

**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

Centro Interdisciplinario de Investigación para el  
Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca.

OAXACA, MEXICO.

CIDIR  
**IPN**  
NOEMI VIANEY.

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales  
(Biodiversidad Del Neotrópico)

**“DISTRIBUCIÓN DE EPÍFITAS VASCULARES A LO LARGO DE UN  
GRADIENTE ALTITUDINAL EN SANTA CATARINA IXTEPEJÍ, OAXACA”**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

**M A E S T R O E N C I E N C I A S**

PRESENTA:

**BIÓL. NOHEMI VIANNEY VICTORIA VILLA**

DIRECTORA DE TESIS:

Dra. Demetria M. Mondragón Chaparro

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca.

Diciembre 2009





SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO

ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 25 del mes de noviembre del 2009 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA) para examinar la tesis de grado titulada: "Distribución de epífitas vasculares a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca"

Presentada por el alumno:

<b>VICTORIA</b> Apellido paterno	<b>VILLA</b> materno	<b>NOHEMÍ VIANNEY</b> nombre(s)
		Con registro: B 0 7 1 1 1 8

aspirante al grado de: **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA  
Directora de tesis

Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro

Dr. José Antonio Santos Moreno

Dr. Alejandro Flores Martínez

Dr. Thorsten Krömer

Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

Dr. Juan Rodríguez Ramírez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACION PARA EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL C.I.I.D.I.R. UNIDAD OAXACA I.P.N.



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESION DE DERECHOS**

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día **25** del mes de **noviembre** del año **2009**, el (la) que suscribe Victoria Villa Nohemí Vianney alumno (a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **B071118**, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección de la Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro y cede los derechos del trabajo titulado: **Distribución de epífitas vasculares a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección **Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: [posgradoax@ipn.mx](mailto:posgradoax@ipn.mx) ó [maxiturbi@yahoo.com.mx](mailto:maxiturbi@yahoo.com.mx) Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

  
Victoria Villa Nohemí Vianney



CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
DE INVESTIGACION PARA EL  
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
C.I.I.D.I.R.  
UNIDAD OAXACA  
I.P.N.

## **AGRADECIMIENTOS.**

Al ser supremo por darme el don de observar, hablar y escuchar para poder transmitir y transformar mis pensamientos en palabras.

A la comunidad de **Santa Catarina Ixtepeji** por haberme permitido realizar mi trabajo de campo en sus bosques.

A la Dra. **Demetria Mondragón** por compartir conmigo su experiencia y porque me brindo la oportunidad de demostrar que puedo ser capaz de aprender y de equivocarme. **Deme**, gracias por tu amistad!!.

A quien me brindo su amistad, cariño, consejos y me enseñó a ser perseverante: **Elia**, gracias por ser una amiga más!!.

Al **CIIDIR - Unidad Oaxaca** del Instituto Politécnico Nacional por abrirme las puertas para poder realizar mis estudios de Maestría.

Al **CONACYT** y a **PIFI** (Programa Integral de Fortalecimiento Institucional) por los incentivos económicos otorgados durante mi estancia en la Maestría.

A la comisión revisora e investigadores: **Dr. José Antonio Santos, Dr. Rafael Felipe del Castillo, Dr. Alejandro Flores, Dr. Thorsten Krömer** por sus valiosos comentarios y observaciones que contribuyeron en gran parte al pulido de este trabajo. De verdad Muchísimas Gracias.

A la **M. en C. Remedios Aguilar Santelises, Yunuhé y Aaron** por su apoyo en la determinación de los ejemplares colectados.

A los colegas y amigos del lab. de epífitas: **Mari, Almita, Yaz, Diana, Martín** por haberme dado lo mejor de sí, por ofrecerme su amistad y cariño y por formar parte de esta etapa.

Y por supuesto a los técnicos y amigos del lab: **Chay, Carlillos y Javo** por haberme apoyado durante la fase campo y hacerme más amena la chamba. De verdad chicos muchas gracias por que sin su apoyo no hubiese podido escalar este peldaño.

A mis cuates de la Master: **Mire, Alecita, Gaby, Yunuhé, Gari, Nubia, Helxine, Fer, Juan, Mere, Santos, Aída, Mali, Braulio, Martín Lustre, Yuriko, Ninfa, Sol, Rey** y en los últimos meses **Giro, Guille y Juan (Tamaulipas)** con quienes me divertí y reí a todo lo que da. Chicos gracias por los buenos momentos.

A todas aquellas personas que por cualquier motivo me olvide de poner su nombre.

VIANNEY.

## **DEDICATORIA**

*Nunca podré agradecer todas las cosas que han pasado por mi camino y que me han hecho la vida más amena como el hecho de tener unos padres (Víctor y Nikivi) que me apoyan en todo momento y unos hermanos (Víctor, Masiel, Julio y Lolis) que han servido de guía. Se que a veces tenemos diferencias pero les doy gracias por formar parte de todo esto. Los AMO*

*Al recuerdo de mi primo: Jorge (E) un gran ser humano y de quien aprendí que la vida es una y que se puede ir inesperadamente. Te quiero!!!.*

*A la familia Victoria Chávez y Villa Ruiz, de quienes me siento orgullosa de tenerlos y porque siempre han sido participe de mis éxitos y fracasos.*

*A mí porque aprendí lo que es la perseverancia y por todo lo que pase para poder conseguir todo esto.*

## RESUMEN.

Dentro de los aspectos más considerados en la ecología, son los cambios en los patrones de distribución y diversidad con la elevación, sin embargo, estos han sido mejor explicados en otras formas de vida como árboles, arbustos y otras plantas terrestres pero en epifitas vasculares aun se sigue profundizando entorno a este tema. Por ello, se evaluó los cambios en la estructura y composición de las epifitas a lo largo de un gradiente altitudinal que va de los 1500–3200 m en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. Se establecieron pisos altitudinales cada 200 m, donde se trazaron parcelas de 1ha y se eligieron los cinco árboles más grandes, alrededor de los cuales se delimitaron subparcelas (20 x 20 m) en busca de epifitas vasculares. Se contaron un total de 44 especies, las cuales pertenecen a las familias Bromeliaceae (17 spp.), Orchidaceae (15 spp.), Polypodiaceae (6 spp), Piperaceae (3 spp.), Crassulaceae (2 spp.), y Aspleniaceae (1 sp.). Los 2800 m fueron los más ricos a nivel de familia (5), mientras que a nivel de género fueron los 2200 m (7). A nivel de especie, los 1800 m fueron los que presentaron la mayor riqueza (14 spp.). Mientras que los 1600 y 3000 m fueron los menos ricos tanto a nivel de familia como de género. A nivel de especie, los 3000 m fueron los menos ricos (2 spp.). El más diverso fueron los 2200 m ( $H' = 0.90$ ), mientras que el menos diverso fueron los 3000 m ( $H' = 0.29$ ). La mayor abundancia se obtuvo en los 2000 m (208 individuos), mientras que la menor fue a los 3000 m (5 individuos). La familia con mayor distribución fueron Bromeliaceae y Polypodiaceae, mientras que Crassulaceae y Piperaceae fueron las más restringidas. Analizando la forma de los patrones de distribución, se encontró que la riqueza de especies global mostró un patrón bimodal con la altitud, mientras que por familia, Bromeliaceae mostró un decrecimiento monotónico. En Polypodiaceae se encontró un crecimiento monotónico, mientras que Orchidaceae mostró un patrón bimodal. Los índices de Jaccard y Sorensen muestran que la mayor similitud se localiza entre pisos muy cercanos. El análisis de conglomerados mostró la existencia de tres grupos: altitudes elevadas (A) (3000, 2800 y 2600), medias (B) (2400, 2200 y 2000) y bajas (C) (1800 y 1600). Los cambios en la riqueza de especies con la elevación son una relación muy compleja y que depende tanto del grupo taxonómico como del nivel jerárquico al cual se refiera y a la longitud del gradiente considerado.

## ABSTRACT.

Within the considered aspects in the ecology, are the changes of distribution and diversity of patterns with the elevation, nevertheless, this has been better explained in other forms of life, such as trees, shrubs and terrestrial herbs but in vascular epiphytes still continues to deepen around this issue. Therefore, were evaluated the changes in the structure and composition of vascular epiphytes along an altitudinal gradient between 1500 – 3200 m in Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. Altitudinal belts of 200 m each were established, where 1ha plots were drawn and were selected five largest trees, around which delineated subplots (20 x 20 m) in search of epiphytes. There were a total of 44 species, which belong to the families Bromeliaceae (17 spp.), Orchidaceae (14 spp.), Polypodiaceae (6 spp.), Crassulaceae (2 sp) and Piperaceae (3 sp) and Aspleniaceae (1 sp). The belt located at 2800 m was the richest at the family level (5). A genus level, the floor of the 2200 m was the richest (7). At the species level, the 1800 m was who had the highest richness (14 spp.). While the 1600 y 3000 m were least wealthy of both families and genus. At the species level, the 3000 m was the less rich (2 sp.). The most diverse was the floor of the 2200 m ( $H' = 0.90$ ), whereas the least diverse was 3000 m ( $H' = 0.29$ ). The higher abundance was obtained in the 2000 m (208 individuals), while the lowest was at 3000 m (5 individuals). The families more widely distributed were Bromeliaceae and Polypodiaceae, while Crassulaceae and Piperaceae were more restricted. Analyzing the shape of the distribution patterns, found that overall species richness showed a bimodal pattern with elevation, while the family, Bromeliaceae showed a monotonic decrease. Polypodiaceae indicated a monotonic growth, whereas Orchidaceae showed a bimodal pattern. The Jaccard and Sorensen index showed that the greatest similarity is located between floors very close. Cluster analysis showed the existence of three groups: high elevation (a) (3000, 2800 and 2600), medium (b) (2400, 2200 and 2000) and low (c) (1800 and 1600). The changes in species richness with the elevation is a very complex relation and depends as much on the taxonomic group as of the hierarchical level to which they relate and the length of the gradient considered.

## CONTENIDO

INDICE DE FIGURAS .....	x
INDICE DE CUADROS .....	xi
1. INTRODUCCION.....	1
2. Objetivo general.....	1
2.1 Objetivos específicos.....	3
2.2 Hipótesis.....	3
3. REVISIÓN DE LITERATURA .....	4
3.1 Plantas epífitas.....	4
3.2 Clasificación de las epífitas.....	4
3.3 Distribución de las epífitas.....	7
3.3.1 Geográfica.....	7
3.3.2 Ecosistema .....	8
3.4 Factores que determinan la distribución .....	8
3.4.1 Altitud .....	8
3.4.2 Humedad .....	9
3.4.3 Temperatura .....	10
3.4.4 Fertilidad del suelo .....	11
3.5 Estudios sobre distribución, riqueza y diversidad de epífitas vasculares.....	11
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
4.1 Área de estudio .....	16
4.1.2 Clima .....	16
4.1.3 Vegetación .....	16
4.1.4 Orografía .....	17
4.2 Muestreo en campo .....	18
4.2.1 Selección de sitios de muestreo.....	18
4.2.2 Muestreo dentro de los pisos altitudinales .....	18
4.2.2.1 Riqueza y abundancia de epífitas .....	18
4.2.2.2 Colecta e identificación de los ejemplares.....	20
4.3 Análisis de los datos.....	21
4.3.1 Riqueza .....	21
4.3.2 Patrones de distribución.....	22
4.3.3 Abundancia relativa .....	22
4.3.4 Índices de diversidad .....	22
4.3.4.1 Índice de Shannon-Wiener: .....	22
4.3.4.2 Índice de Simpson.....	23
4.3.6 Similitud entre pisos altitudinales .....	24
4.3.6.1 Coeficiente de similitud de Jaccard .....	24
4.3.6.2 Coeficiente de similitud de Sørensen.....	24
4.3.7. Análisis de conglomerados .....	24
5. RESULTADOS.....	25
5.1 Riqueza de especies total .....	25
5.2 Curvas de acumulación de especies.....	26
5.3 Riqueza entre sitios.....	31
5.3.1 A nivel de familia.....	31
5.3.2 A nivel de género .....	31
5.3.3 A nivel de especie .....	32
5.3.4 Patrones de distribución.....	36

5.4 Abundancia total .....	38
5.4.1 Abundancia relativa por piso altitudinal .....	39
5.4.1.1 A nivel de familia .....	39
5.4.1.2 A nivel de género .....	40
5.4.1.3 A nivel de especie .....	41
5.5 Índices de diversidad .....	43
5.5.1 Índice de Shannon–Wiener .....	43
5.5.2 Índice de Simpson .....	44
5.7 Similitud entre pisos .....	45
VI. DISCUSION.....	48
Riqueza de especies global .....	48
Diversidad de especies entre pisos altitudinales.....	51
Patrones de distribución.....	55
Similitud entre sitios.....	59
VII. CONCLUSIONES.....	61
VIII. LITERATURA CITADA.....	62

## INDICE DE FIGURAS

Figura 2. Curvas de acumulación aleatorizadas y estimadas de acuerdo a modelo de Clench y dependencia lineal para los pisos ubicados a los 1600 (A) y 1800 m (B) en Santa Catarina Ixtepeji. ....	27
Figura 3. Curvas de acumulación aleatorizadas y estimadas de acuerdo a modelo de Clench y dependencia lineal para los pisos ubicados a los 2000 (A) y 2200 m (B) en Santa Catarina Ixtepeji. ....	28
Figura 4. Curvas de acumulación aleatorizadas y estimadas de acuerdo a modelo de Clench y dependencia lineal para los pisos ubicados a los 2400 (A) y 2600 m (B) en Santa Catarina Ixtepeji. ....	29
Figura 5. Curvas de acumulación aleatorizadas y estimadas de acuerdo a modelo de Clench y dependencia lineal para los pisos ubicados a los 2800 (A) y 3000 m (B) en Santa Catarina Ixtepeji. ....	30
Figura 6. Número de familias registradas en cada piso altitudinal en Santa Catarina Ixtepejí. ....	31
Figura 7. Número de géneros registrados en cada piso altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji. ....	32
Figura 8. Número de especies registradas en cada piso altitudinal en Santa Catarina Ixtepejí. ....	33
Figura 9. Distribución de la riqueza de especies total obtenida de acuerdo al área corregida en Santa Catarina Ixtepeji. ....	36
Figura 10. Distribución altitudinal de la familia Bromeliaceae obtenida de acuerdo al área corregida en Santa Catarina Ixtepeji. ....	37
Figura 11. Distribución altitudinal de la familia Polypodiaceae obtenida de acuerdo al área corregida en Santa Catarina Ixtepeji. ....	37
Figura 12. Distribución altitudinal de la familia Orchidaceae obtenida de acuerdo al área corregida. ....	38
Figura 13. Abundancia relativa de las familias encontradas en cada piso altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji. ....	39
Figura 14. Abundancia relativa de los géneros encontrados para cada piso altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji. ....	40
Figura 15. Índice de Shannon–Wiener de cada piso altitudinal establecidos en Santa Catarina Ixtepeji. ....	43
Figura 16. Índice de Simpson para cada piso altitudinal establecidos en Santa Catarina Ixtepeji. ....	44
Figura 17. Dendrograma obtenido para el gradiente altitudinal de Santa Catarina Ixtepeji. ....	46

## INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Intervalos altitudinales, nombre y tipo de vegetación de los pisos altitudinales realizados a lo largo del gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji. ....	18
Cuadro 2. Lista de especies encontradas fuera de los cuadrantes realizados en Santa Catarina Ixtepeji. ....	25
Cuadro 3. Número de especies observadas y estimadas de acuerdo a los modelos de Clench y dependencia lineal de los pisos altitudinales establecidos en Santa Catarina Ixtepeji. ....	26
Cuadro 4. Lista de especies epífitas registradas a lo largo de el gradiente altitudinal (1600 – 3000 m) de Santa Catarina Ixtepeji. ....	35
Cuadro 5. Abundancia de especies epífitas encontradas en el gradiente altitudinal (3000 – 1600) de Santa Catarina Ixtepeji.....	42
Cuadro 6. Comparación de los Índices de Shannon–Wiener de los pisos altitudinales establecidos en Santa Catarina Ixtepeji. ....	44
Cuadro 7. Valores del Índice de Jaccard y Sørensen para los pisos altitudinales establecidos en Santa Catarina Ixtepeji. ....	45

## 1. INTRODUCCION.

Las epifitas se definen como plantas que viven sobre otras plantas pero sin alimentarse de ellas (Gentry & Dodson 1987; Benzing 1990; Zotz & Andrade 2002). Este tipo de plantas son importantes en el funcionamiento de los ecosistemas porque intervienen en los procesos que afectan el balance de agua y ciclo de nutrimentos, sirven de hábitat y proporcionan alimento a muchos animales como aves, mamíferos, anfibios y reptiles, además de que albergan a una gran variedad de invertebrados y microorganismos con lo que contribuyen a incrementar significativamente la riqueza de los ecosistemas que las contienen (Benzing 1990; Coxson & Nadkarni 1995; Gradstein *et al.* 1996; Krömer *et al.* 2005).

Taxonómicamente se distribuyen en 83 familias, 876 géneros y quizá 29, 000 especies con lo que llegan a representar el 10% de la flora total vascular. A nivel mundial, su distribución se encuentra dividida en dos subregiones, la zona Neotropical (15, 510 spp.) y la zona Paleotropical (12, 560 spp.). A nivel de ecosistema suelen habitar una gran variedad de ambientes que van desde los matorrales xerófitos hasta los ecosistemas templados pero son más abundantes en los bosques y selvas tropicales. No obstante, su distribución, riqueza y abundancia está restringida por diversos factores climáticos, básicamente humedad y temperatura los cuales se ven modificados por las características topográficas y por la altitud (Freiberg 1997).

En general, se conoce que la riqueza de especies disminuye al incrementarse la altitud, es decir presenta un decrecimiento monotónico (Krömer *et al.* 2005; Acebey & Krömer 2008). Mientras que en otros casos, la mayor riqueza de especies epifitas suele encontrarse a altitudes medias (1000–2000 msnm), es decir un patrón en forma de joroba (relación hump-shaped). No obstante, el patrón en forma de joroba es el más común tanto en ecosistemas tropicales como no tropicales (Gentry & Dodson 1987; Benzing 1990; Rahbeck 1995; Freiberg

1997; Kessler 2002; Küper *et al.* 2004; Krömer *et al.* 2005; Bhattarai & Vetaas 2006). Sin embargo, Rabehk (1995), Lomolino (2001), Cardelús *et al.* (2005) y Nogués-Bravo *et al.* (2008) señalan que la forma de los patrones puede ser el resultado de una combinación entre diversos factores como pueden ser la intensidad del muestreo, el nivel taxonómico al cual se estudie o bien el efecto del área que a menudo es ignorada.

El efecto del área que es dado por la forma de cono de las montañas que hace que los cinturones altitudinales tengan áreas diferentes, esta diferencia en área pudiera estar afectando las posibles diferencias en riqueza de cada cinturón, es por ello que se han implementado diversas metodologías para mitigar este efecto como las de Rabek (1995) y Adier & Lauenroth (2003).

En epífitas, el patrón de riqueza más común el de joroba, sin embargo aun se sigue profundizando entorno a los patrones de distribución puesto que la información que se ha generado es importante pero insuficiente para comprender completamente su comportamiento y estructura (Küper *et al.* 2004). Además, Krömer y colaboradores (2005) señalan que de los inventarios locales que se han hecho en bosques montanos en América, únicamente 12 incluyen la distribución de epífitas vasculares a lo largo de gradientes altitudinales. En México la mayoría de los estudios sobre distribución de epífitas vasculares, así como de los factores que la determinan, se han realizado en bosques tropicales y pocos se han enfocado a estos aspectos en bosques templados y no todos han explorado un gradiente completo.

Es por eso que con este estudio se pretende contribuir al entendimiento de los patrones de distribución altitudinal de las epífitas vasculares.

## 2. Objetivo general

Conocer los patrones de distribución y diversidad de las epífitas vasculares a lo largo de un gradiente altitudinal en los bosques templados de Santa Catarina Ixtepeji, Sierra Norte, Oax.

### 2.1 Objetivos específicos

- Conocer la riqueza y abundancia de las epífitas vasculares en el área de estudio.
- Evaluar los cambios en la composición florística de las epífitas vasculares a lo largo del gradiente altitudinal.
- Conocer los patrones altitudinales por familia.

### 2.2 Hipótesis

- H<sub>1</sub>

Con base a los patrones observados para otras regiones, el mayor pico de riqueza de epífitas vasculares se encuentra a altitudes medias (1000–2000 m), por lo que se espera que en este gradiente el pico de mayor riqueza se localizará entre los 1500 a 2000 msnm.

- H<sub>2</sub>

De acuerdo al estudio realizado por Kessler (2000a), Bromeliaceae, Cyclanthaceae, Ericaceae, Melastomataceae, Orchidaceae, Piperaceae, Pteridophyta y Rubiaceae presentan una relación en forma de joroba pero con picos de riqueza a diferentes altitudes. Mientras que Araceae y Gesneriaceae presentan decrecimiento monotónico, por eso en este estudio se espera encontrar que las familias epifitas se comporten de la misma manera.

