



# **INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

Centro Interdisciplinario de Investigación para el  
Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca

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

**“Selección de hábitat por la epífita *Tillandsia carlos-hankii*  
Matuda (Bromeliaceae) en un contexto metapoblacional”**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**ADRIANA RAMÍREZ MARTÍNEZ**

DIRECTORAS DE TESIS:

**Dra. Demetria M. Mondragón Chaparro**

**Dra. María Teresa Valverde Valdés**

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca. Septiembre, 2016.



# **INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

Centro Interdisciplinario de Investigación para el  
Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca

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

**“Selección de hábitat por la epífita *Tillandsia carlos-hankii*  
Matuda (Bromeliaceae) en un contexto metapoblacional”**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA:

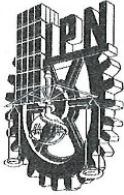
**ADRIANA RAMÍREZ MARTÍNEZ**

DIRECTORAS DE TESIS:

**Dra. Demetria M. Mondragón Chaparro**

**Dra. María Teresa Valverde Valdés**

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca. Septiembre, 2016.



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL**  
**SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO**

SIP-14 BIS

*ACTA DE REVISION DE TESIS*

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 15 del mes de agosto del 2016 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: "Selección de hábitat por la epífita *Tillandsia carlos-hankii* Matuda (Bromeliaceae) en un contexto metapoblacional."

Presentado por la alumna:

**Ramírez**

Apellido paterno

**Martínez**

materno

**Adriana**

nombre(s)

Con registro: 

B	1	4	0	0	4	2
---	---	---	---	---	---	---

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 COMISIÓN REVISORA

Directores de tesis

\_\_\_\_\_  
Dra. Demetria Martha Mondragón  
Chaparro

\_\_\_\_\_  
Dra. María Teresa Valverde Valdés

\_\_\_\_\_  
Dr. José Antonio Santos Moreno

\_\_\_\_\_  
Dr. Aniceto Rodolfo Solano Gómez

\_\_\_\_\_  
Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

\_\_\_\_\_  
Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



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 CESIÓN DE DERECHOS*

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 28 del mes de agosto del año 2016, la que suscribe **Ramírez Martínez Adriana**, alumna del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **B140042**, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autora intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección de los Dras. Demetria Martha Mondragón Chaparro y María Teresa Valverde Valdés y cede los derechos del trabajo titulado: "Selección de hábitat por la epífita *Tillandsia carlos-hankii* Matuda (Bromeliaceae) en un contexto metapoblacional", 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 [adyrama09@hotmail.com](mailto:adyrama09@hotmail.com). Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

**Ramírez Martínez Adriana**



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

## AGRADECIMIENTOS

Al IPN CIIDIR-Oaxaca por darme la oportunidad de ser parte de su grupo de estudiantes.

Al CONACyT y a la COFFA-BEIFI por las becas otorgadas, las cuales me hicieron posible culminar esta maestría.

A la Coordinación de Cooperación Académica del IPN y a ECOES Santander por la beca de movilidad que me otorgaron para la realización de la estancia en una Facultad de Ciencias, UNAM.

A mis directoras de tesis Dra. Demetria Mondragón Chaparro (gracias por su apoyo incondicional, paciencia y confianza) y Dra. María Teresa Valverde Valdés (gracias por el tiempo dedicado en la estancia y por haberme guiado en este proceso).

A los integrantes de mi comité Dr. Rodolfo Solano, Dr. José Antonio Santos y Dr. Rafael del Castillo, por sus acertadas observaciones y al Dr. José L. Chávez Servia por apoyarme con los aspectos estadísticos.

A los comisariados de las comunidades de Sta. Catarina Ixtepeji y Capulálpam de Méndez por haberme dado el permiso para realizar el trabajo de campo en sus bosques.

A mi familia: mamá, hermano y tío por haberme apoyado incondicionalmente y por darme ratos de desestrés

A Andrés por su apoyo en todo momento, incluso en campo.

A mis compañeros de maestría Cinthia, Margarita, Tania, Judith y especialmente a Belem por compartir charlas amenas conmigo.

A mi equipo de apoyo en campo Dra. Demetria, Josafat, Cinthia, Luis, Tania, César, Andrés, Migue, Ciro, Carlos, Eufronio, Némesis, Faustino, Alfredo, Caro, Iván y Graciela.

## DEDICATORIA

A mi pequeña familia: mamá, hermano y tío

A mi compañero de lucha, Andrés

¡Los quiero!

# ÍNDICE GENERAL

	Página
<b>Resumen</b>	
<b>Abstract</b>	
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	6
<b>2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS</b>	
2.1 Objetivos .....	8
2.2 Hipótesis .....	9
<b>3. ANTECEDENTES</b>	
3.1 Diversidad y distribución de las epífitas .....	10
3.2 Preferencia de forofito .....	10
3.3 Aspectos demográficos de las epífitas .....	13
3.4 Las epífitas como sistemas metapoblacionales .....	13
3.5 Estructura poblacional .....	15
<b>4. SISTEMA DE ESTUDIO</b>	
4.1 Especie de estudio .....	16
4.2 Sitios de estudio .....	17
<b>5. MÉTODOS</b>	
5.1 Descripción y análisis de la comunidad arbórea .....	19
5.2 Selección de hábitat por <i>Tillandsia carlos-hankii</i> .....	22
5.3 Efecto del forofito sobre la estructura poblacional de <i>Tillandsia carlos-hankii</i> .....	24
<b>6. RESULTADOS</b>	
6.1 Descripción y análisis de la comunidad arbórea .....	26
6.2 Selección de hábitat por <i>Tillandsia carlos-hankii</i> .....	27
6.3 Efecto del forofito sobre las estructura poblacional de <i>Tillandsia carlos-hankii</i> .....	31
<b>7. DISCUSIÓN</b> .....	33
<b>8. CONCLUSIONES</b> .....	38
<b>9. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	39
<b>10. ANEXOS</b> .....	48

## ÍNDICE DE CUADROS

	Página
<b>5.1.</b> Medidas morfométricas tomadas a cada uno de los árboles en los sitios de Ixtepeji y de Capulálpam.	19
<b>5.2.</b> Cálculos y ecuaciones empleadas para calcular el área basal, volumen de fuste limpio y volumen de la copa para cada una de las especies arbóreas muestreadas.	20
<b>5.3.</b> Guía para interpretar los análisis de residuos en la determinación de la preferencia de forofito de <i>T. carlos-hankii</i> .	24
<b>5.4.</b> Categorías de tamaño o estadios de <i>T. carlos-hankii</i> con base en la altura de la planta (cm).	25
<b>6.1</b> Resumen de los resultados obtenidos con respecto a la F= Frecuencia, FR= Frecuencia relativa, AB= Área basal, ABR= Área basal relativa, VC= Volumen de copa, VRC= Volumen relativo de copa y VIR= Valor de importancia relativo, de los elementos más importantes de la comunidad de árboles de los sitios de Ixtepeji y de Capulálpam.	26



## ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
4.1. A) Ejemplar adulto de <i>Tillandsia carlos-hankii</i> con inflorescencia de, B) brácteas florales, C) flor, D) cápsulas maduras y E) cápsulas abiertas. Fotografías tomadas del laboratorio de epífitas CIIDIR-Oaxaca.	16
4.2. A) Localización de los sitios de estudio, e imágenes del aspecto general de los sitios de B) Ixtepeji y C) Capulálpam, en la Sierra Norte de Oaxaca.	18
5.1 A) Fotografía de un árbol etiquetado y B) esquema de las medidas tomadas a cada árbol en los sitios Ixtepeji y Capulálpam.	19
5.2 Elementos de la forma de los árboles que se tomaron en cuenta para estimar su volumen. El volumen de la copa se estimó como un cilindro en las especies de latifoliadas (A) y como un cono con base elipsoidal en las coníferas (B).	20
6.1. Selección de diferentes volúmenes de forofito (m <sup>3</sup> ) por los individuos de <i>Tillandsia carlos-hankii</i> en cuatro especies arbóreas en el <b>sitio de Ixtepeji</b> . La parte verde indica la frecuencia de individuos colonizados y la parte azul la frecuencia de individuos no colonizados por <i>T. carlos-hankii</i> .	27
6.2 Selección de diferentes volúmenes de forofito (m <sup>3</sup> ) por individuos de <i>Tillandsia carlos-hankii</i> en cuatro especies arbóreas en el <b>sitio de Capulálpam</b> . La parte verde indica la frecuencia de individuos colonizados y la parte azul la frecuencia de individuos no colonizados por <i>T. carlos-hankii</i> .	28
6.3. Residuos estandarizados de Haberman mostrando la dirección de la asociación entre <i>T. carlos-hankii</i> y <i>Quercus rugosa</i> , <i>Q. laurina</i> , <i>Rapanea juergensenii</i> , <i>Pinus pseudostrobus</i> , <i>P. teocote</i> , <i>Arbutus xalapensis</i> , <i>Alnus</i> spp. y <i>Litsea glaucescens</i> en el <b>sitio de Ixtepeji</b> .	29
6.4. Residuos estandarizados de Haberman mostrando la dirección de la asociación entre <i>T. carlos-hankii</i> y <i>Quercus rugosa</i> , <i>Q. laurina</i> , <i>Rapanea juergensenii</i> , <i>Pinus pseudostrobus</i> , <i>P. teocote</i> , <i>Arbutus xalapensis</i> , <i>Alnus</i> spp. y <i>Litsea glaucescens</i> en el <b>sitio de Capulálpam</b> .	30
6.5. Estructuras poblacionales de <i>Tillandsia carlos-hankii</i> en cuatro especies de forofito en el sitio de <b>Ixtepeji</b> . a) <i>Quercus rugosa</i> , b) <i>Q. laurina</i> , c) <i>Pinus teocote</i> y d) <i>Rapanea juergensenii</i> . N= abundancia de <i>T. carlos-hankii</i> por especie de forofito.	32
6.6. Estructuras poblacionales de <i>Tillandsia carlos-hankii</i> en cuatro especies de forofito en el sitio de <b>Capulálpam</b> . a) <i>Quercus rugosa</i> , b) <i>Q. laurina</i> , c) <i>Pinus teocote</i> y d) <i>Rapanea juergensenii</i> . N= abundancia de <i>T. carlos-hankii</i> por especie de forofito.	32

## RESUMEN

En diversos estudios sobre la relación epífita-forofito se ha reportado que algunas especies de hospederos cuentan con características que propician que sean colonizados con mayor o menor frecuencia que otros. Así, se dice que una epífita exhibe preferencia de hospedero cuando su abundancia es mayor que la esperada por azar sobre determinadas especies de forofitos. Por el contrario, cuando su abundancia es menor que la esperada por azar se dice que el hospedero constituye un ambiente limitante. En epífitas, una población local es el grupo de individuos que crece sobre un hospedero. Las poblaciones establecidas sobre hospederos preferentes tendrán un comportamiento demográfico distinto que el de las establecidas sobre hospederos limitantes. Este comportamiento diferencial promueve que las poblaciones locales sean demográficamente asincrónicas, exhibiendo diferentes probabilidades de extinción, lo que propicia que funcionen como metapoblaciones. En este trabajo se evaluó la preferencia de hospedero y la estructura poblacional de *Tillandsia carlos-hankii*, una bromelia de tipo tanque, en un bosque de pino-encino en la sierra norte de Oaxaca, con la finalidad de contribuir a comprender su funcionamiento metapoblacional. Para esto, se muestreó la población de forofitos disponibles (i.e., la comunidad de árboles) en 0.1 ha en dos sitios orientados hacia diferentes direcciones (NE y NO). Se identificaron los forofitos preferentes utilizando dos métodos: a) para cada especie de forofito se obtuvo el porcentaje de individuos colonizados y no colonizados; y b) se determinó la abundancia de *T. carlos-hankii* en cada especie de hospedero, según la 'cantidad' de hábitat que ofrecían (en términos de su frecuencia relativa, área basal relativa y volumen de copa relativo). Se determinó el tipo de estructura poblacional (dinámica, estable o senescente) para cada población local de la epífita para conocer si hay o no asincronía demográfica entre ellas. Los resultados mostraron que casi cualquier árbol presenta poblaciones locales de *T. carlos-hankii*. El porcentaje de colonización en árboles pequeños depende en gran medida de la especie de forofito. Se observaron diferencias en las preferencias de forofito entre sitios: en el sitio orientado hacia el NE *T. carlos-hankii* se establece preferentemente sobre *Quercus rugosa*, *Q. laurina* y *Rapanea juergensenii*, y en el sitio orientado hacia el NO se observó preferencia hacia *Q. rugosa*. Es decir, la selección del hospedero no sólo está determinada por el tamaño y la especie árbol, sino también por las condiciones abióticas particulares del sitio. Los dos sitios (que difieren sobre todo en la orientación de la pendiente) también difirieron en cuanto a las estructuras poblacionales de *T. carlos-hankii*: en el sitio orientado hacia el NE se observaron estructuras dinámicas y estables, mientras que en el sitio orientado hacia el NO todas fueron dinámicas. Se puede inferir a través de las estructuras que las poblaciones de *T. carlos-hankii* si se comportan de manera asincrónica como resultado de las diferentes condiciones que propician cada uno de los forofitos respecto a la germinación, establecimiento, crecimiento y reproducción de la epífita.

Palabras clave: epífita, estructura poblacional, hospedero, metapoblación, preferencia de hábitat

## ABSTRACT

Several studies on the epiphyte-phanophyte relationship have reported that some host species have certain features that allow them to be colonized more frequently than others. Thus, an epiphyte is said to exhibit host preference when its abundance is higher than expected by chance on certain phanophytes species compared to others. In contrast, a host species is said to be limiting when the abundance of the epiphyte on it is lower than expected at random. In epiphytes, a group of individuals of the same species growing on a single host are considered as a local population. Populations established on a preferred or a limiting host will differ in their demographic behavior, in addition to environmental conditions. This differential demographic behaviour promotes local populations to function asynchronously, thus showing distinct extinction probabilities and allows them to form metapopulations. In this study we evaluated host preference and population structure in *Tillandsia carlos-hankii*, a tank bromeliad that lives in a pine-oak forest in the northern Oaxaca mountain range, with the aim of contributing to the understanding of its metapopulation dynamics. We worked at two sites that are oriented in different directions. In each site we sampled the tree community within a 0.1 ha plot. All trees were considered potential phanophytes for *T. carlos-hankii* local populations. We identified the preferred phanophytes using two methods: a) we calculated the percentage of colonized vs. uncolonized trees per species; and b) we evaluated the abundance of *T. carlos-hankii* on different host species taking into account the 'amount of habitat' they offered (in terms of their relative frequency, relative basal area, and relative tree crown volume). To assess asynchrony among local populations on different phanophytes we used population structure (in terms of plant size). Population structures were classified in three types: 'dynamic', 'stable' and 'senescent'. The results showed that above certain threshold size, almost any tree is colonized. Colonization percentage in small trees is largely dependent on specie identity. In the site oriented towards the NE, *T. carlos-hankii* preferred *Quercus rugosa*, *Q. laurina* and *Rapanea juergensenii* as hosts. However, in the site oriented towards the NW a preference was observed only towards *Q. rugosa*. Host selection is affected not only by tree size and identity, but also by the environment, as the tree features that potentially affect epiphyte performance are modulated by abiotic conditions. The influence of the environment was also reflected on the structure of *T. carlos-hankii* populations: in the NE-facing site population structures were 'dynamic' and 'stable', while in the NW. facing site they were all 'stable'. It can be inferred through the structures that the populations of *T. carlos-hankii* behave asynchronously as a result of the different conditions that each phanophyte propitiates regarding germination, establishment, growth and reproduction of the epiphyte.

Keywords: epiphyte, habitat preference, host preference, population structure, metapopulation.

## 1. INTRODUCCIÓN

Las epífitas son plantas que se establecen y crecen sobre otras plantas, principalmente árboles, de los cuales no adquieren nutrimentos (Benzing, 1990) sino que sólo son utilizados como soporte, por lo que su destino está íntimamente ligado al de sus hospederos o forofitos. Aunque, se ha sugerido que las epífitas podrían potencialmente habitar todas las especies arbóreas de un bosque, ya que los árboles se consideran facilitadores para las epífitas (Callaway *et al.*, 2002, Vergara-Torres *et al.*, 2010), en algunas ocasiones se ha observado que las epífitas crecen sólo en una o en algunas especies de hospedero (ter Steege y Cornelissen, 1989; Tremblay *et al.*, 1998), lo que sugiere que no se establecen por igual sobre todos los hospederos disponibles, sino que parecen “preferir” algunas especies de forofitos sobre otras. Aunque no se trata de una preferencia activa, efectivamente se observa una especie de “selección de hábitat” por parte de la epífita, pues sus semillas llegarán preferentemente o germinarán en mayor número en ciertos forofitos que en otros (Bernal-Basavilbazo, 2006). Dicha selección está en función de las características de los forofitos (*e. g.* tipos de corteza, forma de crecimiento, densidad del follaje, tamaño) pues no todos ofrecen las mismas condiciones para la germinación, establecimiento, crecimiento y reproducción de las epífitas.

El hecho de que las semillas de una epífita germinen en mayor proporción en algunas especies de forofitos que en otras implica que algunos forofitos serán colonizados con mayor frecuencia y tendrán una mayor abundancia de epífitas que otros. Por tanto los forofitos con abundancias mayores a las esperadas por azar se pueden considerar como preferentes. En cambio, los forofitos que tengan abundancias menores a las esperadas al azar se pueden considerar como limitantes, mientras que los forofitos que presentan abundancias de epífitas que no difieren de las esperadas por azar pueden considerarse como neutros (Vergara-Torres *et al.*, 2010).

