ramas gruesas.

Este gradiente desde el extremo distal, joven, de pequeño grosor, inestable (mayor movimiento, menor resistencia mecánica y por lo tanto mayor posibilidad de romperse), con escasa retención de nutrientes y agua, sometido a mayor insolación, provoca en general condiciones de vida más críticas que las observadas en el sector proximal. Este gradiente vinculado a las estrategias *r* y *k* explicaría en parte el patrón de distribución de los epífitos y será el objetivo de un próximo trabajo actualmente en preparación. Allí se estudian principalmente bromeliáceas y se propone a la caída como uno de los factores más importantes de control poblacional (factor denso-independiente) en los epífitos.

#### AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue desarrollado con una beca predoctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) bajo la dirección de Angel Cabrera, y posteriormente de Jorge Frangi, a quienes expreso mi agradecimiento.

Asimismo deseo agradecer a los numerosos botánicos del Instituto de Botánica Darwinion (IBODA) y del Instituto de Botánica del Noreste (IBONE) por su colaboración en la identificación del material epifítico, y a mi

esposa, Graciela Orzali, por la preparación de los originales de las figuras.

Parte de este trabajo fue desarrollado en el Laboratorio de Ecología Vegetal de la Facultad de Ciencias Naturales (UNLP) en donde he tenido oportunidad de discutir varios puntos de este trabajo, especialmente con Jorge Frangi, Néstor Gabellone y Ramiro Sarandón.

## RESUMEN

En las Selvas Montanas del Parque Nacional "El Rey" desarrolladas entre los 800 y 1700 m s.n.m. en el Noroeste argentino, el epifitismo es florística y estructuralmente conspicuo; está formado por al menos 47 especies de epífitos vasculares divididos entre 18 especies de pteridófitas, 11 bromeliáceas, 9 orquídeas, 4 piperáceas, 4 cactáceas y 1 begoniácea. El porcentaje de árboles con epífitos vasculares fue del 52% para la Selva de tipa y laurel (900 m s.n.m.) y de más del 78% en la Selva de mirtáceas (1100 m.s.n.m.). Estas especies de epífitos están distribuidos en al menos 10 biotopos diferentes en que se puede subdividir al porta-epífito, conformando 5 grupos ecológicos en función del tipo de soporte sobre el que se instalan y la intensidad de luz a la que están sometidos. Un factor de importancia en la distribución de epífitos en la selva es el grado de estabilidad del sustrato que promueve una verdadera "sucesión primaria epifítica" desde el extremo distal de las ramas hacia el basal. Esta "sucesión" ocurre continuamente a través de la formación de nuevo sustrato comenzando con un sustrato liso, fino, altamente inestable sometido a condiciones de marcado stress hídrico, para finalizar en un sustrato rugoso, grueso, donde es posible la acumulación de materia orgánica, agua y nutrientes y cuya estabilidad permite la instalación de epífitos de mayor tamaño con ciclos de vida más largos.

## REFERENCIAS

Benzing, D.H. 1987. Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74:183-204.

Brown, A.D. 1986. Autoecología de Bromeliáceas epífitas y su vinculación con *Cebus apella* (Primates) en el

noroeste argentino. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Univ. Nac. de La Plata. 474 p.

Brown, A.D.; S.C. Chalukian & L.M. Malmierca 1985. Estudio florístico-estructural de un sector de selva semidecidua del noroeste argentino. I. *Darwiniana* 26:27-41.

Brown, A.D.; S.C. Chalukian, K.M. Malmierca & O.J. Colillas 1986. Habitat structure and feeding behavior of *Cebus apella* in "El Rey" National Park, Argentina. P: 137-151 In *Current Perspective in Primate Social Dynamics*. D.M. Taub & F.A. King, eds. Van Nostrand Reinhold Company.

Davis, T.A. & P.W. Richards 1933. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana. An ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part I. *J. Ecol.* 21:350-384.

Davis, T.A. & P.W. Richards 1934. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana. An ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part II. *J. Ecol.* 22:106-155.

Grubb, P.J.; J.R. Lloyd; T.D. Pennington & T.C. Whitmore 1963. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. *J. Ecol.* 51:567-601.

Holdridge, L.R. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de ciencias agrícolas, San José, Costa Rica, 216 p.

Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytog. Suecica* 59:1-129.

Odum, E. 1978. *Ecología*. Compañía Editorial Continental, S.A. México, 295 p.

Oliver, W.R. 1930. New Zealand epiphytes. *J. Ecol.* 18:1-50.

Pittendrigh, C.S. 1948. The Bromeliad-Anopheles-Malaria Complex in Trinidad I. The Bromeliad Flora. *Evolution* 2:58-89.

Richards, P.W. 1939. Ecological studies on the Rain Forest of Southern Nigeria I. The structure and floristic composition of the Primary Forest. *J. Ecol.* 27:1-61.

Sota, E.R. de la 1972. El epifitismo y las pteridófitas en Costa Rica (América Central). *Nova Hedwigia*, 21:401-465.

Sugden, A.M. & R.J. Robins 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in two Colombian Clud Forest. I. The distribution of the epiphytic Flora. *Biotropica* 11:173-188.

Yeaton, R.I. & D.E. Gladstone 1982. The pattern of colonization of epiphytes on Calabash trees (*Crescentia alata*) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* 14:17-140.