

00322



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

99

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE INVERTEBRADOS ASOCIADA A TILLANDSIA VIOLACEA (BROMELIACEAE) EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE UN BOSQUE DE OYAMEL EN EL CHICO, HGO.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I Ó L O G O
P R E S E N T A :
V Í C T O R L Ó P E Z G Ó M E Z

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

DIRECTOR DE TESIS: DR. ZENÓN CANO SANTANA
CODIRECTOR: M. EN C. EFRAÍN TOVAR SÁNCHEZ



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

A



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



GOBIERNO NACIONAL
 MINISTERIO DE INTERIORES
 DIVISION DE ASUNTOS GUBERNAMENTALES

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
 Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
 Facultad de Ciencias
 Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Estructura de la comunidad de invertebrados asociada a Tillandsia violacea (Bromeliaceae) en un gradiente altitudinal de un bosque de oyamel en El Chico, Hgo."

realizado por Víctor López Gómez

con número de cuenta 9330434-8, quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Zenón Cano Santana

Propietario M. en C. Efraín Tovar Sánchez

Propietario Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses

Suplente M. en C. Blanca Estéila Mejía Recamier

Suplente M. en C. Leticia Rios Casanova

[Firmas manuscritas de los propietarios]

Blanca E. Mejía Recamier
Leticia Rios Casanova

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS
 U. N. A. M.

[Firma manuscrita]

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



DEPARTAMENTO
 DE BIOLOGIA

*A mis padres,
dos personas maravillosas
que siempre serán mis guías y mis amigos.
Este es el producto de su dedicación, su apoyo,
su comprensión y su cariño.
Gracias.*

AGRADECIMIENTOS

A mis directores de tesis, el Dr. Zenón Cano Santana y el M. en C. Efraín Tovar-Sánchez por sus consejos, su gula y su tolerancia.

Al jurado de la tesis, la Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses, la M. en C. Blanca Estela Mejía Recamier y la M. en C. Leticia Ríos Casanova por sus observaciones tan acertadas que enriquecieron esta tesis.

Al laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, por la gente que lo conforma que siempre me brindo su ayuda y su infraestructura. Un agradecimiento especial al Biol. Marco A. Romero Romero por su apoyo como amigo y como un excelente técnico.

A la M. en C. Blanca Estela Mejía Recamier del laboratorio de Microartrópodos de la Facultad de Ciencias por su ayuda en el adiestramiento para la colecta e identificación de la microfauna hallada.

A la Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses por su ayuda en la identificación de artrópodos en estadio larvario.

A Dr. Xavier Chappa Carrara y al Dr. César Flores Coto por el préstamo del fraccionador Folsom, herramienta clave en la extracción de los microorganismos.

Al Dr. Harry Brailowsky del Instituto de Biología por su ayuda en la determinación taxonómica de los hemípteros encontrados.

Al M. en C. David Osorio Sarabia del laboratorio de Helminología del Instituto de Biología en la identificación de los nemátodos descubiertos en este trabajo.

A los integrantes de la Colección Nacional de Acarología por la descripción de las arañas encontradas.

Al Dr. Santiago Zaragoza del Instituto de Biología por su ayuda en la determinación taxonómica de los escarabajos asociados a bromeliáceas.

A José Luis Castillo, Ana Celia Martínez, Armando, María del Carmen, Oswaldo Nuñez e Yvonne Herrerías Diego por su ayuda en la colecta de tilandsias.

A Susana por brindarme su apoyo como profesionista y sobre todo por su forma tan particular de ser que me impulso todo el tiempo para seguir adelante. Gracias Amor.

A mis incondicionales amigos de toda la carrera Alejandro, Carmen A., Alejandra H., Alfredo, Carlos M., Carlos S., Cesario, Daniel, Elena, Ivonne, Jorge C., Jorge P., Juan, Katy, Laura, Marlene, Oscar, Pato, Rodrigo, Yadira, por su compañía, sus ocurrencias y su buen humor que hicieron que las clases fueran más amenas.

A mis compañeros del laboratorio Liliana, Bety, Iván, Dulce, Cerros, Ángela y Carmina por su apoyo y su ayuda en la elaboración de esta tesis.

A mis amigos de la CORENA, Adriana, Edgar, Fabiola, Fidel, Mercedes, Ohtto, Patricia, Pepe y Xairo que me brindaron su amistad y su apoyo en mi primer trabajo.

A la beca de PROBETEL por su apoyo en la realización de esta tesis.

ÍNDICE

RESUMEN

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Estructura de la comunidad de invertebrados	1
1.2. Fauna asociada a bromeliáceas	2
1.3. Las bromeliáceas y el dosel de los bosques	5
1.4. El dosel y sus variaciones microclimáticas	8
1.5. El Bosque de <i>Abies</i> en México	8
1.6. La altitud como factor ecológico	9

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

2.1. Objetivos	11
2.2. Hipótesis	12

III. SITIO Y SISTEMA DE ESTUDIO

3.1. Sitio de estudio	13
3.2. Sistema de estudio	
3.2.1. <i>Abies religiosa</i> (H.B.K.) Schelecht et Cham.	13
3.2.2. <i>Tillandsia violacea</i> Baker	14

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Colecta y desfoliamiento de tilandsias	15
4.2. Extracción e identificación taxonómica	
4.2.1. Extracción de la macrofauna	15
4.2.2. Extracción de la microfauna	16
4.3. Eficiencia del fraccinador Folsom	17
4.4. Análisis de la estructura de la comunidad de invertebrados	
4.4.1. Abundancia y densidad de especies	17
4.4.2. Diversidad	18
4.4.3. Biomasa	18
4.4.4. Índices de asociación	18
4.4.5. Análisis de disimilitud	19
4.5. Relación entre la estructura de la comunidad de invertebrados y diferentes atributos de los oyameles y las tilandsias	20

V. RESULTADOS

5.1. Estructura de la comunidad	21
5.2. Altitud y la estructura de la comunidad	
5.2.1. Densidad de UTR	24
5.2.2. Abundancia de invertebrados	24
5.2.3. Biomasa	27
5.2.4. Índices de disimilitud	29
5.3. Índices de asociación	29
5.4. Estructura de la comunidad y su relación con atributos de <i>A. religiosa</i> y <i>T. violacea</i>	33

VI. DISCUSIÓN

6.1. Estructura de la comunidad de invertebrados	35
6.2. La altitud y la estructura de la comunidad	37
6.3. Índices de asociación	41
6.4. Estructura de la comunidad y su relación con atributos de <i>A. religiosa</i> y <i>T. violacea</i>	42
6.5. Bondad del método	43
6.6. Conclusiones	44