### 3. REVISIÓN DE LITERATURA

#### 3.1 Plantas epífitas

Las epífitas vasculares son definidas como aquellas plantas que crecen sobre otras plantas, llamados hospederos y que a diferencia de las parásitas no toman nutrimentos directamente de ellos (Benzing 1990; Zotz & Andrade 2002). Las comunidades epífitas son consideradas las especies más ricas, pudiendo representar arriba del 30 % de la flora vascular local (Flores-Palacios & García-Franco 2004). Dentro de los taxones con el mayor número de miembros epífitos están las familias Orchidaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Polypodiaceae, Gesneriaceae y Araceae, sin embargo pocas han podido radiar ampliamente en los ecosistemas templados ya que en conjunto se tienen comprendidas alrededor del 80% de las especies.

En el ambiente epífito existe un déficit de agua y nutrimentos, además de diversas perturbaciones ambientales como sequías prolongadas, fuertes vientos, irradiación intensa, cambios bruscos de temperatura, etc., por lo que las epífitas vasculares han desarrollado diversas adaptaciones morfológicas, ecológicas y fisiológicas para responder a estas restricciones (Benzing 1990).

#### 3.2 Clasificación de las epífitas

Benzing (1990), clasifica a las epífitas con base a algunos parámetros tales como: su adaptación natural y la fidelidad hacia la vegetación que las soporta; habito de crecimiento; tolerancia climática; tipo de sustrato y mecanismos para asegurar el recurso. Agrupándolas en cinco categorías o esquemas:

Esquema I. Esta categoría agrupa a las epifitas con base a la relación que presentan con el hospedero que utilizan como soporte, teniendo así: a) epifitas autótrofas, estas son soportadas por vegetación leñosa; los nutrimentos no son extraídos del sistema vascular del hospedero; b) las heterótrofas son plantas que subsisten del contenido del xilema y algunas veces reciben parte substancial del suplemento de carbono del hospedero.

Esquema II. Este categoriza a las epifitas por su hábito de crecimiento, es decir, si son epifitas que se encuentran en árboles, arbustos, o en plantas herbáceas o suffrutescent (plantas con base leñosa que no mueren anualmente).

Esquema III. Agrupa a las epifitas acorde al suplemento de luz y humedad y que a su vez se divide en epifitas poiquilohídricas y homeohídricas.

Las epifitas poiquilohídricas son llamadas también plantas de “resurrección” y se caracterizan por ser tolerantes a amplios intervalos de desecación con hojas gruesas y duras y estomas pequeños para evitar la transpiración. Aquí suelen encontrarse muchas especies de briofitas y plantas pequeñas (hepáticas, líquenes) y un sin número de especies de helechos. Mientras que las epifitas homeohídricas son especies que presentan productividad efímera, su follaje esta propenso a la desecación por lo que únicamente son compatibles con las zonas húmedas.

Esquema IV. Esta categoría fue realizada por Colin Pittendrigh (1948) pero específicamente para bromelias, en donde las incluye en tres categorías con base a los requerimientos de luz: a) alta exposición solar, b) de exposición intermedia y c) completamente de sombra.

Por ello, es común encontrar que en las especies de bromelias epífitas existan dos grupos: tipo tanque y atmosféricas, puesto que estas emplean diferentes estrategias anatómicas y morfológicas para captar agua y nutrimentos así como para acaparar espacios y sobrevivir a la desecación.

Las bromelias tipo tanque compensan la falta de acceso a la humedad y nutrientes del suelo principalmente con el arreglo de las hojas (con la base ensanchada a manera de cuchara) en forma arrosetada donde queda atrapado el humus u hojarasca, que le sirven como sustrato para crecer, retener agua y nutrimentos y que a su vez son absorbidos por los tricomas foliares presentes en la base de las hojas (Benzing 1990), además el tanque es una estrategia para conservar agua y humedad en temporadas ocasionales de sequía. Estas especies suelen encontrarse en climas templados - lluviosos y crecen por lo general en la sombra o en las partes medias del dosel arbóreo.

Las bromelias atmosféricas presentan hojas pequeñas y delgadas por lo que no pueden formar un tanque. Este tipo de bromelias absorbe agua y sales minerales de la lluvia, del rocío y de la humedad del ambiente, los cuales a su vez son su principal fuente de nutrición y como no presentan raíces, la absorción de nutrimentos y agua se lleva a cabo a través de las pequeñas escamas (tricomas) que se presentan en los tallos y hojas de la planta, por ello adquieren una coloración gris. Estas especies crecen en áreas sub-húmedas o sub-áridas, puesto que prefieren el sol, por ello es común encontrarlas en zonas expuestas del dosel arbóreo o en las rocas.

Esquema V. Esta categoría clasifica a las especies epifitas con base a su adaptación al medio provisto por su hospedero para su anclaje (sustrato). Esta categoría a su vez se divide en dos grupos:

Grupo A. Estas especies son relativamente independientes de un medio para enraizar puesto que utilizan al forofito únicamente para anclarse, obtienen la humedad y nutrimentos de otros recursos por ejemplo, las raíces de algunas aroides y orquídeas cuelgan libremente e interceptan las gotas de niebla y captan la humedad del ambiente.

Grupo B. Estas tienden a utilizar un medio como sustrato para anclarse al hospedero y captar iones nutritivos y humedad, por ejemplo, la captación de humus u hojarasca a través de las raíces para retención de agua y nutrimentos, o bien estableciendo relaciones mutualistas con insectos u hongos que es el caso de muchas orquídeas.

### **3.3 Distribución de las epífitas**

#### **3.3.1 Geográfica**

La distribución de las epífitas a nivel mundial se encuentra dividida en dos subregiones: la zona Neotropical (continente Americano) y la zona Paleotropical (Asia, África y Australia), con 42 y 41 familias respectivamente (Gentry & Dodson 1987).

Al parecer, el Neotrópico posee una mayor riqueza de especies de epífitas vasculares (15,510) que la zona Paleotropical (12,560). Esta diferencia en riqueza, está relacionada en parte por la presencia de las grandes cadenas montañosas en el Neotrópico que promueve la presencia de una gran diversidad de ambientes que favorecen la variación de comunidades vegetales y que conlleva a poseer más nichos que permiten albergar la gran variedad de especies con diferentes requerimientos ecofisiológicos (Bennett 1986; Gentry & Dodson 1987; Benzing 1990). También la fauna neotropical ha contribuido en la cladogénesis de numerosos taxos epífitos especialmente en los procesos de polinización, que conlleva a que existan diferencias en la distribución tanto a nivel geográfico como continental. Un ejemplo de ello son las orquídeas quienes mantienen un comportamiento sexual milenario con abejas del género

*Euglossa*, que son exclusivamente neotropicales y que les ha permitido diversificarse en el ambiente epífita (Benzing 1990).

### **3.3.2 Ecosistema**

Las epifitas vasculares suelen habitar biotopos muy extensos como matorrales xerófitos, manglares, selvas lluviosas, selvas secas, pantanos, dunas costeras, bosques de pino-encino, etc. Sin embargo, alcanzan una mayor diversidad y abundancia en las selvas tropicales y bosques montanos lluviosos, debido en parte a la ocurrencia continua de humedad por periodos prolongados (Gentry & Dodson 1987; García-Franco 1996; Wolf & Flamenco 2003).

### **3.4 Factores que determinan la distribución**

Diversos estudios han señalado que la distribución de las epifitas vasculares está influenciada por diversos factores tales como la latitud, altitud, humedad relativa, temperatura, etc., sin embargo, la altitud es el más importante puesto que humedad y la temperatura se encuentran asociadas a este (Ohlemüller & Bastow-Wilson 2000; Kessler 2002a; Nadkarni *et al.* 2004; Küper *et al.* 2004; Barthlott *et al.* 2005; Krömer *et al.* 2005; Cardelús *et al.* 2006; Raj & Vetaas 2006).

#### **3.4.1 Altitud**

Este es un factor importante ya que la temperatura, la precipitación, así como el tipo de suelo, que a su vez influyen en el tipo de vegetación, están asociados con él y estos a su vez tienen un efecto sobre la composición y diversidad de la flora epífita dentro de una región. Se conoce que los picos de mayor diversidad de especies epifitas, suelen encontrarse a altitudes medias entre 1000-2000 msnm y fuera de este intervalo, la riqueza y la abundancia de especies tiende a disminuir (Gentry & Dodson 1987; Benzing 1990; Ohlemüller & Bastow-Wilson 2000; Kessler 2002a; Küper *et al.* 2004; Krömer *et al.* 2005; Cardelús *et al.* 2006).

Respecto a los patrones altitudinales en epifitas vasculares, Kessler (2002a) encontró que las familias Bromeliaceae, Cyclanthaceae, Ericaceae, Melastomataceae, Orchidaceae, Piperaceae,

Polypodiaceae y Rubiaceae presentan una relación en forma de joroba, pero cada una con un pico de riqueza a diferentes altitudes; por su parte Araceae y Gesneriaceae presentan un decrecimiento monotónico entre un intervalo de altitud entre los 3500–4000 m y 0–500 m respectivamente; mientras que Asclepiadaceae presenta forma de montículo pero con dos picos de riqueza; sin embargo, cabe remarcar que este es un estudio sobre el endemismo de plantas Andinas en un gradiente altitudinal.

### **3.4.2 Humedad**

La humedad atmosférica que a su vez es dada por la precipitación, por la intercepción de niebla, por la orografía continental y por la dinámica oceánica, se considera un factor importante, ya que la riqueza de epífitas es mayor donde existe una ocurrencia continua de humedad, no obstante existe un número considerable de epífitas en los sitios secos (Gentry & Dodson 1987; Benzing 1990). Al respecto, Schimper (1903) citado en Gentry & Dodson (1987), menciona que en áreas con estaciones secas muy marcadas, la presencia de epífitas puede ser pobre o rara, comparada con la de los bosques lluviosos donde llegan a representar el 25 % de las especies, mientras que en bosques húmedos constituyen alrededor del 12–16 % de la flora total. En bosques secos, las epífitas son relativamente insignificantes, llegando a constituir de 2–4 % de las especies.

En el caso del Neotrópico, las familias que comúnmente suelen encontrarse tanto en bosques secos como en lluviosos son Bromeliaceae y Orchidaceae, quizá dos de las más especializadas, mientras que Polypodiaceae, Piperaceae y Cactaceae suelen encontrarse en condiciones ligeras de humedad. Por su parte, las familias Araceae, Moraceae y Gesneriaceae se restringen a zonas con una alta humedad relativa (Gentry & Dodson 1987; Benzing 1990; Arévalo & Betancur 2004).

Se dice que el epífitismo está mejor representado en altitudes medias, donde la humedad es provista continuamente, pero no necesariamente abundante (Benzing, 1990), ya que la humedad no siempre conduce al epífitismo, ya que en lugares con precipitaciones intensas parecen impedir el establecimiento de semillas. Sugden & Robins (1979) enfatizan que aquellos sitios sujetos a tormentas torrenciales frecuentes, ofrecen poca oportunidad de colonización a las epífitas, debido a que esta lava las semillas durante la escorrentía y desplaza los propágulos antes de sujetarse a un sitio dentro del forofito, debido a que el sistema radicular no está bien desarrollado. Por su parte, Gentry & Dodson (1987) señalan que en partes de Chocó, Colombia (precipitación mayor a 8000 mm), las epífitas que parecen predominar en mayor grado son aquellas con fruto tipo baya (Melastomataceae, Araceae, Marcgraviaceae y Ericaceae) y semillas aladas (Guttiferae), mientras que las que presentan semillas tipo polvo (Orchidaceae y Polypodiaceae) están pobremente representadas.

### **3.4.3 Temperatura**

Este factor es influenciado por la incidencia de luz solar, por la distribución de los continentes y por el movimiento de los océanos, así como por la altitud (Krebs 1985). Por ello, al comparar la temperatura de los bosques del hemisferio norte esta es más baja que la de los bosques de iguales latitudes en el hemisferio sur. Es por ello que si bien podemos encontrar epífitas en ambos hemisferios, en la parte del sur se pueden encontrar especies endémicas mientras que en el norte solamente se encuentran especies de amplia distribución (Gentry & Dodson 1987; Benzing 1990; Ohlemüller & Bastow-Wilson 2000; Barthlott *et al.* 2005).

Se conoce que las epífitas están mejor representadas en sitios templados de pre y baja montaña donde la humedad y la precipitación no es necesariamente abundante. Por lo que es importante remarcar que en sitios sujetos a heladas, éstas son menos frecuentes por que las heladas parecen impedir el establecimiento de estas plantas. Por ejemplo, algunas bromelias, helechos y orquídeas se encuentran en altitudes elevadas de América a lo largo de costas

marinas, otras como *Tillandsia usneoides* L. y *Polypodium polypodioides* (L.) Watt, pueden soportar cortas temporadas de helada; mientras que los líquenes y las briofitas son más resistentes y se encuentran en casi todos los bosques templados, no obstante existe un número considerable de plantas epífitas pero a diferencia de los bosques tropicales estas crecen poco (Benzing 1990).

#### **3.4.4 Fertilidad del suelo**

Hietz & Briones (1998); Hernández-Rosas & Carlsen (2003) y Cascante-Marín *et al.* (2006) mencionan que la composición florística y la diversidad de las epífitas vasculares, parecen estar asociados a los cambios en la fertilidad del suelo. Se dice que las epífitas son mucho menos diversas y poco abundantes en suelos pobres en nutrimentos. Al respecto, Gentry (1982), menciona en un análisis biogeográfico que realizó en partes del Amazonas Central de Brasil, el Sur de Venezuela y en el área protegida de Guyana, que en suelos muy pobres en nutrimentos, los taxa epífitos están pobremente representados comparados con suelos ricos en áreas cercanas a los Andes y en América Central. Al parecer, la comunidad de epífitas es muy sensible a la fertilidad del suelo con pocas familias y pocas especies epífitas en bosques con suelos pobres, sin embargo, poco se sabe de estos aspectos (Benzing 1990; Walke & Ataroff 2002; Walker & Ataroff 2004).

#### **3.5 Estudios sobre distribución, riqueza y diversidad de epífitas vasculares**

Los estudios de las comunidades epífitas se han encaminado a la estructura, composición y diversidad de especies en diferentes ecosistemas. Este tipo de estudios se han realizado básicamente en bosques tropicales y subtropicales (Freiberg & Freiberg 2000; Hernández-Rosas 2000; Ohlemüller & Bastow-Wilson 2000; Kessler 2002a; Vetaas & Grytnes 2002; Hernández-Rosas & Carlsen 2003; Arévalo & Bentacur 2004; Küper *et al.*, 2004; Krömer *et al.* 2005; Burns & Dawson 2005; Krömer *et al.* 2007). Sin embargo, los estudios sobre distribución de epífitas, así como de los factores que la determinan en los bosques templados del centro y sur de América han sido poco explorados y poco detallados (Zotz 2005).

En lo concerniente a los estudios sobre diversidad de epífitas a lo largo de gradientes altitudinales, son aún escasos ya que de acuerdo Krömer *et al.* (2005), de los 20 inventarios locales que se han hecho en bosques montanos en América, únicamente 12 incluyen la distribución de epífitas vasculares a lo largo de gradientes altitudinales, sin embargo, pocos han explorado profundamente un transecto altitudinal completo, es decir, desde la altitud más baja hasta la más alta, pudiendo señalar los siguientes:

Krömer *et al.* (2005) documentaron los patrones de diversidad de epífitas vasculares a lo largo de un gradiente altitudinal en los Andes, en donde registraron un total de 800 especies epífitas en 93 subparcelas (400 m<sup>2</sup>), pertenecientes 30 familias y 131 géneros, donde la familia Orchidaceae (314 especies) y Pteridofita (264 especies) fueron las más numerosas. Los picos de mayor riqueza en términos de número de especies por árbol y por subparcela se encontró a los 1300 m con un registro de 83 especies en un solo árbol, decreciendo arriba de los 2200 m y más fuertemente a bajas altitudes (1200, 1600 y 1850 m), la riqueza por subparcela decrece linealmente a los 4000 m y menos marcada a bajas altitudes, mientras que el pico de mayor de riqueza por parcela se encontró a los 1500 m.

Watkins *et al.* (2006) evaluaron la riqueza y distribución de helechos tanto epífitos como terrestres a lo largo de un gradiente altitudinal en Costa Rica obteniendo un total de 264 especies repartidas en 60 géneros, de las cuales 69 especies fueron terrestres, 113 fueron epífitos de dosel y 121 especies se encontraron en base de tronco, encontrando que únicamente una especie ocupa tanto la base del tronco como el hábitat terrestre. De manera general se observó un patrón de riqueza en forma de joroba, alcanzando la riqueza máxima total a los 1000 m. También se encontró que el patrón de distribución de especies terrestres y epífitos es diferente, ya que los dos mostraron un patrón en forma de montículo pero el mayor

pico de riqueza para epífitos se encontró a los 1000 m, mientras que los terrestres no mostraron ningún pico de riqueza pero se mantuvieron constantes entre los 1000–2600 m.

En el caso particular de México, son pocos los estudios que se han realizado sobre la composición y patrones de distribución de las epífitas pudiéndose señalar los siguientes trabajos:

Hietz & Hietz-Seifert (1995) quienes realizaron un estudio sobre la estructura y ecología de las epífitas vasculares en bosques templados en el centro de Veracruz, en el cual lista un total de 39 especies en 36 árboles de la parcela, en donde los helechos (22 spp.) y las orquídeas (10 spp.) fueron las mejores representadas. También encontró que la altura del dosel y tamaño de las ramas tienen un efecto directo en el número de especies y que su establecimiento dentro del forofito depende de las características ecofisiológicas de la especie.

García-Franco (1996) realizó un estudio de la distribución de epífitas vasculares en matorrales costeros de Veracruz, evaluando al mismo tiempo la abundancia y diversidad, así como las especies y algunas características de los forofitos, encontrando un total de 6 especies del género *Tillandsia* (Bromeliaceae). También observó once especies de forofitos, siendo los más importantes *Randia laetevirens* Standl. y *Diphysa robinoides* Benth. En cuanto a la abundancia y distribución resultó diferente para cada una de las especies, siendo *Tillandsia circinnata* Schltldl. la más abundante y la de distribución más amplia en toda la duna costera.

Wolf & Flamenco (2003) desarrollaron un estudio sobre los patrones de riqueza y distribución de epífitas vasculares en el estado de Chiapas, México, en donde encontraron que la riqueza de especies es de 1173 especies, siendo las especies de la familia Orchidaceae las más

numerosas (568 sp), seguidas de las especies de Bromeliaceae (101 spp.), Araceae (67 spp.), Polypodiaceae (66 spp.) y Piperaceae (52 spp.); observando que los picos de mayor riqueza se encontraron a altitudes medias (500–2000 m), determinando que la precipitación media anual es un factor que determina la composición de la comunidad epífita.

En lo que respecta a Oaxaca, podemos mencionar que a pesar de ser considerado como un estado que presenta mayor riqueza florística, debido a que posee 8431 especies de vasculares, lo que representa aproximadamente el 40 % de la flora en México, es poco lo que se conoce acerca de las epífitas vasculares y la información que se conoce se deriva principalmente de inventarios florísticos enfocados básicamente a otras formas de vida (García-Mendoza, 2004).

Por otra parte, cabe resaltar que los estudios relacionados con la riqueza, distribución y factores que la determinan son también escasos y los que se han hecho se han enfocado básicamente a la familia Bromeliaceae y Orchidaceae.

Córdova & Del Castillo (2001) desarrollaron un estudio sobre los cambios en la cobertura epífita a lo largo de tres cronosecuencias en un bosque tropical montañoso de Oaxaca, en donde evaluaron los cambios en la abundancia y composición de los grupos epífitos más importantes (hepáticas, musgos, microlíquenes, macrolíquenes y plantas vasculares), además analizaron los patrones de colonización, encontrando que la cobertura epífita total se incrementa significativamente con la edad del hospedero pero decrece con el diámetro del hospedero, siguiendo un patrón sigmoideal. La cobertura de musgos, de hepáticas y de plantas vasculares se incrementa con la edad del hospedero, mientras que la cobertura de micro y macrolíquenes no es afectada por la edad de este. Por otra parte la cobertura de microlíquenes decrece al incrementarse la cobertura de musgos y de plantas vasculares.

Espejo-Serna *et al.* (2007), realizaron un trabajo sobre la riqueza y distribución de la flora Bromeloideae de Oaxaca, encontrando un total de 172 especies de bromelias agrupadas en 15 géneros. El análisis de número de especies por altitud muestra que el 49.93% del total ocurren entre los 1500 – 2000 m, disminuyendo por arriba de los 2 500 m. De los 11 tipos de vegetación (*sensu* Rzedowski, 1978) presentes en el estado, el Bosque de *Quercus* presentó la mayor riqueza de taxas (83), seguido por el Bosque Tropical Caducifolio (74) y el Bosque Mesófilo de Montaña (73). Cabe resaltar que dicho estudio fue basado en inventarios de 2624 herbarios, correspondientes a 1643 colecciones e incluye especies tanto epífitas como terrestres.