Para una planta epífita, un bosque está conformado por un grupo de forofitos preferentes, limitantes y neutros. Las características de estos forofitos estarán influenciadas por el ambiente abiótico (Wagner *et al.*, 2015) y propiciarán que haya diferencias en las tasas demográficas de las poblaciones de epífitas, que consecuentemente tendrán probabilidades de extinción independientes (Valverde y Bernal, 2010). Es por ello que estas poblaciones de epífitas pueden considerarse como sistemas metapoblacionales dado que los conjuntos de individuos de cada especie establecidos sobre cada forofito (parche) pueden considerarse como poblaciones locales inmersas en una matriz

de ambiente inhóspito (Overton, 1994), en la cual ocurren eventos de colonización de nuevos parches (a través de las semillas de la dispersión de semillas) y eventos de extinción de poblaciones locales (causados por la muerte del hospedero o la muerte de los individuos de una población local) dejando al forofito vacío (Bernal-Basavilbazo, 2006).

A diferencia de las metapoblaciones tipo Levin's en las que sólo existen dos tipos de hábitats, los parches colonizables y el hábitat no colonizable (Hanski, 1999), en las metapoblaciones de epífitas los forofitos forman un gradiente en el que algunos árboles son más adecuados que otros para el establecimiento de las poblaciones locales (Bernal-Basavilbazo, 2006). Por esta razón, el funcionamiento metapoblacional está dado por el establecimiento, abundancia y distribución de poblaciones locales que dependerá en gran medida de la preferencia de hospedero y de la abundancia relativa del hospedero preferencial en la comunidad de árboles (Bernal *et al.*, 2005). En este contexto, determinar si hay selección de hábitat o preferencia de hospedero en una epífita es de gran importancia, pues entre más especificidad haya en la relación epífita-hospedero, más vulnerable será la epífita a disturbios ambientales (naturales e inducidos) y ante el cambio climático (Clavel *et al.*, 2010; Hsu *et al.*, 2012), pues la persistencia de sus poblaciones y, por lo tanto, el funcionamiento metapoblacional se verían amenazados si hubiera por una reducción del número de hospederos disponibles.

En la actualidad existen sólo tres estudios metapoblacionales en epífitas. Dos de ellos corresponden a especies de orquídeas (Tremblay *et al.*, 2006; Winkler *et al.*, 2009) y uno a una bromelia (*Tillandsia recurvata*; Bernal-Basavilbazo, 2006; Valverde y Bernal 2010). Sin embargo, el estudio metapoblacional con *Tillandsia recurvata* se realizó en un matorral xerófilo y en una sola especie de forofito (Valverde y Bernal, 2010). Por tanto, al profundizar en el estudio de la relación de las epífitas con sus forofitos, desde una perspectiva metapoblacional en otros ambientes, se comprenderá mejor su dinámica espacial. Esta información podrá utilizarse posteriormente para implementar áreas de conservación o planes de manejo para especies epífitas. En este trabajo se analizó la selección de hábitat o preferencia de hospedero desde una perspectiva metapoblacional de la epífita *Tillandsia carlos-hankii*, una especie endémica del estado de Oaxaca (Espejo-Serna *et al.*, 2004; Espejo-Serna *et al.*, 2007) catalogada como amenazada por la NOM-ECOL-059-2010 (SEMARNAT, 2010).

## 2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

### 2.1 Objetivos

#### *Objetivo general*

Examinar la relación epífita-hospedero en *Tillandsia carlos-hankii* en términos de la selección de forofito en bosques templados de la Sierra Norte de Oaxaca, con el fin de contribuir a comprender el funcionamiento metapoblacional de esta especie.

#### *Objetivos particulares*

- Describir y analizar la composición y estructura de la comunidad de árboles de dos sitios, uno ubicado hacia el NE y otro hacia el NO, para evaluar la disponibilidad de forofitos para *T. carlos-hankii*.
- Identificar los hospederos preferentes de *T. carlos-hankii*. Primero, de acuerdo a la frecuencia con la que son colonizados por la epífita y segundo de acuerdo a la abundancia de *T. carlos-hankii* que albergan.
- Evaluar las estructuras poblacionales de *T. carlos-hankii* sobre diferentes especies de hospederos e inferir si existe asincronía demográfica entre poblaciones locales, característica que favorecería su funcionamiento como metapoblaciones.

## 2.2 Hipótesis

Dado Sugden y Robins (1979) y Benzing (1990) sostienen que la riqueza y abundancia de plantas puede variar en laderas con orientaciones diferentes resultado de las diferencias microclimáticas, en este trabajo se espera que el bosque que presenta una orientación hacia el NE tenga, en promedio, menores temperaturas y por lo tanto mayor humedad relativa que el bosque orientado hacia el NO, por lo que se espera que la comunidad arbórea sea ligeramente diferente entre ambos sitios.

Se espera que *Tillandsia carlos-hankii* exhiba una mayor preferencia por crecer en especies de *Quercus*, pues estos presentan características tanto estructurales como físicas en su corteza que promueven el establecimiento de las epífitas (Callaway *et al.*, 2002). Además, se espera que la preferencia hacia las especies de *Quercus* se mantenga entre sitios, independientemente de la composición y estructura del bosque y de las condiciones microclimáticas.

Se observarán diferentes tipos de estructuras poblacionales de *T. carlos-hankii* por especie de forofito como resultado de las distintas condiciones que ofrecen cada uno de los hospederos. Por lo que, en los hospederos preferentes se obtendrán estructuras tipo I o “dinámicas” pues estos estarán ofreciendo mejores condiciones para la germinación, establecimiento, crecimiento y reproducción de las epífitas.

### 3. ANTECEDENTES

#### 3.1 Diversidad y distribución de las epífitas

Las epífitas son plantas que se establecen y crecen sobre otras plantas, principalmente árboles; estos árboles hospederos o forofitos solamente son utilizados como soporte, pues las epífitas tienen la capacidad de interceptar agua (directamente de la lluvia o del vapor de la atmósfera) y captar nutrientes de los detritos suspendidos en el aire y/o de los provenientes del dosel de los árboles (Benzing, 1990). En la actualidad, existen 27,614 especies de epífitas vasculares descritas, las cuales conforman cerca del 9% de la flora vascular del planeta (Zotz, 2013). Las familias con mayor número de especies epífitas son Orchidiaceae (18,814 spp.) y Bromeliaceae (1,170 spp.). La más alta diversidad de epífitas se encuentra en el Neotrópico, en ambientes tropicales húmedos (Benzing, 1990; Gentry y Dodson, 1987). Sin embargo, los bosques templados y selvas bajas también albergan un número considerable de *taxa* de epífitas (Benzing, 1990).

La distribución espacial de las epífitas varía tanto vertical como horizontalmente. En cuanto a su distribución horizontal, se ha observado que es de forma agregada y se asume que es el resultado de la limitación de la dispersión de semillas, la diferenciación de hábitat y la preferencia de hospedero (Hirata *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2010). La distribución vertical está en función de la diferenciación de micrositios dentro de un árbol, donde se presenta un gradiente de humedad (que va de menor en el dosel a mayor en el sotobosque) y uno de temperatura e intensidad lumínica (que va de mayor en el dosel, a menor en el sotobosque) (Krömer y Gradstein, 2003; Martínez-Meléndez *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2010). Esta diferenciación de micrositios en un árbol depende de la altura y la estructura del bosque; por ejemplo, es más acentuada en una selva alta, donde los árboles son más altos, que en un bosque templado (Shaw, 2004; Martínez-Meléndez *et al.*, 2008).

#### 3.2 Preferencias de hospedero

Las epífitas dependen estructuralmente de su hospedero para poder establecerse y desarrollarse, se han descrito tres tipos de epífitas para entender mejor esta relación: generalistas, monoespecíficas y con preferencia de ciertos hospederos. A la mayoría de la epífitas se les considera generalistas, es decir, que crecen sobre diferentes especies de forofitos (Benzing *et al.*, 1990). Muy pocas especies se han reportado como monoespecíficas (ter Steege y Cornelissen, 1989; Tremblay *et al.*, 1998;



Song *et al.*, 2009); y un mayor número presentan preferencias por algunos forofitos en particular (Benzing, 1990; Wagner *et al.*, 2015). Se dice que una especie de epífita presenta preferencia de hospedero cuando hay una mayor abundancia de individuos de esa especie sobre ciertas especies de forofitos que sobre otros (ter Steege y Cornelissen, 1989; Köster *et al.*, 2011). Es importante determinar si existen preferencias, pues entre más especializada sea la epífita, más vulnerable será a disturbios ambientales y al cambio climático (Clavel *et al.*, 2010).

Como ya vimos, entonces muchas epífitas no se establecen por igual sobre todos los hospederos disponibles, sino que se presentan sobre algunas especies de forofitos más que sobre otras. Aunque no se trata de una preferencia activa, efectivamente se observa una especie de “selección de hábitat” por parte de la epífita, como resultado de que sus semillas alcancen o germinen en mayor proporción en ciertos forofitos y no en otros (Bernal-Basavilbazo, 2006). Diversos estudios sugieren que estas diferencias en la ocupación de distintos hospederos están en función de las características de los mismos.

Las características físicas de la corteza (estabilidad, textura y capacidad de retención de agua), por ejemplo, suelen ser de gran importancia. Los árboles con altas tasas de exfoliación son colonizados con menor frecuencia que aquellos de cortezas más estables (López-Villalobos *et al.* 2008). En cuanto a la textura, se ha observado que las cortezas rugosas y fisuradas permiten un mejor anclaje de las semillas de las epífitas, mientras que las cortezas lisas no facilitan la colonización (Benzing 1978,1990; Zimmerman y Olmsted 1992; Bergstrom y Carter 2008; Wagner *et al.*, 2015). La humedad es importante durante la germinación y el establecimiento de las epífitas, por lo que una corteza con una alta capacidad de absorción y retención de agua incrementa la calidad del forofito para especies de epífitas que requieren de estas condiciones (Castro-Hernández *et al.*, 1999; Callaway *et al.*, 2002; Mehltreter *et al.*, 2005; Roberts *et al.*, 2005).

Otra característica que puede influir en la preferencia de forofito es la presencia de sustancias alelopáticas, la cual puede tener efectos inhibidores en los estadios tempranos de las epífitas (Valencia-Díaz, 2010). La arquitectura del hospedero también es importante, pues determina el acceso de la epífita a diversos recursos, como la radiación lumínica, los nutrientes y el agua. Algunos de los elementos que determinan la arquitectura del forofito son el ángulo, diámetro y distribución de las ramas, así como la densidad foliar (Köster *et al.*, 2011; Wagner *et al.*, 2015). La densidad foliar afecta la temperatura, la humedad relativa y la intensidad lumínica a la que se verán

expuestas las epífitas (Callaway *et al.* 2002; Cardelús y Chazdon, 2005). En algunos casos se ha observado que las especies caducifolias albergan una menor abundancia y riqueza de epífitas que las perennes, pues las primeras presentan un dosel que recibe una mayor intensidad lumínica y propician una atmósfera más seca (Einzmann *et al.*, 2014).

La edad y el tamaño del forofito también puede influir en que sea o no colonizado por epífitas. Se ha observado que los árboles más grandes y longevos albergan un mayor número de epífitas en comparación con árboles pequeños y de corta vida, lo cual puede relacionarse con el área colonizable y el tiempo que ha estado expuesto un forofito a eventos de colonización (Anderson, 2004; Benavides *et al.*, 2006; Flores-Palacios y García- Franco, 2006).

Aunque existen más de 200 estudios sobre la preferencia de hospedero, Wagner y colaboradores (2015) mencionan que la determinación de dicha preferencia es complicada, pues muchas de las características mencionadas anteriormente interactúan entre sí y cambian espacio-temporalmente. Por ejemplo, muchos rasgos de los forofitos referentes a su arquitectura, así como a las propiedades de su corteza y al tamaño de sus hojas, cambian durante su ontogenia (Johanson, 1974; Merwin *et al.*, 2003; Einzmann *et al.*, 2014).

Así mismo, las condiciones ambientales de cada sitio juegan un papel importante. En ambientes xéricos las especies arbóreas que tienen cortezas con baja capacidad de retención de agua serán malos forofitos, sin embargo, éstas pueden convertirse en buenos forofitos en ambientes méxicos (Einzmann *et al.*, 2014; Wagner *et al.*, 2015). La preferencia de hospedero también puede variar a escalas espaciales relativamente amplias, por ejemplo, entre las diferentes caras de una montaña en función de su orientación y de la estructura y composición del bosque, la cual determinará el grupo local de forofitos disponibles (Sugden y Robins, 1979; Benzing, 1990; Hirata *et al.*, 2009). Diferentes estudios demuestran que la composición y estructura de la vegetación varía según la orientación de las laderas (Whittaker y Niering, 1965; Mazzola *et al.*, 2008; López- Gómez *et al.*, 2012). Las laderas con orientación polar son más frías y húmedas pues reciben menor radiación lumínica en comparación con las orientadas hacia el ecuador (del Castillo, 2000). Las epífitas que habitan en laderas con orientaciones contrastantes pueden presentar diferencias morfológicas y fisiológicas, las cuales les permiten sobrevivir ante las condiciones microclimáticas imperantes en su ladera (Benzing 1990; López- Gómez *et al.*, 2012).

Para identificar qué especies de forofitos son los más adecuados para el establecimiento de una especie de epífita en un sitio determinado, se pueden utilizar diferentes variables de respuesta. Algunas de las variables que se han utilizado son la frecuencia de ocupación (presencia-ausencia) en función de la disponibilidad de las diferentes especies de forofito, la abundancia (número de individuos o biomasa de la epífita sobre diferentes especies de hospederos), indicadores de la adecuación o el desempeño de la epífita (tamaño de la planta, tasa de crecimiento y parámetro fisiológicos), y la variación en las tasas demográficas (*e.g.* germinación y supervivencia de plántulas) sobre distintos forofitos (Callaway *et al.*, 2002; Bernal-Basavilbazo, 2006; López-Villalobos *et al.*, 2008).

### **3.3 Aspectos demográficos de las epífitas**

La dinámica poblacional de las epífitas está poco estudiada en comparación con la de plantas terrestres. Sin embargo, se ha documentado que las epífitas tienen patrones demográficos particulares, por ejemplo, presentan tasas de crecimiento relativamente lentas y el tiempo para alcanzar su maduración suele ser largo (Benzing, 1981; Larson, 1992; Zotz, 1998; Mondragón *et al.*, 2015). Algunas especies presentan propagación vegetativa, la cual contribuye de manera significativa a la tasa de crecimiento poblacional (Hernández-Apolinar, 1992; Sampaio *et al.*, 2005; Mondragón *et al.*, 2004), existe una alta mortalidad de plántulas (Ackerman *et al.*, 1996; Hietz, 1997; Tremblay, 1997; Zotz, 1998) e individuos juveniles (Martínez-García, 2006; Winkler *et al.*, 2009; Valverde y Bernal, 2010; Toledo-Aceves *et al.*, 2014). A pesar de vivir en un ambiente esencialmente estresante, las poblaciones de epífitas se encuentran muy cercanas al equilibrio o creciendo a bajas tasas (con respecto a los valores de sus tasas finitas de crecimiento poblacional,  $\lambda$ ). La supervivencia de los individuos adultos es el proceso demográfico que presenta los valores más altos de elasticidad, como ocurre en plantas herbáceas de vida larga (que crecen en el sotobosque), arbustos, árboles y cactus (Silvertown *et al.*, 1993; Mondragón *et al.*, 2015).

### **3.4 Las epífitas como sistemas metapoblacionales**

En la naturaleza las poblaciones se encuentran conectadas por la migración de sus individuos, que en el caso de plantas, se da a través de la dispersión de semillas. Al conjunto de poblaciones de la misma especie interconectadas por el fenómeno de dispersión se le denomina metapoblación. En una metapoblación, los eventos de colonización se dan cuando los individuos se establecen en los

espacios vacíos disponibles (parches), por el contrario, una extinción local se da cuando la población desaparece o migra del parche, dejándolo vacío. Una población local puede extinguirse a causa de diferentes factores bióticos o abióticos (Hanski, 1999; Hanski y Simberloff, 1997). Por tanto, el análisis de la dinámica metapoblacional de una especie se lleva a cabo a través del estudio de las tasas de colonización y extinción, y de las condiciones bajo las que estos dos procesos se encuentran en equilibrio (Hanski y Gilpin, 1997).

La distribución naturalmente aparchonada de las epífitas sugiere que estas plantas se comportan como metapoblaciones; las poblaciones locales se concentran en parches particulares (forofitos) que se encuentran inmersos en una matriz de ambiente no colonizable (Overton, 1994). El conjunto de poblaciones locales puede ser considerado como una metapoblación, en la cual ocurren eventos de colonización por las semillas que se dispersan a través del viento, y eventos de extinción causados por la muerte de los forofitos (por enfermedad, senescencia o extracción) o por la muerte de las epífitas establecidas sobre un forofito, dejando forofitos vacíos (Bernal-Basavilbazo, 2006). De esta manera, se puede suponer que las epífitas se mantienen en el hábitat a través de un balance entre eventos de colonización y extinción, característica fundamental de las metapoblaciones (Levins, 1969; Hanski, 1999).

Los primeros estudios metapoblacionales en epífitas se desarrollaron en plantas no vasculares (i.e. líquenes y musgos; Snäll *et al.*, 2003, 2005; Löbel *et al.*, 2006). Los primeros estudios metapoblacionales que se llevaron a cabo en epífitas vasculares fueron con las orquídeas *Lepanthes rupestris* (Tremblay *et al.*, 2006), *Jacquinilla leucomelana*, *J. teretifolia* y *Lycaste aromatica* (Winkler *et al.*, 2009). En bromelias sólo se ha realizado un estudio estrictamente metapoblacional, con la especie *Tillandsia recurvata* (Bernal-Basavilbazo, 2006; Valverde y Bernal 2010). A pesar de la escasez de este tipo de estudios, se han observado ciertos patrones con respecto al comportamiento metapoblacional de las epífitas vasculares que se han estudiado. Por ejemplo, se ha visto que la dinámica poblacional es asincrónica entre parches, es decir, cada población local tiene un comportamiento demográfico particular, y por lo tanto una probabilidad de extinción independiente (Tremblay *et al.*, 2006; Valverde y Bernal, 2010). A su vez, las poblaciones pequeñas son las que tienen una mayor probabilidad de extinguirse (Tremblay *et al.*, 2006), y las tasas de colonización y de extinción son parecidas entre ellas, lo que permite la persistencia de la metapoblación (Tremblay *et al.*, 2006). Por último, aparentemente las epífitas no perciben el hábitat como un ambiente de tipo binario (es decir, en el que hay sólo dos categorías de tipos de parches:

los colonizables y los no colonizables), sino que los forofitos forman un gradiente en el que algunos son más adecuados que otros (dependiendo de sus rasgos) para el establecimiento de las poblaciones locales (Bernal-Basavilbazo, 2006; Mondragón *et al.*, 2015).