LITERATURA CITADA	45
--------------------------	----

APÉNDICE 1	53
-------------------	----

RESUMEN

El dosel de los bosques contiene la mayor diversidad de organismos sobre la tierra y contiene el mayor volumen de actividad fotosintética. Dentro del dosel de los árboles las bromeliáceas representan un sistema adecuado para el estudio de la ecología de comunidades, ya que contiene una alta diversidad de organismos en un espacio bien delimitado por la planta. En este trabajo se analizó el efecto de un gradiente altitudinal sobre la comunidad de invertebrados asociados a *Tillandsia violacea* en un bosque de *Abies religiosa* en El Chico, Hidalgo. Para ello se colectaron 30 bromeliáceas en un gradiente de seis pisos altitudinales (cinco bromeliáceas por piso) sobre árboles de oyamel. Los invertebrados se colectaron fumigando la planta y lavando con alcohol 70% cada hoja. La macrofauna fue extraída en su totalidad, mientras que la microfauna que se encontraba en las muestras de alcohol con detritus fue submuestreada con un fraccionador Folsom, utilizado en muestreo de plancton. La comunidad de invertebrados estuvo compuesta por 44 unidades taxonómicas reconocibles (UTR) pertenecientes a los phyla Arthropoda, Nematoda y Mollusca. Entre los grupos de artrópodos registrados se encontraron arañas, opiliónidos, oribátidos, mesostigmados, prostigmados, copépodos, diplópodos, quilópodos, colémbolos, hemípteros, himenópteros, coleópteros, blatarios, dípteros, lepidópteros, mecópteros, tisanópteros, psicópteros y homópteros. El phylum Arthropoda dominó con un 95.4% de los UTR. Los grupos más abundantes fueron los oribátidos, los dípteros y los nemátodos, en tanto que los que aportaron mayor biomasa fueron los dípteros, los lepidópteros y los diplópodos. El fraccionador Folsom tuvo un nivel confianza promedio de 91.6%. La altitud afectó negativamente la diversidad (H') de invertebrados asociados a las tilandsias. La densidad de invertebrados varió entre $21.7 \times 10^3 \pm e.e. 5.4 \times 10^3$ y $37.2 \times 10^3 \pm 9.9 \times 10^3$ ind/m². No se presentaron diferencias significativas en las densidades de invertebrados entre pisos altitudinales, pero la abundancia de los Araneae, los Hemiptera y los Psocoptera se correlacionaron positiva y significativamente con la altitud, mientras que la abundancia de los Diplopoda se correlacionó significativa y negativamente con este factor. Se encontró que los nemátodos y los dípteros no fueron sensibles a la altitud, en tanto que los colémbolos y los mesostigmados fueron poco sensibles a la altitud, y los oribátidos y los copépodos fueron muy sensibles al mismo. La biomasa de invertebrados varió entre los $1680.08 \pm e.e. 882.21$ y los 2942.43 ± 519.52 g/m² (promedio global: 2136.99 ± 603.81 g/m²) y no se encontraron diferencias significativas entre pisos altitudinales. Se encontró una correlación positiva y significativa entre la distancia entre tilandsias y su índice de disimilitud. Además, se encontró que existe un posible efecto de la dirección del viento en la composición de la comunidad. De las 441 posibles asociaciones entre los grupos de invertebrados asociados a *T. violacea*, solo el 1.1% (esto es, cinco) resultaron estadísticamente significativas, las cuales fueron negativas. La cobertura de *T. violacea* se correlacionó directa y significativamente (a) con el número de UTR/planta, (b) con la biomasa de invertebrados por planta, y (c) con la densidad de los invertebrados por tilandsia. Finalmente, el número de UTR por bromeliácea y el número de UTR por dm² presentaron correlaciones positivas y significativas con la densidad de los abetos.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Estructura de la comunidad de invertebrados

La comunidad es el conjunto de poblaciones de diferentes especies que interactúan en un mismo tiempo y espacio (Whittaker, 1975; Begon *et al.*, 1996). Existen dos teorías que explican la naturaleza de la comunidad: la primera, conocida como teoría *superorganísmica*, propuesta por F. E. Clemens y A. G. Tansley (Whittaker, 1975), afirma que la comunidad está compuesta de especies recurrentes y semejantes que tienden a la estabilidad dinámica después de un disturbio, presentando autorregulación u *homeostasis*, y que son unidades con límites definidos. Por el contrario, la teoría *individualista*, propuesta por H. A. Gleason, afirma que una comunidad es un conjunto de especies con los mismos requerimientos ambientales y que los límites de una comunidad son indefinidos pues existe un gradiente continuo de condiciones ambientales en el tiempo y espacio (Whittaker, 1975). Esta última teoría es la más aceptada, debido a que se ajusta más a la realidad (Krebs, 1985).

En la investigación de la naturaleza de la comunidad por lo general se analiza la composición y la estructura de la comunidad (Whittaker, 1975; Begon *et al.*, 1996). La composición es el listado de especies de la comunidad (Begon *et al.*, 1996) y la estructura son todas aquellas propiedades que describen a la comunidad (Diamond y Case, 1986), en particular, el número de especies y las abundancias relativas de cada una de ellas.

Los invertebrados son un grupo muy diverso, ya que abarcan más de 30 phyla. Dentro de éstos se encuentra el phylum Arthropoda, que es el más diverso del reino animal, ya que está conformado por 65% de las especies de animales vivos conocidas, esto es, cerca de 1.7 millones de especies (Kim, 1993). Los artrópodos son parte importante dentro de los ecosistemas naturales debido a su estrecha interacción con la vegetación, la fauna y el medio físico, así como de los diferentes papeles ecológicos que desempeñan, por ejemplo: depredadores, polinizadores, parásitos y recicladores de nutrientes y materia orgánica (Samways, 1994). Además, constituyen un sistema de estudio complejo debido a su alta diversidad, su abundancia relativa y su pequeño tamaño corporal (Kim, 1993). Desgraciadamente, su estudio se ve limitado por la dificultad en su determinación taxonómica, ya que son pocos los taxónomos especializados (Kim, 1993).

A pesar de lo anterior, los estudios sobre la estructura de la comunidad de los invertebrados están enfocados principalmente a los artrópodos, y su estudio se analiza principalmente en tres

niveles. Uno es el estudio de las posibles interacciones entre especies (Morse *et al.*, 1988; Bassett y Kitching, 1991); otro es el análisis de la relación entre la riqueza de especies, sus abundancias y sus tallas corporales (Morse *et al.*, 1988; Bassett y Kitching, 1991); y, por último, el estudio de la estructura de los gremios (Stork, 1987).