Mondragón *et al.* (2006), realizaron un estudio sobre la riqueza de bromelias epífitas a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, en donde seleccionaron 3 sitios de estudio con base a la altitud y al tipo de vegetación: bosque de pino, bosque de pino-encino y bosque de encino, con alturas que van de 2870, 2360 y 2300 m, respectivamente, en el cual lista 12 especies pertenecientes a tres géneros: *Tillandsia* (diez especies), *Catopsis* (una especie) y *Viridantha* (una especie), encontrando que el sitio con mayor riqueza fue el bosque de encino con 8 especies y que a su vez representa el sitio de menor altitud.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1 Área de estudio

El presente estudio, se realizó en el municipio de Santa Catarina Ixtepeji, el cual se localiza en la región Sierra Norte del estado de Oaxaca, aproximadamente entre los 96° 36' y 96° 39' de longitud oeste y entre los 17° 09' y 17° 11' latitud norte. De acuerdo a datos de campo la altitud varía aproximadamente de los 1500 a los 3200 m (Figura 1). Colinda al noroeste con la comunidad de Zoquiapan y al suroeste con la comunidad de San Andrés Huayapan, en el resto de los costados con áreas de la propia comunidad de Santa Catarina Ixtepeji. El área cuenta con una superficie de 899 has (Castaños 2000).

#### 4.1.2 Clima

El clima dependiendo de la altitud varía de templado a frío subhúmedo con dos épocas anuales bien definidas: la época húmeda se presenta en los meses de junio a octubre y la de seca de febrero a mayo. De acuerdo a los datos reportados por el INEGI (1998), 2000). La temperatura media anual oscila entre los 11 a 16 °C y la precipitación media anual registrada va de los 600 a 1300 mm (INEGI 1998).

#### 4.1.3 Vegetación

De acuerdo con Zacarías-Eslava (2009), quien estudio la composición y estructura de la vegetación para Santa Catarina Ixtepeji, menciona que en las partes más altas (3120 m) la vegetación consiste de bosques de pino, en las partes medias (2900 y 2200 m) de encinares y bosque de pino-encino, mientras que en las partes bajas (2145 m) la vegetación consiste de encinar arbustivo.

Dentro de las especies más dominantes se pueden encontrar: *Pinus oaxacana* Mirov., *P. teocote* Schiede ex Schltdl. et Cham., *P. ayacahuite* C. Ehrenb. ex Schltdl., *P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. et Cham., *P. oocarpa* Schiede ex Schltdl., *P. rudis*, *P. hartwegii* Lindl., *Quercus acutifolia* Neé, *Q. rugosa* Neé, *Q. crassifolia* Humb. et. Bonpl., *Q. glabrescens* Benth., *Q. laurina*

Humb. et. Bonpl., *Abies guatemalensis* Rehder, *A. oaxacana* Mart. y *Cupressus lindleyi* Klotzsch ex. Endl. Los árboles dominantes alcanzan alturas de 20 a 30 m. También se encuentran mezclas de oyamel con encino-pino y bosque de galería en arroyos (INEGI 1985; Lorence y García-Mendoza 1989; Acevedo 1998; Flores y Manzanero 1999; Castaños 2000).

#### 4.1.4 Orografía

Su orografía forma parte de la provincia Sierra Madre del Sur y de la subprovincia Sierras Orientales, otros la ubican en la Sierra de Juárez o Sierra Madre de Oaxaca. De un 45–50 % del área se ubica arriba de los 2900 msnm; 45 % entre 2500 y 2890 msnm y 5–10 % entre 2300 a 2495 msnm. Las pendientes van de 0 % a 120 %, encontrándose la parte menos accidentada arriba de los 2900 msnm (Castaños, 2000).

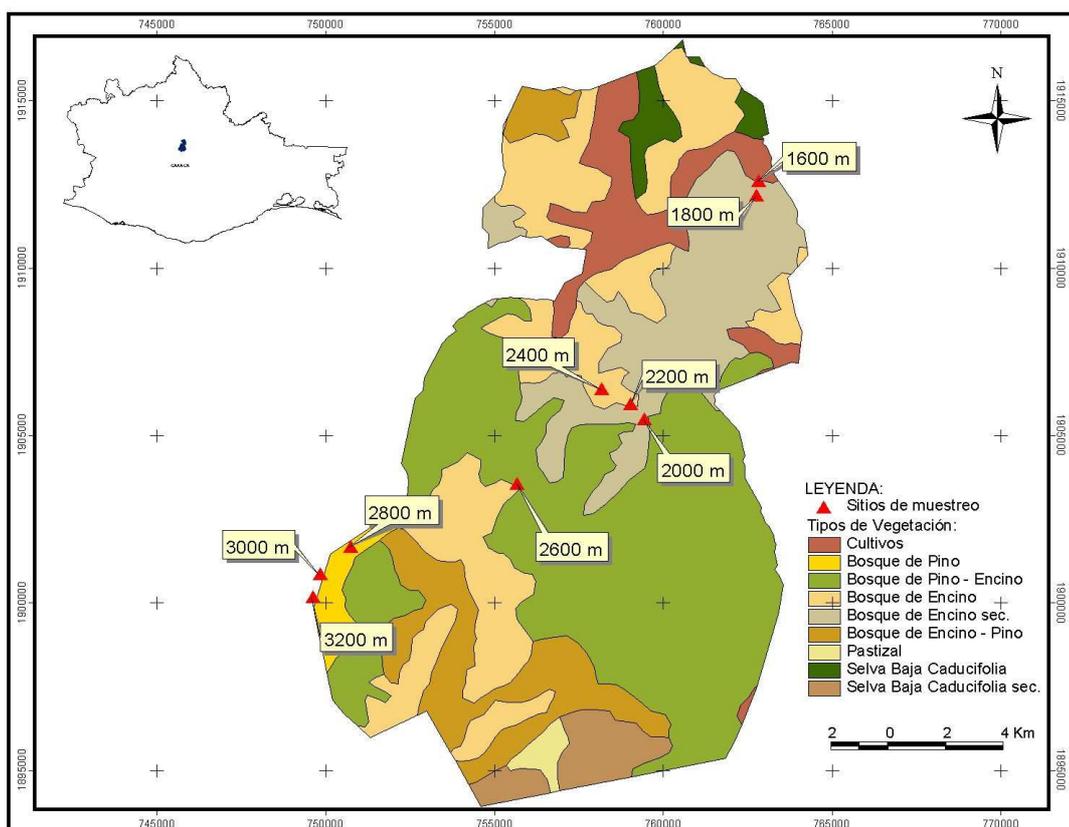


Figura 1. Localización del área de estudio.

## 4.2 Muestreo en campo

### 4.2.1 Selección de sitios de muestreo

Con el fin de evaluar el cambio en la estructura y composición de especies epífitas a lo largo del gradiente altitudinal de Santa Catarina Ixtepeji, se establecieron pisos altitudinales cada 200 m iniciando por el punto más alto (3200 m) hasta el punto más bajo (1600 m), en donde se registró la presencia de epífitas. Cada piso se ubicó a la misma orientación con respecto a la salida del sol, es decir hacia el noroeste.

### 4.2.2 Muestreo dentro de los pisos altitudinales

#### 4.2.2.1 Riqueza y abundancia de epífitas

Para evaluar la riqueza y abundancia de especies dentro de los pisos altitudinales en Santa Catarina Ixtepeji, en cada piso altitudinal se realizaron parcelas de 1 ha, siguiendo la propuesta metodológica de Gradstein *et al.* (2003) para poder comparar con otros trabajos (Krömer *et al.* 2007). De esta manera quedaron los siguientes puntos (cuadro 1).

Cuadro 1 Intervalos altitudinales, nombre y tipo de vegetación de los pisos altitudinales realizados a lo largo del gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji.

ALTITUD	PARAJE	TIPO DE VEGETACIÓN
3200	Antenas	Pino
3000	Antenas	Pino
2800	Cabeza de vaca	Encino – pino
2600	La petenera	Encino
2400	El punto	Encino – pino (perturbado)
2200	La parada	Encino – pino
2000		Encino (perturbado)
1800	Hía	Encino (matorral xerofito)
1600	Hía	Matorral xerofito

Sin embargo, a los 3200 m no se encontraron epífitas, por eso en el resto del documento el rango altitudinal será de los 1600 a los 3000m.

Dentro de cada parcela se eligieron los cinco árboles más grandes y probablemente los más viejos considerando una distancia mínima de 25 m entre cada árbol, porque se presume que son los que albergan mayor riqueza de especies, debido a que poseen una mayor área colonizable y presentan gran variedad de microambientes y porque son los que han estado más expuestos a eventos colonizadores (Gradstein *et al.* 1996).

Dado que existen especies epífitas que sólo crecen en el sotobosque o sobre arbustos, alrededor de cada uno de los árboles seleccionados se establecieron subparcelas de 20 x 20 m, con el fin de poder registrar dichas especies (Gradstein *et al.* 1996; Krömer *et al.* 2007; Zotz 2007). Dentro de estas subparcelas se muestrearon todos los árboles presentes con un DAP (diámetro a la altura del pecho)  $\geq$  a 3cm; a los cuales se les midió: el diámetro de la copa y la altura.

Tanto los cinco árboles base, así como los que se encontraron en las subparcelas, fueron examinados desde la base del tronco hasta la copa en busca de individuos epífitos. Para ello se utilizó la técnica de escalado con cuerda para acceder a los más grandes mientras que para los de pequeña y mediana estatura se utilizó una escalera, además de binoculares, con el fin de no dejar fuera ningún individuo.

Así mismo, con el fin de tener un inventario florístico más completo se realizaron caminatas exploratorias dentro de cada piso altitudinal con la finalidad de coleccionar las especies que no estaban presentes en las parcelas (dichas especies no fueron incluidas en los análisis ya que la intensidad de las caminatas fue diferente en cada piso).

Para aquellos pisos altitudinales con mucha pendiente, se utilizó una cuerda de compensación de acuerdo con la pendiente para compensar las medidas de las parcelas, es decir, de acuerdo con la longitud de la parcela (50 m) y la altura de la pendiente, se hicieron cálculos de 10, 20, 30, 40 hasta 100 % de pendiente, para ello se utilizó el teorema de Pitágoras:

$$c^2 = a^2 + b^2$$

Donde: c = pendiente; a = distancia 1; b = distancia 2

#### **4.2.2.2 Colecta e identificación de los ejemplares**

Se colectaron de uno a dos ejemplares con estructuras reproductivas flores o frutos las especies de epífitas vasculares que se encontraron dentro de los sitios de muestreo. Aquellas especies con tallos y hojas suculentas, se les hicieron cortes longitudinales con una navaja para acelerar el secado, para las inflorescencias grandes de las bromelias se doblaron en zig-zag. Para el caso de orquídeas, las flores fueron prensadas en papel encerado y periódico, en algunos casos, se encontraron ejemplares con inflorescencias inmaduras, por lo que se colectaron y se trasladaron al laboratorio para ser trasplantadas a un sustrato. Todos los ejemplares fueron prensados, secados y fumigados para posteriormente identificarlos.

La determinación de los ejemplares colectados se hizo con el apoyo de claves taxonómicas (Standley & Steyermark 1952; Dressler & Pollard 1974; Halbinger & Soto 1997; Meyran & López 2003; Mickel & Smith 2004), así como con el apoyo de personal capacitado en la identificación de epífitas vasculares del CIIDIR-IPN unidad Oaxaca. Así mismo se cotejaron con otros ejemplares que se encontraban dentro del herbario de este mismo centro y en donde también fueron depositados finalmente los ejemplares.

## 4.3 Análisis de los datos

### 4. 3.1 Riqueza

La riqueza de especies se estimó como el número de especies muestreadas en cada piso altitudinal. Para evaluar que tan bien estuvo representada la riqueza de la zona de acuerdo con el esfuerzo de colecta y determinar si este fue suficiente, se realizaron curvas de acumulación de especies, las cuales fueron utilizadas para evaluar los modelos asintóticos de acumulación de especies de Clench y de dependencia lineal y que a su vez fueron tomados como límite superior e inferior respectivamente (Moreno 2001).

$$\text{Ecuación de Clench: } E(S) = \frac{ax}{1+bx}$$

$$\text{Dependencia lineal: } E(S) = \frac{a}{b}1 - e^{-bx}$$

Donde:

E(S) = número esperado de especies

a = la ordenada al origen, la intercepción en Y

b = la pendiente de la curva

x = numero acumulativo de muestras

Las curvas se obtuvieron a partir de una matriz de datos de presencia-ausencia de individuos por especie presentes en cada piso altitudinal de la zona de estudio, en donde se aleatorizaron los datos 100 veces para eliminar el efecto del orden en que se construyen las curvas, utilizando el programa Estimates win 7.52 y con el programa Statistica versión 5, se estimaron los valores de a y b que permitieron construir las curvas de Clench y dependencia lineal y en donde cada árbol muestreado fue la unidad de esfuerzo de colecta.

### 4.3.2 Patrones de distribución

Con el fin de observar los patrones de distribución de la riqueza global y a nivel familia, primeramente se construyeron mapas con el apoyo del programa ArcView GIS 3.2a, para calcular el área correspondiente a cada banda altitudinal. Estos mapas son a escala 1:50000 y fueron obtenidos del acervo cartográfico del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). Posteriormente, se dividió el número de especies encontradas en la parcela entre el área total de la banda altitudinal calculada con el ArcView GIS 3.2a. Esto sirvió para estimar la riqueza de especies por banda altitudinal y de esta manera intentar que el efecto de área no influya en la forma del patrón. Posteriormente se grafico la riqueza de especies de cada banda altitudinal contra la altitud para observar el tipo de patrón que presentan.

### 4.3.3 Abundancia relativa

Para el caso de epífitas vasculares, la abundancia fue determinada por el número de árboles o parcelas en que las especies ocurren (Gradstein *et al.* 2003), en este estudio la abundancia se consideró como el número de árboles de las subparcelas muestreadas en las que se encontraba cada especie dentro de cada piso altitudinal y determinando en que porcentaje contribuye cada uno al conjunto de la comunidad (Smith & Smith 2001).

### 4.3.4 Índices de diversidad

Para definir la diversidad de cada piso altitudinal se utilizaron los índices Shannon – Wiener y el de Simpson. Todos estos cálculos se realizaron con el apoyo del programa Excel.

#### 4.3.4.1 Índice de Shannon-Wiener:

Este es el índice más utilizado para cuantificar la diversidad de especies por que refleja la heterogeneidad de una comunidad con base a dos factores: el número de especies presentes y su abundancia relativa (Moreno 2001).

Es expresado mediante la fórmula: 
$$H = \sum_{i=1}^s (P_i)(\log P_i)$$

Donde:  $H$  = es la diversidad de especies;  $S$  = es el número de especies;  $P_i$  = es la proporción de individuos en el total de la muestra que pertenecen a la especie  $i$ ;  $\text{Log}$  = logaritmo base 10

Este índice adquiere valores de cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de  $S$ , cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos.

Una de las ventajas que presentan este índice es que tiene asociada una prueba de significancia, la “t” modificada por Hutchenson cuando las muestras no pueden ser comparables y que es aplicada para determinar las posibles diferencias significativas entre

dos Índices de Shannon–Wiener (Sosa 2000): 
$$t = \frac{Hp_1 + Hp_2}{\sqrt{VarH_1 + VarH_2}}$$

En donde:

$H_1$  = Índice de diversidad ponderado para la comunidad 1;

$H_2$  = Índice de diversidad ponderado para la comunidad 2

$Var H_1$  = Varianza del Índice de diversidad ponderado de la comunidad 1

$Var H_2$  = Varianza del Índice de diversidad ponderado de la comunidad 2

Para probar estas diferencias estadísticas entre los valores de  $H'$ , se plantean las siguientes hipótesis (Sosa 2000):

$$H_0: H'_1 = H'_2 \quad H_a: H'_1 \neq H'_2$$

#### 4.3.4.2 Índice de Simpson

Este es un índice de dominancia que aborda el problema de una manera diferente considera el número de parejas de individuos escogidos al azar que se deberían tomar hasta conseguir una pareja de la misma especie. Este concede poca importancia a las especies no abundantes y da

mayor significancia a las que sí lo son.  $\lambda = \sum pi^2$

Donde:  $pi$  = abundancia proporcional de la especie  $i$ , es decir, el número de individuos de la especie  $i$  dividido entre el número total de individuos de la muestra.

#### 4.3.6 Similitud entre pisos altitudinales

Para comparar la similitud entre las parcelas de cada piso altitudinal, se utilizaron los coeficientes de similitud de Jaccard y de Sørensen. Los cálculos se realizaron con el apoyo del programa Excel.

4.3.6.1 Coeficiente de similitud de Jaccard: 
$$S_j = \frac{a}{a + b + c}$$

4.3.6.2 Coeficiente de similitud de Sørensen: 
$$S_s = \frac{2a}{2a + b + c}$$

En donde:

a = número de especies compartidas

b = número de especies de la comunidad uno

c = número de especies de la comunidad dos

El intervalo de valores para estos índices va de 0 cuando no hay especies compartidas entre ambos sitios, hasta 1 cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies.

La diferencia entre dichos coeficientes es que el índice de Sørensen otorga mayor peso a las especies compartidas por los sitios, de modo que aumenta el valor de la similitud, mientras que el índice de Jaccard da igual peso a las especies exclusivas y a las comunes (Moreno 2001).

#### 4.3.7. Análisis de conglomerados

Como complemento de los índices de similitud, los cuales son pruebas pareadas. Se realizó un análisis de conglomerados (AC) con el método de medias aritméticas (UPGMA Unweighted pair-group arithmetic averages) y empleando como medida de similitud el coeficiente de Jaccard en el programa Multivariate Statistical Package 3.1 (MVSP) como técnica de clasificación para estudiar la composición y estructura de la comunidad.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Riqueza de especies total

En el gradiente altitudinal de Santa Catarina Ixtepeji, se encontró un total de 44 especies de epífitas vasculares repartidos en 19 géneros, los cuales pertenecen a las familias Aspleniaceae, Bromeliaceae, Polypodiaceae, Orchidaceae, Piperaceae y Crassulaceae, de las cuales ocho especies de orquídeas, dos especies de Piperaceae, una especie de Aspleniaceae y una especie de Crassulaceae, se encontraron fuera de los puntos de muestreo (cuadro 2).

Cuadro 2. Lista de especies encontradas fuera de los cuadrantes realizados en Santa Catarina Ixtepeji.

FAMILIA	ALTITUD (msnm)
<b>CRASULACEAE</b>	
<i>Sedum</i> aff. <i>tortuosum</i> Hemsl	2900
<b>ORCHIDACEAE</b>	
<i>Alamania puniceae</i> La Llave & Lex	2600
<i>Artorima erubescens</i> Dressler & G. E. Pollard	2900
<i>Encyclia microbulbon</i> (Hook) Schltr	2200
<i>Epidendrum costatum</i> A. Rich & Galeotti	2300
<i>Epidendrum lignosum</i> La Llave & Le	2300
<i>Laelia furfuraceae</i> Lindl	2300
<i>Oestlundia tenuissima</i> (La Llave & Lex) Soto Arenas	2100
<i>Oncidium reflexum</i> Lindl	2300
<b>PIPERACEAE</b>	
<i>Peperomia</i> aff. <i>quadrifolia</i> (L.) Kunth	2900
<i>Peperomia</i> aff. <i>depeana</i> Schltldl. & Cham	2900
<b>ASPLENIACEAE</b>	
<i>Asplenium monanthes</i> L.	2900

La familia que presentó el mayor número de especies epífitas fue Bromeliaceae (17), seguida de Orchidaceae (14) y Polypodiaceae (seis), mientras que Piperaceae con tres, Crassulaceae con dos especies y Aspleniaceae solo presentó una especie. En tanto que los géneros mejor representados fueron *Tillandsia*, *Pleopeltis* y *Polylepis*.

## 5.2 Curvas de acumulación de especies

Todos los pisos lograron alcanzar la asíntota con lo que se demuestra que la intensidad del muestreo fue suficiente para estos pisos (figuras 2 A y B; 3 A y B; 4 A y B; 5 A y B; cuadro 3).

Cuadro 3. Número de especies observadas y estimadas de acuerdo a los modelos de Clench y dependencia lineal de los pisos altitudinales establecidos en Santa Catarina Ixtepeji.