### **3.5 Estructura poblacional**

La estructura poblacional se refiere a la abundancia relativa de los organismos que la componen según se edad, estadio o categoría de tamaño. Al realizar un censo, la estructura poblacional que se obtiene se considera como una “fotografía” que muestra el estado actual de una población y a partir de la cual se pueden hacer inferencias de la magnitud de ciertos procesos demográficos, como la supervivencia, la mortalidad y la natalidad (Hegland *et al.*, 2001; Endels *et al.*, 2004; Landi y Angiolini, 2011).

Las estructuras poblacionales de las poblaciones vegetales se han clasificado en tres categorías, según sus características generales (según Oostermeijer *et al.*, 1994; Endels *et al.*, 2004; Landi y Angiolini, 2011), como se describe a continuación.

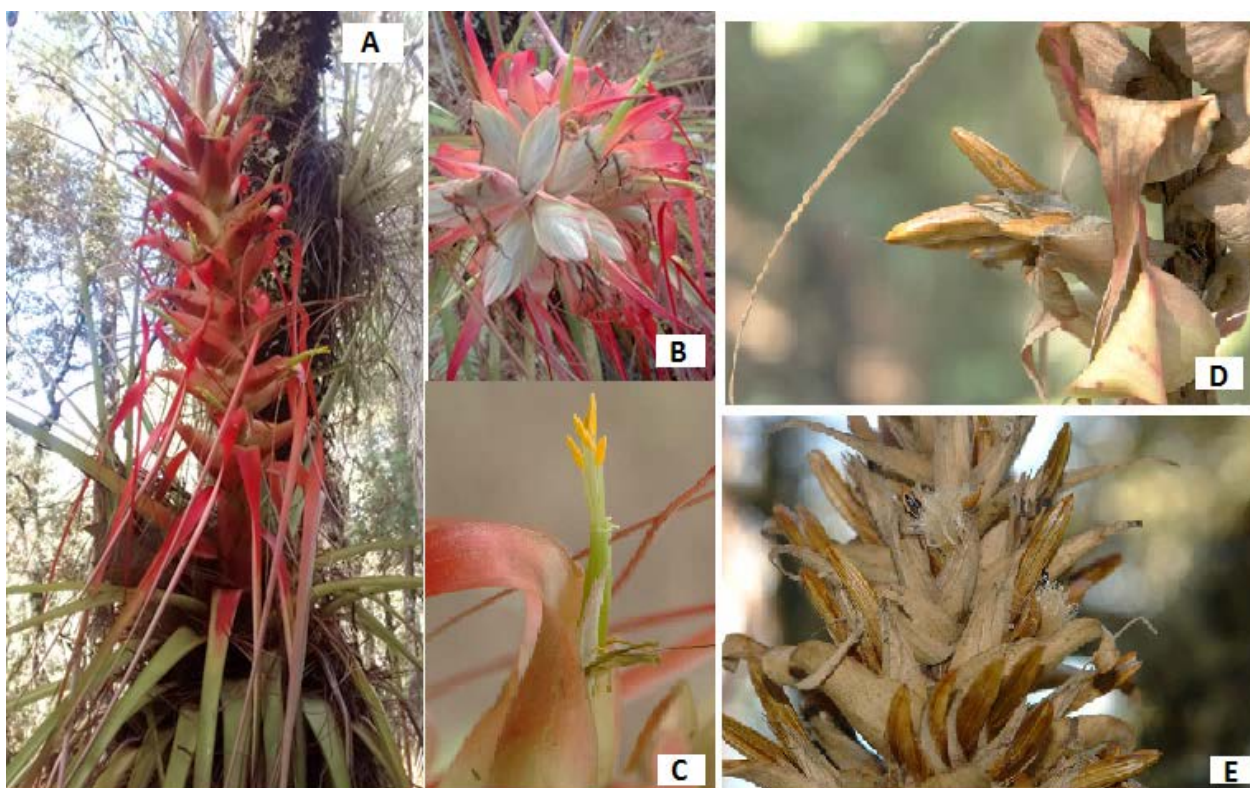
Las estructuras poblacionales de tipo I o “dinámicas”, son aquellas que se caracterizan por la presencia de una alta proporción de individuos de etapas tempranas: plántulas, infantiles y juveniles. Las estructuras de tipo II o “estables”, son aquellas en las cuales se observa una alta proporción de individuos en etapas intermedias, como juveniles y adultos. Por último, las estructuras tipo III o “senescentes”, están dominadas por individuos adultos y no se presentan evidencias de un reclutamiento activo, por lo que se espera observar este tipo de estructura en poblaciones que están decreciendo.

En una metapoblación, la presencia de poblaciones locales con estructuras poblacionales diferentes se puede tomar como un indicio de la existencia de asincronía demográfica entre poblaciones. Esta característica es muy importante para que se pueda considerar la existencia de una metapoblación, pues si hay asincronía demográfica las probabilidades de extinción entre poblaciones serán diferentes (Levins, 1969; Hanski, 1999; Valverde y Bernal, 2010).

## 4. SISTEMA DE ESTUDIO

### 4.1 Especie de estudio

*Tillandsia carlos-hankii* es una bromelia epífita de tipo tanque, endémica del estado de Oaxaca, crece en los bosques de pino-encino de la Cañada, Mixteca, Sierra sur y norte, en elevaciones entre 1900 y 2900 m s.n.m. Actualmente esta especie se considera como amenazada (A) en la NOM-SEMARNAT-059-2010 (SEMARNAT, 2010). Esta especie es una planta monocárpica, con un sistema de cruzamiento mixto y sin reproducción vegetativa (Smith y Downs, 1977; Espejo-Serna *et al.*, 2004). Presenta un síndrome de polinización por troquilofilia (polinización por colibríes) (Fernández-Ríos, 2012) y una dispersión anemócora (por viento).



**Figura 4.1.** A) Ejemplar adulto de *Tillandsia carlos-hankii* con inflorescencia de, B) brácteas florales, C) flor, D) cápsulas maduras y E) cápsulas abiertas. Fotografías tomadas del laboratorio de epífitas CIIDIR-Oaxaca.

Morfológicamente, *T. carlos-hankii* presenta las siguientes características: eje floral entre 57 y 70 cm (Figura 4.1), hojas rígidas y dispuestas en roseta densa (tanque) que puede almacenar hasta 1400 ml de agua (Franco, 2008), escapo robusto y con brácteas imbricadas de color verde en la parte baja y rojas en el tercio superior, inflorescencia densa y angostamente cilíndrica, con brácteas primarias inferiores que exceden en tamaño a las superiores, vainas foliares largamente ovadas, pardas

oscuras, lustrosas, laminas foliares de hasta 1.5 cm de ancho, espigas cortas y estipitadas con pedúnculo de 0.6 mm de largo. Las brácteas florales son triangulares miden ca.  $2.5 \times 1.2$  cm, y están densamente lepidotas. Las flores están dispuestas en espigas y presentan sépalos lanceolados y pétalos tubulares verde pálido de 5.2 a 5.7 cm de largo. Los frutos son capsulares con semillas de apéndices plumosos (Smith y Downs, 1977; Espejo-Serna *et al.*, 2004; López- Ferrari y Espejo-Serna, 2007).

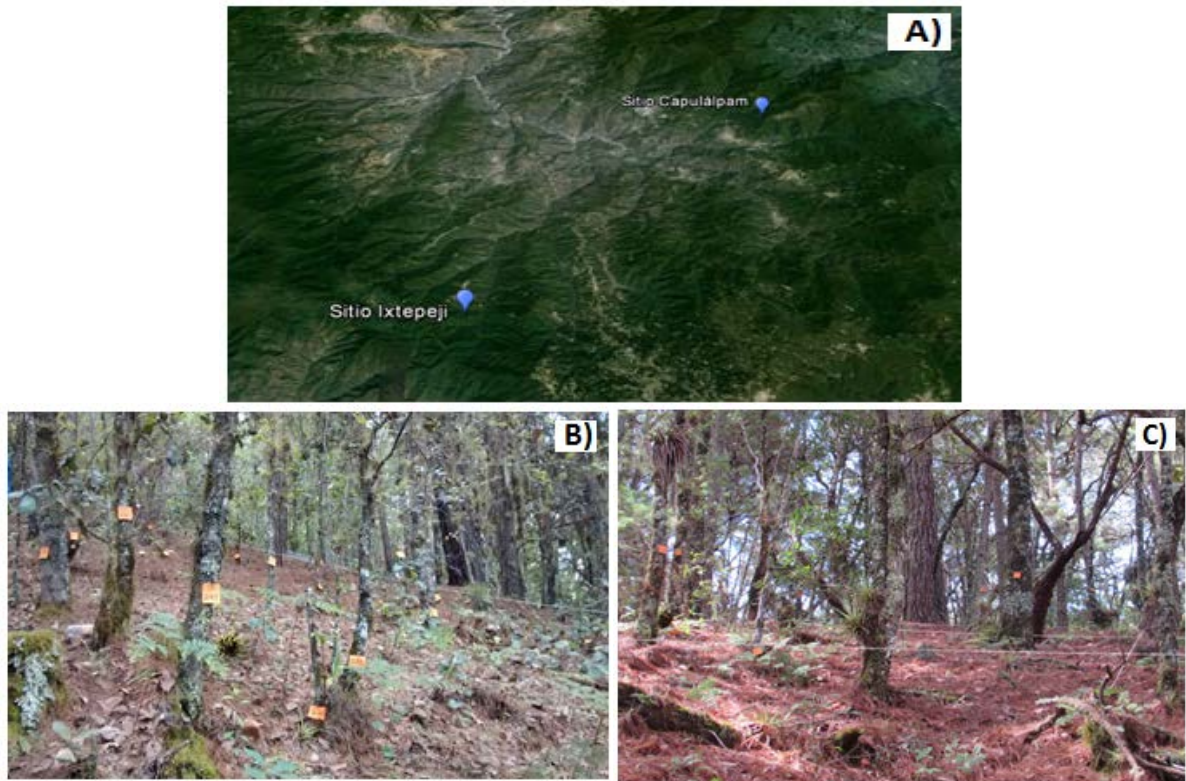
## 4.2 Sitios de estudio

Esta descripción de los sitios de estudio se tomó de datos ya existentes en diferentes fuentes de información. Sin embargo, parte de este estudio estuvo enfocado a la descripción de ambos sitios con respecto a la estructura y composición de su comunidad arbórea (Referirse al Capítulo 6 de Resultados, apartado 6.1).

### *Sitio de Ixtepeji*

En este sitio se encuentra ubicado el paraje denominado “Los Troncos” en las coordenadas  $17^{\circ} 19' 1.92''$  N y  $96^{\circ} 33' 58.99''$  O a una altitud de 2460 m s.n.m. La ladera en la que se trabajó está orientada hacia el NE (Fig. 4.2). El tipo de clima predominante es templado subhúmedo con lluvias en verano C (w). La temperatura media anual es de  $14.6^{\circ}\text{C}$  y la precipitación media anual de 1000 mm (UNIATMOS, 2016). Los tipos de suelo predominantes en el área son Cambisol (69.62 %), Luvisol (14.69 %), Acrisol (10.20 %), Vertisol (3.67 %) y Leptosol (1.82 %) (INEGI, 2015). El tipo de vegetación en esta zona es un bosque de pino-encino y las especies dominantes son: *Quercus obtusata* Bonpl., *Q. castanea* Neé., *Q. conzattii* Trel, *Q. crassifolia* Humb., *Q. aff. laurina* Humb., *Q. depressa* Bonpl., *Q. rugosa* Neé., *Q. liebmannii* Oersted, *Pinus teocote* Schiede ex Schltdl., *P. patula* Schltdl. et Cham. y *Arbutus xalapensis* Kunth. (Zacarías-Eslava y del Castillo, 2010). La comunidad de epífitas vasculares en este piso altitudinal está representada por *Tillandsia carlos-hankii* Matuda, *T. prodigiosa* (Lem.) Baker, *T. macdougallii* L.B. Sm., *T. violacea* Baker, *Peperomia aff. galioides* Kunth., *Pleopeltis polylepis* (Roemer ex Kunze) T. Moore, y *Polypodium madrense* J. Sm. (Victoria, 2009).





**Figura 4.2.** A) Localización de los sitios de estudio, e imágenes del aspecto general de los sitios de B) Ixtepeji y C) Capulálpam, en la Sierra Norte de Oaxaca.

#### *Sitio de Capulálpam de Méndez*

En este sitio se encuentra el paraje denominado “Rutunu” en las coordenadas 17°19′11.49" N y 96°25′38.76" O, a una altitud de 2460 m s.n.m. La ladera en la que se llevó a cabo el muestreo da hacia el NO (Figura 4.2). El tipo de clima predominante es templado subhúmedo con lluvias abundantes en verano C (w<sup>2</sup>) w big. La temperatura y precipitación media anuales son de 15.85°C y 998 mm, respectivamente (UNIATMOS, 2016). Los tipos de suelo predominantes son los Cambisoles (62.11 %), Acrisoles (19.28 %) y Luvisoles (18.61 %) (INEGI, 2015). La vegetación también es un bosque de pino-encino, que en esta zona incluye las siguientes especies: *Quercus laurina*, *Q. rugosa*, *Q. crassifolia*, *Pinus pseudostrobus* Lindl., *P. ayacahuite* Ehren, *P. oaxacana* Mirov., *P. teocote*, *Alnus* spp. y *Arbutus xalapensis* (Santiago, 2009). La comunidad de bromelias epífitas en este sitio está representada por *Tillandsia carlos-hankii*, *T. prodigiosa*, *T. oaxacana* L. B. Sm., *T. violaceae*, *T. carlos-hankii* Matuda, *T. achyroctachys* E. Morr. ex Baker, *T. bourgaei* Baker, *T. calothyrsus* Mez, y *Catopsis compacta* Mez (Figueroa y Guzmán, 2005).



## 5. MÉTODOS

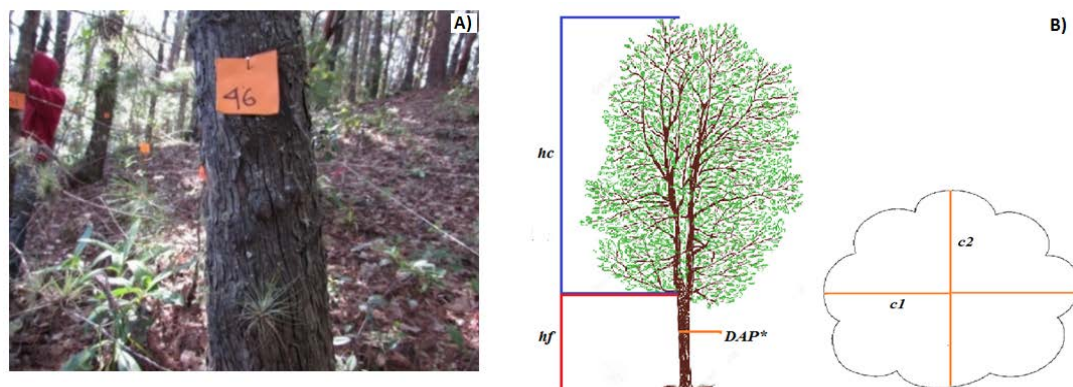
### 5.1 Descripción y análisis de la comunidad arbórea

El propósito de esta actividad fue evaluar el área colonizable para la epífita y conocer las preferencias de hospederos (Bernal *et al.*, 2005; Vergara-Torres *et al.*, 2010).

En cada uno de los sitios se ubicó una parcela de 0.1 ha (100 m x 10 m). A todos los árboles establecidos dentro de la parcela se les colocó una etiqueta de plástico con una numeración seriada y a cada árbol se le tomaron diferentes medidas morfométricas (Cuadro y Figura 5.1). Se construyó una base de datos y para cada individuo se calculó el área basal, el volumen de fuste limpio y el volumen de la copa (Cuadro 5.2).

**Cuadro 5.1.** Medidas morfométricas tomadas a cada uno de los árboles en los sitios de Ixtepeji y de Capulálpam.

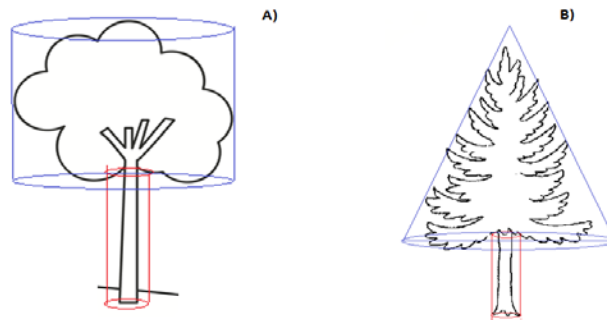
MEDICIÓN	DESCRIPCIÓN
Diámetro a la altura del pecho ( <i>DAP</i> )	De la base del tronco a 1.30 m de altura; en árboles pequeños se midió el diámetro a la altura de la mitad de su tronco ( <i>d</i> )
Altura de fuste limpio ( <i>hf</i> )	Distancia de la base del tronco a la primera ramificación
Altura de copa ( <i>hc</i> )	Distancia de la primera ramificación a la punta del árbol
Diámetros de copa	<i>c1</i> = longitud máxima <i>c2</i> = longitud perpendicular a <i>c1</i>



**Figura 5.1** A) Fotografía de un árbol etiquetado y B) esquema de las medidas tomadas a cada árbol en los sitios Ixtepeji y Capulálpam.

**Cuadro 5.2.** Cálculos y ecuaciones empleadas para calcular el área basal, volumen de fuste limpio y volumen de la copa para cada una de las especies arbóreas muestreadas.