1.2. Fauna asociada a las bromeliáceas

Las bromeliáceas constituyen un complejo estructural que proveen una gran variedad de microambientes y gradientes ecológicos para las comunidades animales (Richardson, 1999). Algunas bromeliáceas presentan diseños arquitectónicos que les permiten acumular agua, por lo que se les llama fitotelma, el cual se define como una estructura formada por plantas terrestres que retienen agua por lo menos durante algunos días (Frank, 1983; Moffett, 2000). Éste se caracteriza por alojar una gran diversidad de flora y fauna acuática, aunque para algunos de estos últimos, su residencia se limite para alguna etapa de su desarrollo (Picado, 1913; Laessle, 1961; Marguire, 1971; Fish, 1983).

Las bromeliáceas permanecen húmedas prácticamente todo el año, por lo cual representan un refugio en la temporada de sequía para diversos organismos, proporcionando recursos y condiciones básicas como agua, comida, seguridad y en algunos casos, oxígeno disuelto del tejido fotosintético adyacente (Picado, 1913; Frank, 1983). Debido a esto, se les ha considerado como ecosistemas verdaderos (Picado, 1913; Leasle, 1961, Beutelspacher, 1971).

Las bromeliáceas epifitas ofrecen beneficios a diferentes invertebrados del dosel y también vertebrados, como aves, reptiles y anfibios; siendo un refugio seguro contra depredadores y condiciones ambientales extremosas (Benzing, 1990). Al mismo tiempo, la planta se beneficia con los organismos degradadores residentes que transforman la materia orgánica en nutrientes básicos (Picado, 1913; Wake, 1987), así como con la intervención de la fauna en los procesos de polinización y dispersión de semillas de las bromeliáceas; ya que en la mayoría de los casos son la única vía (Frank, 1983).

Actualmente, se conocen interacciones entre las tilandsias [plantas del género *Tillandsia* (Bromeliaceae: Tillandsioideae)] y hormigas, así como con termitas. Por ejemplo, en un bosque húmedo de Quintana Roo, México se encontró que *Tillandsia* sp. es un hospedero de pequeños mirmecinos (Formicidae) y se descubrió la relación mirmecofítica entre la hormiga *Wasmania auropunctata* y *T. balbisiana*. (Dejean *et al.*, 1995). En Isla Guana de las Islas Virgenes Inglesas,

la interacción entre *Nasutitermes acajutlae* (Isoptera) y *T. recurvata* puede variar entre mutualista, comensalista y parásita; dependiendo del estrés hídrico de las termitas (Thorne *et al.*, 1996). Estos isópteros benefician a las bromeliáceas con la construcción de su nido en su base, incrementando la humedad relativa de la epífita y evitando algún estrés hídrico, además de proporcionarle una mayor resistencia a incendios (Thorne *et al.*, 1996). Así mismo, el sustrato de sus nidos facilita la germinación y el desarrollo de las semillas de las epífitas (Lüttge, 1989; Benzing, 1990). Las hormigas y las termitas proporcionan cierta defensa contra herbívoros, ya que se ha registrado que las tilandsias son prácticamente inmunes a los herbívoros, con excepción de algunos Homoptera (Benzing, 1990) y del coleóptero *Matamasius callizona* (Frank y Thomas, 1994).

Los trabajos relacionados con la fauna asociada a bromeliáceas son abundantes y la mayoría se enfocada en proporcionar listados faunísticos y resaltar las peculiaridades del ecosistema en su tan marcada delimitación física con el medio que le rodea, además de resaltar la gran diversidad de flora y fauna asociada (Greeney, 2001). Entre los trabajos clásicos sobresalen Picado (1913) y Beutelspacher (1971), este último por ser el primer estudio realizado en México. A partir de estos, se derivan estudios que abarcan la mayoría de la fauna asociada o sólo un gremio taxonómico, como Frank (1983) que analizó únicamente los dípteros asociados a bromeliáceas y Corbet (1983) que revisó los odonatos asociados a diferentes fitotelmias, entre ellas, los de bromeliáceas.

Por otra parte, los estudios sobre la dinámica que se presenta entre la fauna asociada y las bromeliáceas a lo largo del tiempo, son escasos. Sin embargo, se han aportado suficientes trabajos para despertar el interés por el tema, un ejemplo es Laessle (1961) que estudió las propiedades químicas y físicas del agua almacenada de diferentes bromeliáceas tipo tanque y su relación con la biota acuática de la bromeliácea *Aechmea paniculigera*, de Jamaica. En México, De Buen (1953) estudió las características ecológicas y la importancia malarológica de las bromeliáceas epífitas. Palacios-Vargas (1979) encontró un total de 31 especies de colémbolos en una localidad del Derrame Láxico del Chichinautzin, de las cuales solamente 18 especies (el 58%) están asociadas a cuatro especies de bromeliáceas del género *Tillandsia*. En el mismo trabajo se encontró que los colémbolos están en las tilandsias prácticamente durante todo el año. Palacios-Vargas (1981) y Murillo *et al.* (1983) estudiaron la entomofauna asociada a *Tillandsia* sp. en la transición biótica entre la región Neártica y la Neotropical del derrame del

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Chichinautzin. En ambos trabajos, se describe la dinámica de la comunidad de artrópodos a lo largo de un año, en donde los valores más altos de riqueza y de abundancia fueron en la época de sequía, así como los valores más bajos de dichas variables en la época de lluvias. Al parecer, las tilandsias en la época de sequía constituyen un refugio contra los depredadores y un importante reservorio de agua. En contraste, en la época de lluvias, la cantidad de agua acumulada en el tanque de la tillandsia se incrementa, obligando a muchos organismos a buscar un hábitat más adecuado.

Por su parte, Richardson (1999) estudió la fauna asociada a las bromeliáceas tipo tanque (*Guzmania* y *Vriesia* spp.) en tres diferentes localidades de los bosques tropicales de Puerto Rico. Él concluyó que las bromeliáceas son un complejo estructural que proveen una gran variedad de gradientes ecológicos para las comunidades animales y que éstas se comportan como islas. Además, propone que la fauna encontrada en bromeliáceas puede llegar a ser una muestra representativa de la diversidad del bosque y que la probabilidad de su presencia en estas plantas está relacionada con su abundancia en el hábitat, ya que las bromeliáceas pueden actuar como trampas pasivas para insectos que caen del dosel o que provienen del suelo, catalogados frecuentemente como insectos accidentales. Por otro lado, Castaño-Meneses (2002) estudió la estructura de la comunidad de artrópodos asociados a *T. violacea* en un bosque templado del Parque Nacional "El Chico" Hgo., así como las propiedades físicas y químicas del agua y del suelo almacenado en la tilandsia. La autora encuentra que la abundancia de los artrópodos es directamente proporcional a la conductividad eléctrica, y contenidos de carbono y calcio del suelo acumulado en la planta.