<b>Altitud (msnm)</b>	<b>Especies observadas</b>	<b>Estimada Clench</b>	<b>Estimada Dependencia lineal</b>	<b>Número de árboles</b>
1600	8	12	8	11
1800	14	18	13	47
2000	10	10	9	118
2200	12	13	11	169
2400	12	12	11	199
2600	8	9	7	189
2800	7	8	6	55
3000	2	3	2	46

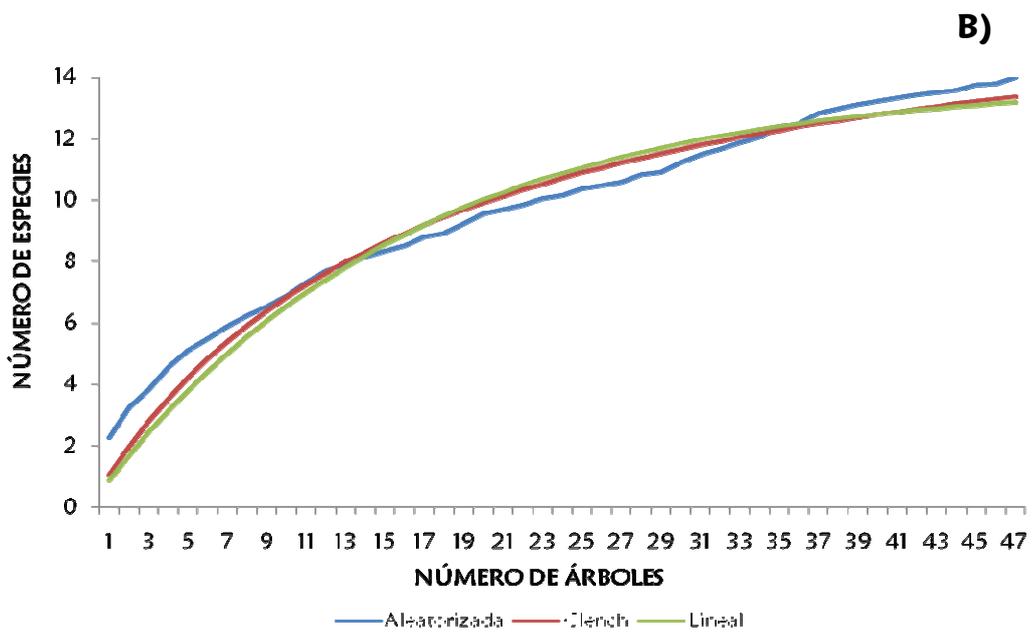
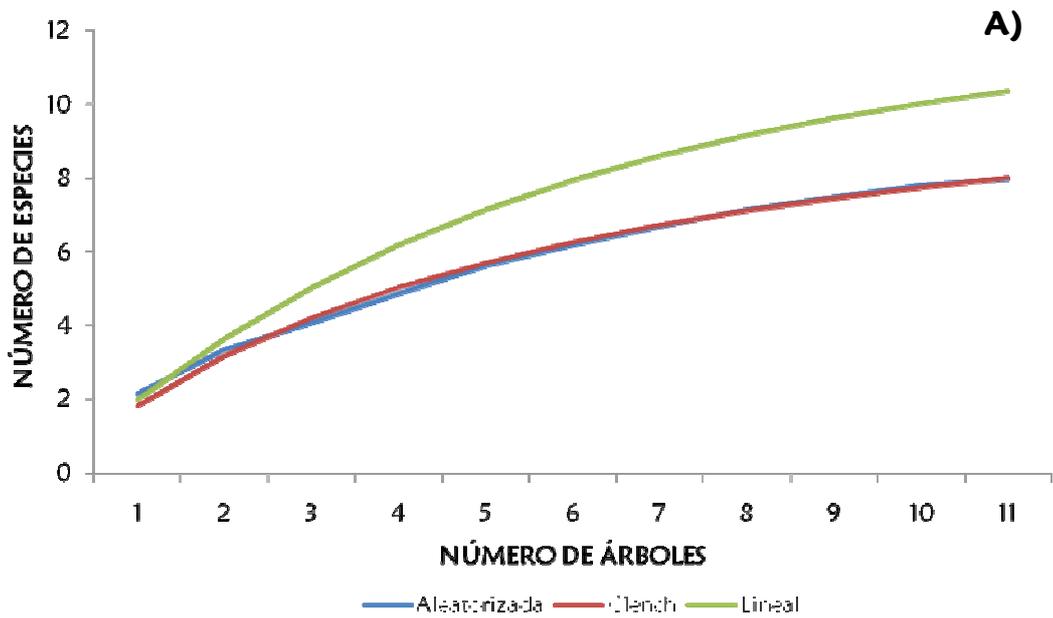


Figura 2. Curvas de acumulación aleatorizadas y estimadas de acuerdo a modelo de Clench y dependencia lineal para los pisos ubicados a los 1600 (A) y 1800 m (B) en Santa Catarina Ixtepeji.

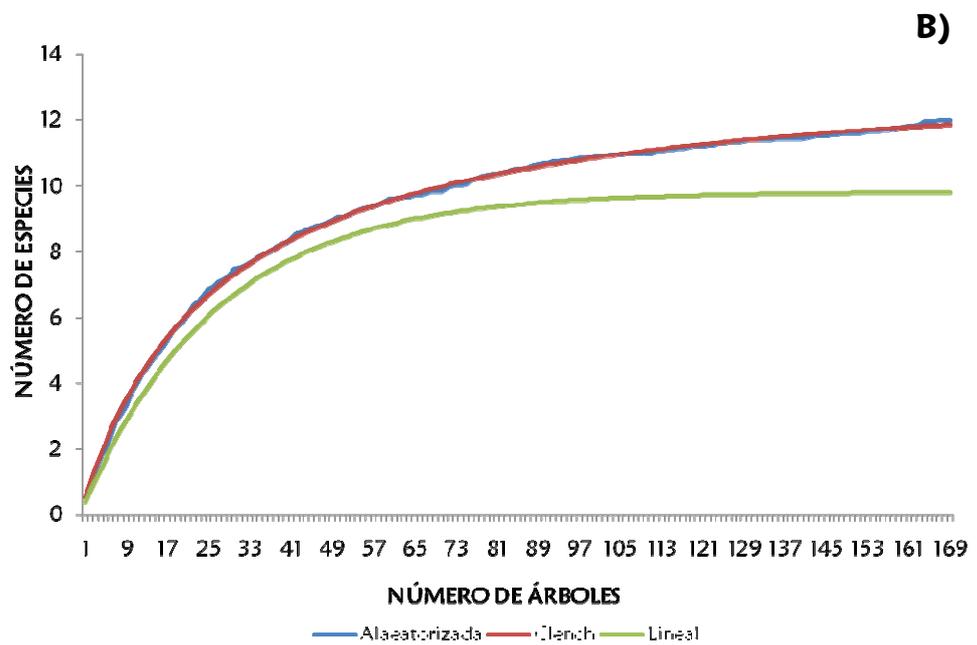
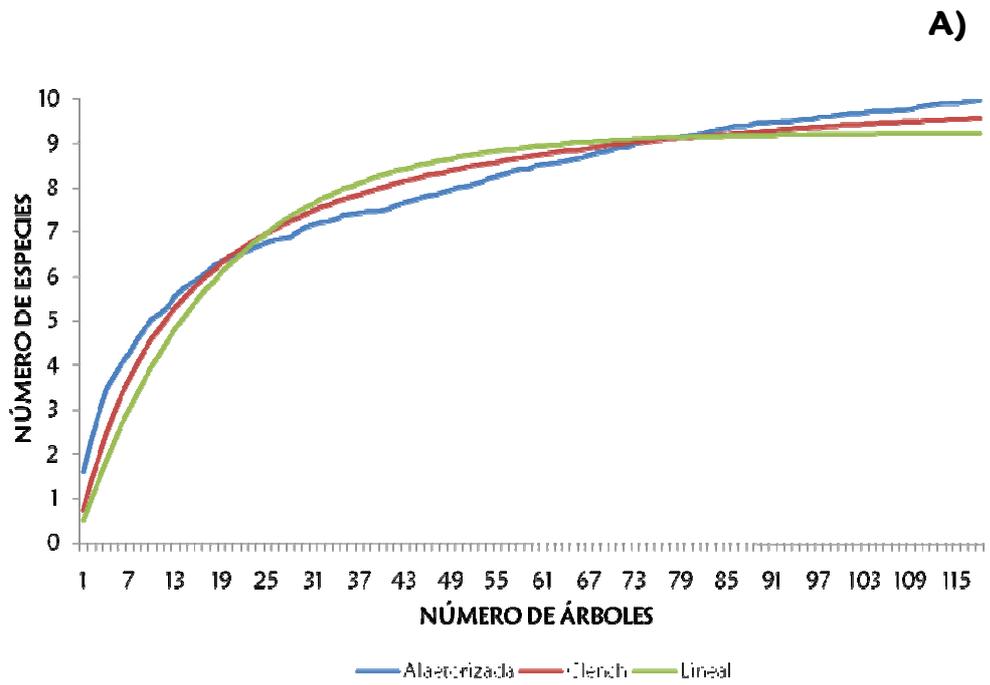


Figura 3. Curvas de acumulación aleatorizadas y estimadas de acuerdo a modelo de Clench y dependencia lineal para los pisos ubicados a los 2000 (A) y 2200 m (B) en Santa Catarina Ixtepeji.

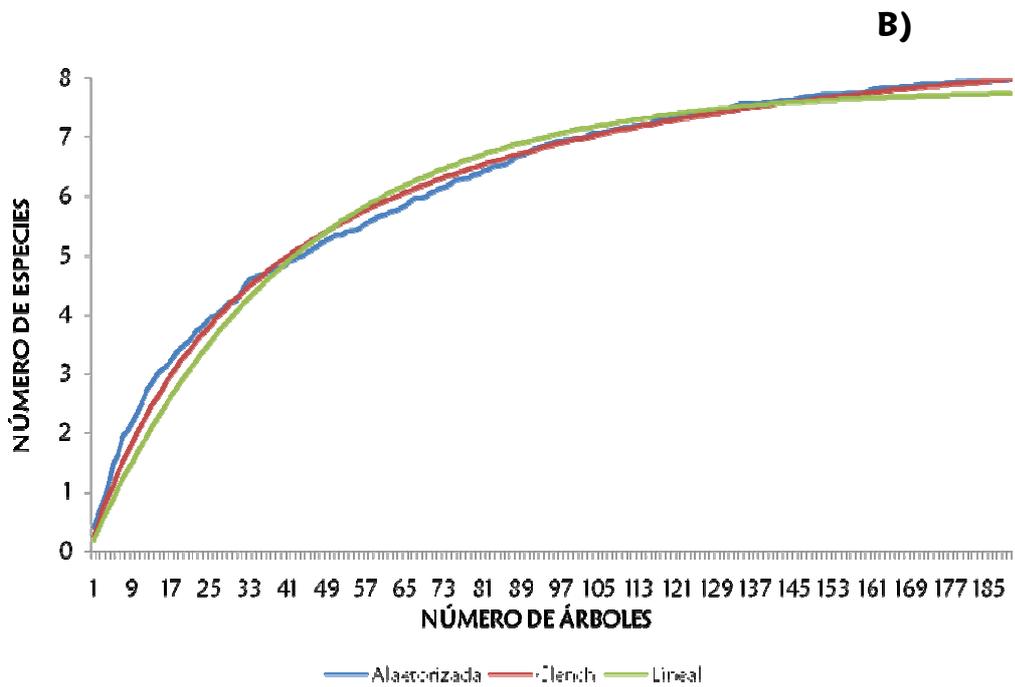
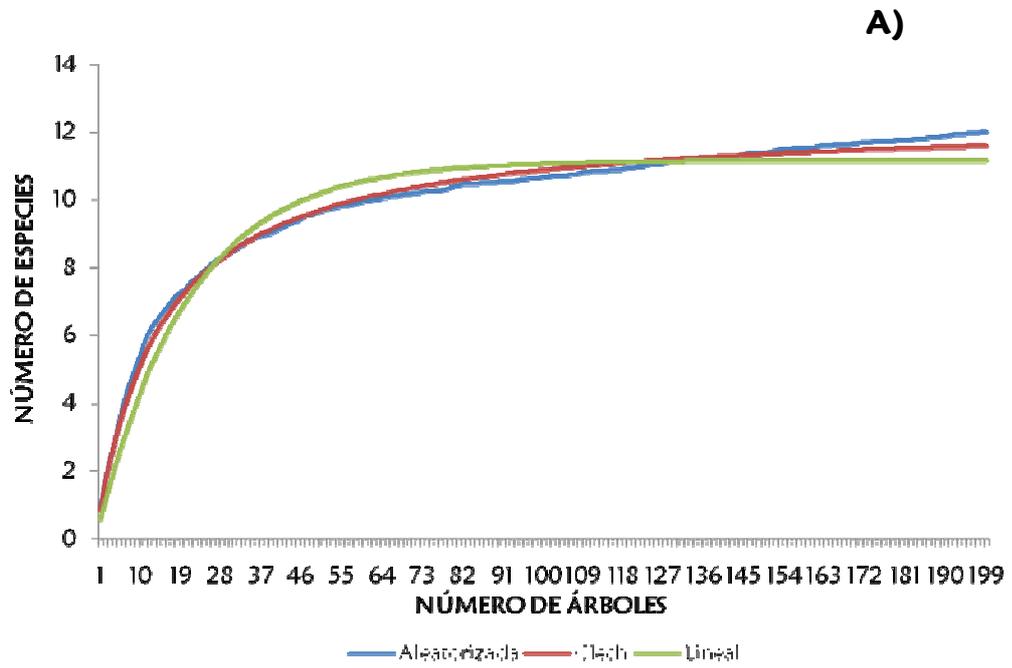


Figura 4. Curvas de acumulación aleatorizadas y estimadas de acuerdo a modelo de Clench y dependencia lineal para los pisos ubicados a los 2400 (A) y 2600 m (B) en Santa Catarina Ixtepeji.

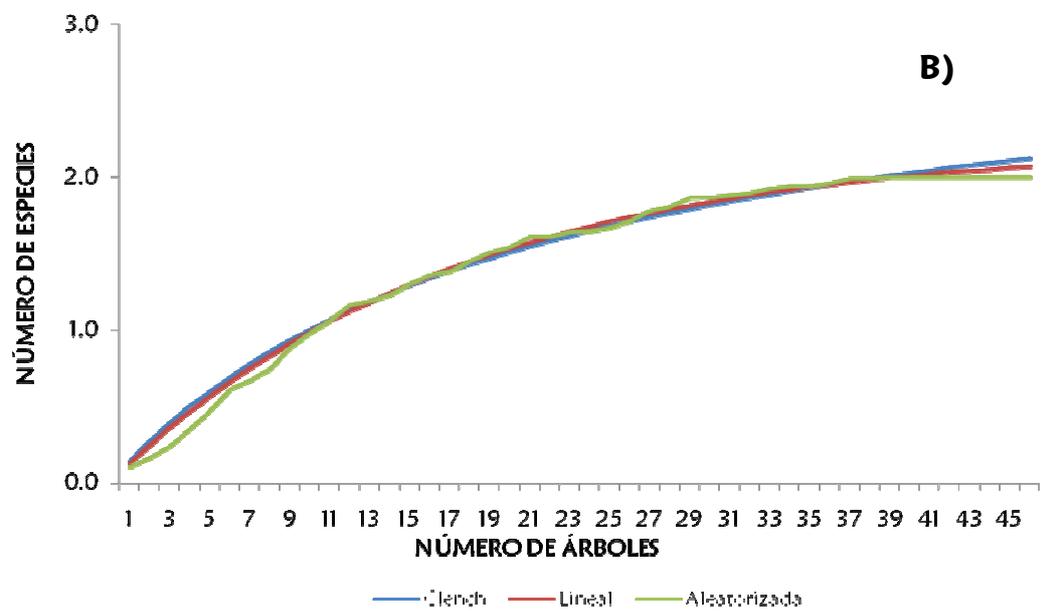
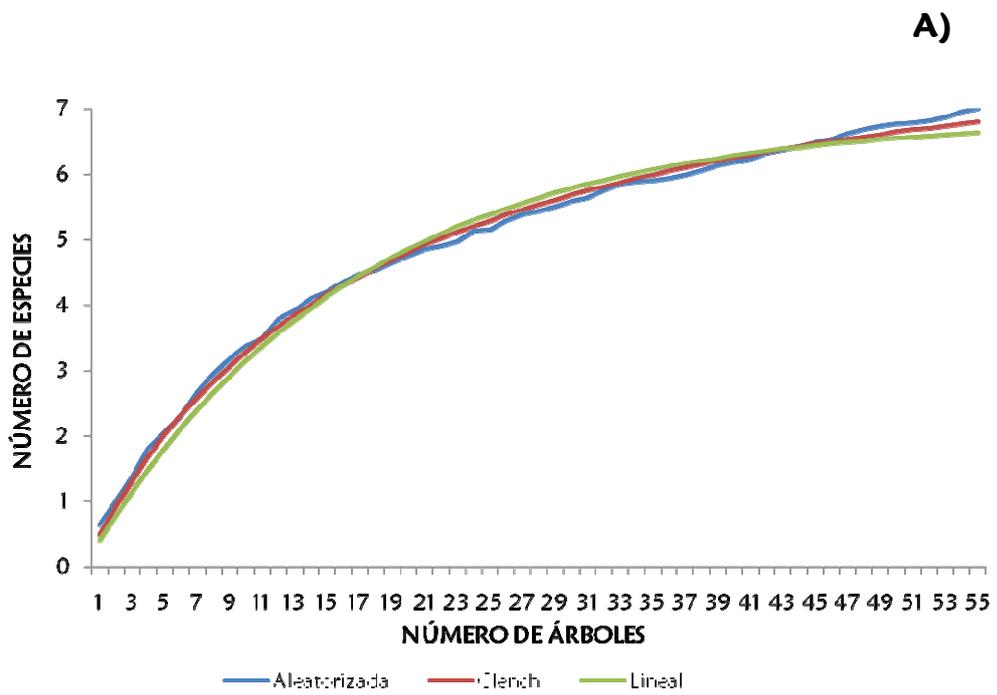


Figura 5. Curvas de acumulación aleatorizadas y estimadas de acuerdo a modelo de Clench y dependencia lineal para los pisos ubicados a los 2800 (A) y 3000 m (B) en Santa Catarina Ixtepeji.

### 5.3 Riqueza entre sitios

#### 5.3.1 A nivel de familia

Analizando la riqueza a nivel de familia, se encontró que los 2800 m fueron los que obtuvieron el mayor número de familias con un total de cinco (Crassulaceae, Bromeliaceae, Orchidaceae, Piperaceae y Polypodiaceae), seguido por el piso de los 2600 m con cuatro (Bromeliaceae, Orchidaceae, Piperaceae, y Polypodiaceae), los pisos 2000, 2200 y 2400 m obtuvieron tres familias cada uno (Bromeliaceae, Orchidaceae y Polypodiaceae), los 1800 m contaron con dos (Bromeliaceae y Polypodiaceae), mientras que los 1600 y 3000 m sólo presentaron una familia (Bromeliaceae y Polypodiaceae respectivamente) (figura 6).

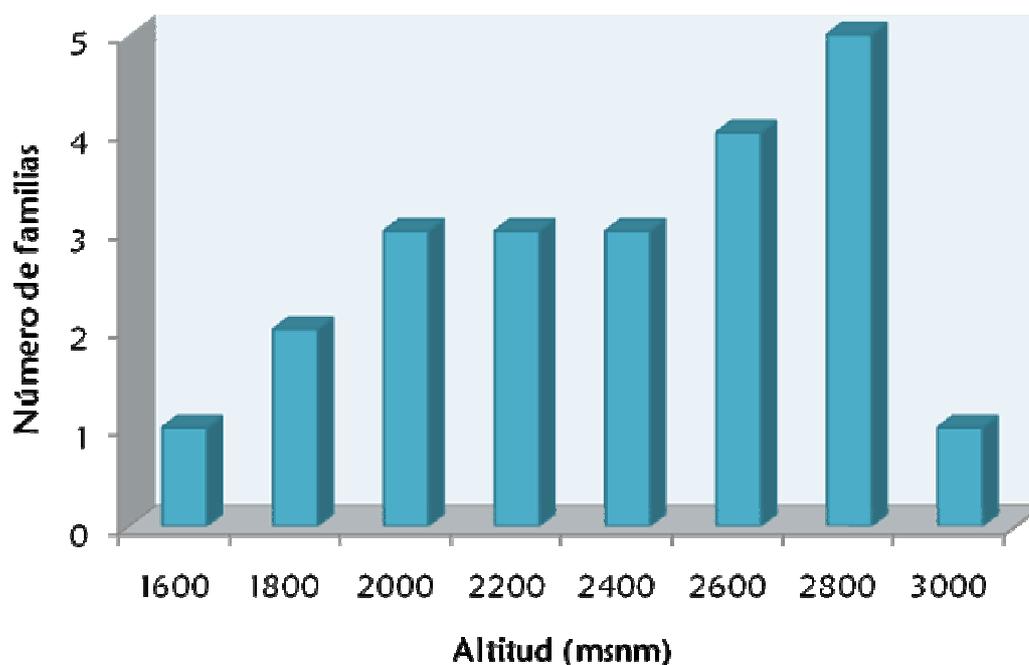


Figura 6. Número de familias registradas en cada piso altitudinal en Santa Catarina Ixtepejí

#### 5.3.2 A nivel de género

En la riqueza a nivel de género, se observó que los 2200 m fueron los más ricos al contar con un total de siete géneros (*Pleopeltis*, *Polypodium*, *Catopsis*, *Tillandsia*, *Viridantha*, *Ericina* y *Oncidium*), seguido de los 2800 m con seis (*Echeverria*, *Tillandsia*, *Rhynchosele*, *Peperomia*,

*Pleopeltis* y *Polypodium*) y los 2600 m con cinco (*Pleopeltis*, *Polypodium*, *Tillandsia*, *Rhynchostele* y *Peperomia*) (figura 7).