CÁLCULO	ECUACIÓN
<i>Área basal (cm<sup>2</sup>)</i>	$AB = \pi \left(\frac{DAP}{2}\right)^2$
<i>Volumen del fuste limpio (m<sup>3</sup>)</i> Se utilizó la ecuación para calcular el volumen de un cilindro (Figura 3.2).	$VFL = \pi \left(\frac{DAP}{2}\right)^2 * hf$ <i>hf</i> = altura de la base del tronco a la primera ramificación del árbol
<i>Volumen de la copa (m<sup>3</sup>)</i> Para calcular los volúmenes de <i>Quercus</i> , <i>Rapanea</i> y <i>Arbutus</i> se usó la ecuación de un cilindro (VC) y para <i>Pinus</i> la de un cono con fondo elipsoidal (VCE) (Figura 3.2).	$VC = \pi \left(\frac{c1}{2} * \frac{c2}{2}\right)^2 * hc$ $VCE = \frac{\pi \left(\frac{c1}{2} * \frac{c2}{2}\right)^2 * hc}{3}$ <i>hc</i> = altura de la base de la copa a la punta



**Figura 5.2** Elementos de la forma de los árboles que se tomaron en cuenta para estimar su volumen. El volumen de la copa se estimó como un cilindro en las especies de latifoliadas (A) y como un cono con base elipsoidal en las coníferas (B).

Para conocer la estructura de la comunidad arbórea se calcularon la frecuencia relativa (FR), el área basal relativa (ABR), el volumen relativo (VR) y el valor de importancia relativo (VIR), **para cada una de las especies de árboles.**

*Frecuencia relativa:* Es la frecuencia de una especie (*i*), dada como su proporción con respecto a la suma de las frecuencias de todos los individuos de todas las especies, como se muestra en la siguiente ecuación:

$$FR_i = \frac{f_i}{\Sigma f} * 100$$

*Área basal relativa:* Es el área basal de una especie (*i*), dada como su proporción con respecto a la suma de las áreas basales de todos los individuos de todas las especies, como se muestra en la siguiente ecuación:

$$ABR_i = \frac{abi}{\Sigma ab} * 100$$

*Volumen de la copa relativa*: Es volumen de la copa de una especie (*i*), dada como su proporción con respecto a la suma de los volúmenes de copa de todos los individuos de todas las especies, como se muestra en la siguiente ecuación:

$$VCR_i = \frac{vci}{\sum vc} * 100$$

*Valor de importancia relativo (VIR)*: En este estudio, calculamos el VIR de cada especie como la suma de su frecuencia relativa, su área basal relativa y su volumen de copa relativo. El resultado de esta suma da valores entre 0 y 300, lo cual complica su interpretación por lo que es recomendable dividir el VIR entre 3, para que los valores oscilen entre 0 y 100 (Pereki *et al.*, 2013). El índice de valor de importancia relativo (o porcentaje de importancia, en este caso) permite determinar la dominancia de las especies y el grado de heterogeneidad en la comunidad (Agarwal, 2008).

$$VIR = (FR_i + ABR_i + VCR_i) / 3$$

*Riqueza específica*: número de especies encontradas en el área de estudio.

*Diversidad*: se utilizó en índice de Shannon-Wiener (Shannon y Weaver, 1949) porque refleja la heterogeneidad de una comunidad con base al número de especies (riqueza) y al su abundancia relativa. Además, tiene una mayor sensibilidad a las alteraciones en la abundancia de las especie de menor densidad, también denominadas como raras.

$$H' = -\sum_{i=1}^S (p_i) (\ln p_i)$$

Dónde:

$H'$  = Diversidad de especies

$S$  = Número de especies

$p_i$  = proporción de individuos den el total de la muestra que pertenecen a la especie  $i$

$\ln$  = logaritmo natural

*Dominancia*: se utilizó el índice de Simpson (1949) que manifiesta la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie (Moreno, 2001).

$$D_{Si} = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

Dónde:

$p_i$  = proporción de individuos den el total de la muestra que pertenecen a la especie  $i$

*Densidad*: número de individuos por unidad de área.

## 5.2 Selección de hábitat por *Tillandsia carlos-hankii*

Para determinar la preferencia de las epífitas por sus hospederos se han utilizado diferentes métodos. Uno de ellos se basa en tasa de ocupación (*i. e.* presencia/ausencia de la epífita en los árboles). Sin embargo, esta preferencia puede estar determinada por factores como la edad, el área del árbol, el tamaño de los forofitos, la especie, entre otros. Bernal, *et al.* (2005) observaron que el hábitat disponible para las epífitas no es un ambiente binario (forofitos colonizables y no colonizables), sino más bien los forofitos forman un gradiente en el que algunos son más adecuados que otros para el establecimiento de las poblaciones locales de la epífita.

Otro método es determinando la abundancia de la epífita sobre diferentes especies de forofitos, pero en este generalmente no se toma en cuenta la abundancia relativa ni el tamaño de las distintas especies de forofitos (excepto en Bernal *et al.*, 2005, Bernal-Basavilbazo, 2006 y Vergara-Torres *et al.*, 2010).

En este estudio, la preferencia de hospedero se evaluó utilizando dos métodos: a) el porcentaje de árboles de cada especie que estaban colonizados por *T. carlos-hankii* tomando en cuenta el volumen del forofito (según Bernal *et al.*, 2005); y b) determinando la abundancia de *T. carlos-hankii* sobre los diferentes hospederos comparando con la abundancia esperada de *T. carlos-hankii* en términos de la frecuencia relativa, el área basal y el volumen de copa de las diferentes especies de forofitos (según Bernal *et al.*, 2005 y Vergara-Torres *et al.*, 2010).

### *Preferencia de hospedero en función del estado (colonizado vs no colonizado)*

En cada sitio se hizo una categorización de los árboles según su volumen total, usando la regla de Sturges (Anexo I), luego se determinó el porcentaje de árboles colonizados y no colonizados por categoría de volumen. Cuando se compararon los dos sitios Ixtepeji y Capulálpam, sólo se tomaron en cuenta las especies de forofito comunes en ambos (*i.e.* *Q. rugosa*, *Q. laurina*, *P. teocote* y *R. juergensenii*).

### *Preferencia de hospedero en función de la abundancia de T. carlos-hankii*

Se contó el número de individuos de *T. carlos-hankii* (abundancia) sobre cada uno de los árboles colonizados para calcular el número total de individuos presentes en cada sitio, así como las abundancias de cada especie de forofito.

Mediante una prueba de  $\chi^2$  se evaluó si la distribución de los individuos de *T. carlos-hankii* depende de la disponibilidad de los forofitos (i.e., según su frecuencia relativa, su volumen de fuste y su volumen de copa, por especie de forofito), o bien, si existe alguna preferencia por ciertas especies de forofito.

Las frecuencias observadas de *T. carlos-hankii* sobre cada especie de forofito fueron calculadas a partir de los valores de abundancia, mientras que las frecuencias esperadas se obtuvieron a partir de la frecuencia relativa, área basal relativa, volumen de copa relativo y VIR de cada especie de forofito de acuerdo a Bernal *et al.* (2005) y Vergara-Torres *et al.* (2010) (Anexo II).

Se realizó un análisis de residuos de Haberman (1973) para evaluar si efectivamente hubo una preferencia hacia ciertas especies de forofito (Cuadro 5.3) utilizando la siguiente ecuación:

$$\text{Residuos de Haberman} = \frac{\text{frecuencia observada} - \text{frecuencia esperada}}{\text{frecuencia esperada}^{0.5}}$$

Cuando los residuos son mayores a 2.6 y menores a -2.6 se considera que la diferencia entre la abundancia observada y la esperada es estadísticamente significativa ( $P < 0.05$ ). Así, si los residuos tienen valores positivos y mayores que 2.6, entonces existe una fuerte preferencia de hospedero; si los residuos tienen valores negativos y son menores a 2.6, entonces hay un fuerte rechazo de los hospederos considerados; si los residuos están entre 2.6 y -2.6, entonces la distribución de *T. carlos-hankii* sobre un hospedero no difiere a la que se esperaría por azar. Cabe aclarar que en este estudio para evitar que se cometiera un error estadístico de tipo I, se realizó la corrección de Bonferroni (MacDonald y Gardner, 2000) de tal manera que en lugar de utilizar el valor crítico de  $z$  de 1.96, éste se ajustó a 2.6, correspondiente a una  $P = 0.0125$  ( $\alpha$  de cada comparación =  $\alpha$  general / número de comparaciones; en este caso  $P = 0.05/4 = 0.0125$ ).

**Cuadro 5.3.** Guía para interpretar los análisis de residuos en la determinación de la preferencia de forofito de *T. carlos-hankii*.

<b>Forofito</b>	<b>Abundancia de <i>T. carlos-hankii</i></b>	<b>Residuos de Haberman</b>
Preferente	Mayor que la esperada por azar	> 2.6
Limitante	Menor que la esperada por azar	<-2.6
Neutral	Igual que la esperada por azar	entre -2.6 y 2.6

### 5.3 Efecto del forofito sobre la estructura poblacional de *Tillandsia carlos-hankii*






Si hay diferencias entre forofitos y unos preferidos mientras que otro no, esto podría reflejarse en los parámetros demográficos (mortalidad, fecundidad y crecimiento) de *T. carlos-hankii* establecidas sobre distintos forofitos. Esto a su vez, reflejaría la existencia de estructuras poblacionales distintas.

Para conocer si hay variaciones en las estructuras poblacionales de *T. carlos-hankii* sobre diferentes forofitos, se llevó a cabo un censo de todos los individuos de *T. carlos-hankii* en la parcela de 0.1 ha. mencionada con anterioridad. En cada población local (i.e. árbol colonizado) se contabilizaron los individuos por categorías (Cuadro 5.4). Se utilizó la misma categorización en ambos sitios, ya que no se encontraron diferencias en el tamaño a la primera reproducción entre sitios ( $t = -1.68$ ,  $P > 0.05$ ).

Una vez descritas las estructuras poblacionales sobre cada especie de hospedero y en cada sitio, se les clasificó según Landi y Agiolini (2011) como:

- Estructuras de tipo I o dinámicas, constituidas por una alta proporción de individuos en las etapas tempranas: plántulas, infantiles y juveniles.
- Estructuras de tipo II o estables, donde se observa una mayor proporción de individuos de las etapas de juvenil y de adultos jóvenes.
- Estructuras de tipo III o senescentes, las cuales están dominadas por individuos adultos y no existe evidencia de reclutamiento.

**Cuadro 5.4.** Categorías de tamaño o estadios de *T. carlos-hankii* con base en la altura de la planta (cm).

<b>Plántula</b> 0.1-0.5 cm	<b>Infantil</b> 0.6-5.0 cm	<b>Juvenil</b> 5.1-14.3 cm	<b>Adulto 1</b> 14.4-30.1 cm	<b>Adulto 2</b> >30.1 cm
				

Las estructuras poblacionales de *T. carlos-hankii* por especie de forofito entre los dos sitios sólo fueron comparadas tomando en cuenta las especies de hospederos presentes en ambos sitios: *Quercus rugosa*, *Q. laurina*, *Pinus teocote* y *Rapanea juergensenii*.

La existencia de diferencias significativas en la abundancia por categoría de tamaño de la epífita entre especies de forofito dentro y entre sitios fueron evaluadas mediante un ANOVA y pruebas de Tukey ( $P \leq 0.05$ ). Todos los análisis se hicieron con el paquete estadístico SAS (SAS, 1999)

## 6. RESULTADOS

La riqueza específica de árboles tanto en Ixtepeji como en Capulálpam fue de 8 especies. En Ixtepeji la diversidad de árboles ( $H' = 1.4$ ) fue menor que en Capulálpam ( $H' = 1.8$ ), no hubo diferencias significativas entre ellas ( $t = -5.92$ ,  $P > 0.05$ ). La dominancia en Ixtepeji ( $D_{Si} = 0.28$ ) fue significativamente mayor que en Capulálpam ( $D_{Si} = 0.21$ ) ( $t = 4.36$ ,  $P < 0.05$ ).

### 6.1 Descripción y análisis de la comunidad arbórea

La densidad de árboles en Ixtepeji fue de 405 individuos/0.1 ha, mientras que, Capulálpam fue de 194 individuos/0.1 ha. Las especies dominantes en Ixtepeji fueron *Quercus rugosa*, *Q. laurina* y *Pinus teocote*; en el sitio de Capulálpam éstas fueron *P. teocote*, *Rapanea juergensenii* y *Q. rugosa*. El área basal y volumen de copa registraron valores mayores en Capulálpam que en Ixtepeji (Cuadro 6.1). Es decir, Capulálpam presentó árboles más grandes, pero con una menor densidad que en Ixtepeji.

**Cuadro 6.1** Resumen de los resultados del análisis de la comunidad arbórea de los dos sitios. *F*= Frecuencia, *FR*= Frecuencia relativa, *AB*= Área basal, *ABR*= Área basal relativa, *VC*= Volumen de copa, *VRC*= Volumen relativo de copa y *VIR*= Valor de importancia relativo. Los valores asociados a cada especie representa la suma de los valores de todos los individuos de esa especie (cuyo número está en la columna *F*).

ESPECIE ARBÓREA	<i>F</i>	<i>FR</i>	<i>AB</i> (cm <sup>2</sup> )	<i>ABR</i> (%)	<i>VC</i> (m <sup>3</sup> )	<i>VRC</i> (%)	<i>VIR</i>
<u>Sitio Ixtepeji</u>							
<i>Quercus rugosa</i>	<b>113</b>	<b>27.90</b>	<b>8222.65</b>	<b>21.62</b>	<b>3704.88</b>	<b>37.17</b>	<b>28.90</b>
<i>Quercus laurina</i>	<b>83</b>	<b>20.49</b>	5907.07	15.53	<b>2366.86</b>	<b>23.74</b>	<b>19.92</b>
<i>Rapanea juergensenii</i>	<b>157</b>	<b>38.77</b>	2245.77	5.90	257.93	2.58	<b>15.75</b>
<i>Pinus pseudostrobus</i>	3	0.74	<b>10997.56</b>	<b>28.91</b>	1307.75	13.12	14.26
<i>Pinus teocote</i>	43	10.62	<b>6718.76</b>	<b>17.66</b>	<b>1417.29</b>	<b>14.22</b>	14.17
<i>Arbutus xalapensis</i>	4	0.99	3711.25	9.75	829.53	8.32	6.36
<i>Alnus</i> spp.	1	0.25	224.31	0.59	82.97	0.83	0.56
<i>Litsea glaucescens</i>	1	0.25	1.76	0.005	0	0	0.08
<u>Sitio Capulálpam</u>							
<i>Pinus teocote</i>	<b>51</b>	<b>26.29</b>	<b>29868.70</b>	<b>48.52</b>	<b>3453.11</b>	<b>32.74</b>	<b>42.66</b>
<i>Quercus rugosa</i>	<b>34</b>	<b>17.53</b>	<b>18982.25</b>	<b>30.83</b>	<b>4311.42</b>	<b>40.88</b>	<b>17.63</b>
<i>Arbutus xalapensis</i>	9	4.64	<b>6483.11</b>	<b>10.53</b>	<b>1446.80</b>	<b>13.72</b>	<b>12.48</b>
<i>Rapanea juergensenii</i>	<b>58</b>	<b>29.90</b>	135.29	0.22	117.97	1.116	10.46
<i>Quercus laurina</i>	15	7.73	3578.31	5.81	1070.24	10.14	10.01
<i>Pinus ayacahuite</i>	7	3.61	2471.33	4.01	126.00	1.19	3.19
<i>Prunus serotina</i>	16	8.25	38.93	0.06	19.61	0.18	2.87
<i>Litsea glaucescens</i>	4	2.06	2.01	0.003	0	0	0.69

\*Los tres valores más altos para cada variable se presentan en negritas.



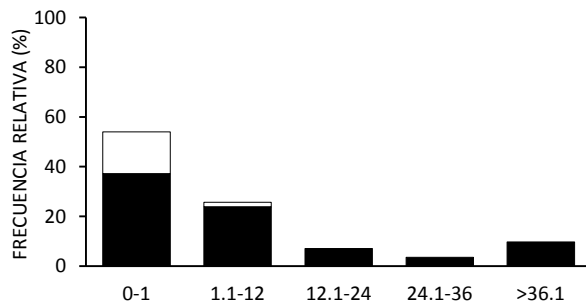
En Ixtepeji las especies con mayores valores  $F$  y  $VIR$  fueron *Quercus rugosa*, *Q. laurina* y *Rapanea juergensenii*; mientras que *Pinus pseudostrobus*, *Q. rugosa* y *P. teocote* tuvieron la mayor área basal, y *Q. rugosa*, *Q. laurina* y *P. teocote* mostraron los valores más altos de volumen de copa (Cuadro 6.1). En cambio, en Capulálpam las especies con mayor frecuencia fueron *R. juergensenii*, *P. teocote* y *Q. rugosa*, mientras que *P. teocote*, *Q. rugosa* y *A. xalapensis* tuvieron los valores más altos de área basal, volumen de copa y  $VIR$  (Cuadro 6.1).

## 6.2 Selección de hábitat por *Tillandsia carlos-hankii*

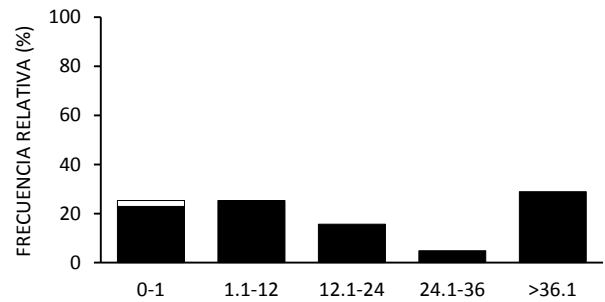
*Preferencia de hospedero en función del estado (colonizado vs no colonizado)*

En Ixtepeji en todas las categorías de volumen total se encontraron árboles colonizados por *T. carlos-hankii*, aunque hubo preferencia hacia árboles de volúmenes grandes (Figura 6.1).