Otra gran aportación es el trabajo de la estructura de la comunidad de artrópodos en tres diferentes tipos contrastantes de epífitas (una orquídea y dos bromeliáceas, una de ellas fue *Tillandsia fasciculata*) en un bosque tropical de un solo forofito de Panamá (Stuntz *et al.*, 2002). Ellos encuentran diferencias evidentes entre epífitas en la riqueza de especies, en la composición y en la estructura de los gremios de artrópodos.

Por último, Armbruster *et al.* (2002) estudiaron los posibles factores que modifican la estructura de la comunidad de la fauna asociada bromeliáceas tipo tanque, entre ellas *Tillandsia* spp. en un bosque tropical bajo del Ecuador. Ellos encontraron que el volumen de la planta, el número de hojas, el contenido de detritos y el volumen del agua almacenada explican el 62% de la variación de la riqueza de morfoespecies entre las epífitas.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Dentro de los estudios realizados de la fauna asociada a bromeliáceas (Picado, 1913; Laessle, 1961; Beutelspacher, 1972; Fish, 1976; Murillo *et al.*, 1983; Paoletti, 1991; Dejean *et al.*, 1995; Richardson, 1999; Castaño-Meneses, 2002; Stuntz *et al.*, 2002; Z. Cano-Santana, datos no pub.) se ha encontrado que la mayor diversidad pertenece a los invertebrados, de los cuales destacan los artrópodos abarcando más del 90% de los registros. Entre los invertebrados más sobresalientes están los anélidos, los gastrópodos, los ostrácodos, los isópodos, los quilópodos, los araneidos, los opiliónidos, los ácaros, los colémbolos, los ortópteros, los psicópteros, los himenópteros, los coleópteros, los dípteros y los himenópteros (Tabla 1.1).

1.3. Las bromeliáceas y el dosel de los bosques

La familia Bromeliaceae ocupa es el segundo gremio más diverso en las plantas vasculares epífitas y se les puede encontrar tanto en zonas áridas como en bosques húmedos (Lüttge, 1989). Debido a que sus hojas se encuentran dispuestas en forma de roseta tienden a acumular agua y materia orgánica que proviene de las precipitaciones, así como de una constante caída de detritos y de los desechos de la fauna asociada. El sustrato acumulado en el interior de la bromeliácea es llamado "suelo suspendido" (Delamare-Deboutteville, 1950) en el cual se puede encontrar una mayor concentración de nutrientes esenciales que en el suelo forestal (Benzing, 1990).

Para las plantas epífitas las condiciones del dosel son rigurosas debido a las altas temperaturas, la baja humedad y el poco sustrato para establecerse (Benzing, 1995). Dadas las condiciones de este medio, considerado como árido, las bromeliáceas han desarrollado diferentes adaptaciones, por ejemplo (Lüttge, 1989): (a) su fotosíntesis es de tipo CAM, (b) sus hojas están cubiertas por tricomas que absorben agua y nutrientes, (c) almacenan agua en su tanque, y (d) la raíz sólo funciona como una estructura de afianzamiento al árbol hospedero que, en este caso, se denomina *forofito*. De la misma forma, se ha encontrado que *Tillandsia* sp. posee espejos abaxiales que reflejan fotones no absorbidos para regresarlos al clorénquima (Lee *et al.*, 1979), logrando así una reducción en sus curvas de saturación fotosintética (Griffiths y Smith, 1983) y, por tanto, una mayor tolerancia a la sombra en caso de establecerse en los estratos más bajos de la vegetación. Todas estas adaptaciones, incluyendo aquéllas que se enfocan en la retención y uso de agua, han constituido una gran influencia en la evolución de las formas de vida epífita (Lüttge, 1989).

Tabla 1.1. Registros de diferentes estudios de la fauna asociada a plantas epifitas de la familia Bromeliaceae. El asterisco (*) indica los estudios hechos en *Tillandsia* sp.

Phylum/ Orden	Grupo Taxonómico	Picado (1913)	Laessle (1961)	*Braubacher (1972)	*Fish (1976)	*Murillo (1983)	Proktsi <i>et al.</i> (1991)	*Dejean <i>et al.</i> (1995)	Richardson (1999)	*Castañó- Meneses (2002)	*Stuntz <i>et al.</i> (2002)	* Z. Cano- Santana (no publ.)
Platyhelminthes	Platyhelminthes								X			
Annelida	Annelida	X	X		X		X		X			X
Crustacea	Ostracoda	X	X		X				X			
	Isopoda						X	X	X	X		X
	Diplopoda						X		X	X		X
	Chilopoda						X	X	X	X	X	X
	Symphyla								X			
	Copepoda	X	X									
	Decapoda	X										
	Eucarida		X									
	Amphipoda									X		
Arachnida	Scorpiones							X	X			
	Araneae			X		X	X	X	X	X	X	X
	Opiliones						X	X	X			X
	Acari	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
	Pseudoscorpiones							X	X	X	X	
	Solifugae			X								
Insecta- Apterygota	Collembola			X		X	X	X	X	X		X
	Thysanura							X	X			
	Diplura								X			
Insecta- Pterygota	Ephemeroptera								X			
	Thysanoptera					X			X	X		
	Blattodea			X			X	X	X		X	
	Orthoptera			X				X	X		X	X
	Dermaptera			X					X			X
	Isoptera							X	X		X	
	Psocoptera					X			X	X		X
	Hemiptera	X	X	X		X	X		X	X		X
	Homoptera					X			X	X		X
	Coleoptera	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X
	Trichoptera								X		X	X
	Lepidoptera			X		X			X	X	X	X
	Diptera	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
	Hymenoptera			X		X	X	X	X	X	X	X
	Dictyoptera											X
	Odonata	X									X	X
	Heteroptera							X			X	
	Plecoptera	X										
	Neuroptera									X		
	Embioptera										X	
Mollusca	Gastropoda			X			X	X	X			X
Amphibia	Anura	X	X					X	X			
Reptilia	Reptilia								X			
Mammalia	Rodentia							X				

TESIS
 CCN
 PALMA DE ORGANO

La vegetación epífita beneficia al bosque al incrementar el índice de humedad relativa del dosel (Benzing, 1990). De la misma forma, se ha sugerido que las plantas epífitas se benefician de esta forma de vida al evadir disturbios, como el caso de incendios a nivel del suelo, pisoteo por organismos que no vuelan, y daño de tejidos por herbívoros que no trepan (Benzing, 1990).