Los 1800, 2000 y 2400 m contarán con cuatro géneros cada uno, de los cuales *Polypodium* y *Tillandsia* se encontraron en los tres pisos, *Pleopeltis* sólo se presentó en dos pisos (2400 y 1800 m), *Viridantha* en los 2000 y 1800 m, mientras que *Oncidium* y *Prosthechea* fueron únicas para los 2400 y 2000 m en ese orden respectivamente. Mientras que los 1600 y 3000 m únicamente contaron con dos géneros cada uno, *Tillandsia* y *Viridantha* para los 1600 m, *Pleopeltis* y *Polypodium* para los 3000 m (figura 7).

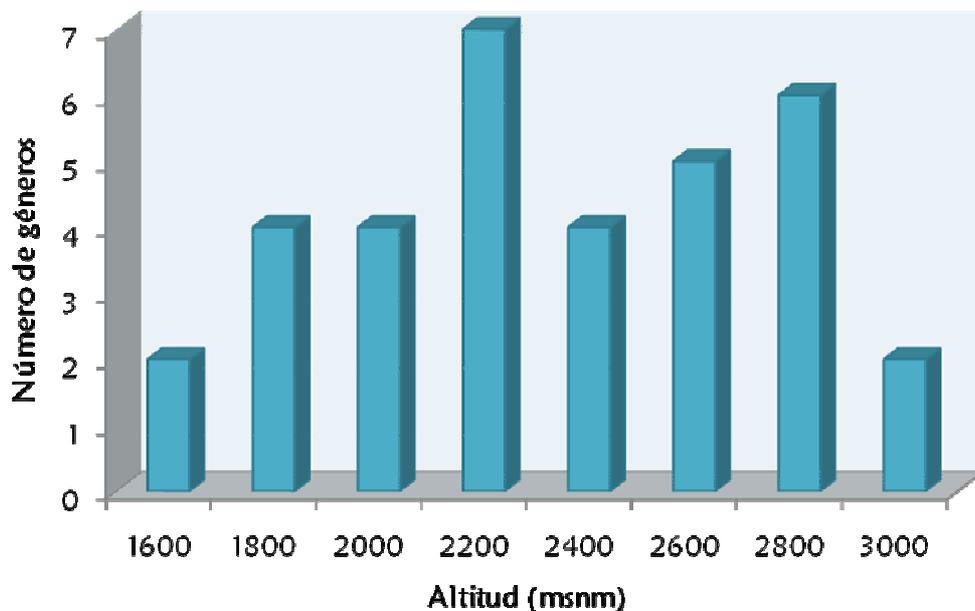


Figura 7. Número de géneros registrados en cada piso altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji.

### 5.3.3 A nivel de especie

Al observar la riqueza a nivel de especie se encontró que los 1800 m fueron los que presentaron la mayor riqueza al contar con 14 especies pertenecientes a las familias Polypodiaceae y Bromeliaceae, esta última fue la que presentó más miembros epífitos (11 spp.) (figura 8; cuadro 4).

Los 2200 y 2400 m contaron con un total de 12 especies cada uno, de las cuales siete se encontraron en ambos pisos. *Catopsis berteroniana*, *Tillandsia calothyrsus*, *T. magnusiana*, *Viridantha plumosa* y *Ericina hyalinobulbon* fueron exclusivas para los 2200 m, mientras que *Pleopeltis conzatii*, *Pl. mexicana*, *Polypodium martensii*, *P. thyssanolepsis* y *Tillandsia carlos-hankii* únicamente se encontraron en los 2400 m (figura 8; cuadro 4).

En los 2000 m, se observaron un total de diez especies y en donde la familia Bromeliaceae fue la más rica (seis spp.), Polypodiaceae y Orchidaceae con dos cada una. Los 1600 y 2600 m contaron con ocho, en los 2600 m, la familia Polypodiaceae y Bromeliaceae fueron las que obtuvieron más especies. Mientras que en el caso de los 1600 m todas las especies encontradas pertenecen a la familia Bromeliaceae (figura 8; cuadro 4).

En los 2800 m, se encontraron siete especies, en donde Polypodiaceae y Bromeliaceae presentaron dos especies por cada una, Orchidaceae, Piperaceae y Crassulaceae solo presentaron una sola especie. Mientras que en los 3000 m sólo se encontraron dos especies de helechos (figura 8; cuadro 4).

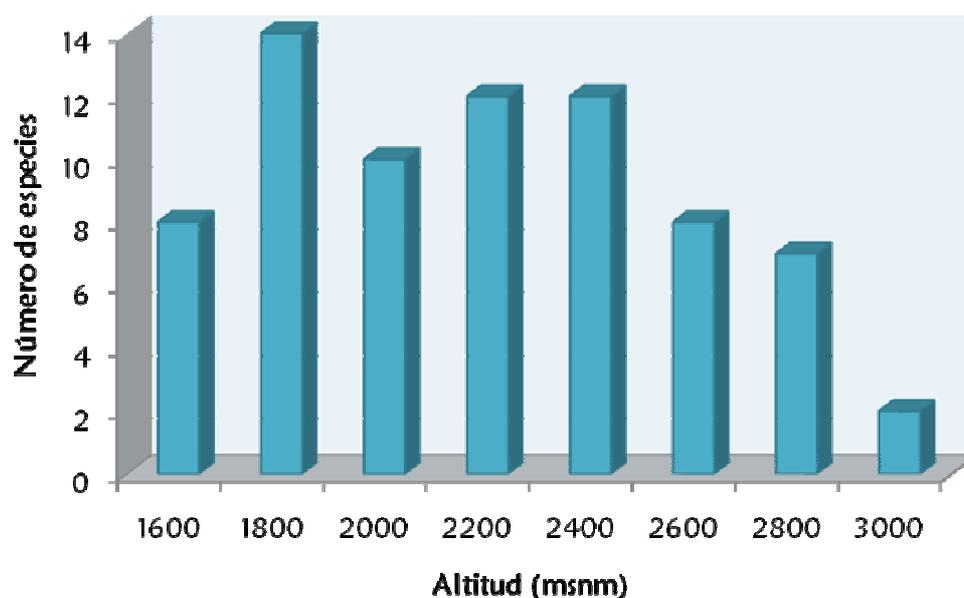


Figura 8. Número de especies registradas en cada piso altitudinal en Santa Catarina Ixtepejé.

Dentro de las especies que exhiben mayor rango de distribución en los ocho pisos altitudinales, se encuentran *Tillandsia prodigiosa*, *Pleopeltis polylepis* y *Polpodium madrese*, las cuales representan en conjunto el 10 % del total de las especies, mientras que las especies exclusivas fueron *Echeveria* aff. *gracilis*, *Catopsis berteroniana*, *Ericina hyalinobulbon*, *Prosthechea concolor*, *Prosthechea karwinski*, *Rhynchostele cervantesii* y *R. maculatum* quienes representan en conjunto el 22 % del total de las especies.

Cuadro 4. Lista de especies epífitas registradas a lo largo del gradiente altitudinal (1600 – 3000 m) de Santa Catarina Ixtepeji.

FAMILIA Y ESPECIES	Altitud (msnm)							
	1600	1800	2000	2200	2400	2600	2800	3000
<b>CRASSULACEAE</b>								
<i>Echevería</i> aff. <i>gracilis</i> Rose ex E. Walther							X	
<b>BROMELIACEAE</b>								
<i>Catopsis berteroniana</i> Schulte				X				
<i>Tillandsia achyrostachys</i> E. Morren		X						
<i>Tillandsia bourgaei</i> Baker		X	X	X	X			
<i>Tillandsia calothyrsus</i> Mez			X	X				
<i>Tillandsia carlos – hankii</i> Matuda					X	X		
<i>Tillandsia fasciculata</i> Sw	X	X						
<i>Tillandsia juncea</i> Ruiz & Pavon	X	X						
<i>Tillandsia macdougalli</i> L. B. Smith				X	X	X		
<i>Tillandsia magnusiana</i> Wittmack				X				
<i>Tillandsia makoyana</i> Baker	X	X						
<i>Tillandsia prodigiosa</i> Baker	X	X	X	X	X		X	
<i>Tillandsia recurvata</i> Steudel	X	X						
<i>Tillandsia shiedeana</i> Steudel	X	X	X					
<i>Tillandsia usneoides</i> L.		X	X	X	X			
<i>Tillandsia violaceae</i> Baker						X	X	
<i>Viridantha atroviridipetala</i> (Matuda) Espejo	X	X						
<i>Viridantha plumosa</i> (Baker) Espejo	X	X	X	X				
<b>ORCHIDACEAE</b>								
<i>Ericina hyalinobulbon</i> (La Llave & Lex.) N. H. Williams & M. W. Chase				X				
<i>Oncidium brachiandrum</i> Lindl				X	X			
<i>Prosthechea concolor</i> (La Llave & Lex.) W. E. Higgins			X					
<i>Prosthechea karwinski</i> (Mart.) Soto Arenas & Salazar (inéd)			X					
<i>Rhynchostele cervantesii</i> (La Llave & Lex) Soto Arenas & Salazar							X	
<i>Rhynchostele maculatum</i> (La Llave & Lex) Soto Arenas & Salazar						X		
<b>PIPERACEAE</b>								
<i>Peperomia</i> aff. <i>galioides</i> Kunth						X	X	
<b>POLYPODIACEAE</b>								
<i>Pleopeltis conzatii</i> (Weath) R. Tryon		X			X			
<i>Pleopeltis mexicana</i> (Fée) Mickel et Beitel					X			
<i>Pleopeltis polylepis</i> (Roemer ex Kunze) T. Moore				X	X	X	X	X
<i>Polydium madrense</i> J. Sm		X	X	X	X	X	X	X
<i>Polypodium martensii</i> Mandt					X	X		
<i>Polypodium thysanolepis</i> A. Braun ex Klotzsch		X	X		X			

### 5.3.4 Patrones de distribución.

Al analizar la distribución de la riqueza por banda altitudinal, se encontraron dos patrones: de los 1600 a 2000 m se logra observar un decrecimiento monotónico, mientras que de los 2600 a los 3000 m presenta forma de joroba con un pico de riqueza a los 2800 m (figura 9).

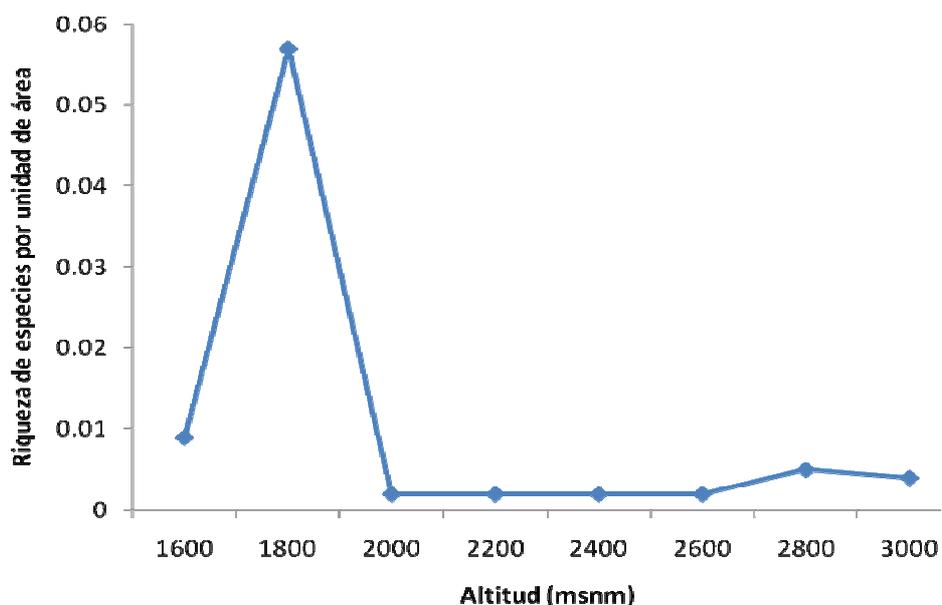


Figura 9. Distribución de la riqueza de especies total obtenida de acuerdo al área corregida en Santa Catarina Ixtepeji.

Al analizar los patrones de distribución por familia, se encontró que Bromeliaceae presentó un decrecimiento monotónico con respecto a la altitud desde los 1600 m hasta los 2000 m, seguidos por valores similares hasta los 3000 m (figura 10), mientras que Polypodiaceae presenta un crecimiento monotónico con respecto a la altitud con valores similares entre los 1800 y 2800 (figura 11).

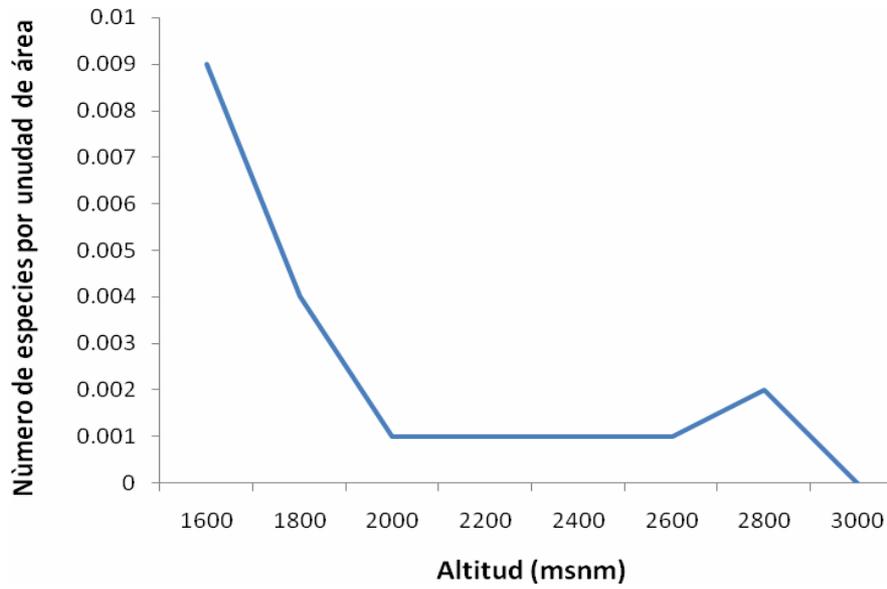


Figura 10. Distribución altitudinal de la familia Bromeliaceae obtenida de acuerdo al área corregida en Santa Catarina Ixtepeji.

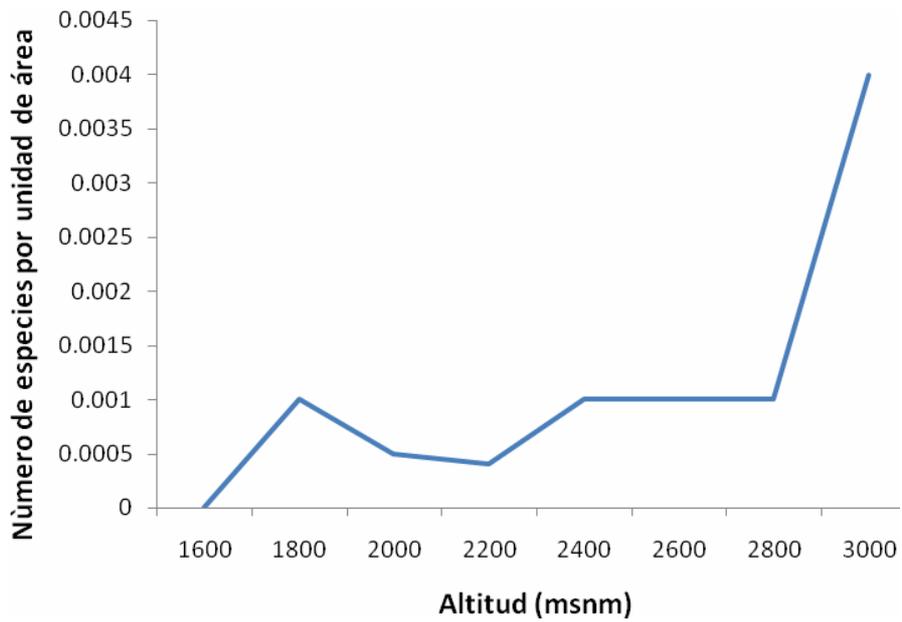


Figura 11. Distribución altitudinal de la familia Polyodiaceae obtenida de acuerdo al área corregida en Santa Catarina Ixtepeji.

Respecto a la familia Orchidaceae, se encontró un patrón bimodal: uno en forma de joroba entre los 1600–2400 m con un pico de riqueza a los 2000 m, mientras que de los 2400–2800 m se observa un crecimiento monotónico (figura 12).

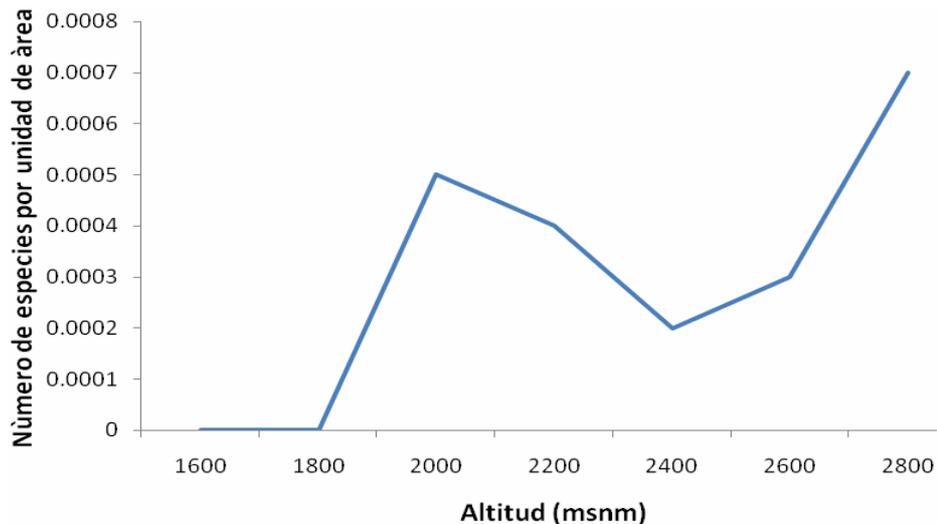


Figura 12. Distribución altitudinal de la familia Orchidaceae obtenida de acuerdo al área corregida.

Respecto a la familia Piperaceae y Crassulaceae, se puede mencionar que debido a que estas especies solo se encontraron en un solo punto a lo largo del gradiente no se pudo observar ningún tipo de patrón.

#### 5.4 Abundancia total

Para los ocho pisos altitudinales se contabilizaron un total de 691 individuos epífitos, donde la familia Bromeliaceae y Polypodiaceae fueron las más abundantes, con el 57 y 30%, respectivamente de los individuos totales, seguida de las orquideas con el 9 %, mientras que Piperaceae y Crassulaceae contaron con el 2 y 1 % respectivamente, de los individuos totales (cuadro 5).

#### 5.4.1 Abundancia relativa por piso altitudinal

##### 5.4.1.1 A nivel de familia

La abundancia de individuos por familia varia a lo largo del gradiente, siendo Bromeliaceae y Polypodiaceae las familias con el mayor número de individuos que en conjunto representan mas del 70 % de los individuos en todos los pisos altitudinales (figura 13). Sin embargo, la abundancia de dichas familias en todos los pisos fue diferente, puesto que Bromeliaceae fue la mas abundante de los 1600 a los 2200 m en tanto que Polypodiaceae fue abundante de los 2400 a los 3000 m (figura 13). Cabe resaltar que en los extremos del gradiente todos los individuos pertenecen a una sola familia Bromeliaceae a los 1600 y Polypodiaceae a los 3000 m.

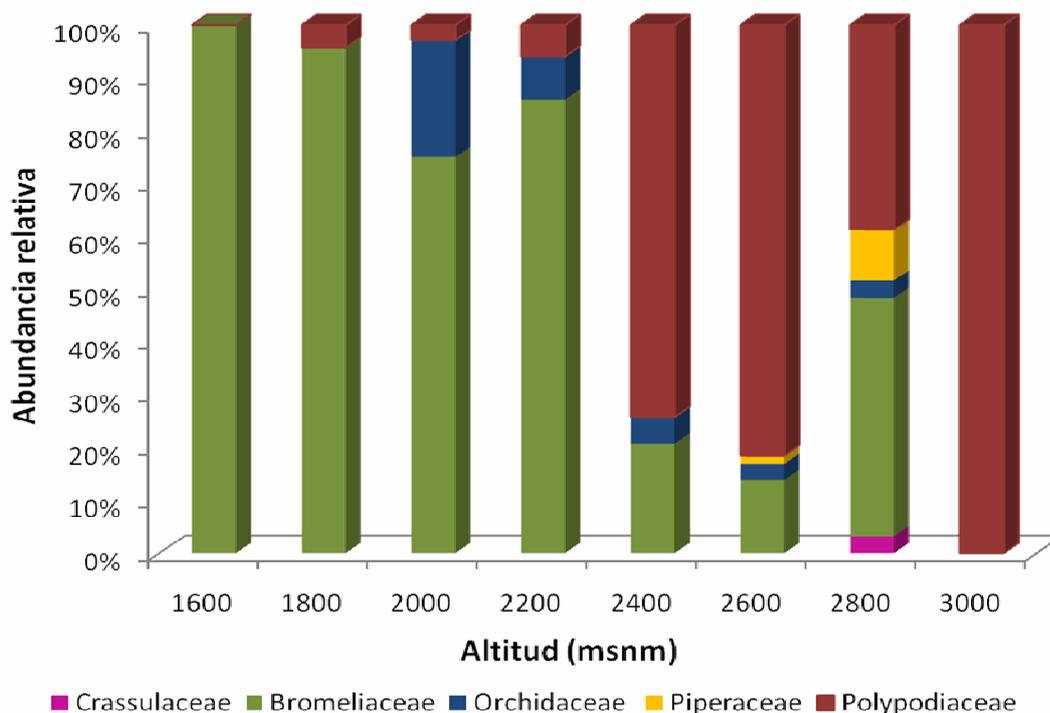


Figura 13. Abundancia relativa de las familias encontradas en cada piso altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji.