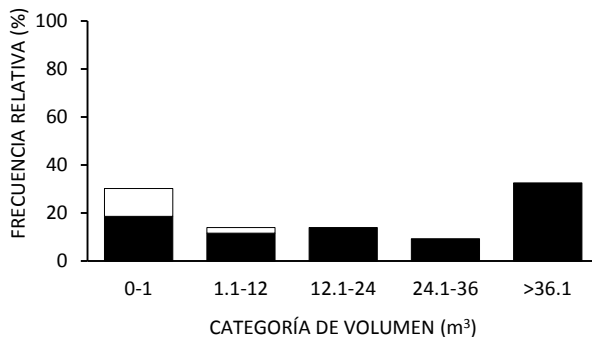
a) *Quercus rugosa*



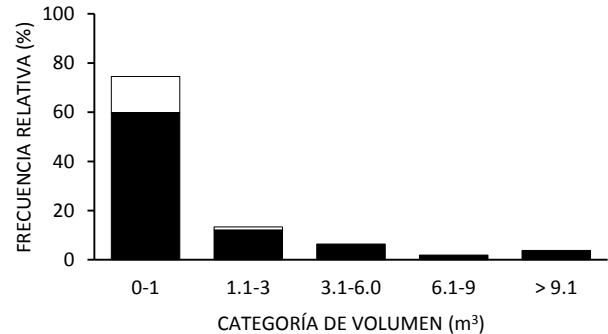
b) *Quercus laurina*



c) *Pinus teocote*



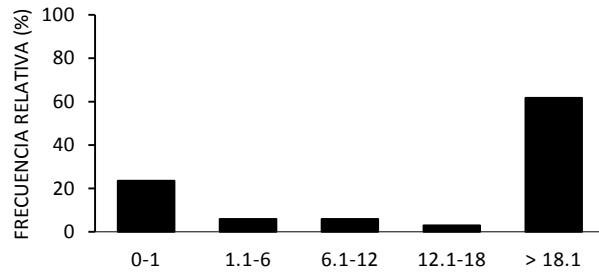
d) *Rapanea juergensenii*



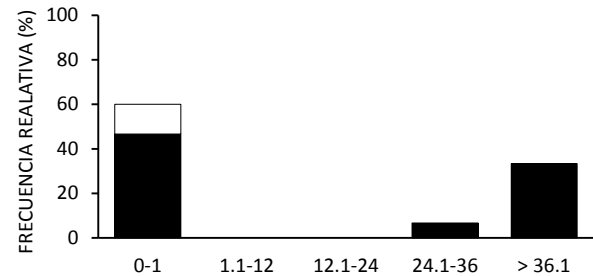
**Figura 6.1.** Selección de diferentes volúmenes de forofito (m³) por los individuos de *Tillandsia carlos-hankii* en cuatro especies arbóreas en el **sitio de Ixtepeji**. La parte oscura indica la frecuencia de individuos colonizados y la clara la frecuencia de individuos no colonizados por *T. carlos-hankii*.

En Capulálpam la colonización de árboles dependió más de la especie de forofito, entre los árboles de menor volumen total. Por ejemplo, en todas las categorías de *Q. rugosa* hubo un porcentaje de colonización del 100 %, en tanto que para *R. juergensenii* la mayoría de individuos con volumen menor a 2 m<sup>3</sup> no fueron colonizados (Figura 6.2).

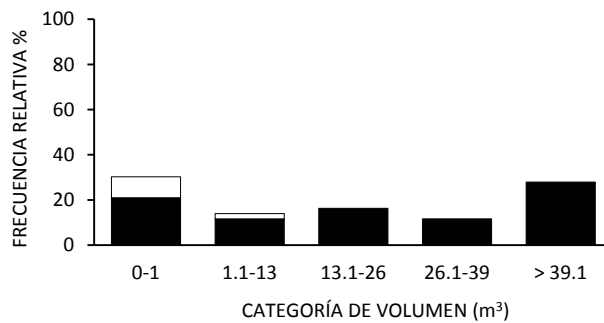
a) *Quercus rugosa*



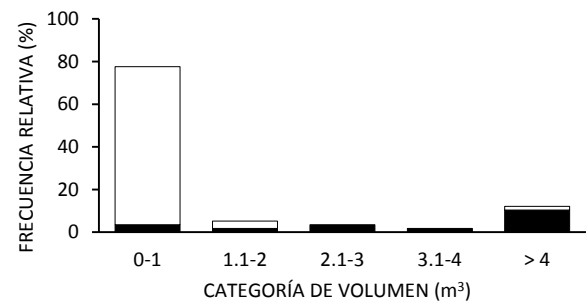
b) *Quercus laurina*



c) *Pinus teocote*



d) *Rapanea juergensenii*



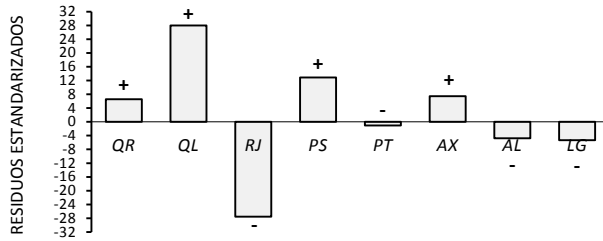
**Figura 6.2** Selección por *Tillandsia carlos-hankii* de diferentes volúmenes de forofito (m<sup>3</sup>) en cuatro especies arbóreas en el sitio de Capulálpam. La parte oscura indica la frecuencia de individuos colonizados y la clara la frecuencia de individuos no colonizados por *T. carlos-hankii*.

### Preferencia de hospedero en función de la abundancia

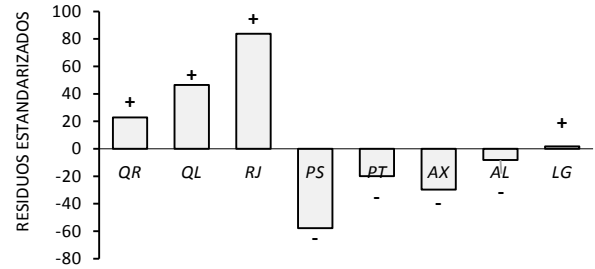
#### Sitio de Ixtepeji

Los 405 árboles pertenecientes a ocho especies de forofito albergaron un total de 13,014 individuos de *T. carlos-hankii* (Anexo II). La distribución de estos individuos depende de otros factores y no del azar considerando la frecuencia relativa ( $\chi^2 = 1807.315$ , *g.l.* = 5,  $P < 0.0001$ ), el área basal relativa ( $\chi^2 = 14307.55$ , *g.l.* = 5,  $P < 0.0001$ ), volumen de copa relativo ( $\chi^2 = 25112.37$ , *g.l.* = 5,  $P < 0.0001$ ) y valor de importancia ( $\chi^2 = 3466.53$ , *g.l.* = 5,  $P < 0.0001$ ) de las diferentes especies de forofitos.

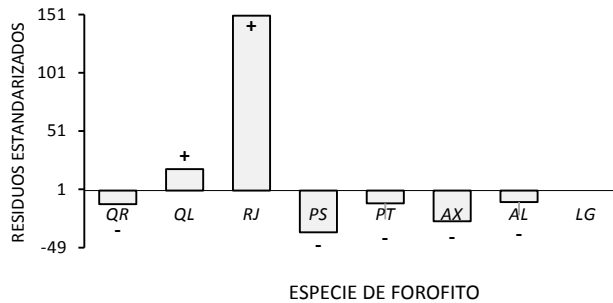
a) Preferencia según la Frecuencia Relativa



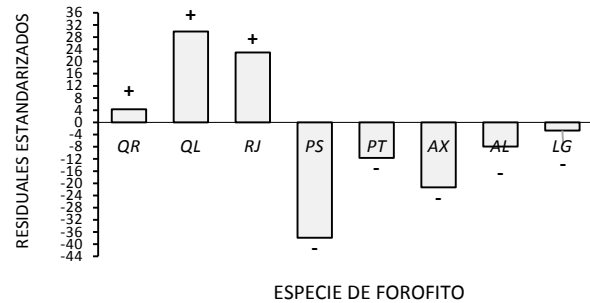
b) Preferencia según el Área Basal Relativa



c) Preferencia según el Volumen de Copa Relativo



d) Preferencia según el VIR



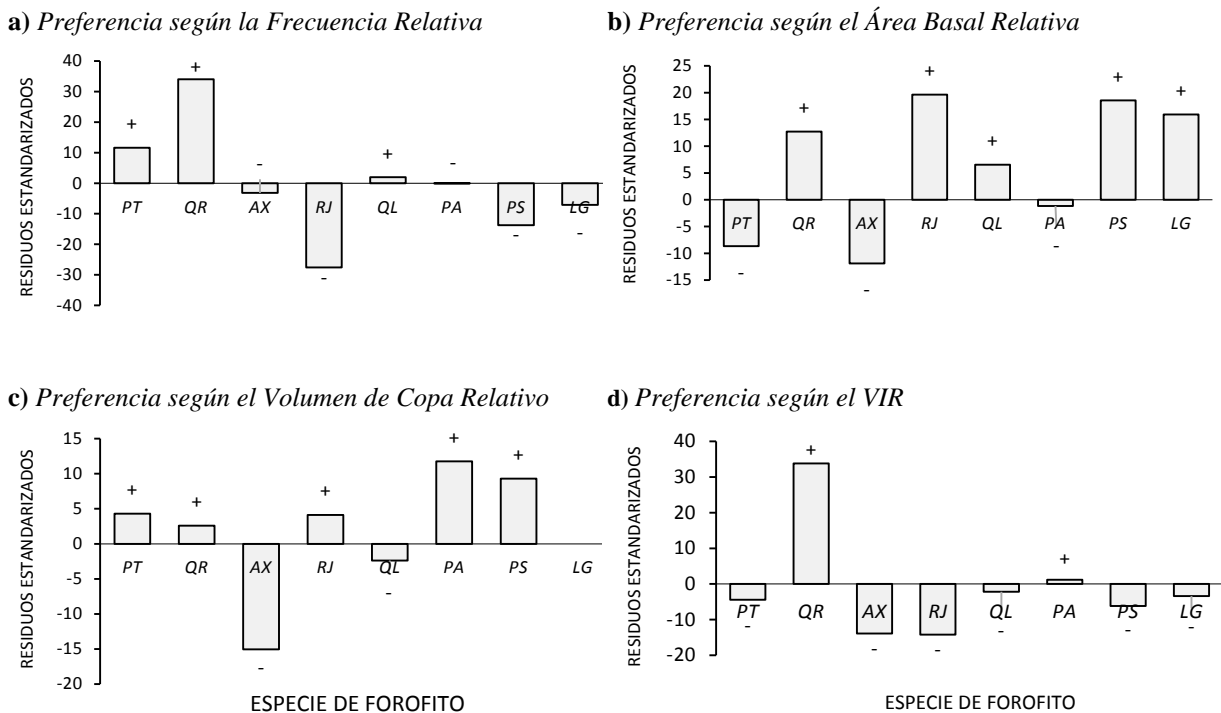
**Figura 6.3.** Residuos estandarizados de Haberman mostrando la dirección de la asociación entre *T. carlos-hankii* y *QL=Quercus rugosa*, *QL=Q. laurina*, *RJ=Rapanea juergensenii*, *PS=Pinus pseudostrobus*, *PT=P. teocote*, *AX=Arbutus xalapensis*, *AL=Alnus spp.* y *LG=Litsea glaucescens* en el sitio de **Ixtepeji** de un bosque templado de la Sierra Norte de Oaxaca, utilizando **a)** la frecuencia relativa, **b)** el área basal relativa, **c)** el volumen de copa relativo y los **d)** VIRs de las especies de forofito. Residuos con valores  $<-2.6$  muestran que la epífita es menos abundante que lo esperado por azar; residuos entre los valores de  $-2.6$  y  $2.6$  que la epífita se distribuye al azar según la disponibilidad de forofitos; y residuos  $>2.6$  muestran que la epífita es más abundante que lo esperado por azar. El signo + indica que hay una significancia positiva y el signo - que hay una significancia negativa.

Las especies preferidas de forofito (i.e. con residuos  $> 2.6$ ,  $P= 0.01$ ), en cuanto a su frecuencia relativa fueron *Quercus rugosa*, *Q. laurina*, *Pinus pseudostrobus* y *Arbutus xalapensis* (Figura 6.3 a); en cuanto al área basal relativa los forofitos preferidos fueron *Q. rugosa*, *Q. laurina* y *R. juergensenii* (Figura 6.3 b); por volumen de copa relativo fueron *Q. laurina* y *R. juergensenii* (Figura 6.3 c), mientras que por VIR fueron *Q. rugosa*, *Q. laurina* y *R. juergensenii* (Figura 6.3 d). Como puede observarse, en casi todos los casos *Q. rugosa*, *Q. laurina* y *R. juergensenii* fueron los forofitos preferidos por *T. carlos-hankii* en el sitio Ixtepeji.

Entre las especies de forofitos que resultaron limitantes para *T. carlos-hankii*, estuvieron *P. teocote*, *P. pseudostrobus*, *A. xalapensis* y *Alnus spp.*; no hubo casos en los que una especie de forofito resultara neutra en cuanto a preferencia por *T. carlos-hankii*.

## Sitio de Capulálpam

Los 194 árboles pertenecientes a ocho especies de forofito albergaron un total de 2,905 individuos de *T. carlos-hankii* (Anexo II). Al igual que en Ixtepeji, la distribución de esos individuos depende de otros factores y no del azar considerando la frecuencias relativa ( $\chi^2 = 2255.11$ , *g.l.* = 7,  $P < 0.0001$ ), el área basal relativa ( $\chi^2 = 808.62$ , *g.l.* = 5,  $P < 0.0001$ ), volumen de copa relativo ( $\chi^2 = 412.85$ , *g.l.* = 5,  $P < 0.0001$ ) y valor de importancia ( $\chi^2 = 1612.62$ , *g.l.* = 7,  $P < 0.0001$ ) de las diferentes especies de forofito.



**Figura 6.4.** Residuos estandarizados de Haberman mostrando la dirección de la asociación entre *T. carlos-hankii* y *QL=Quercus rugosa*, *QL=Q. laurina*, *RJ=Rapanea juergensenii*, *PS=Pinus pseudostrubus*, *PT=P. teocote*, *AX=Arbutus xalapensis*, *AL=Alnus spp.* y *LG=Litsea glaucescens* en el sitio de **Capulálpam** de un bosque templado de la Sierra Norte de Oaxaca, utilizando **a)** la frecuencia relativa, **b)** el área basal relativa, **c)** el volumen de copa relativo y los **d)** VIRs de las especies de forofito. Residuos con valores  $< -2.6$  muestran que la epífita es menos abundante que lo esperado por azar; residuos entre los valores de  $-2.6$  y  $2.6$  que la epífita se distribuye al azar según la disponibilidad de forofitos; y residuos  $> 2.6$  muestran que la epífita es más abundante que lo esperado por azar. El signo + indica que hay una significancia positiva y el signo - que hay una significancia negativa.

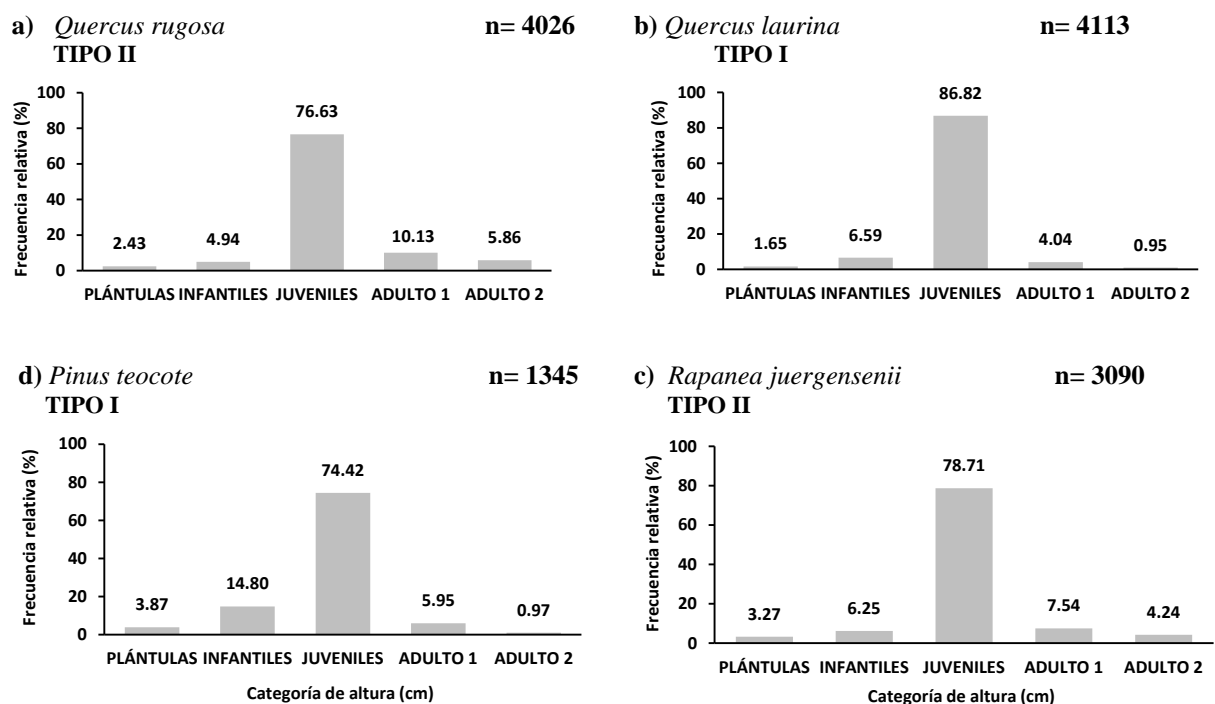
Las especies preferidas de forofito (i.e. con residuos  $> 2.6$ ,  $P = 0.01$ ) en cuanto a su frecuencia relativa fueron *Q. rugosa* y *P. teocote* (Figura 6.4 a); en cuanto al área basal relativa los forofitos preferidos fueron *Q. rugosa*, *R. juergensenii*, *Prunus serotina* y *Litsea glaucescens* (Figura 6.4 b); por volumen de copa relativo fueron *P. teocote*, *Q. rugosa*, *R. juergensenii*, *P. ayacahuite* y *Prunus serotina* (Figura 6.4 c), mientras que por VIR solamente *Q. rugosa* fue preferida (Figura 6.4 d).