Se dice que la distribución de las plantas epífitas en los árboles es el resultado de diversos procesos de su ciclo de vida, como la reproducción, la dispersión de las semillas, la fijación de las semillas, la germinación, el crecimiento y la sobrevivencia (Hietz, 1997). Se cree que los posibles factores que determinan el establecimiento de las epífitas sobre su hospedero son: la intensidad de la lluvia de semillas (Benzing, 1990); el patrón de crecimiento de las ramas del forofito (Went, 1940); el patrón de la caída de sus hojas (Went, 1940); las propiedades de su corteza (capacidad de retener agua, estabilidad, textura, grosor y composición química) (Frei y Dodson, 1972); así como las condiciones microclimáticas de luz y de humedad, principalmente (Benzing, 1990).

En un bosque mesófilo de montaña, adyacente al Instituto de Ecología de Xalapa, Veracruz, se registró que las bromeliáceas del género *Tillandsia* prefieren asentarse sobre ramas de diámetro pequeño; sin embargo, éstas enfrentan una alta tasa de mortalidad por el soporte inseguro (Hietz, 1997). Al parecer, las tilandsias no se encuentran frecuentemente sobre las ramas gruesas debido a la baja cantidad de luz, así como al exceso de humedad que inhibe el intercambio de gases de los tricomas de sus hojas (Benzing *et al.*, 1978), dando como resultado, la reducción de sus probabilidades de alcanzar la madurez (ver Hietz, 1997).

Debido a la forma en que las tilandsias adquieren sus nutrientes, se podría pensar que éstas no afectan al hospedero; sin embargo, un gran número de plantas epífitas sobre un solo individuo puede afectarlo negativamente al sombrear las hojas subyacentes y al sobrecargar las ramas de soporte al concentrarse muchas plantas (Strong, 1977). Por otra parte, se cree que ocurre el fenómeno de la "piratería nutricional", que consiste en el posible efecto de las bromeliáceas sobre los hospederos por la retención de detritos y agua (Benzing y Seemann, 1978). Este depósito afecta directamente al hospedero por restringirlo de nutrientes clave cuando más los necesita, sugiriendo que el impacto de este efecto sobre el hospedero depende de la disponibilidad de nutrientes en el sitio (Benzing y Seemann, 1978). Hoy en día se conocen un amplio espectro de especies hospederas que tienen acceso a los nutrientes acumulados en la epífita por medio de una extensa red de raíces, por lo que en este caso, la epífita beneficia su hospedero por acumular y retener materia orgánica para su disposición (Nadkarni, 1981).

1.4. El dosel y sus variaciones microclimáticas

Se le llama dosel al conjunto de todas las hojas, ramillas y ramas que existen en el estrato de la vegetación arbórea, es decir, donde se acumulan todas las copas (Parker, 1995). El dosel de los árboles se ha caracterizado por hospedar a una alta diversidad biológica (Southwood *et al.*, 1982; Stork, 1991; Bassett y Arthington, 1992; Erwin, 1992; Allison *et al.*, 1993), la cual está asociada a la variedad de condiciones microclimáticas que facilitan la presencia de organismos con varios estilos de vida (Morecroft *et al.*, 1985; Fitzjarrald y Moore, 1995).

Dentro del dosel se pueden encontrar gradientes verticales de temperatura y humedad. La temperatura es mayor en las partes altas del dosel debido a la radiación directa y, por la misma razón, la tasa de desecación es alta y los niveles de humedad son más elevados en las partes bajas (Parker, 1995). La luz solar que irradia en las partes altas del dosel es filtrada por la absorción de las hojas a longitudes de onda específicas para la fotosíntesis y, por la presencia de ramas, las partes bajas reciben baja calidad, intensidad y duración de luz, creando un medio sombrío con una alta variación diurna de la intensidad de luz (del 10 al 70%) (Grubb y Whitmore, 1967; Evans, 1972; Shawn y Pereira, 1982; Chazdon y Fetcher, 1984). Por otro lado, la velocidad del viento disminuye al adentrarse al dosel y hacia los estratos verticales más bajos; sin embargo, a nivel de microhábitat la dirección e intensidad del mismo depende de la densidad de hojas y ramas y de la complejidad de la estructura del dosel (Allen, 1968; Oliver, 1975; Bergen, 1985).

Las condiciones microclimáticas del dosel son determinantes para algunos procesos biológicos, por ejemplo el tipo de turbulencia del viento que determina la dispersión de polen y semillas de las plantas asociadas (Fitzjarrald y Moore, 1995). El ataque de patógenos como hongos o bacterias depende de la humedad promedio y de la tasa de desecación del dosel (Huber y Gillespie, 1992).

1.5. El bosque de *Abies* en México

En México, el bosque de abetos (también llamados oyameles, romerillos o pinabetes; Miranda y Hernández, 1963) se distribuye en zonas templadas con una estación seca muy marcada con contrastantes oscilaciones diurnas de temperatura, así como nevadas moderadas, escasas o ausentes (Rzedowski, 1988). Crece en regiones donde el número de meses secos no es mayor de cuatro y donde se presentan frecuentemente días nublados y días con rocío (Rzedowski, 1988). A diferencia de otros bosques del resto del mundo (Canadá, el norte de Europa y de Asia) que

entran en latencia por las bajas temperaturas, en México prácticamente no se interrumpen sus actividades fisiológicas (Rzedowski, 1988). Este tipo de vegetación se origina en un piso altitudinal definido, encontrándose entre los 2400 y los 3600 m. Los suelos donde se establecen son profundos, bien drenados, pero húmedos durante todo el año, que presentan materia orgánica abundante en el horizonte A (Miranda y Hernández, 1963; Rzedowski, 1988). La distribución de estos bosques es muy dispersa y por lo general son manchones aislados restringidos a un cerro, una ladera o una cañada (Rzedowski, 1988). Comúnmente se ubican en laderas donde están protegidos de la acción de vientos fuertes y de insolación intensa y, por lo general, se presentan puros, por lo que sólo hay un estrato arbóreo superior, que a menudo puede ser denso y limitan el desarrollo de los estratos arbustivos y herbáceos por la penumbra (Rzedowski, 1988). La especie más frecuente en el centro de México es *Abies religiosa* (Miranda y Hernández, 1963), con bosques relativamente extensos y puros, aunque puede coexistir con *Pinus*, *Cipressus*, *Pseudotsuga*, *Quercus* y *Alnus*, entre otros (Rzedowski, 1988).