### 5.4.1.2 A nivel de género

De los 11 géneros encontrados en los ocho pisos altitudinales, los más abundantes fueron *Pleopeltis*, *Polypodium* y *Tillandsia*. Sin embargo, *Tillandsia* fue el más abundante de los 1600 a los 2200 m a excepción de los 2000 m donde el género *Viridantha* presentó un mayor abundancia (49 % vs 26 %) (figura 14).

En tanto que de los 2400 a los 3000 los géneros *Pleopeltis* y *Polypodium* fueron los más abundantes. Mientras que de los 2000 a los 2800 m, se observó la contribución de otros géneros en especial de orquideas donde llegan a representar aproximadamente entre el 2 y 20 %.

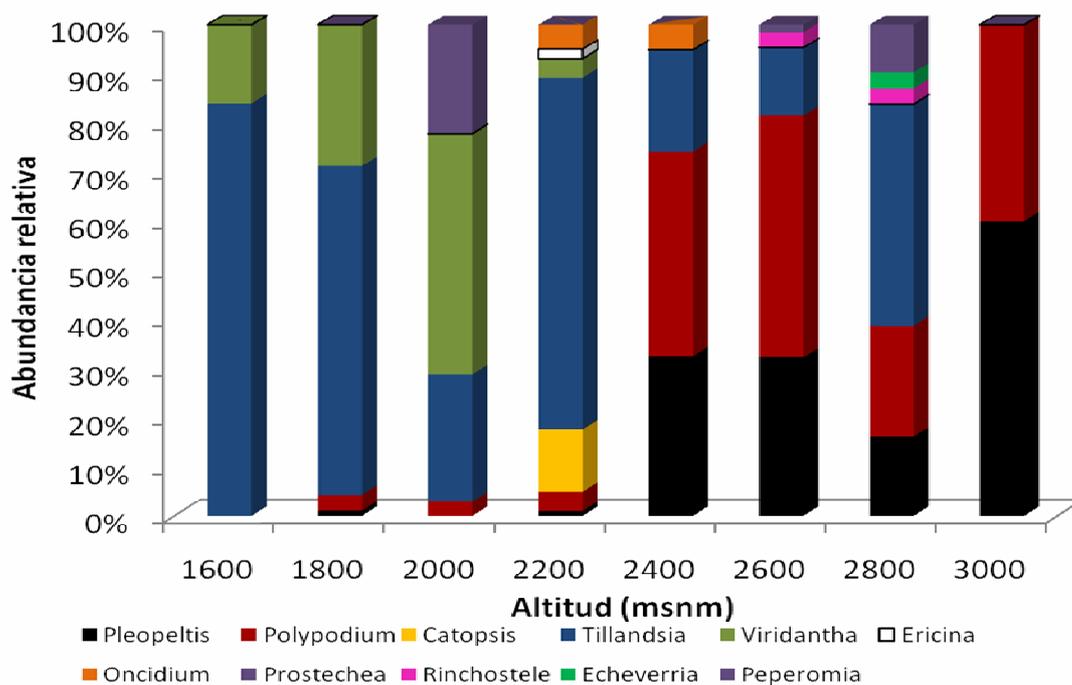


Figura 14. Abundancia relativa de los géneros encontrados para cada piso altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji.

#### 5.4.1.3 A nivel de especie

De las 31 especies encontradas en los ocho pisos altitudales *Viridantha plumosa* y *Polypodium madrense* fueron las más abundantes, seguido de *Pleopeltis polylepis*, *Tillandsia bourgaei* y *T. prodigiosa*. No obstante, su abundancia en todos los pisos fue distinta, ya que *V. plumosa* obtuvo el mayor número de individuos a los 2000 m, mientras que *P. madrense* fue más abundante en los 2400 y 2600 m (Cuadro 5). Cabe mencionar que esta última se mantuvo constante a lo largo del gradiente mientras que *V. plumosa* solo estuvo presente de los 1600 m a los 2200 m.

Las especies con menor abundancia fueron: *Echeverría* aff. *gracilis*, *Tillandsia magnusiana*, *Prosthechea karwinski* y *Rhynchostele cervantensii*, debido a que cada una presentó un solo individuo (Cuadro 5).

**Cuadro 5.** Abundancia de especies epífitas encontradas en el gradiente altitudinal (3000 – 1600) de Santa Catarina Ixtepeji.

FAMILIA	ALTITUD (msnm)									TOTAL
	1600	1800	2000	2200	2400	2600	2800	3000		
<b>CRASSULACEAE</b>										
<i>Echevería</i> aff. <i>gracilis</i> Rose ex E. Walther							1			1
<b>BROMELIACEAE</b>										
<i>Catopsis berteroniana</i> Schulte				13						13
<i>Tillandsia achyrostachys</i> E. Morren		4								4
<i>Tillandsia bourgaei</i> Baker		1	25	25	1					52
<i>Tillandsia calothyrsus</i> Mez			13	9						22
<i>Tillandsia carlos – hankii</i> Matuda					9	3				11
<i>Tillandsia fasciculata</i> Sw	1	1								2
<i>Tillandsia juncea</i> Ruiz & Pavon	2	1								3
<i>Tillandsia maddougalli</i> L. B. Smith				9	2	30				41
<i>Tillandsia magnusiana</i> Wittmack				1						1
<i>Tillandsia makoyana</i> Baker	2	7								9
<i>Tillandsia prodigiosa</i> Baker	1	1	2	9	24		1			50
<i>Tillandsia recurvata</i> Steudel	10	7								17
<i>Tillandsia shiedeana</i> Steudel	5	36	1							42
<i>Tillandsia usneoides</i> Linnaeus		5	13	3	1					22
<i>Tillandsia violaceae</i> Baker						3	13			16
<i>Viridantha atroviridipetala</i> (Matuda) Espejo	2	23								25
<i>Viridantha plumosa</i> (Baker) Espejo	2	4	102	4						112
<b>ORCHIDACEAE</b>										
<i>Ericina hyalinobulbon</i> (La Llave & Lex.) N. H. Williams & M. W. Chase				2						2
<i>Oncidium brachiandrum</i> Lindl				5	9					14
<i>Prosthechea concolor</i> (La Llave & Lex.) W. E. Higgins			45							45
<i>Prosthechea karwinski</i> ((Mart.) Soto Arenas & Salazar (inéd)			1							1
<i>Rhynchosstele cervantesii</i> (La Llave & Lex) Soto Arenas & Salazar							1			1
<i>Rhynchosstele maculatum</i> (La Llave & Lex) Soto Arenas & Salazar						2				2
<b>PIPERACEAE</b>										
<i>Peperomia</i> aff. <i>galioides</i> Kunth						1	3			4
<b>POLYPODIACEAE</b>										
<i>Pleopeltis conzatii</i> (Weath) R. Tryon		1			8					9
<i>Pleopeltis mexicana</i> (Fée) Mickel et Beitel					27					27
<i>Pleopeltis polylepis</i> (Roemer ex Kunze) T. Moore				1	23	21	5	3		53
<i>Polydium madrense</i> J. Sm		2	4	4	56	29	7	2		104
<i>Polypodium martensii</i> Mandt					11	3				14
<i>Polypodium thyssanolepis</i> A. Braun ex Klotzsch		1	2		7					10

## 5.5 Índices de diversidad

### 5.5.1 Índice de Shannon–Wiener

Al aplicar el Índice de Shannon–Wiener, se encontró que los sitios con mayor diversidad fueron los 2200 m, seguido de los 2400 m y los 1800 m. En tanto que los 3000 m fueron los que presentaron la menor diversidad (Figura 15).

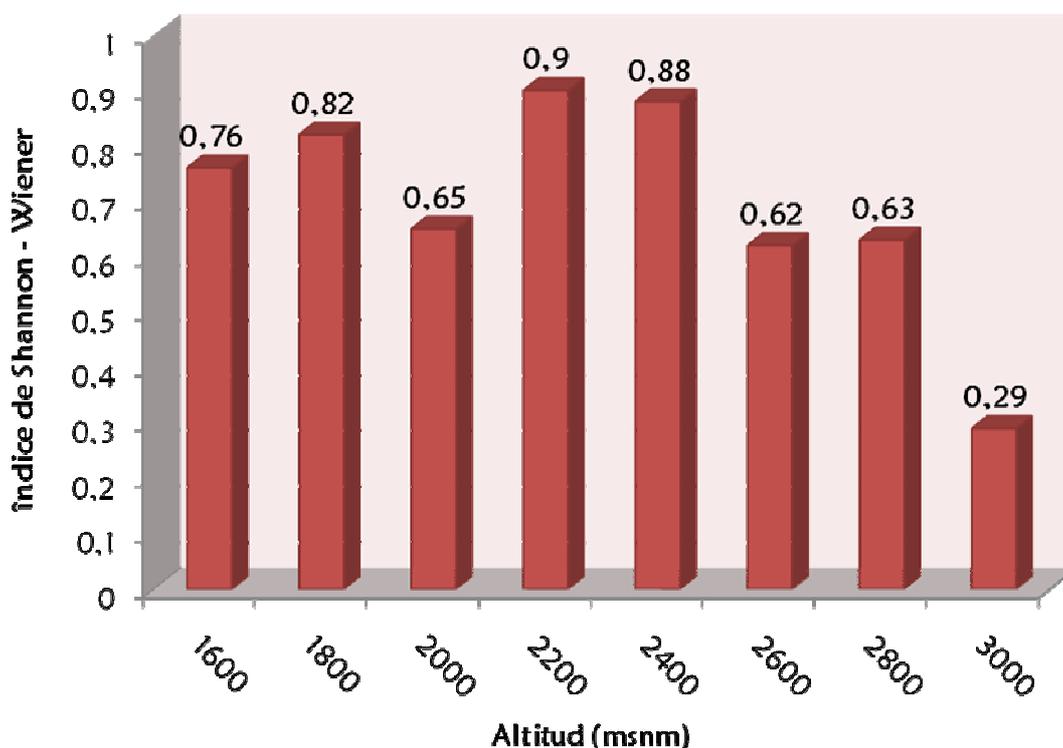


Figura 15. Índice de Shannon–Wiener de cada piso altitudinal establecidos en Santa Catarina Ixtepeji.

Al aplicar la prueba **t-hutchenson**, se encontró que los 3000 m difirió estadísticamente con el 100 % de loss demás pisos, seguido de los 2200 m los cuales presentaron diferencias significativas con el 70 % de estos. Los 2600 m difirieron estadísticamente con el 60 % de ellos, mientras que los demás presentaron diferencias significativas entre 30 y 40 % de ellos (Cuadro 6).

Cuadro 6. Comparación de los Índices de Shannon-Wiener de los pisos altitudinales establecidos en Santa Catarina Ixtepeji.

Altitud (msnm)	t – calculada	Altitud (msnm)	t – calculada
<b>3000 y 2800</b>	2.23 *	<b>2600 y 2200</b>	6.31*
<b>3000 y 2600</b>	2.05*	<b>2600 y 2000</b>	1.98*
<b>3000 y 2400</b>	52.39*	<b>2600 y 1800</b>	1.01 <sup>ns</sup>
<b>3000 y 2200</b>	24.52*	<b>2600 y 1600</b>	0.67 <sup>ns</sup>
<b>3000 y 2000</b>	7.74*	<b>2400 y 2200</b>	9.59*
<b>3000 y 1800</b>	5.87*	<b>2400 y 2000</b>	0.11 <sup>ns</sup>
<b>3000 y 1600</b>	8.01*	<b>2400 y 1800</b>	0.12 <sup>ns</sup>
<b>2800 y 2600</b>	0.08 <sup>ns</sup>	<b>2400 y 1600</b>	0.14 <sup>ns</sup>
<b>2800 y 2400</b>	10.39*	<b>2200 y 2000</b>	4.94*
<b>2800 y 2200</b>	6.39*	<b>2200 y 1800</b>	6*
<b>2800 y 2000</b>	1.93 <sup>ns</sup>	<b>2200 y 1600</b>	5.9*
<b>2800 y 1800</b>	0.94 <sup>ns</sup>	<b>2000 y 1800</b>	1.05 <sup>ns</sup>
<b>2800 y 1600</b>	0.6 <sup>ns</sup>	<b>2000 y 1600</b>	1.33 <sup>ns</sup>
<b>2600 y 2400</b>	10.15*	<b>1800 y 1600</b>	0.32 <sup>ns</sup>

ns= no significativo \*significativo ( $\alpha=0.05$ )

### 5.5.2 Índice de Simpson

De acuerdo con el Índice de Simpson, se observó que los sitios con mayor diversidad fueron los 3000 m, seguido de los 2600 y 2000 m, mientras que los 2400 y 2200 m son los pisos que registraron la menor diversidad (figura 16).

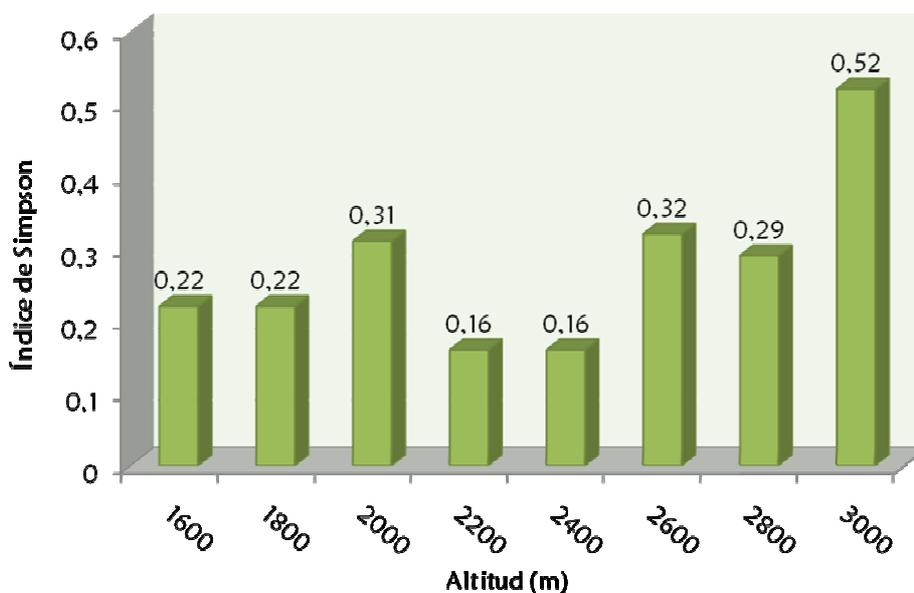


Figura 16. Índice de Simpson para cada piso altitudinal establecidos en Santa Catarina Ixtepeji

### 5.7 Similitud entre pisos

De acuerdo al coeficiente de similitud de Jaccard, la mayor similitud, se presentó entre los 1800 y 1600 m, seguido de los 2000 y 2200 m y entre los 1800 y 2000 m, indicando que estos pisos comparten aproximadamente el 50 % de las especies. También se observó que los 1600 m, no presentó similitud con los 3000 y 2600 m, debido a que ambos índices muestran un valor de cero, por lo tanto existe una clara diferencia entre las especies que componen estos sitios (cuadro 7).

De acuerdo al coeficiente de similitud de Sørensen, también se observa que los pisos que presentan mayor similitud son las parcelas ubicadas a los 1800 y 1600 m (0.73), seguida de las parcelas ubicadas a los 2000 y 2200 m con un coeficiente de similitud de 0.64, lo cual indica que estos sitios comparten la mayoría de las especies. También se observó que entre los 2800 y 2600 m, 2600 y 2400 m, 2400 y 2200 m se observan similitudes del 50 %, lo que indica que entre estos pisos se comparten aproximadamente la mitad de las especies (cuadro 7).

Por otra parte también se observó que los 1600 m, no presentaron similitud con los 3000 y 2600 m, debido a que ambos índices muestran un valor de cero, por lo tanto existe una clara diferencia entre las especies que componen estos sitios (cuadro 7).

Cuadro 7. Valores del Índice de Jaccard y de Sørensen para los pisos altitudinales establecidos en Santa Catarina Ixtepeji.

	SITIO 1	SITIO 2	SITIO 3	SITIO 4	SITIO 5	SITIO 6	SITIO 7	SITIO 8
	3000	2800	2600	2400	2200	2000	1800	1600
3000		0.29	0.25	0.17	0.17	0.09	0.07	0
2800	0.44		0.36	0.19	0.19	0.13	0.11	0.07
2600	0.40	<b>0.53</b>		0.33	0.18	0.06	0.05	0
2400	0.29	0.32	<b>0.50</b>		0.33	0.29	0.3	0.05
2200	0.29	0.32	0.30	<b>0.50</b>		<b>0.47</b>	0.24	0.11
2000	0.17	0.24	0.11	0.45	<b>0.64</b>		<b>0.41</b>	0.20
1800	0.13	0.19	0.09	0.46	0.38	<b>0.58</b>		<b>0.57</b>
1600	0	0.13	0	0.10	0.20	0.33	<b>0.73</b>	

Índice de Jaccard
Índice de Sørensen

Aunque si bien es cierto que los coeficientes de similitud de Jaccard y de Sorensen, nos permiten analizar cuan similares son dos comunidades en términos de composición de especies; al analizar los datos de ocurrencia de las especies en cada piso altitudinal con el análisis de conglomerados, se obtuvo el dendrograma para los pisos muestreados en el que se observa claramente el recambio de especies conforme la altitud. En este análisis se muestran tres grandes grupos: los pisos ubicados a altitudes bajas (A), los que se ubican a altitudes medias (grupo B) y los que se ubican a altitudes elevadas (grupo C) (figura 17).

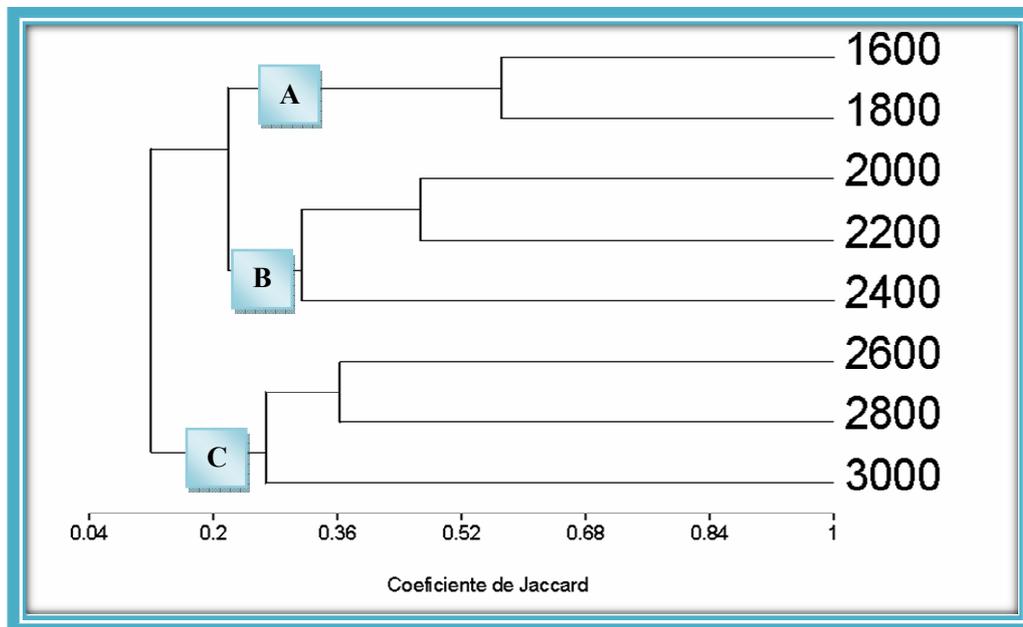


Figura 17. Dendrograma obtenido para el gradiente altitudinal de Santa Catarina Ixtepaaji

**Grupo A:** Representado por los pisos 1800 y 1600 m con una similitud del 57 % y se encuentran compartiendo ocho especies de bromelias *Tillandsia fasciculata*, *T. juncea*, *T. makoyana*, *T. prodigiosa*, *T. recurvata*, *T. schiedeana*, *Viridantha atroviridipetala* y *V. plumosa*.