Como puede notarse, se observó que *Q. rugosa* fue preferida en todos los casos. Otros forofitos importantes fueron *P. teocote* y *R. juergensenii*. A la vez, en este sitio se observó más variación en cuanto a qué especies resultaron limitantes; sin embargo, puede identificarse claramente a *A. xalapensis* como limitante y, en general, a *P. ayacahuite* y *Q. laurina* como neutras.

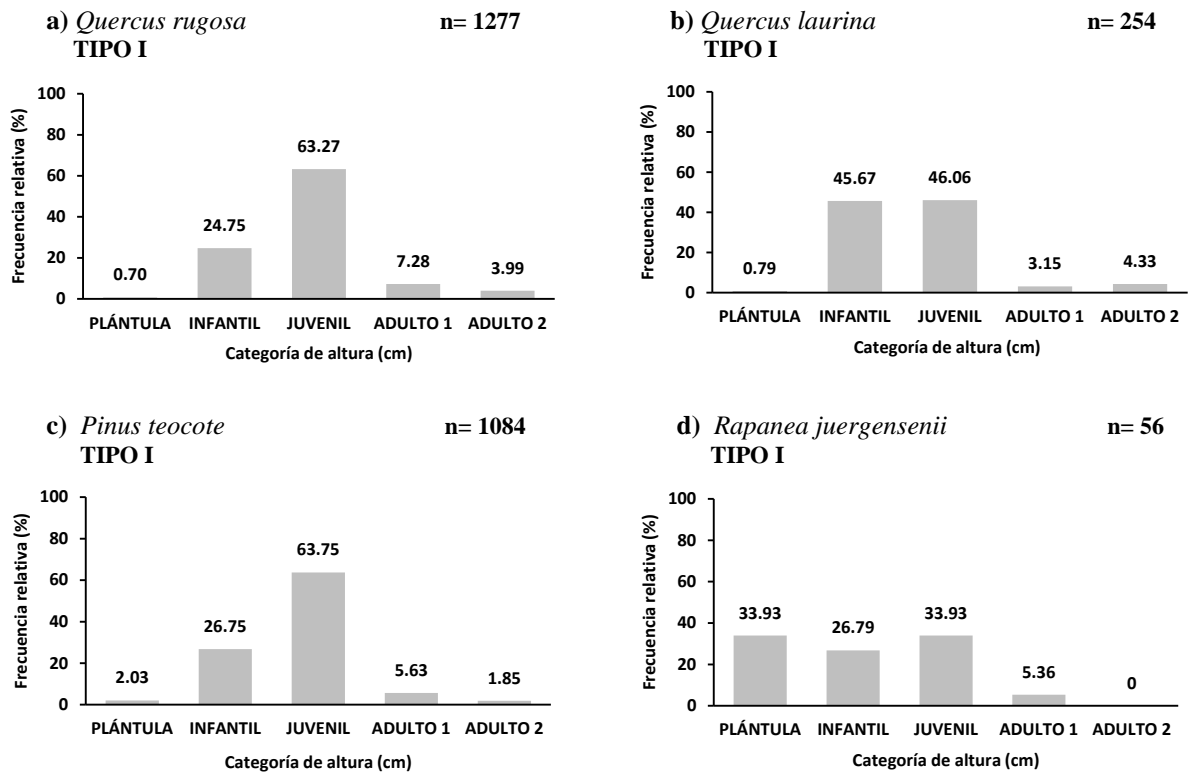
### 6.3 Efecto del forofito sobre la estructura poblacional de *Tillandsia carlos-hankii*.

En Ixtepeji se encontraron estructuras poblacionales dinámicas para las poblaciones de *T. carlos-hankii* establecidas sobre *Q. laurina* y *P. teocote*, pero fueron estructuras estables (tipo II) sobre *Q. rugosa* y *R. juergensenii*. A su vez, en Capulálpam se observaron poblaciones dinámicas (tipo I) en todas las especies de forofito (Figuras 6.5 y 6.6).

El número de individuos por estadio difirieron específicamente en infantiles ( $F_{[1,3]} = 7.45$ ,  $P < 0.001$ ), adultos 1 ( $F_{[1,3]} = 3.25$ ,  $P < 0.05$ ) y adultos 2 ( $F_{[1,3]} = 5.48$ ,  $P < 0.01$ ) sobre *Q. rugosa*; así como en juveniles ( $F_{[1,3]} = 17.81$ ,  $P < 0.001$ ) para *R. juergensenii*. No hubo diferencias entre sitios en la abundancia para el estadio de plántulas ( $F_{[1,3]} = 2.01$ ,  $P > 0.05$ ) en ninguna especie de forofito (Anexo III).



**Figura 6.5.** Estructuras poblacionales de *Tillandsia carlos-hankii* en cuatro especies de forofito en el sitio de Ixtepeji. a) *Quercus rugosa*, b) *Q. laurina*, c) *Pinus teocote* y d) *Rapanea juergensenii*. N= abundancia de *T. carlos-hankii* por especie de forofito.



**Figura 6.6.** Estructuras poblacionales de *Tillandsia carlos-hankii* en cuatro especies de forofito en el sitio de **Capulálpam**. a) *Quercus rugosa*, b) *Q. laurina*, c) *Pinus teocote* y d) *Rapanea juergensenii*. N= abundancia de *T. carlos-hankii* por especie de forofito.

## 7. DISCUSIÓN

La preferencia de forofito por *T. carlos-hankii* se ve afectada por el volumen del mismo, pues a partir de cierto volumen los árboles utilizados por la epífita presentan colonización. A su vez, la probabilidad de que un forofito sea colonizado cuando éste es pequeño depende de la especie. Éste es un patrón que ya se ha observado en otros estudios con especies epífitas, en los que los árboles más grandes (i.e. mayor volumen), que cuentan con mayor área colonizable, pero que además, probablemente son más viejos, por lo que han estado expuestos a más lluvias de semillas (Benzing, 1990), por lo que tienen una mayor probabilidad de colonización (Anderson, 2004; Benavides *et al.*, 2006; Flores-Palacios y García-Franco, 2006; Wagner *et al.*, 2015 Wood *et al.*, 2015).

El hecho de que *T. carlos-hankii* colonice árboles pequeños en menor proporción en comparación con árboles grandes sugiere que éstos son menos eficientes para capturar semillas, pues no presentan características estructurales (con respecto a la cantidad y grosor de sus ramas) que les permitan ser colonizados fácilmente (Schei *et al.*, 2013; Köster *et al.*, 2011; Wagner *et al.*, 2015). Además, se ha observado que los árboles pequeños tienen mayores probabilidades de tener cortezas lisas y delgadas, y por lo tanto carentes de briofitas (Ranius *et al.*, 2009; Sporn *et al.*, 2010). Estas características impiden que las semillas de las epífitas se adhieran firmemente a ellas durante su proceso de dispersión, o si se adhieren, son propensas a que la lluvia se las lave (Benzing, 1978). Por otro lado, las cortezas lisas y delgadas tampoco tienen la capacidad de retener agua, por lo que en ellas no se favorece la germinación de las semillas de epífitas (Castro *et al.*, 1999; Mehltreter *et al.*, 2005). A pesar de esto, aunado a la susceptibilidad de los árboles pequeños de perder ramas los vientos o tormentas, se les considera “peldaños” importantes, que pueden incrementar la probabilidad de colonización entre árboles (Taylor y Burns, 2015).

Si bien el volumen del árbol es importante para la selección de forofito, la identidad taxonómica también es relevante. Por ejemplo, todos los individuos de *Quercus* sp. en ambos sitios se encontraron sistemáticamente con una mayor colonización que el resto de las especies arbóreas (Figuras 6.3 y 6.4). En distintos estudios se ha reportado que varias especies de *Quercus* son buenos hospederos de plantas epífitas, gracias a sus cortezas rugosas que permiten el anclaje de las semillas de las epífitas; además, a diferencia de otras especies de árboles, las cortezas de los *Quercus* tienen una mayor capacidad de retención de agua que puede promover la germinación de las semillas ((Hietz y Hietz-Seifert 1995; Callaway *et al.*, 2002; Wolf, 2005). Asimismo, la arquitectura de los

encinos, producto de su crecimiento simpodial favorece la formación de las horquetas, donde se puede acumular *humus* que retiene humedad y favorece el establecimiento de las epífitas (Benzing, 1990; Woods *et al.*, 2015). De igual forma, los *Quercus* tienen escorrentías foliares y corticales, y una hojarasca más ricas en nutrientes en comparación con otras especies que también son comunes en los bosques en los que se distribuyen (e.g. *Pinus* sp.) (Liu *et al.*, 2001; Pérez-Suárez *et al.*, 2009).

En relación con las especies del género *Pinus* estas no fueron seleccionadas favorablemente como sitios de colonización, pues la abundancia de *T. carlos-hankii* que albergaban era menor que la esperada por azar (Figura 6.3 y 6.4). Esto sugiere que los pinos tienen características que no favorecen el establecimiento de la epífita. Algunas de éstas pueden ser la presencia de sustancias alelopáticas y exudados, como la resina, que puede inhibir la germinación de las semillas de las epífitas (Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Valencia-Díaz *et al.*, 2010); así como una alta fragilidad de las ramas y la naturaleza exfoliante de su corteza, lo que aumente las probabilidades de muerte de las epífitas que se establecen en ellos (Hietz *et al.*, 2002; Mondragón *et al.*, 2015).

En lo que concierne a *Rapanea juergensenii*, ésta no ha sido reportada como forofito preferido en ningún estudio previo, posiblemente porque muchos trabajos se han realizado en selva baja caducifolia, o bien porque sólo se han tomado en cuenta aquellos árboles con DAP's > 3 cm (e.g. los estudios de Vergara-Torres *et al.*, 2010; Flores-Palacios *et al.*, 2015). Como las especies de *Rapanea* se distribuyen preferentemente en ambientes húmedos y además no desarrollan troncos gruesos, es posible que hayan sido excluidas en otros estudios. Pero es importante mencionar, que a pesar de que *R. juergensenii* no presenta un gran tamaño, ni una arquitectura compleja que explique su alta frecuencia de colonización tiene la característica de que ocupa un estrato de menor altura que el estrato arbóreo dominante, lo que le confiere la ventaja que recibe una gran cantidad de semillas por gravedad, provenientes de los forofitos colonizados que le sobrepasan en altura (Benzing, 1990).

Además del tamaño (volumen) y de la identidad del árbol, también las condiciones abióticas (e.g. temperatura, precipitación), tienen un efecto sobre la selección de forofito. La preferencia de forofito en una misma región puede variar espacio-temporalmente debido a que las características de los árboles que potencialmente influyen en el desempeño de la epífita, están moduladas por el microclima (Sanford 1974; Köster *et al.*, 2011; Wagner *et al.*, 2015). Esto se pudo observar al comparar los resultados de los dos sitios de estudio. Por ejemplo, en Ixtepeji *Q. rugosa* y *Q. laurina*



fueron los hospederos preferentes, mientras que en Capulálpam *Q. laurina* fue neutra. Esto pudo deberse a que su corteza no retiene una alta cantidad de agua, lo que en un lugar relativamente más seco la convierte en un forofito poco adecuado, mientras que en un lugar húmedo las condiciones del medio “amortiguan” este efecto y *Q. laurina* se convierte en un buen hospedero. El hábito caducifolio de los encinos también puede ser una desventaja para las epífitas en lugares secos, pues una de las mayores causas de mortalidad en epífitas es la sequía (Mondragón *et al.*, 2004). Sería importante evaluar si *Q. laurina* y *Q. rugosa* difieren en su nivel de caducifoleidad, para evaluar si el tipo de condiciones que ofrece *Q. laurina* en un lugar relativamente más seco la convierten en un hospedero de menor calidad que *Q. rugosa* también en relación con esta característica.

El efecto de las diferencias entre los dos sitios (que suponemos que está relacionada sobre todo con las condiciones ambientales) también se vio reflejada en las estructuras poblacionales locales de *T. carlos-hankii*. En Ixtepeji se presentaron estructuras tipo I y tipo II, en tanto, que en Capulálpam, sólo se presentaron estructuras tipo I. Este comportamiento diferencial entre poblaciones, pudiera ser el resultado de un ambiente más benigno en Ixtepeji, pues hay una mayor densidad de árboles, especialmente de sus hospederos preferentes por lo que existen una mayor cantidad de micrositios idóneos para el establecimiento de *T. carlos-hankii*. Además, el sitio Ixtepeji se encuentra orientado hacia el NE por lo que es más húmedo y frío en comparación con el sitio Capulálpam que se encuentra orientado hacia el NO y que tiene una baja densidad arbórea y con una dominancia de especies limitantes. La presencia de sólo estructuras poblacionales tipo I en Capulálpam puede ser temporal, simplemente debido a un efecto de muestreo, por lo que se sugiere realizar censos anuales en distintos sitios, y de esta manera observar si estas estructuras se mantienen o cambian espacio-temporalmente.

En lo respecta al número de individuos de *T. carlos-hankii* en los diferentes estadios, por especie de forofito, no hubo diferencias significativas en el estadio de plántulas en ninguno de los dos sitios (Anexo III). Se sabe que la principal causa de mortalidad en plántulas e infantiles es la sequía, la cual es un factor importante una vez que ha terminado la temporada de lluvias, entre noviembre y mayo (Castro- Hernández *et al.*, 1999; Mondragón *et al.*, 2004; Winkler *et al.*, 2005). El hecho de que en este trabajo el muestreo se llevó a cabo durante la época de lluvias, quizá determinó que no hubiera una variación en el número de plántulas entre los diferentes forofitos, lo que sugiere que la germinación se da por igual en todos ellos, y las diferencias en las preferencias se establecen en etapas posteriores. A partir de los datos, se puede inferir que un número considerable de plántulas

sobrevive y pasa al estadio de infantiles. Éstos, son abundantes sobre *Q. rugosa* en Ixtepeji, pues ahí la humedad no es una limitante. Quizá ese es el momento en el que se establece la preferencia de forofito.

No se encontraron diferencias en el número de juveniles entre forofito *Q. rugosa*, *Q. laurina* y *P. teocote*. Tal parece que existe “banco” de juveniles, producto de la acumulación de diferentes eventos de reclutamiento. La sobrevivencia de los juveniles seguramente se favorece por la presencia de un tanque ya bien formado, que les permite almacenar agua durante los periodos de lluvia y acelerar el proceso de descomposición de la materia orgánica que se acumula dentro de ellos (Adams y Martin, 1986; Zotz *et al.*, 2001; Inselsbacher *et al.*, 2007). En Capulálpam el número de juveniles fue menor en *R. juergensenii* que en los demás forofitos. Los individuos de *R. juergensenii* son más pequeños en este sitio que en Ixtepeji. Probablemente su crecimiento puede estar limitado por la carencia de nutrientes y la baja disponibilidad de agua en este lugar, lo que no les ha permitido adquirir las características estructurales necesarias para favorecer la supervivencia de los juveniles de *T. carlos-hankii*.

Los adultos 1 y adultos 2 fueron más numerosos en Ixtepeji sobre *Q. rugosa*. Al parecer, tanto el sitio como el hospedero propician buenas condiciones (con respecto a la cantidad de nutrientes y humedad) para la supervivencia y el crecimiento de estos individuos *Q. rugosa* es un árbol más estable arquitectónicamente en comparación con otras especies de árboles, pues tiene ramas gruesas y fuertes que pueden aguantar el peso de las epífitas de mayor tamaño. La calidad nutrimental del sitio también puede influir en el desempeño de las epífitas pues aunque éstas no tengan contacto alguno con el sustrato, se ha observado que su crecimiento es menor en sitios con suelos pobres (Gentry y Dodson, 1987; Boelter *et al.*, 2014; Mondragón *et al.*, 2015). Probablemente este es el caso de Capulálpam, que está dominado por pinos y, por lo tanto, quizá tienen una mayor relación C: N y un pH más ácido que otros tipos de bosque, aunado a una menor tasa de descomposición de la materia orgánica y una consecuente reducción de los procesos de mineralización y de la actividad biológica del suelo, por lo que quizá la disponibilidad de nutrientes es limitada (Schlatter y Otero, 1995; Rivas *et al.*, 2009).

Las diferencias en las estructuras poblacionales de *T. carlos-hankii* entre los distintos hospederos, y entre sitios sugieren que las poblaciones se comportan de manera asincrónica, como resultado de la variación en las tasas vitales (natalidad, supervivencia, crecimiento y fecundidad), las cuales

también difieren según el tamaño del forofito en el que habitan (Valverde y Bernal, 2010). Aunque, en este estudio las estructuras poblacionales permitieron inferir sobre la asincronía de las poblaciones locales de *T. carlos-hankii*, se sugiere realizar censos poblacionales a largo plazo. Además, de explorar el papel que juega la dispersión de semillas entre poblaciones locales, pues este mecanismo tiene un efecto sobre la sincronía o asincronía demográfica de las mismas (Harrison, 1991).

En este estudio se observó que la selección de forofito por *T. carlos-hankii*, al igual que en otras bromelias epífitas, es susceptible a la variación ambiental asociada con las diferencias entre forofitos y con las distintas localidades. Por tanto, las bromelias epífitas son un buen modelo para identificar los posibles efectos del cambio climático a diferentes escalas (local, regional etc.), pues tienen una alta dependencia de la disponibilidad de agua en forma de lluvia, neblina o rocío. Además, gracias a su tamaño pequeño, son fáciles de manejar en el campo y en el laboratorio, y tienen una rápida respuesta fisiológica ante variaciones ambientales (Hsu *et al.*, 2012; Cach-Pérez *et al.*, 2014). Por otro lado, presentan la dificultad de que se establecen en sitios elevados y algunas veces inaccesibles, en el dosel de los bosques, y por lo mismo, algunos de sus procesos demográficos importantes no son fáciles de observar y monitorear.