1.6. La altitud como factor ecológico

Se sabe que la altitud altera las condiciones climáticas del medio (Miller, 1957; Barry, 1981) afectando la distribución y abundancia de los organismos (Krebs, 1985; Begon *et al.*, 1996). Los gradientes de condiciones que pueden influir directamente sobre las comunidades biológicas al incrementarse la altitud son: el decremento de la temperatura, así como el incremento de la velocidad del viento y de la disponibilidad de agua (Miller, 1957; Barry, 1981).

La altitud puede afectar el desarrollo y el desempeño de los seres vivos (Krebs, 1985). Bajo condiciones extremas ambientales las poblaciones ecológicas se pueden ver afectadas negativamente en su sobrevivencia, su reproducción, el desarrollo de sus etapas juveniles, y su capacidad competitiva (Krebs, 1985).

Los diferentes estudios sobre variación de la estructura de las comunidades de plantas y animales en un gradiente altitudinal han dado mayor peso al cambio del número de especies y a distintos índices de diversidad. En su gran mayoría, los diferentes autores encuentran que la diversidad y el número de especies decrecen conforme se incrementa la altitud (Mac Arthur, 1972; Brown y Gibson, 1983; Wolda, 1987; Brown, 1988; Gentry, 1988; Holloway *et al.*, 1990; Stork y Brendell, 1990; Holloway y Stork, 1991; Groombridge, 1992; Stevens, 1992; Rohde, 1992; Rosenzweig, 1995; Begon *et al.*, 1996). Algunos autores acreditan este comportamiento al

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

progresivo aislamiento con las comunidades de sitios bajos y la reducción del área conforme se incrementa la altitud (Rahbek, 1995; Begon *et al.*, 1996).

Rahbek (1995) analiza y discute los métodos utilizados en los estudios relacionados con la variación del número de especies en función de la elevación. Con base en 97 trabajos (163 ejemplos), el autor registró que en el 53% de los trabajos no se estandarizó el esfuerzo de muestreo y el área de muestreo como factores determinantes en el estudio de un gradiente altitudinal. Solamente el 25% de los estudios consideraron una de estas dos variables, y sólo el 22% consideró la influencia de ambas. El autor sostiene que con la estandarización de estas dos variables el número de especies en un gradiente altitudinal muestra un comportamiento en forma de joroba y no un decremento monotónico. El autor concluye que no se puede establecer aún la existencia de una relación general entre estas dos variables, por lo que considera inmaduro el tema.

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

2.1. Objetivos

El objetivo general de esta tesis es determinar el efecto que tiene la altitud sobre la estructura de la comunidad de invertebrados asociada a la bromeliácea *Tillandsia violacea* en un bosque de oyamel (*Abies religiosa*) de el Parque Nacional El Chico, Hgo., durante la temporada de lluvias.

Los objetivos particulares formulados son los siguientes:

1. Conocer la composición, la abundancia y la biomasa de invertebrados asociados a *T. violacea*.

2. Determinar si existe un efecto de la altitud sobre la riqueza de unidades taxonómicas reconocibles (UTR), la abundancia, la diversidad y la biomasa de invertebrados asociados a *T. violacea*.

3. Conocer los índices de disimilitud de la comunidad en función de la distancia entre bromeliáceas.

4. Determinar los índices de asociación entre los grupos de invertebrados asociados a *T. violacea*.

5. Determinar el efecto de diferentes atributos de *A. religiosa* y *T. violacea* sobre la estructura de la comunidad de invertebrados asociados a ésta última.

2.2. Hipótesis

De acuerdo con los anteriores objetivos se formularon las siguientes hipótesis:

1. Se espera que la riqueza, la abundancia, la diversidad y la biomasa de los invertebrados asociados a *T. violacea* disminuya conforme se incrementa la altitud, debido a la dificultad de los invertebrados por subsistir en un medio en donde las condiciones climáticas son más frías.

2. La fauna cambiará de un piso altitudinal a otro debido a los requerimientos climáticos de cada grupo de invertebrados asociados a *T. violacea*. En este sentido, se espera que la fauna sea más similar en bromeliáceas localizadas en un mismo piso altitudinal que en bromeliáceas ubicadas en distintas altitudes.

3. Se espera que conforme se incremente la cobertura de las bromeliáceas, la abundancia, la biomasa y el número de UTR de la fauna aumenten (Richardson, 1999).

4. Se espera que a mayor densidad de oyameles y de bromeliáceas la diversidad de invertebrados será mayor. Esto se sustenta en que las bromeliáceas cercanas facilitan la colonización de invertebrados.

5. Se espera que el porcentaje de *T. violacea* en estadio reproductivo se correlacione positivamente con la abundancia, riqueza e índices de diversidad de la comunidad de invertebrados, ya que las inflorescencias pueden atraer a fauna que se alimenta de néctar, frutos o de las mismas flores.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

III. SITIO Y SISTEMA DE ESTUDIO

3.1. Sitio de estudio

El estudio se llevo a cabo en la Barranca del Mirador del Cuervo, ubicada al sur del poblado del Mineral del Chico, perteneciente al Parque Nacional El Chico, Hgo. La barranca presenta un intervalo altitudinal entre los 2560 y los 2840 m, así como una ladera con dirección N y una pendiente que varía entre los 22° y 37°. En toda su extensión se presentó un bosque puro de oyamel (*Abies religiosa*) donde se asentaban plantas de una sola especie de bromeliácea epífita (*Tillandsia violacea*) que ocupaba el dosel y el tronco de cada árbol. El bosque presentó un solo estrato arbóreo y un sotobosque poco desarrollado.

El Parque Nacional "El Chico" Hgo. (20°10'10" a 20°13'25" N y 98°41'50" a 98°46'02" O) está ubicado al norte de la ciudad de Pachuca dentro de un intervalo altitudinal que varía entre los 2600 y 3050 m. Su superficie es muy accidentada, ya que presenta laderas y cañadas. El clima es templado húmedo con verano fresco y largo Cb(wo')(x')b(i'). La vegetación consta principalmente de bosques de *Abies*, *Abies-Quercus* y de *Juniperus*; matorrales de *Juniperus*; matorrales de *Juniperus* y *Baccharis*; y pastizales (Gallegos y García, 1994).