**Grupo B:** En este conjunto se agrupan los pisos ubicados en altitudes medias que va de los 2000 a los 2400 m. No obstante, entre los 2000 y 2200 m son los más semejantes

exhibiendo una similitud del 46 %, mientras que el piso ubicado a los 2400 m al parecer es diferente de estos dos sitios ya que presenta una similitud de entre 20 y 30 % respectivamente. Dentro de las especies que comparte el grupo B, se encuentran *Polypodium madrese*, *Tillandsia buorgaei*, *T. prodigiosa* y *T. usneoides*.

**Grupo C:** Conformado por los pisos ubicados a altitudes mayores de 2600 m. Este grupo comparten dos especies de helechos *Pleopeltis polylepis* y *Polypodium madrese*. Así mismo, se observa que de los 2600 y 2800 m exhiben una mayor similitud (33 %) respecto a los 3000 m con quien presentan una semejanza del 25 y 28 % respectivamente, donde su baja similitud se debe a la presencia de pino que ocasiona la baja riqueza de especies.

## VI. DISCUSION.

### Riqueza de especies global

Las familias con mayor número de especies fueron Bromeliaceae, Orchidaceae y Polypodiaceae, hecho que coincide con lo reportado por Gentry & Dodson (1987), Benzing (1990), Kessler (2002a) y Arévalo & Betancur (2004), quienes confirman la gran representatividad que estas familias tienen en la composición florística de las epífitas vasculares. Esta representatividad puede estar influenciada por las adaptaciones morfológicas, ecológicas y fisiológicas que muchas de estas especies presentan para poder responder a diversas restricciones ambientales como la exposición solar, baja disponibilidad de nutrimentos, así como a los cambios en la temperatura y precipitación (Benzing 1990, 1998; Zotz & Andrade 2002).

Es importante remarcar que en los bosques tropicales, la familia Orchidaceae es la más representativa en cuanto a número de especies e individuos se refiere, en tanto que al parecer en bosques templados la familia Bromeliaceae es la más diversa, lo cual es demostrado con nuestros datos en los que encontramos 17 especies de bromelias versus 14 especies de orquídeas. La prevalencia de Bromeliaceae y Polypodiaceae podría deberse en gran parte a las adaptaciones morfológicas que muchos de sus miembros poseen para retener agua y nutrimentos y que al mismo tiempo les permiten diversificarse tanto ambientes templados como secos (García-Franco 1996; Cabral 2002; Krömer *et al.* 2007), ya que de acuerdo con Benzing (1998) el suplemento de agua es el más poderoso determinante ambiental en la distribución de las epífitas vasculares y no vasculares. En el caso de algunas bromelias su morfología tipo tanque les permite atrapar el humus u hojarasca proveniente del hospedero, que le sirven como sustrato para crecer, retener agua y nutrimentos y que al mismo tiempo les permite protegerse contra temporadas ocasionales de sequía (García-Suárez 2003; Kessler 2002b). Otras bromelias como *Viridantha plumosa* y *V. atroviridipetala* presentan tricomas

escamosos multicelulares que permiten la absorción de agua y nutrimentos que pueden ser captados de su entorno y de esta manera logran controlar el estrés hídrico (Kessler 2002b).

Respecto a la familia Polypodiaceae aunque no se considera una familia dominante en los bosques templados, existen algunos géneros característicos de la vegetación (bosques de encino y pino encino) (Tejero & Mickel 2004). Sin embargo, su permanencia así como su distribución puede estar relacionada con su capacidad para adaptarse a hábitats con baja disponibilidad de agua, ya que el estrés hídrico que enfrentan estas especies es más pronunciado en los bosques templados que en tropicales donde la humedad es continúa. Aunque si bien es cierto que el agua que se dispone para estas formas de vida proviene de distintas fuentes (precipitación, nubosidad, humedad del aire así como de la evapotranspiración), existen algunas especies poiquilohídricas que exhiben alta tolerancia a la desecación superior a otros grupos de plantas con semillas empleando como mecanismo la resurrección cuando la condiciones de humedad no son favorables para su reproducción (Hietz & Briones 1998).

Mientras que la prevalencia de orquídeas puede estar relacionada con sus polinizadores con quienes guarda una estrecha relación, y dado que la distribución de los insectos está restringida fuertemente por las bajas temperaturas (Gentry & Dodson 1987, Benzing 1990; Stuntz *et al.* 2002, García-Jarquín 2008), esto puede ser uno de los factores que límite la presencia de este tipo de especies.

De los 19 géneros totales encontrados *Tillandsia*, *Pleopeltis* y *Polypodium* fueron los más ricos en especies, lo cual concuerda con otros estudios realizados por Flores - Palacios & García-Franco (2004) en Veracruz y Wolf & Flamenco (2003) en Chiapas, quienes encontraron que el género *Tillandsia* es el que más especies posee y el más abundante en bosques de encino y

pino-encino respectivamente, mientras que Wolf (2005) encontró que el género *Polypodium* es el más rico en especies en un bosque perturbado de pino-encino en Chiapas. Al parecer la riqueza de estos géneros está estrechamente relacionada con la alta resistencia a las variaciones climáticas como sequías prolongadas, elevadas exposiciones solares así como la resistencia a heladas (factores que prevalecen en Santa Catarina Ixtepeji).

En el caso del género *Tillandsia*, además del arreglo de las hojas en forma arrosetada (*Tillandsias* tipo tanque) o la presencia de pubescencias en las hojas (*Tillandsias* atmosféricas) para retener el agua y nutrimentos, otras desarrollan pigmentos para protegerse de las altas exposiciones solares como *Tillandsia calothyrsus*, la cual presenta coloración rojiza en las hojas cuando se encuentra en hábitats semiáridos y verdes cuando se encuentra en lugares húmedos (Benzing 1990, 1998; Hietz & Briones 1998; Martin et al. 1999; García-Suárez et al. 2003).

De acuerdo con Hietz & Briones (1998; 2004), muchas especies de los géneros *Pleopeltis* y *Polypodium* exhiben un amplio rango de adaptación a condiciones tanto xéricas como méxicas por que son consideradas como poiquilohídricas. Esta condición les otorga ventajas ya que son capaces de rehidratarse y recuperarse extremadamente rápido, debido a su alta conductancia cuticular que les permite absorber agua y restaurar velozmente su aparato fotosintético. Dentro de las adaptaciones con que cuentan las especies de estos géneros, se encuentran forma de la fronda, textura de la hoja y del rizoma, que en el caso del género *Pleopeltis* pero especialmente en la especie de *Pl. mexicana* la textura de la hoja dura es característica del género (Hietz & Briones 1998) y como no es completamente poiquilohídrica esto le permite sobrevivir a largos periodos de sequía. Además como los helechos epífitos están sometidos a extrema insolación, otras especies modifican sus hojas para captar el vapor de agua y reducir la transpiración con mecanismos de enrollamiento y curvatura de la lámina y con presencia de

pelos y escamas que las protege de la excesiva transpiración tal como sucede en las especies del género *Polypodium*. Estas características fueron observadas en dos especies de helechos encontrados a lo largo del gradiente como *Pl. mexicana* quien presentó hojas duras cubiertas de escamas, mientras que *P. madreense* presentaba hojas curvas y enrolladas.

#### **Diversidad de especies entre pisos altitudinales.**

De manera general, se observó que la mayor riqueza, abundancia y diversidad de especies a lo largo de un gradiente, se encontró a altitudes medias (1800–2600 m) y disminuyó en los extremos del gradiente (1600 y 3000 m), esto confirma la aseveración de Gentry & Dodson (1987), Rahbek (1995), Ohlemüller & Bastow–Wilson (2000), Kressler (2002b), Krömer *et al.* (2005), Cardelús *et al.* (2006) y Kluge *et al.* (2006) quienes mencionan que la mayor riqueza y abundancia de epífitas, así como otros grupos de plantas suele encontrarse a altitudes medias (1000–2000 m), pero cuando estos intervalos aumentan o disminuyen esta también tiende a disminuir.

Esta disminución hacia los extremos del gradiente podría estar asociada a los factores climáticos básicamente humedad y temperatura, ya que de acuerdo con Watkins *et al.* (2006) y San Martín (2008), estos factores presentan una relación lineal con respecto a la altitud, puesto que se conoce que conforme la altitud aumenta la temperatura disminuye al igual que la duración de las estaciones de crecimiento, la humedad se incrementa, al igual que la velocidad del viento, aunado a que también la superficie del área se reduce lo que conlleva a poseer menos nichos disponibles para las especies, por lo que esto podría influir en la distribución de la riqueza en los diferentes pisos altitudinales (Hietz & Hietz–Seifert 1995; Krömer *et al.* 2005; Rahbek 2005; Kluge *et al.* 2006; Young 2006; Dunn *et al.* 2007; Romdal & Grytnes 2007; Kluge *et al.* 2008).

Además de acuerdo con Lorne (1996) citado por Zacarías-Eslava (2009), los cambios en la composición de especies con respecto a la altitud se deben a una respuesta fisiológica que las especies muestran hacia los cambios ambientales que se originan con la elevación, y dado que las epífitas no están en contacto directo con el suelo suelen estar más expuestas a los cambios en las condiciones climáticas y son mucho más sensibles que las otras formas de vida, por eso cuando existen cambios en humedad y temperatura, la composición en la comunidad epífita también cambia.

Por ello, los bosques ubicados a altitudes elevadas poseen baja riqueza de especies comparado con los bosques ubicados a altitudes medias, ya que los bosques de mayor altitud poseen bajas temperaturas además de que se presentan períodos de heladas (que en el caso de Ixtepeji estos episodios son más pronunciados sobre todo en la época invernal) haciendo un hábitat desfavorable para las epífitas (Hietz & Hietz-Seifert 1995). Mientras que los bosques ubicados a bajas altitudes reciben menos cantidad de lluvia que los bosques ubicados a altitudes elevadas y la niebla rara vez ocurre por lo que únicamente logran albergar especies con adaptaciones xéricas, las cuales les permiten evitar el estrés hídrico.

Esta afirmación concuerda con lo encontrado en este estudio, ya que se observó que los 3000 m, aunque presentaron helechos epífitos debido a la humedad que prevalece en este sitio, la riqueza fue baja puesto que al parecer la temperatura más que la humedad parece ser la limitante para el establecimiento de especies epífitas tales como las bromelias quienes no soportan temperaturas muy frías ni heladas. Por otra parte se sabe que las Pteridofitas especialmente las especies epífitas suelen crecer en hábitats extremos (Watkins *et al.* 2006), sin embargo, dependen de la humedad del aire y la precipitación para mantener su ciclo de vida, especialmente en la etapa reproductiva y de crecimiento, ya que el transporte de gametos depende de las superficies humedecidas (Kluge *et al.* 2006), por lo tanto esto podría

ser un impedimento para el establecimiento de estas especies en ambientes secos como los matorrales xerófitos, como es el caso de los 1600 m en donde no se encontraron helechos, no obstante, Tejero & Mickel (2004) señala que en los matorrales y pastizales xerófitos de Oaxaca, se encuentra registrado el 1 % de las especies pero especialmente especies poiquilohidricas.

Otra razón para el cambio en la riqueza y abundancia de epífitas a lo largo del gradiente, puede ser los cambios en la estructura y composición de la vegetación a lo largo del gradiente altitudinal, puesto que cada piso presenta diferente composición y abundancia de hospederos, los cuales poseen características y condiciones microclimáticas exclusivas que son dadas por su estructura arquitectónica (Benzing 1990) y mediante la cual se regula la intensidad y dirección de la luz solar, la captación de humedad y temperatura del aire favoreciendo así el establecimiento de ciertas especies epífitas (Flores-Palacios & García-Franco 2006).

De acuerdo con Zacarías-Eslava (2009) quien evaluó la composición y estructura de la vegetación para esta zona, señala que los bosques ubicados a mayor altitud se encuentran dominados por especies de *Pinus* y *Quercus*, además de que son los que poseen mayor humedad, mayor densidad y cobertura arbórea y arbustiva con lo cual permite que haya una gran variabilidad de microambientes que pueden ser explotados por diferentes especies con diferentes requerimientos, mientras que los bosques ubicados a baja altitud están dominados por encinares arbustivos, los cuales son de baja estatura y con el dosel más abierto, además de que disponen de poca humedad, por lo que estos solamente pudieran albergar especies tolerantes a sequías prolongadas y altas exposiciones solares. Sin embargo, las zonas más diversas son las bajas (1600-2400 m), lo cual está relacionada en gran parte por la preferencia de hospederos ya que al parecer las diferencias en la abundancia de estas especies están vinculadas con ciertas características ecofisiológicas para adaptarse con la

vegetación circundante y la condiciones microclimáticas propias de cada piso (Castaño–Meneses 2003; García–Franco & Peters 1987; Castaño–Meneses *et al.* 2003; Kluge *et al.* 2006; Watkins *et al.* 2006; Krömer *et al.* 2007; San Martín *et al.* 2008) puesto que a lo largo del gradiente, se observó que la abundancia de especies es menor en pisos que presentan mayor cobertura de pinos y en sitios donde existe mayor exposición solar, mientras que la mayor abundancia se presentó en los pisos donde prevalecen los encinos. Esto se explica porque se conoce que los pinos no son buenos hospederos (especialmente en orquídeas), porque aunque posee una corteza fisurada y podrían fácilmente capturar semillas de las orquídeas, estas no podrían desarrollarse puesto que su corteza posee sustancias alelopáticas y resinosas que impiden el desarrollo de hongos micorrizicos los cuales son indispensables para el crecimiento de estas especies (Hietz & Hietz–Seifert 1995), mientras que para otras especies como las bromelias (*Tillandsia violacea*), esto no es impedimento puesto que sus raíces, le sirven como órgano de sujeción y el volumen de nutrimentos es absorbido por tricomas especializados de la hoja por consiguiente sus raíces no entran en contacto con la superficie de la corteza (García–Suárez 2003; Wolf & Flamenco 2003).

Respecto a la prevalencia de especies en los encinares, es explicado por dos características principales que son su estructura arquitectónica y la textura de su corteza la cual provee sitios óptimos para la germinación y establecimiento de plántulas (Wolf & Flamenco 2003), que en nuestro caso la abundancia puede estar más asociada al tipo de corteza puesto que los encinos encontrados en la zona de estudio oscilaban entre los 10 y 30 m de altura y no presentaban muchas ramificaciones y la corteza no era muy gruesa ni tan fisurada.

Por ejemplo, en el gradiente analizado en este estudio, los lugares más húmedos y fríos (2800–3000 m) la vegetación consistía principalmente de pino y encino–pino y soportaban más especies de helechos, mientras que los más cálidos y secos (1600 – 2000 m) estaban

cubiertos en su mayor parte por encinos los cuales soportaban más especies de *Tillandsia* de tipo atmosférico.

Por otra parte, se ha documentado que la riqueza de especies, disminuye en bosques perturbados y especialmente en sitios secundarios (Barthlott *et al.* 2001; Krömer & Gradstein 2003; Wolf 2005), tal como se observó a los 2000 y 2200 m en los cuales se encontró un alto grado de perturbación y se registraron 10 y 12 especies respectivamente, por lo que podemos deducir que las especies que se encontraron en estos pisos se debe principalmente la alta resiliencia que estas presentan hacia estos hábitats secos y con alta exposición solar y que de acuerdo a Benzing (1990), Gradstein *et al.* (1996) y Gradstein *et al.* (2003) pueden considerarse como especies indicadoras de perturbación debida a su alta sensibilidad ante cambios en el ambiente (Tejero & Mickel 2004).

### **Patrones de distribución**

Generalmente se ha encontrado que la riqueza de especies epífitas decrece a bajas y altas altitudes (Fosaa 2004), sin embargo, esto no representa un patrón común puesto que algunos estudios como el de Rahbek (1995), Kluge *et al.* (2006) y Bhattarai & Vetaas (2006) han mostrado que la forma en los patrones pueden variar dependiendo grupo taxonómico y la longitud del gradiente considerado, porque las áreas que cubren un intervalo altitudinal varían a lo largo del gradiente y por lo tanto la distribución del área en los diferentes transectos es diferente.

Por otro lado, Gentry & Dodson (1987), Küper *et al.* (2004) y Krömer *et al.* (2005) afirman que las epífitas, pueden mostrar distintos picos de riqueza a diferentes altitudes, lo cual fue corroborado en este estudio, ya que cuando se analizó la riqueza a los largo del gradiente, ésta presentó un patrón bimodal: un decrecimiento monotonico y uno en forma de joroba con un pico de riqueza a los 2800 m, definiendo claramente la existencia de dos grupos de especies:

especies de ambientes xéricos y especies de ambientes méxicos, en el que las especies xéricas alcanza su mayor riqueza a los 1600 m, mientras que las especies méxicas la alcanzan a los 2800 m, sin embargo, dentro de estos grupos se pueden encontrar especies de amplio rango, es decir que pueden interactuar ambos ambientes (Kessler 2002a; Kessler 2002b; Küper *et al.* 2004; Kluge *et al.* 2006; Romdal & Grytnes 2007).

Cuando se analizó riqueza por taxón la forma del patrón cambio, excepto para la familia Orchidaceae, teniendo así que la familia Bromeliaceae presentó un decrecimiento monotónico con respecto a la altitud, hecho que coincide con lo reportado por Kessler *et al.* (2001). Sin embargo, esto no es concordante con lo reportado por Kessler (2002a) y Krömer *et al.* (2005), en donde la familia Bromeliaceae presenta una relación en forma de montículo, aunque es importante señalar que dicha comparación debe tomarse con precaución puesto que tanto el área como la zona de estudio son distintas, además los datos de Kessler (2002a) fueron extraídos del catálogo de Plantas Vasculares de Ecuador y los patrones que se observaron fueron hechos para plantas endémicas que ocurrieron en diez zonas altitudinales (0–500, 500–1000,.....>4500), por lo que esto pudo haber influido en estas diferencias.

El patrón encontrado para la familia Bromeliaceae puede ser un reflejo de una respuesta ecofisiológica que las especies presentan hacia los factores ambientales básicamente humedad y temperatura, ya que conforme la altitud aumenta la temperatura decrece y la precipitación se incrementan al igual que la humedad y aunque se espera que las bromelias respondan positivamente a la alta humedad esto no sucede, ya que la humedad no siempre conduce al epifitismo por que al parecer en lugares con precipitaciones intensas parecen impedir el establecimiento de semillas, debido a que durante la escorrentía las semillas son arrastradas y los propágulos son desplazados antes de sujetarse a un sitio dentro del forofito por que el sistema radicular no está bien desarrollado (Sugden & Robins (1979) citado por

Benzing 1990). Además las bromelias son susceptibles a las heladas especialmente en la etapa juvenil (Benzing 1998), por lo que la temperatura más que la humedad limita la presencia de estas especies a altitudes elevadas puesto que las temperaturas son más bajas.

Respecto a la familia Polypodiaceae, esta presentó un crecimiento monotónico con respecto a la altitud, lo cual no es concordante con los reportado por Kessler *et al.* (2001), Kessler (2002a), Krömer *et al.* (2005) y Kluge *et al.* (2006) para esta familia, puesto que ellos encuentran un patrón en forma de montículo, no obstante, es importante remarcar que estos estudios fueron realizados en diferentes países como Costa Rica, Ecuador y los Andes Bolivianos, además de que la longitud de los gradientes son distintas puesto que en el estudio de Kessler *et al.* (2001) abarcó únicamente dos transectos de estudio llamados Salla Pata (2500–3800 m) y Cocapata (2150–2600 m); la investigación de Kessler (2002) fue basada en datos extraídos del Catálogo de plantas endémicas del Ecuador y que fueron encontradas en diez zonas altitudinales (0–500, 500–1000,.....>4500); mientras que el transecto de Krömer *et al.* (2005) abarcó parcelas de 1 ha establecidas a diferentes altitudes, con una separación entre sí de 100–800 m (350, 450, 1300–1600, 1650–2200, 3000–3500 y 4000 m) y para el caso de Kluge *et al.* (2006) la longitud del gradiente abarcó de 100–2800 m, razones por las cuales, estas comparaciones deben realizarse con precaución puesto que las áreas de estudio y las amplitudes altitudinales son distintas.

Este patrón puede ser interpretado como un reflejo de alta dependencia a la humedad (Kluge *et al.* 2006) por parte de los helechos, puesto que conforme la altitud decrece esta disminuye y junto con ella la riqueza, además se ha determinado que la presencia de helechos depende de la presencia de agua para mantener su ciclo de vida, razón por la que prefieren los ambientes templados donde la humedad es provista continuamente a través de las diferentes fuentes como la precipitación y la niebla (Woda *et al.* 2006), factores que al parecer prevalecen en los

2800 m, puesto que aquí se encontró su mayor riqueza. Además en este sitio se observó que la estructura del dosel se encontraba más cerrado con lo que al parecer crea un ambiente favorable para estas especies y es que se ha encontrado que un dosel cerrado evita la evotranspiración permitiendo de esta manera un aumento de humedad.