## 9. BIBLIOGRAFÍA

- Ackerman, J. D., Sabat, A., & Zimmerman, J. K. (1996). Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation. *Oecologia*, 106(2), 192-198.
- Adams III, W. W., & Martin, C. E. (1986). Morphological changes accompanying the transition from juvenile (atmospheric) to adult (tank) forms in the Mexican epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany*, 73(8), 1207-1214.
- Anderson, C. (2004). Does tree height determine epiphyte diversity?. *Selbyana*, 25(1), 101-117.
- Benavides, A. M., Wolf, J. H., & Duivenvoorden, J. F. (2006). Recovery and succession of epiphytes in upper Amazonian fallows. *Journal of Tropical Ecology*, 22(06), 705-717.
- Benton, T. G., Lapsley, C. T., & Beckerman, A. P. (2001). Population synchrony and environmental variation: an experimental demonstration. *Ecology Letters*, 4(3), 236-243.
- Benzing, D. H. (1978). The life history profile of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae) and the rarity of extreme epiphytism among the angiosperms. *Selbyana*, 2(4), 325-337.
- Benzing, D. H. (1981). Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: a hypothesis. *Selbyana*, 5(3-4), 248-255.
- Benzing, D. H. (1990). Vascular epiphytes: general biology and related biota. Cambridge University Press. *Cambridge, UK*.
- Bergstrom, B. J., & Carter, R. (2008). Host-tree selection by an epiphytic orchid, *Epidendrum magnoliae* Muhl. (green fly orchid), in an inland hardwood hammock in Georgia. *Southeastern Naturalist*, 7(4), 571-580.
- Bernal-Basavilbazo, R. (2006). Estudio metapoblacional de *Tillandsia recurvata* L. en el Valle de Tehuacán, Puebla (Doctoral dissertation, Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM, México).
- Bernal, R., Valverde, T., & Hernández-Rosas, L. (2005). Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Botany*, 83(10), 1238-1247.
- Boelter, C. R., Dambros, C. S., Nascimento, H. E., & Zartman, C. E. (2014). A tangled web in tropical tree-tops: effects of edaphic variation, neighbourhood phorophyte composition and bark characteristics on epiphytes in a central Amazonian forest. *Journal of vegetation science*, 25(4), 1090-1099.
- Cach-Pérez, M. J., Andrade, J. L., & Reyes-García, C. (2014). La susceptibilidad de las bromeliáceas epífitas al cambio climático. *Botanical Sciences*, 92(2), 157-168.
- Callaway, R. M., Reinhart, K. O., Moore, G. W., Moore, D. J., & Pennings, S. C. (2002). Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, 132(2), 221-230.

- Cardelús, C. L., & Chazdon, R. L. (2005). Inner-crown Microenvironments of Two Emergent Tree Species in a Lowland Wet Forest. *Biotropica*, 37(2), 238-244.
- Castro- Hernández, J. C., Wolf, J. D., García-Franco, J. G., & González-Espinosa, M. (1999). The influence of humidity, nutrients and light on the establishment of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the highlands of Chiapas, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 47(4), 763-773.
- Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. (2010). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), 222-228.
- del Castillo, R. F. (2000). Composición y estructura de una nopalera bajo situaciones contrastantes de exposición de ladera y herbivoría. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (65), 5-22.
- Einzmann, H. J., Beyschlag, J., Hofhansl, F., Wanek, W., & Zotz, G. (2015). Host tree phenology affects vascular epiphytes at the physiological, demographic and community level. *AoB plants*, 7, plu073.
- Ellis, C. J., Eaton, S., Theodoropoulos, M., Coppins, B. J., Seaward, M. R., & Simkin, J. (2014). Response of epiphytic lichens to 21st Century climate change and tree disease scenarios. *Biological Conservation*, 180, 153-164.
- Encina-Domínguez, J. A., Zárate-Lupercio, A., Estrada-Castillón, E., Valdés-Reyna, J., & Villarreal-Quintanilla, J. A. (2009). Composición y aspectos estructurales de los bosques de encino de la sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Acta botánica mexicana*, (86), 71-108.
- Endels, P., Adriaens, D., Verheyen, K., & Hermy, M. (2004). Population structure and adult plant performance of forest herbs in three contrasting habitats. *Ecography*, 27(2), 225-241.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Ramírez-Morillo, I., Holst, B. K., Luther, H. E., & Till, W. (2004). Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana*, 25(1), 33-86.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Martínez-Correa, N., & Pulido-Esparza, V. A. (2007). Bromeliad flora of Oaxaca, Mexico: richness and distribution. *Acta Botanica Mexicana*, (81), 71-147.
- Fernández-Ríos, C. (2013). Variación fenotípica de caracteres reproductivos en *Tillandsia carlos-hankii* Matuda (Bromeliaceae), en la región de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. (Master's dissertation, Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, México).
- Figuroa, S., & Guzmán, F. Y. (2005). *Listado Florístico en el Municipio Capulalpam de Méndez, Distrito de Ixtlán de Juárez, Oaxaca* (Doctoral dissertation, Tesis licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala).

- Flores-Palacios, A., García-Franco, J. G., & Capistrán-Barradas, A. (2015). Biomass, phorophyte specificity and distribution of *Tillandsia recurvata* in a tropical semi-desert environment (Chihuahuan Desert, Mexico). *Plant Ecology and Evolution*, 148(1), 68-75.
- Flores-Palacios, A., & García-Franco, J. G. (2006). The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography*, 33(2), 323-330.
- Franco, M. (2008). Germinación de semillas de *Tillandsia*, *Catopsis* y *Viridantha* (BROMELIACEAE). (Master's dissertation, Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, México).
- García-Franco, J. G., & Rico-Gray, V. (1988). Experiments on seed dispersal and deposition patterns of epiphytes. The case of *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae). *Phytologia, Plainfield NJ, (USA)*. 65(1), 73-78.
- MacDonald, P. L., & Gardner, R. C. (2000). Type I error rate comparisons of post hoc procedures for I j Chi-Square tables. *Educational and Psychological Measurement*, 60(5), 735-754.
- Gentry, A. H., & Dodson, C. H. (1987). Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74(2), 205-233.
- Hanski, I. A., & Simberloff, D. (1997). The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. *Metapopulation dynamics: ecology, genetics, and evolution*, 5-26.
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford University Press. UK.
- Harrison, S. (1991). Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological journal of the Linnean Society*, 42(1-2), 73-88.
- Hegland, S. J., & Van Leeuwen, M. (2001). Population structure of *Salvia pratensis* in relation to vegetation and management of Dutch dry floodplain grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 38(6), 1277-1289.
- Hernández-Apolinar, M. (1992). Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK) Schltr. (Orchidaceae). *Unpublished bachelor's dissertation. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, DF, México*.
- Hietz, P., & Hietz-Seifert, U. (1995). Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 6(4), 487-498.
- Hietz, P., Ausserer, J., & Schindler, G. (2002). Growth, maturation and survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Journal of Tropical Ecology*, 18(02), 177-191.

- Hietz, P. (1997). Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *Journal of Ecology*, 85(6), 767-775.
- Hirata, A., Kamijo, T., & Saito, S. (2009). Host trait preferences and distribution of vascular epiphytes in a warm-temperate forest. *Plant Ecology*, 201(1), 247-254.
- Hsu, R. C. C., Tamis, W. L., Raes, N., de Snoo, G. R., Wolf, J. H., Oostermeijer, G., & Lin, S. H. (2012). Simulating climate change impacts on forests and associated vascular epiphytes in a subtropical island of East Asia. *Diversity and distributions*, 18(4), 334-347.
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2015). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Disponible en: <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/20/20363.pdf>
- Inselsbacher, E., Cambui, C. A., Richter, A., Stange, C. F., Mercier, H., & Wanek, W. (2007). Microbial activities and foliar uptake of nitrogen in the epiphytic bromeliad *Vriesea gigantea*. *New Phytologist*, 175(2), 311-320.
- Johansson, D. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeogr. Suec.* 59. Uppsala.
- Kato-Noguchi, H., Fushimi, Y., & Shigemori, H. (2009). An allelopathic substance in red pine needles (*Pinus densiflora*). *Journal of plant physiology*, 166 (4), 442-446.
- Köster, N., Nieder, J., & Barthlott, W. (2011). Effect of host tree traits on epiphyte diversity in natural and anthropogenic habitats in Ecuador. *Biotropica*, 43(6), 685-694.
- Krömer, T., & Gradstein, S. R. (2003). Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana*, 24(2), 190-195.
- Landi, M., & Angiolini, C. (2011). Population structure of *Osmunda regalis* in relation to environment and vegetation: an example in the Mediterranean area. *Folia Geobotanica*, 46(1), 49-68.
- Larson, R. J. (1992). Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana*, 13, 50-56.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological society of America*, 15(3), 237-240.
- Liebhold, A., Koenig, W. D., & Bjørnstad, O. N. (2004). Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 467-490.
- Liu, C. J., Westman, C. J., & Ilvesniemi, H. (2001). Matter and nutrient dynamics of pine (*Pinus tabulaeformis*) and oak (*Quercus variabilis*) litter in North China. *Silva Fennica*, 35(1), 3-13.
- Löbel, S., Snäll, T., & Rydin, H. (2006). Species richness patterns and metapopulation processes—evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. *Ecography*, 29(2), 169-182.

- López-Ferrari, A. R., & Espejo-Serna, A. (2007). *Tillandsia borealis* (Bromeliaceae), una nueva especie del norte de México. *Bol. Soc. Bot. Méx*, 80, 63-71.
- López-Gómez, V., Zedillo-Avelleyra, P., Anaya-Hong, S., González-Lozada, E., & Cano-Santana, Z. (2012). Efecto de la orientación de la ladera sobre la estructura poblacional y ecomorfología de *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae). *Botanical Sciences*, 90(4), 453-457.
- López-Villalobos, A., Flores-Palacios, A., & Ortiz-Pulido, R. (2008). The relationship between bark peeling rate and the distribution and mortality of two epiphyte species. *Plant Ecology*, 198(2), 265-274.
- Martínez-García, E. (2006). Dinámica poblacional de *Tillandsia makoyana* Bker (Bromeliaceae) en la selva baja caducifolia de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos. *Bachelor Dissertation. UNAM México*.
- Martínez-Meléndez, N., Pérez-Farrera, M. A., & Flores-Palacios, A. (2008). Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 56(4), 2069-2086.
- Mazzola, M. B., Kin, A. G., Morici, E. F., Babinec, F. J., & Tamborini, G. (2008). Efecto del gradiente altitudinal sobre la vegetación de las sierras de Lihue Calel (La Pampa, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 43(1-2), 103-109.
- Mehlreter, K., Flores-Palacios, A., & García-Franco, J. G. (2005). Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 21(06), 651-660.
- Méndez, E. (2007). La vegetación de los Altos Andes II: Las Vegas del flanco oriental del Cordón del Plata (Mendoza, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 42(3-4), 273-294.
- Merwin, M. C., Rentmeester, S. A., & Nadkarni, N. M. (2003). The Influence of Host Tree Species on the Distribution of Epiphytic Bromeliads in Experimental Monospecific Plantations, La Selva, Costa Rica 1. *Biotropica*, 35(1), 37-47.
- Mondragón, D., Durán, R., Ramírez, I., & Valverde, T. (2004). Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 20(02), 189-200.
- Mondragón, D., & Maria Calvo-Irabien, L. (2006). Seed dispersal and germination of the epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a tropical dry forest, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 51(4), 462-470.
- Mondragón, D., Valverde, T., & Hernández-Apolinar, M. (2015). Population ecology of epiphytic angiosperms: a review. *Tropical Ecology*, 56(1), 1-39.
- Mondragón, D., & Ruiz, G. I. C. (2009). Presence of *Vaejovis franckei* in epiphytic bromeliads in three temperate forest types. *Journal of Arachnology*, 37 (3), 371-372.



- Mondragón, D., & Villa-Guzmán, D. M. (2008). Estudio etnobotánico de las bromelias epífitas en la comunidad de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México. *Polibotánica*, (26), 175-191.
- Oostermeijer, J. G. B., Van't Veer, R., & Den Nijs, J. C. M. (1994). Population structure of the rare, long-lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and management in the Netherlands. *Journal of applied Ecology*, 31(3), 428-438.
- Overton, J. (1994). Dispersal and infection in mistletoe metapopulations. *Journal of Ecology*, 82(4), 711-723.
- Paggi, G. M., Palma-Silva, C., Silveira, L. C., Kaltchuk-Santos, E., Bodanese-Zanettini, M. H., & Bered, F. (2007). Fertility of *Vriesea gigantea* Gaud. (Bromeliaceae) in southern Brazil. *American Journal of Botany*, 94(4), 683-689.
- Pereki, H., Wala, K., Thiel-Clemen, T., Balinga, M. P., Zida, M., Dourma, M., & Akpagana, K. (2013). Woody species diversity and important value indices in dense dry forests in Abdoulaye Wildlife Reserve (Togo, West Africa). *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 5(6).
- Pérez-Suárez, M., Arredondo-Moreno, J. T., Huber-Sannwald, E., & Vargas-Hernández, J. J. (2009). Production and quality of senesced and green litterfall in a pine–oak forest in central-northwest Mexico. *Forest Ecology and Management*, 258(7), 1307-1315.
- Ranius, T., Niklasson, M., & Berg, N. (2009). A comparison of methods for estimating the age of hollow oaks. *Ecoscience*, 16(2), 167-174.
- Rivas, Y., Oyarzún, C., Godoy, R., & Valenzuela, E. (2009). Mineralización del nitrógeno, carbono y actividad enzimática del suelo en un bosque de *Nothofagus obliqua* (Mirb) Oerst y una plantación de *Pinus radiata* D. Don. del centro-sur de Chile. *Revista chilena de historia natural*, 82(1), 119-134.
- Roberts, D. L., & Wilcock, C. C. (2005). Fragmentation of tropical rainforests and its effect on orchid survival. In *Proceedings of the 17th World Orchid Conference: Sustaining Orchids for the Future 2002*. Natural History Publications (Borneo) Sdn Bhd.
- Romero-García J.M. (2008). Meiofauna asociada al dosel de un bosque de pino-encino: un hábitat atípico. (Master's dissertation, Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, México).
- Sampaio, M. C., Picó, F. X., & Scarano, F. R. (2005). Ramet demography of a nurse bromeliad in Brazilian restingas. *American Journal of Botany*, 92(4), 674-681.
- Sanford, W.W. (1974). The ecology of orchids. *The orchids. Scientific studies* (ed. C.L. Withner), pp. 1-100. Wiley & Sons, New York.
- Santiago, E. M. (2009). Plan de Desarrollo Municipal Capulálpam de Méndez. Disponible en: [https://www.finanzasoxaca.gob.mx/pdf/inversion\\_publica/pmds/08\\_10/247.pdf](https://www.finanzasoxaca.gob.mx/pdf/inversion_publica/pmds/08_10/247.pdf).

- Statistical Analysis System (SAS). 1999. SAS Procedures guide. Version 8. SAS Institute, Inc. Cary. NC. USA. 1643 pp.
- Schei, F. H., Blom, H. H., Gjerde, I., Grytnes, J. A., Heegaard, E., & Sætersdal, M. (2013). Conservation of epiphytes: Single large or several small host trees?. *Biological conservation*, 168, 144-151.
- Schlatter, J. E., & Otero, L. U. I. S. (1995). Efecto de *Pinus radiata* sobre las características químico-nutritivas del suelo mineral superficial. *Bosque*, 16(1), 29-46.
- SEMARNAT, 2010. Norma Oficial Mexicana Nom-059. Protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna Silvestre: Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión o cambio: Lista de especies en riesgo. Diario Oficial, México 31 de diciembre 2010.
- Shaw, D. C. (2004). Vertical organization of canopy biota. *Forest canopies*, 2nd edn. Elsevier, London, 73-101.
- Smith, L. B., & Downs, R. J. (1977). Flora neotropica monograph no. 14, part 2. Tillandsioideae (Bromeliaceae).
- Snäll, T., Ribeiro Jr, P. J., & Rydin, H. (2003). Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos*, 103(3), 566-578.
- Snäll, T., Ehrlén, J., & Rydin, H. (2005). Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. *Ecology*, 86(1), 106-115.
- Song, X. Q., Meng, Q. W., Wing, Y. T., & Luo, Y. B. (2009, December). *Thrixspermum odoratum* (Orchidaceae), a new species from Hainan Island, China. *Annales Botanici Fennici*, 46 (6), 595-598.
- Sporn, S. G., Bos, M. M., Kessler, M., & Gradstein, S. R. (2010). Vertical distribution of epiphytic bryophytes in an Indonesian rainforest. *Biodiversity and Conservation*, 19(3), 745-760.
- Sugden, A. M., & Robins, R. J. (1979). Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests, I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica*, 11(3), 173-188.
- Taylor, A., & Burns, K. (2015). Epiphyte community development throughout tree ontogeny: an island ontogeny framework. *Journal of Vegetation Science*, 26 (5), 902-910.
- Steege, H. T., & Cornelissen, J. H. C. (1989). Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica*, 21(4), 331-339.
- Toledo-Aceves, T., Hernández-Apolinar, M., & Valverde, T. (2014). Potential impact of harvesting on the population dynamics of two epiphytic bromeliads. *Acta Oecologica*, 59, 52-61.