De acuerdo con los registros climatológicos de 1980 a 1999 de la estación climatológica 13009 de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales del poblado del Mineral del Chico, Hgo., que es la más cercana a la Barranca del Mirador del Cuervo, se encontró lo siguiente: la temperatura durante la estación de lluvias (mayo-octubre) es de 15°C y en este periodo se registran de 90 a 119 días con lluvia apreciable, acumulando 1073.8 mm de precipitación pluvial, presentándose en promedio sólo una helada por temporada por año. En la época de sequía (noviembre-abril) la temperatura promedio es de 13.7°C, con un acopio de 145.7 mm de precipitación y un promedio de 20 heladas por temporada por año. Los vientos predominantes de esta zona presentan una velocidad promedio de 14.43 km/h y una dirección NO.

3.2. Sistema de estudio

3.2.1. *Abies religiosa* Schelecht. et Cham. Rzedowski y Rzedowski (2001) describe a esta planta como sigue. Árbol corpulento de 40 a 60 m de alto con hojas alternas de 20 a 30 mm de largo por 1.5 mm de ancho, ápice agudo y córneo, base de color verde oscuro en el haz y glaucas en el

envés. Semillas aladas resinosas de 9 a 10 mm de largo por 5 mm de ancho, que son lisas de color castaño brillante y el ala mide de 22 a 25 mm de largo por 10 a 15 mm de ancho. Se localiza entre los 2700 a 3500 m s.n.m. A menudo forma bosques puros, pero también puede estar asociada con *Pinus*, *Quercus*, *Pseudotsuga* y *Cupressus*. Se ubica en sitios donde la precipitación media anual varía de 1000 a 1400 mm y la temperatura media anual esta entre los 7.5 a 13.5° C. Su bosque es perennifolio, denso y más bien alto, pues su dosel mide de 20 a 40 m. Presenta por lo general uno o dos estratos arbóreos y la densidad de la cubierta arbustiva y herbácea es escasa en condiciones naturales. Su distribución abarca desde Sinaloa hasta Guatemala, pero se concentran sus poblaciones en las serranías de la Cuenca de México.

3.2.2. Tillandsia violacea Baker. Planta acaule epífita de la familia Bromeliaceae y de la subfamilia Tillandsioideae (Lüttge, 1989). Su tamaño varía entre los 60 y 70 cm, incluyendo la inflorescencia; sus hojas son de forma triangular y angosta y se acomodan en roseta creando una estructura de contención; están cubiertas por abundantes tricomas o escamas epidérmicas (Rzedowski y Rzedowski, 2001). La forma de la roseta está entre la tipo tanque y la atmosférica y la raíz sólo funciona como una estructura de afianzamiento al hospedero (Lüttge, 1989). Presenta inflorescencia con coloración violeta y brácteas rojo anaranjadas con semillas plumadas (Rzedowski y Rzedowski, 2001). Su época de floración es entre los meses de diciembre y abril (García-Franco, 1987). Se les encuentra en bosques mesófilos de montaña, en bosque de coníferas y en bosque de encinos, entre los 2450 y los 2800 m s.n.m.; en México se presentan en los estados de Michoacán, Hidalgo, de Veracruz a Guerrero y Chiapas (Rzedowski, 1988).

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Colecta y desfoliamiento de tilandsias

La colecta se llevó a cabo en el mes de agosto de 1997. Se colectaron cinco tilandsias en cada uno de seis pisos altitudinales, separados por 50 m de altitud entre los 2570 y 2820 m, reuniendo un total de 30 plantas. Los niveles altitudinales se relacionaron de forma ascendente con números romanos. De tal forma que el piso de los 2570 m se le asignó el número I, y al piso de los 2820 m se le adjudicó el VI.

Para este fin, se trazaron cinco líneas paralelas de 300 m altitudinales, separadas por 50 m lineales entre sí, siguiendo la pendiente de la ladera. Se seleccionó sistemáticamente el abeto más cercano de más de 12 m de altura a puntos seleccionados sistemáticamente cada 50 m altitudinales dentro de la línea iniciando en los 2570 m.

En cada árbol se seleccionó, de forma aleatoria, un ejemplar de *Tillandsia violacea* mayor de 20 cm de diámetro de cobertura y ubicada entre los 7 y 10 m de altura a partir de la base del tronco. Para alcanzar esta altura se utilizaron técnicas de montañismo. A la bromeliácea seleccionada se le midió el diámetro y fue envuelta por una bolsa de plástico, se cortó por la base, posteriormente, fue transportada al nivel del suelo con una cuerda. En seguida, se aplicó por aspersión un insecticida de emulsión AquaPy (AgrEvo, México), el cual contiene 30 g/l de piretrinas naturales sinergizadas con 150 g/l de butóxido de piperonilo. El agua contenida dentro de la tilandsia fue colectada en un frasco. El uso de la bolsa y la pronta aplicación del insecticida redujeron la posibilidad de fuga de cualquier organismo.

En el laboratorio todas las bromeliáceas fueron deshojadas y lavadas con pinceles y pisetas con alcohol al 70%. Este paso se llevó a cabo en bandejas de plástico para evitar pérdida de material. El producto de este proceso fue una mezcla homogénea de suelo, hojarasca (principalmente acículas del abeto y pequeños restos de hojas de bromeliácea) y fauna, la cual fue colocada en recipientes de 500 ml de plástico previamente etiquetados.

4.2. Extracción e identificación taxonómica

4.2.1. Extracción de la macrofauna. La macrofauna (invertebrados > 1.5 mm de longitud) se extrajo por revisión directa en charolas de disección, donde el cúmulo de materia orgánica fue examinado en pequeñas porciones, colocándolas en una coladera, para extraer organismos que se

TEESIS CON
FALLA DE ORIGEN

ven a simple vista y desechar la hojarasca. El suelo resultante de este procedimiento se almacenó y etiquetó para su posterior revisión. Todos los ejemplares descubiertos se guardaron en recipientes de 15 ml previamente etiquetados con alcohol al 70%. Los organismos fueron separados en grupos lo más fino posible y después llevados con taxónomos especialistas para su identificación.

4.2.2. Extracción de la microfauna. El suelo con alcohol resultante del proceso anterior se fraccionó en 32 partes con un fraccionador Folsom, de las cuales se seleccionaron cuatro al azar para la extracción de la microfauna con ayuda de un microscopio estereoscópico. El fraccionador Folsom descrito por Scarola y Novotny (1968) es un cilindro rotatorio con una partición vertical semicircular montada en el centro. El cilindro lo sujetan dos columnas adheridas a una base equipada con tornillos niveladores. La muestra se coloca dentro del cilindro, éste se rota y la partición fracciona la muestra en dos partes iguales (Fig. 4.1). El fraccionador Folsom es una herramienta con un alto nivel de efectividad de fragmentación que ha sido utilizado para muestrear plancton, ya que la alícuota de la muestra refleja las abundancias relativas de las principales UTR (Longhurst y Seibert, 1967; Scarola y Novotny, 1968; Griffiths *et al.*, 1984).