Respecto a la familia Orchidaceae, se encontró un patrón en forma de joroba pero con dos picos de riqueza: el primero a los 2000 m y el segundo a los 2800 m, lo cual fue muy similar a lo obtenido por Kessler (2002b) y Krömer *et al.* (2005). Este comportamiento al igual que la riqueza global, permitió detectar la existencia de dos grupos que nos puede indicar la preferencia de hábitat, es decir, existen especies de ambientes xéricos y especies de ambientes méxicos, las cuales poseen diferentes estrategias morfológicas y fisiológicas que les permiten colonizar distintos estratos dentro del dosel, así como distribuirse a todo lo largo del gradiente vertical y horizontal de los bosques tales como la disposición de las hojas, su morfología y anatomía particular de sus raíces (exodermás y velamentosas) y la forma de fotosíntesis tipo CAM (metabolismo del ácido crasuláceo), así como los caracteres y mecanismos reproductivos. Sin embargo, estas especies tienen preferencia hacia hábitats húmedos, puesto que se sabe que la escasez de agua es una limitante para el crecimiento y funcionamiento vegetativo de las especies vasculares (Zotz & Hietz 2001, Arévalo & Betancur 2006).

Los patrones de distribución obtenidos por grupo taxonómico (familia), no se comportaron acorde a las hipótesis propuestas, con lo que logramos reafirmar la aseveración propuesta por Kessler *et al.* (2001), Kluge *et al.* (2006) y Bhattarai & Vetaas (2006) quienes afirman que la forma de los patrones así como las causas que los determinan pueden corresponder a los cambios en los requerimientos ecológicos, así como a las características específicas para cada familia, sin embargo, aunque estas explicaciones son lógicas, estas no pueden responder del

todo, ¿por qué diferentes taxas muestran diferentes comportamientos a lo largo de uno o varios gradientes?. Demostrando de esta manera, la necesidad de realizar más estudios sobre los patrones de distribución de epífitas vasculares a lo largo de un gradiente altitudinal.

### **Similitud entre sitios**

El análisis de conglomerados permitió observar la semejanza entre pisos pero de una manera más detallada, ya que en comparación los coeficientes de Jaccard y Sorensen, este busca agrupar elementos (o variables) mediante atributos similares internos o discontinuos con respecto a los miembros del resto del grupo (Zavala *et al.* 1986), intentando homogeneizar la muestra. Obteniendo de esta manera, tres grandes grupos: el grupo A conformado por los pisos ubicados a altitudes bajas (1800 y 1600 m), en donde su semejanza está influenciada por la cantidad de especies que comparten que en su mayoría son bromelias de tipo atmosféricas, también por las características del ambiente puesto que ambos sitios se encuentran compartiendo un mismo tipo de vegetación que es el matorral xerófito que se caracterizan por ser un sitios muy abiertos y secos con alta exposición solar, el cual es aprovechado por este tipo de bromelias.

El grupo B, incluye los pisos ubicados en altitudes medias (2400, 2200 y 2000 m), su similitud está influenciada con las especies que comparten como *Polypodium madreense*, *Tillandsia buorgaei*, *T. prodigiosa* y *T. usneoides* así como, con las características de su entorno como el tipo de vegetación, ya que estos pisos están cubiertos en gran parte por encinares, los cuales son considerados importantes para el establecimiento de epífitas especialmente en la germinación y establecimiento de plántulas, ya que sus características estructurales y morfológicas como la textura de su corteza, forma de las ramas entre otras, permiten el establecimiento de este tipo de especies en comparación con los pinos los cuales no son considerados buenos hospederos y que a su vez se refleja en el número de especies presentes en estos pisos.

Mientras que el grupo C está representado por los pisos más altos (3000, 2800 y 2600 m), en donde su similitud está relacionada con la presencia de dos especies helechos (*Pleopeltis polylepis* y *Polypodium madreense*), ya que estas especies son compartidas por estos sitios, además de que son los pisos más altos y por lo tanto son fríos y húmedos, lo cual se refleja en la baja riqueza de especies que presentan estos pisos. Sin embargo, a pesar de estas características permiten el desarrollo de este tipo de especies aun cuando estas especies muestran una alta resistencia a la desecación.

## VII. CONCLUSIONES.

- ◆ Las familias con mayor número de especies a lo largo del gradiente fueron Bromeliaceae y Polypodiaceae.
- ◆ Los géneros con más miembros epifitos a lo largo del gradiente fueron *Tillandsia*, *Pleopeltis* y *Polypodium*.
- ◆ El piso de los 2800 m fueron los más ricos a nivel de familia.
- ◆ A nivel de género el piso con la mayor riqueza fueron los 2200 m.
- ◆ El piso ubicado a los 1800 m fueron los más ricos a nivel de especie.
- ◆ Los picos de riqueza a lo largo del gradiente varían dependiendo del nivel taxonómico.
- ◆ La mayor diversidad, riqueza y abundancia de especies se encontró a altitudes medias (1800 – 2600 m) y disminuye hacia los extremos del gradiente.
- ◆ La forma de los patrones varía dependiendo del grupo taxonómico y de la longitud del gradiente considerado.
- ◆ El análisis de conglomerados separa tres grandes grupos: altitudes bajas (A), medias (B) y alta (C)

## VIII. LITERATURA CITADA.

- Acebey, A. & T. Krömer. 2008. Diversidad y distribución de las aráceas de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 465-471.
- Acevedo, R. R. 1998. Estudio sinecológico del bosque de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco var. *oaxacana* Debreczy & Rácz, en la zona de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México, localidad de Peña Prieta. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo. México.
- Adier, P. B. & W. K. Lauenroth. 2003. The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letter* 6: 749-756.
- Arévalo, R. & J. Betancur. 2004. Diversidad de epífitas vasculares en cuatro bosques del sector suboriental de la Serranía de Chiribiquete, Guayana, Colombia. *Caldasia* 26 (2): 359-380.
- Arévalo, R. & J. Betancur. 2006. Vertical distribution of vascular epiphytes in four forest types of the Serranía de Chiribiquete, Colombian Guayana. *Selbyana* 27(2) 175-185.
- Barthlott, W., J. Mutke, D. Rafiqpoor, G. Kier & H. Kreft. 2005. Global center of vascular plant diversity. *Nova Acta Leopoldina NF 92, Nr. 342*: 61-83.
- Barthlott, W., V. Schmit - Neuerburg, J. Nieder & S. Engwald. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* 152: 145-156.
- Bennett, C. B. 1986. Patchiness, diversity and abundance relationships of vascular epiphytes. *Selbyana* 9(1): 70-75.
- Bennett, C. B. 1986. Patchiness, diversity and abundance relationships of vascular epiphytes. *Selbyana* 9(1): 70-75.
- Benzing, H. D. 1990. *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge University Press. E. U. A. 353 p.
- Benzing, H. D. 1998. Vulnerabilities of tropical forest to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climatic Changes* 39: 379-400.
- Bhattacharai, R. K. & O. R. Vetaas. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradients in the Himalayas, east, Nepal. *Global Ecology and Biogeography* 12: 327-340.
- Bhattacharai, R. K. & O. R. Vetaas. 2006. Can Rapoport's rule explain tree species richness along the Himalayan elevation gradient, Nepal?. *Diversity and Distributions (Diversity Distribution)* 12: 373-378 .
- Burns, C. K. & J. Dawson. 2005. Patterns in the diversity and distribution of epiphytes and vines in a New Zealand forest. *Austral Ecology* 30: 883-891.

- Cabral, E. L. 2002. Plantas epífitas. En M. M. Arbo & S.G. Tressens (Eds.) Flora del Iberá: 179–199. Ed. EUDENE. Corrientes, Argentina.
- Cardelús, L. C.; R. K. Colwell & J. E. Watkins Jr. 2006. Vascular epiphytes distributions patterns: explaining the mid – elevation richness peak. *Journal of ecology* 94: 144–156.
- Cascante– Marín, A.; Jan H. D. Wolf; J. G. B. Oostermeijer; J. C. M. den Nijs; O. Sanahuja & A. Durán – Aputy. 2006. Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology* 7: 520–532.
- Castaños, L. 2000. Informe Final del Área Natural Protegida Comunalmente. Comité de Ecoturismo. Oaxaca, Oaxaca.
- Castaño–Meneses, G., J. G. García – Franco & J. G. Palacios – Vargas. 2003. Spatial distribution patterns of *Tillandsia violaceae* (Bromeliaceae) and support tree in an altitudinal gradient from a temperate forest in Central Mexico. *Selbyana* 24(1) 71–77.
- Córdova, J. & R. F. Del Castillo. 2001. Changes in Epiphyte cover in three cronosequences in a Tropical Montane Cloud Forest in Mexico. Pp 79–94 In: Gottsberger, G., Liede, S., Eds. *Life forms and Dynamics in Tropical Forests*. Dissertationes Botanicae 346. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin-Stuttgart.
- Coxson, D. & N. M. Nadkarni. 1995. Ecological roles of epiphytes in nutrient cycles of forest ecosystems. pp. 495–546. En: Forest Canopies. Lowman M. & N.M. Nadkarni (Eds.). Academic Press, San Diego.
- Dressler, L. F. & G. E. Pollard. 1974. El género *Encyclia* en México. Eric Hagsater (Ed). México. 158 p.
- Dunn, R. R., C. M. McCain & N. J. Sanders. 2007. When does diversity fit null model predictions? Scale and range size mediate the mid–domain effect. *Global Ecology and Biogeography* 16: 305–312.
- Espejo–Serna A.; A. R. López–Ferrari; N. Martínez–Correa & V. A. Pulido–Esparza. 2007. Bromeliad flora of Oaxaca, México: richness and distribution. *Acta Botánica Mexicana* 81: 71–147.
- Fosaa, A. M. 2004. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands. *Diversity and Distribution* 10: 217–223.
- Flores, M. A. & G. I. Manzanero. 1999. Tipos de vegetación del estado de Oaxaca. Pp. 7-45. En: Vásquez, D. A. (ed.). Vegetación y Flora. Sociedad y Naturaleza en Oaxaca 3. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. 86 p.
- Flores–Palacios, A. & J. García–Franco. 2006. The relationship between tree size and epiphytes species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* 33: 323 – 330.
- Flores–Palacios, A. & J. García–Franco. 2004. Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphyte communities. *Plant Ecology* 173: 259–269.
- Freiberg, M. 1997. Spatial and temporal pattern of temperature and humidity of a tropical premontane rain forest tree in Costa Rica. *Selbyana* 18(1): 77–84.

- Freiberg, M. & E. Freiberg. 2000. Epiphyte diversity and biomass in the canopy of lowland and montane forest in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 16: 673–688.
- García-Franco, J. G. & C. M. Peters. 1987. Patrón espacial y abundancia de *Tillandsia* spp. a través de un gradiente altitudinal en los altos de Chiapas, México. *Brenesia* 21: 35–45.
- García-Franco, J. G. 1996. Distribución de epífitas vasculares en matorrales costeros de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 37: 1–9.
- García-Jarquín, M. I. 2008. Macroartrópodos asociados a la bromelia *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker en dos localidades de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional. México. 76 p.
- García-Mendoza, A. 2004. Integración del conocimiento florístico del estado de Oaxaca. En: Biodiversidad de Oaxaca. García - Mendoza, A., M. J. Ordoñez y M. Briones - Salas (Eds). Universidad Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund. México, D. F. Pp 305–326.
- García-Suárez, M. D., V. Rico-Gray & H. Serrano. 2003. Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlán Valley, Puebla, México. *Plant Ecology* 166: 207–215.
- Gentry, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between central and south America, Pleistocene climatic fluctuations or an accident of the Andean orogeny?. *Annals Missouri Botanic Garden* 69: 557–593.
- Gentry, A. H. & C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanic Garden* 74: 205–233.
- Gradstein R. S., P. Hietz, R. Lücking. A. Lücking, H. J. M. Sipman, H. F. M. Vester, J. H. D. Wolf & E. Gardette. 1996. How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forest. *Ecotropica* 2: 59–72.
- Gradstein, R. S., M. N. Nadkarni, T. Krömer, I. Holtz & N. Nöske. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forest. *Selbyana* 24(1): 105–111.
- Halbinger, F. & M. Soto. 1997. Laelias of México. Herbario de la Asociación Mexicana de Orquideología, A. C. (AMO). México. 100 p.
- Hernández-Rosas, J. I. 2000. Patrones de distribución de las epífitas vasculares y arquitectura de los forofitos de un bosque húmedo tropical del alto Orinoco, Edo., Amazonas, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 20(3): 43–60.
- Hernández-Rosas, J. I. & M. Carlsen. 2003. Estructura de las sinusias de plantas del dosel en un portador (*Eschweilera parviflora*, Lecythidaceae) del bosque húmedo tropical del Alto Orinoco, estado Amazonas, Venezuela. *ECOTROPICOS* 16(1): 1–10.
- Hietz, P. & O. Briones. 1998. Correlation between water relations and whiting – canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia* 114: 305–316.

- Hitez, P. & O. Briones. 2004. Adaptaciones y bases fisiológicas de la distribución de los helechos epífitos en un bosque de niebla. En: *Fisiología ecológica en plantas: mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*. H. Marino C. (Ed). Chile. Pp. 121-138.
- Hietz, P. & U. Hietz-Seifert. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, México. *Journal of Vegetation Science* 6: 719-728.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1985. Carta del uso de suelo y vegetación de Oaxaca E14 - 9. Escala 1: 250 000.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1998. Carta topográfica de Oaxaca E 14 - 9. Escala 1: 250 000.
- Kessler, M. 2002a. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography* 29: 1159-1165.
- Kessler, M. 2002b. Species richness and ecophysiological types among Bolivian bromeliad communities. *Biodiversity and Conservation* 11: 987-1010.
- Kessler, M., S. K. Herzog & J. Fjeldsa. 2001. Species richness and endemism of plant and bird communities along two gradients of elevation, humidity and land use in the Bolivian Andes. *Diversity and Distributions* 7: 61-77.
- Kluge, J., M. Kessler & R. R. Dunn. 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effect for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography*. Pp 1-14.
- Kluge, J., K. Bach & M. Kessler. 2008. Elevational distribution and zonation of tropical pteridophyte assemblages in Costa Rica. *ELSERVIER: Basic and Applied Ecology* 9: 35-43.
- Krebs, J. C. 1985. *Ecología: estudio de la distribución y la abundancia*. 2a edición. HARLA. México. 753p.
- Krömer, T. & S.R. Gradstein. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* 24: 190-195.
- Krömer, T., M. Kessler, S.R. Gradstein & A. Acebey. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32: 1799-1809.
- Krömer, T., M. Kessler & S. R. Gradstein. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* 189: 261-278.
- Küper, W., H. Kreft, J. Nieder, N. Köster & W. Barthlott. 2004. Large - scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forest. *Journal of Biogeography* 31: 1477-1487.

- Lorence, D. y A. García-Mendoza . 1989. Oaxaca. México. Pp.254–268. En: Campbell, D. G. y H. D. Hammond (eds.). Floristic Inventory of tropical countries. Regional reports. IV. Central America. New York Botanical Garden.
- Martin, C. E., A. Tuffers, W. B. Herppich & D. J. von Willert. 1999. Utilization and dissipation of absorbed light energy in the epiphyte crassulacean acid metabolism bromeliad *Tillandsia ionantha*. *International Journal of Plant Sciences* 160: 1–7.
- Meyran, G. J. & L. L. Chávez. 2003. Las crassuláceas de México. Sociedad Mexicana de Cactología, A. C. México. 152 p.
- Mickel, T. J. & A. R. Smith. 2004. The pteridophytes of México. The New York Botanical Garden. 1054 p.
- Mondragón, C. D. M.; D. M. Villa-Guzmán, G. J. Escobedo-Sarti & A. D. Franco-Méndez. 2006. La riqueza de bromelias epífitas a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México. *Naturaleza y Desarrollo – CIIDIR IPN* 4(2): 13–16.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M & T Manuales y Tesis SEA, vol.1. Zaragoza. 84 p.
- Nadkarni, N. M., G. G. Parker, H. B. Rinker & D. M. Jarzen. 2004. The nature of forest canopies. En: Forest canopies. 2° edición. *ELSEVIER Academic Press*: 3–23.
- Nogués – Bravo, D. M. B. Araújo, T. Romdal & C. Rahbek. 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature* 453: 216–220.
- Ohlemüller, R. & J. Bastow Wilson. 2000. Vascular plants richness along latitudinal and altitudinal gradients: a contribution from New Zealand temperate rain forest. *Ecology Letters* 3: 262–266.
- Pittendrigh, C. S. 1948. The bromeliad–Anopheles–malaria complex in Trinidad. I. The bromeliad flora. *Evolution* 2: 58–89.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18(2): 200–205.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large species – richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224–239.
- Raj, B. K. & O. R. Vetaas. 2006. Can Rapoport's rule explain, tree species richness along the Himalayan elevation gradients, Nepal. *Diversity and distribution* 12: 373–378.
- Romdal, T. S. & J. A. Grytnes. 2007. An indirect area effect on elevational species richness patterns. *Ecography* 30: 440–448.
- San Martín, J., A. Espinosa, S. Zanetti, E. Hauenstein, N. Ojeda & C. Arriagada. 2008. Composición y estructura de la vegetación epífita vascular en un bosque primario de Olivillo (*Aextoxicon punctatum* R. Et P.) en el sur de Chile. *Ecología Austral* 18: 1–11.
- Smith, L. R. & M. T. Smith. 2001. Ecología. 4ª ed. Addison Wesley (Ed). España. 638 pp.

- Sosa, E. J. E. 2000. Estudio de la Biodiversidad: valoración y medición. Manual de curso. Instituto Politécnico Nacional.
- Standley, C. P. & J. A. Steyermark. 1952. Flora de Guatemala: parte II. *Fieldiana Botany* 24 (2). 186 p.
- Stuntz, S. C., Z. U. Simon & G. Zotz. 2002. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. *Journal of Tropical Ecology* 18: 161–176.
- Sugden, A. M. & R. J. Robins. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forest, I. The distribution of the epiphytes flora. *Biotropica* 11 (3): 173–188.
- Tejero–Diez, J. D. & J. T. Mickel. 2004. Pteridofitas. En: Biodiversidad de Oaxaca. García – Mendoza, A., M. J. Ordoñez y M. Briones – Salas (Eds.). Universidad Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund. México, D. F. Pp 1213–139.
- Vetaas, O. R. & J. A. Grytnes. 2002. Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology & Biogeography* 11: 291–301.
- Walke, R. & M. Ataroff. 2002. Biomása epífita y su contenido de nutrientes en una Selva nublada Andina, Venezuela. *ECOTROPICOS* 15 (2): 203–210.
- Walke, R. & M. Ataroff. 2004. Nutrients in the Canopy. *Lyonia: a journal of ecology and application* 7(2):7–14.
- Watkins Jr., J. E.; C. Cardelús; R. K. Colwell & R. C. Moran. 2006. Species Richness and Distribution of ferns along an elevation gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* 93 (1): 73–83.
- Woda, C., A. Huber & A. Donhrehnbush. 2006. Vegetación epífita y captacióm de neblina en bosque siempreverdes en la Cordillera Pelada, Sur de Chile. *Bosque* 27 (3): 231–240.
- Wolf, J. H. & A. Flamenco. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, México, *Journal of Biogeography* 30: 1689–1707.
- Wolf, J. 2005. The response of epiphytes to antropogenic disturbance pine – oak forest in the highlands of Chiapas, México. *Elservier: Forest ecology and managements* 212: 376–393.
- Wolf, J. 2006. Vascular epiphyte and their potential as a conservation tool in the pine–Oak forest of Chiapas, México. En: Ecology and conservation of neotropical Montane Oak forest. Ecological Studies, Vol. 185. M. Kappelle (Ed.). Springer– Verlag Berlin Heidelberg. . Pp. 375–391.
- Young, K. R. 2006. Bosques húmedos. *Botánica Económica de los Andes Centrales*: 121–129.
- Zacarías–Eslava, Y. 2009. Composición y Estructura del bosque templado de Santa Catarina Ixtepejé, Oaxaca, a lo largo de un gradiente altitudinal. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. México. 61p.

- Zavala, H. J. A. 1986. Introducción al enfoque multivariado en estudios de vegetación. En: Cuadernos de divulgación del Insitituto Nacional de Investigadores sobre Recursos Bióticos. Gastón Guzmán (Ed). México. 58p.
- Zotz, G. 2005. Vascular epiphytes in the temperate zones—a review. *Plant Ecology* 176: 173–183.
- Zotz, G. 2007. Johansson revisited: the spatial structure of epiphyte assemblages. *Journal of vegetation Science* 18: 123–130.
- Zotz, G. & J. Andrade. 2002. La ecología y fisiología de las epífitas y hemiepífitas. En: Ecología y conservación de bosques neotropicales. Editorial Costa Rica: libro universitario regional. pp. 271-296.
- Zotz, G. & P. Hietz. The physiological ecology of vascular epiphytes current knowledge open questions. *Journal of Experimental Botany* 52 (364): 2067–2078.