- Tremblay R. L., Zimmerman, J. K., Lebrón, L., Bayman, P., Sastre, I., Axelrod, F., Alers-García, J. (1998). Host specificity and low reproductive success in the rare endemic Puerto Rican orchid *Lepanthes caritensis*. *Biological Conservation*, 85(3), 297–304.
- Tremblay, R. L., Meléndez-Ackerman, E., & Kapan, D. (2006). Do epiphytic orchids behave as metapopulations? Evidence from colonization, extinction rates and asynchronous population dynamics. *Biological Conservation*, 129(1), 70-81.
- Tremblay, R. L. (1997). *Lepanthes caritensis*, an endangered orchid: no sex, no future?. *Selbyana*, 18(2), 160-166.
- Valencia-Díaz, S., Flores-Palacios, A., Rodríguez-López, V., Ventura-Zapata, E., y Jiménez-Aparicio, A. R. (2010). Effect of host-bark extracts on seed germination in *Tillandsia recurvata*, an epiphytic bromeliad. *Journal of Tropical Ecology*, 26(06), 571-581.
- Valverde, T., & Bernal, R. (2010). ¿Hay asincronía demográfica entre poblaciones locales de *Tillandsia recurvata*?: Evidencias de su funcionamiento metapoblacional. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (86), 23-36.
- Vergara-Torres, C. A., Pacheco-Álvarez, M. C., & Flores-Palacios, A. (2010). Host preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of central Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 26(06), 563-570.
- Victoria, V.N., 2009. Distribución de epífitas vasculares a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México. Tesis de maestría, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, México.
- Villers L. y Trejo I. 2004. Evaluación de la vulnerabilidad en los ecosistemas forestales. En: Martínez J. y Fernández B.A. Comp. *Cambio climático: Una Visión desde México*, pp. 239-254, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, México, D.F
- Wagner, K., Mendieta-Leiva, G., & Zotz, G. (2015). Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB plants*, 7, plu092.
- Whittaker, R. H., & Niering, W. A. (1965). Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: a gradient analysis of the south slope. *Ecology*, 46(4), 429-452.
- Winkler, M., Huelber, K., & Hietz, P. (2005). Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Annals of Botany*, 95(6), 1039-1047.
- Winkler, M., Hülber, K., & Hietz, P. (2009). Population dynamics of epiphytic orchids in a metapopulation context. *Annals of Botany*, 104(5), 995-1004.
- Wolf, J.H.D. (2005). The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 212(1), 376–393.

- Woods, C. L., Cardelús, C. L., & DeWalt, S. J. (2015). Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. *Journal of Ecology*, 103(2), 421-430.
- Zacarías-Eslava, Y., & Castillo, R. F. D. (2010). Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (87), 13-28.
- Zhang, L., Nurvianto, S., & Harrison, R. (2010). Factors affecting the distribution and abundance of *Asplenium nidus* L. in a tropical lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Biotropica*, 42(4), 464-469.
- Zimmerman, J. K., & Olmsted, I. C. (1992). Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica*, 24(3), 402-407.
- Zotz, G., & Hietz, P. (2001). The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of experimental botany*, 52(364), 2067-2078.
- Zotz, G. (1998). Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *Journal of Tropical Ecology*, 14(06), 725-741.
- Zotz, G. (2013). The systematic distribution of vascular epiphytes—a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(3), 453-481.

## 10. ANEXOS

**ANEXO I.** Categorías de tamaño con base en el volumen total ( $m^3$ ) de los árboles usando la prueba de Sturges, para lo cual primero se tienen que calcular el número de clases ( $k$ ) con esta fórmula  $k = 1 + 3.322 \log n$ , donde  $n$  = cantidad de datos la muestra; posteriormente se tiene que establecer el rango (R) entre clases que se obtiene utilizando restando el valor menor del mayor del conjunto de datos de la muestra; finalmente se calcula la amplitud de clase (A) dividiendo  $k/R$ . Columna de la izquierda categorías usadas para el sitio de los Troncos y columna de la derecha categorías para el sitio de Capulálpam.

### Sitio de Ixtepeji

Categorías utilizadas para *Quercus* y *Pinus*

Categoría	Volumen total ( $m^3$ )
1	0-1
2	1.1-12
3	12.1-24.0
4	24.1-36
5	>36.1

Categorías utilizadas para *Rapanea*

Categoría	Volumen total ( $m^3$ )
1	0-1
2	1.1-3
3	3.1-6.0
4	6.1-9.0
5	>9.1

### Sitio de Capulálpam

Categorías utilizadas para *Quercus rugosa*

Categoría	Volumen total ( $m^3$ )
1	0-1
2	1.1-6.0
3	6.1-12.0
4	12.1-18
5	>18.1

Categorías utilizadas para *Quercus laurina*

Categoría	Volumen total ( $m^3$ )
1	0-1
2	1.1-12
3	12.1-24.0
4	24.1-36
5	>36.1

Categorías utilizadas para *Pinus teocote*

Categoría	Volumen total ( $m^3$ )
1	0-1
2	1.1-13
3	13.1-26
4	26.1-39
5	>39.1

Categorías utilizadas para *Rapanea*

Categoría	Volumen total ( $m^3$ )
1	0-1
2	1.1-2
3	2.1-3.0
4	3.1-4.0
5	>4.1

**ANEXO II:** Detalles de los análisis de  $\chi^2$  llevados a cabo para evaluar las diferencias entre las frecuencias observadas de *T. carlos-hankii* sobre diferentes forofitos, y las frecuencias esperadas según las distintas variables evaluadas de la comunidad de árboles (en la segunda columna de cada cuadro), para los sitios de Ixtepeji y de Capulálpam. Los valores obtenidos de  $\chi^2$ , los grados de libertad y el valor asociado de *P* se reportan en la parte superior de cada cuadro

Sitio de Ixtepeji

$\chi^2 = 1807.315$ , *g.l.* = 5, *P* < 0.0001

Especie de forofito	Frecuencia del árbol	% de árboles	Frecuencia observada de <i>T. carlos-hankii</i>	Frecuencia esperada de <i>T. carlos-hankii</i>	OB-ES	(OB- ES) <sup>2</sup> /ES	Residuos de Haberman (OB- ES)/ES <sup>0.5</sup>
<i>Quercus rugosa</i>	113	27.90	4026	3631.1	394.9	42.95	6.6
<i>Quercus laurina</i>	83	20.49	4113	2667.1	1445.9	783.90	28.0
<i>Rapanea juergensenii</i>	157	38.76	3090	5044.9	-1954.9	757.55	-27.5
<i>Pinus pseudostrabus</i>	3	0.74	223	96.4	126.6	166.26	12.9
<i>Pinus teocote</i>	43	10.61	1342	1381.7	-39.7	1.14	-1.1
<i>Arbutus xalapensis</i>	4	0.98	213	128.5	84.5	55.51	7.5
<i>Alnus spp.</i>	1	0.24	5	32.1	-27.1	22.91	-4.8
<i>Litsea glaucescens</i>	1	0.24	2	32.1	-30.1	28.26	-5.3
<b>Total</b>	<b>405</b>	<b>100</b>	<b>13014</b>	<b>13014</b>			

$\chi^2 = 14307.55$ , *g.l.* = 5, *P* < 0.0001

Especie de forofito	Área basal (cm <sup>2</sup> )	Área basal relativa	Frecuencia observada de <i>T. carlos-hankii</i>	Frecuencia esperada de <i>T. carlos-hankii</i>	OB-ES	(OB- ES) <sup>2</sup> /ES	Residuos de Haberman (OB- ES)/ES <sup>0.5</sup>
<i>Quercus rugosa</i>	8222.65	21.62	4026	2813.9	1212.1	522.14	22.9
<i>Quercus laurina</i>	5907.07	15.53	4113	2021.5	2091.5	2164.03	46.5
<i>Rapanea juergensenii</i>	2245.77	5.90	3090	768.5	2321.5	7012.40	83.7
<i>Pinus pseudostrabus</i>	10997.56	28.92	223	3763.5	-3540.5	3330.70	-57.7
<i>Pinus teocote</i>	6718.76	17.66	1342	2299.2	-957.2	398.52	-20.0
<i>Arbutus xalapensis</i>	3711.25	9.76	213	1270.0	-1057.0	879.75	-29.7
<i>Alnus spp.</i>	224.31	0.59	5	76.8	-71.8	67.09	-8.2
<i>Litsea glaucescens</i>	1.76	0.004	2	0.6	1.4	3.22	1.8
<b>Total</b>	<b>38029.16</b>	<b>100</b>	<b>13014</b>	<b>13014</b>			

$\chi^2 = 25112.37$ , *g.l.* = 5, *P* < 0.0001

Especie de forofito	Volumen de copa (m <sup>3</sup> )	Volumen de copa relativo	Frecuencia observada de <i>T. carlos-hankii</i>	Frecuencia esperada de <i>T. carlos-hankii</i>	OB-ES	(OB- ES) <sup>2</sup> /ES	Residuos de Haberman (OB- ES)/ES <sup>0.5</sup>
<i>Quercus rugosa</i>	3704.88593	37.17	4026	4837.4	-811.4	136.10	-11.7
<i>Quercus laurina</i>	2366.86082	23.74	4113	3090.4	1022.6	338.41	18.4
<i>Rapanea juergensenii</i>	257.930	2.58	3090	336.8	2753.2	22508.49	150.0
<i>Pinus pseudostrabus</i>	1307.758	13.12	223	1707.5	-1484.5	1290.63	-35.9
<i>Pinus teocote</i>	1417.29378	14.22	1342	1850.5	-508.5	139.74	-11.8
<i>Arbutus xalapensis</i>	829.53948	8.32	213	1083.1	-870.1	699.00	-26.4
<i>Alnus spp.</i>	82.970	0.83	5	108.3	-103.3	98.56	-9.9
<i>Litsea glaucescens</i>	0	0	2	0	2.0	-	-
<b>Total</b>	<b>9967.24</b>	<b>100</b>	<b>13014</b>	<b>13014</b>			

$$\chi^2 = 3466.53, g.l. = 5, P < 0.0001$$

Especie de forofito	VIR (%)	Frecuencia observada de <i>T. carlos-hankii</i>	Frecuencia esperada de <i>T. carlos-hankii</i>	OB-ES	(OB- ES) <sup>2</sup> /ES	Residuos de Haberman (OB- ES)/ES <sup>0.5</sup>
<i>Quercus rugosa</i>	28.90	4026	3760.8	265.2	18.70	4.3
<i>Quercus laurina</i>	19.92	4113	2593.0	1520.0	891.07	29.9
<i>Rapanea juergensenii</i>	15.75	3090	2050.1	1039.9	527.51	23.0
<i>Pinus pseudostrubus</i>	14.26	223	1855.8	-1632.8	1436.60	-37.9
<i>Pinus teocote</i>	14.17	1342	1843.8	-501.8	136.58	-11.7
<i>Arbutus xalapensis</i>	6.36	213	827.2	-614.2	456.07	-21.4
<i>Alnus spp.</i>	0.56	5	72.4	-67.4	62.76	-7.9
<i>Litsea glaucescens</i>	0.08	2	10.9	-8.9	7.28	-2.7
<b>Total</b>	<b>100</b>	<b>13014</b>	<b>13014</b>			

### Sitio de Capulálpam

$$\chi^2 = 2255.11, g.l. = 7, P < 0.0001$$

Especie de forofito	Densidad del árbol	% de árboles	Frecuencia observada de <i>T. carlos-hankii</i>	Frecuencia esperada de <i>T. carlos-hankii</i>	OB-ES	(OB- ES) <sup>2</sup> /ES	Residuos de Haberman (OB- ES)/ES <sup>0.5</sup>
<i>Pinus teocote</i>	51	26.29	1084	763.7	320.3	134.35	11.6
<i>Quercus rugosa</i>	34	17.53	1277	509.1	767.9	1158.14	34.0
<i>Arbutus xalapensis</i>	9	4.64	98	134.8	-36.8	10.03	-3.2
<i>Rapanea juergensenii</i>	58	29.90	56	868.5	-812.5	760.12	-27.6
<i>Quercus laurina</i>	15	7.73	254	224.6	29.4	3.84	2.0
<i>Pinus ayacahuite</i>	7	3.61	104	104.8	-0.8	0.01	-0.1
<i>Prunus serotina</i>	16	8.25	27	239.6	-212.6	188.63	-13.7
<i>Litsea glaucescens</i>	4	2.06	5	59.9	-54.9	50.31	-7.1
<b>Total</b>	<b>194</b>	<b>100</b>	<b>2905</b>	<b>2905</b>			

$$\chi^2 = 808.62, g.l. = 5, P < 0.0001$$

Especie de forofito	Área basal (cm <sup>2</sup> )	Área basal relativa	Frecuencia observada de <i>T. carlos-hankii</i>	Frecuencia esperada de <i>T. carlos-hankii</i>	OB-ES	(OB- ES) <sup>2</sup> /ES	Residuos de Haberman (OB- ES)/ES <sup>0.5</sup>
<i>Pinus teocote</i>	29868.71	48.52	1084	1409.5	-325.5	75.17	-8.7
<i>Quercus rugosa</i>	18982.25	30.84	1277	895.8	381.2	162.25	12.7
<i>Arbutus xalapensis</i>	6483.12	10.53	98	305.9	-207.9	141.33	-11.9
<i>Rapanea juergensenii</i>	135.29	0.22	56	6.4	49.6	385.58	19.6
<i>Quercus laurina</i>	3578.31	5.81	254	168.9	85.1	42.93	6.6
<i>Pinus ayacahuite</i>	2471.33	4.01	104	116.6	-12.6	1.37	-1.2
<i>Prunus serotina</i>	38.93	0.06	27	1.8	25.2	344.64	18.6
<i>Litsea glaucescens</i>	2.01	0.003	5	0.1	4.9	253.53	15.9
<b>Total</b>	<b>61559.96</b>	<b>100</b>	<b>2905</b>	<b>2905</b>		<b>808.62</b>	

$\chi^2 = 412.85$ , g.l. = 5,  $P < 0.0001$

Especie de forofito	Volumen de copa (m <sup>3</sup> )	Volumen de copa relativo	Frecuencia observada de <i>T. carlos-hankii</i>	Frecuencia esperada de <i>T. carlos-hankii</i>	OB-ES	(OB- ES) <sup>2</sup> /ES	Residuos de Haberman (OB- ES)/ES <sup>0.5</sup>
<i>Pinus teocote</i>	3453.12	32.75	1084	951.3	132.7	18.52	4.3
<i>Quercus rugosa</i>	4311.42	40.89	1277	1187.7	89.3	6.71	2.6
<i>Arbutus xalapensis</i>	1446.80	13.72	98	398.6	-300.6	226.66	-15.1
<i>Rapanea juergensenii</i>	117.97	1.12	56	32.5	23.5	17.00	4.1
<i>Quercus laurina</i>	1070.25	10.15	254	294.8	-40.8	5.66	-2.4
<i>Pinus ayacahuite</i>	126.00	1.19	104	34.7	69.3	138.31	11.8
<i>Prunus serotina</i>	19.62	0.19	27	5.4	21.6	86.30	9.3
<i>Litsea glaucescens</i>	0	0.00	5	0.0	5.0	0.00	0.0
<b>Total</b>	<b>10545.18</b>	<b>100</b>	<b>2905</b>	<b>2905</b>			

$\chi^2 = 1612.62$ , g.l. = 7,  $P < 0.0001$

Especie de forofito	VIR (%)	Frecuencia observada de <i>T. carlos-hankii</i>	Frecuencia esperada de <i>T. carlos-hankii</i>	OB-ES	(OB- ES) <sup>2</sup> /ES	Residuos de Haberman (OB- ES)/ES <sup>0.5</sup>
<i>Pinus teocote</i>	42.66	1084	1239.3	-155.3	19.45	-4.4
<i>Quercus rugosa</i>	17.63	1277	512.2	764.8	1142.23	33.8
<i>Arbutus xalapensis</i>	12.48	98	362.5	-264.5	193.03	-13.9
<i>Rapanea juergensenii</i>	10.46	56	303.9	-247.9	202.18	-14.2
<i>Quercus laurina</i>	10.01	254	290.8	-36.8	4.65	-2.2
<i>Pinus ayacahuite</i>	3.19	104	92.7	11.3	1.39	1.2
<i>Prunus serotina</i>	2.87	27	83.4	-56.4	38.12	-6.2
<i>Litsea glaucescens</i>	0.7	5	20.3	-15.3	11.56	-3.4
<b>Total</b>	<b>100</b>	<b>2905</b>	<b>2905</b>			



**ANEXO III.** Comparación de medias de las estadios de *Tillandsia carlos-hankii* entre sitios mediante la prueba de Tukey. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las observaciones ( $\alpha= 0.05$ ).

ESTADIO	FOROFITO	SITIO	
		IXTEPEJI	CAPULÁLPAM
Plántulas	<i>Quercus rugosa</i>	0.87932 a	0.93207 a
	<i>Quercus laurina</i>	0.83961 a	0.95494 a
	<i>Pinus teocote</i>	0.76008 a	0.90855 a
	<i>Rapanea juergensenii</i>	0.87269 a	0.77169 a
Infantiles	<i>Quercus rugosa</i>	<b>0.77792 a***</b>	<b>0.45066 b***</b>
	<i>Quercus laurina</i>	0.68344 a	0.58099 a
	<i>Pinus teocote</i>	0.65405 a	0.54558 a
	<i>Rapanea juergensenii</i>	0.80175 a	0.80356 a
Juveniles	<i>Quercus rugosa</i>	0.41935 a	0.26621 a
	<i>Quercus laurina</i>	0.27046 a	0.42747 a
	<i>Pinus teocote</i>	0.31142 a	0.40887 a
	<i>Rapanea juergensenii</i>	<b>0.43976 a***</b>	<b>0.83870 b***</b>
Adultos 1	<i>Quercus rugosa</i>	<b>0.86053 a*</b>	<b>0.65270 b*</b>
	<i>Quercus laurina</i>	0.80452 a	0.86144 a
	<i>Pinus teocote</i>	0.89791 a	0.76829 a
	<i>Rapanea juergensenii</i>	0.83389 a	0.94496 a
Adultos 2	<i>Quercus rugosa</i>	<b>0.91334 a**</b>	<b>0.74545 b**</b>
	<i>Quercus laurina</i>	0.92054 a	0.82486 a
	<i>Pinus teocote</i>	0.94450 a	0.91537 a
	<i>Rapanea juergensenii</i>	0.89889 a	1.00000 a

Valores en negritas y asteriscos indican diferencias significativas \* P< 0.05, \*\* P<0.01\*\*\*, P < 0.001