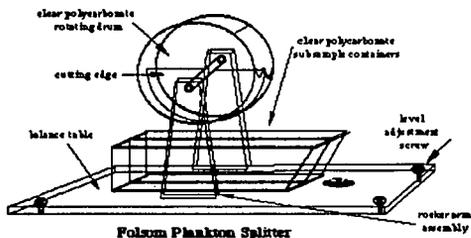


Figura 4.1. Esquema del fraccionador Folsom donde se señalan sus componentes y en algunos casos los materiales de los que están constituidos. Cabe resaltar que esta es una herramienta utilizada para examinar muestras de plancton.

Para conocer con exactitud la composición de la microfauna se examinó en su totalidad la fauna de dos individuos de *T. violacea* en dos diferentes altitudes (piso II y III). Los organismos hallados fueron separados a grupos, al máximo nivel taxonómico posible, en recipientes etiquetados de vidrio con alcohol al 70%.

4.3. Eficiencia del fraccionador Folsom

Para poner a prueba la eficiencia del fraccionador Folsom se compararon entre sí las abundancias de los organismos extraídos de las cuatro muestras seleccionadas al azar (Griffiths *et al.*, 1984). Para su comparación se calculó el nivel de confianza (Nc) con la siguiente fórmula (Southwood, 1978):

$$Nc = \left(\frac{EE \cdot n}{N} \right) - 100$$

donde EE = error estándar, n = número de muestras y N = número total de organismos.

4.4. Análisis de la estructura de la comunidad de invertebrados

Los siguientes atributos se determinaron a nivel de bromeliácea, para compararlas con los diferentes pisos altitudinales y a nivel global para caracterizar la localidad. Además se correlacionaron con la cobertura y proporción de inflorescencias de las tilandsias, así como las densidades de las dos poblaciones de plantas. Para todos los análisis estadísticos se utilizó la paquetería de STATISTICA (StatSoft Inc., Oklahoma, E.U.).

4.4.1. Abundancia y densidad de especies. Se estimó la densidad de invertebrados por unidad de área (dm^2) y por bromeliácea, así como el número de UTR por unidad de área (m^2) y por planta. Cada una de estas variables se les aplicó una regresión logarítmica contra la altitud, para lo cual se corrigieron con la fórmula $\sqrt{x+0.5}$ (Zar, 1999), por tratarse de datos discretos.

Se comparó la estructura de la comunidad entre pisos altitudinales en términos de la abundancia de los grupos de invertebrados dominantes (Oribatida, Collembola, Mesostigmata, Nematoda, Diptera y Copepoda), calculando las frecuencias esperadas con una tabla de contingencia de 6 (pisos altitudinales) X 6 (grupos dominantes). Con esto se calculó un índice de preferencia (I_p) para cada grupo de invertebrados (i) en cada piso altitudinal, aplicando la siguiente fórmula:

$$I_p = \frac{o_i - e_i}{o_i}$$

donde o_i es el número observado de individuos del grupo taxonómico, e_i es el número de organismos esperados del mismo grupo (calculado en la tabla de contingencia). Se estipuló que si I_p presentaba valores cercanos a cero, el piso altitudinal es indiferente, si es positivo éste es

preferido y, si es negativo, el piso es rechazado. Posteriormente, se clasificó de acuerdo a los valores de sus índices de preferencia en el gradiente altitudinal en: *muy sensible*, *poco sensible* y *sin sensibilidad* a la altitud.

4.4.2. Diversidad. Se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') para cada una de las 30 comunidades asociadas a cada bromeliácea individual, dichos valores fueron correlacionados con la altitud. El índice fue calculado con la siguiente ecuación:

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

donde p_i es la proporción de individuos de cada UTR y S la riqueza de UTR.

4.4.3. Biomasa. Para comparar el aporte biomasa de la comunidad de invertebrados asociada a *T. violacea* a diferentes pisos altitudinales se hizo lo siguiente. En septiembre de 2000 se realizó una colecta de invertebrados provenientes de un ejemplar de *T. violacea* de la localidad con el fin de obtener su aportación de biomasa seca en función a su longitud corporal. Se extrajeron 30 ejemplares de tamaño corporal contrastante, los cuales fueron sacrificados con acetato de etilo y alcohol al 70%. Posteriormente, en el laboratorio se midió su longitud corporal con un vernier digital (Mitutoyo ± 0.005 mm). Después, fueron secados en una estufa a 60° C a peso constante con una balanza analítica. Con los datos obtenidos, se hizo un análisis de regresión para obtener la ecuación que predijera la biomasa corporal en función de la longitud corporal.

Para calcular la biomasa que aporta cada grupo de invertebrados se midió con un vernier digital (Mitutoyo ± 0.005 mm) la longitud corporal de por lo menos diez ejemplares de cada grupo. El promedio de la longitud se extrapoló con la ecuación obtenida entre la longitud corporal y el peso seco de la colecta del punto. Subsecuentemente, el peso seco representativo de cada grupo se multiplicó por la abundancia registrada en el proceso de extracción de fauna. Se llevaron a cabo análisis de correlación entre la altitud y la aportación de biomasa de los invertebrados por bromeliácea y ajustada a la cobertura de la misma.

4.4.4. Índices de asociación. Con los datos de abundancia de invertebrados de las 30 bromeliáceas colectadas se generó una matriz de índices de asociación entre UTR. Solamente se tomaron en cuenta aquellos grupos que estuvieron presentes en más de dos y menos de 29

bromeliáceas, como lo sugiere Williams y Lambert (1960). Los índices de asociación (IA) se calcularon de la siguiente manera:

$$IA = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}}$$

donde a es el número de bromeliáceas en las que las dos UTR están presentes; b es el número de bromeliáceas en las que sólo la UTR 1 está presente; c es el número de bromeliáceas en las que sólo la UTR 2 está presente, y d es el número de bromeliáceas en las que ninguna UTR está presente. Posteriormente, se hicieron pruebas *ji cuadrada* con corrección de continuidad de Yates para tablas de 2×2 (Zar, 1999) con el fin de determinar si los IA obtenidos eran significativamente diferentes de cero (Krebs, 1985). Con los índices de asociación estadísticamente significativos se dibujó una matriz de índices de asociación de los diferentes grupos de invertebrados.

4.4.5. Análisis de disimilitud. Con las abundancias y listados de grupos asociados de cada bromeliácea se obtuvo, para cada tilandsia, el índice de disimilitud de Sørensen (ID), el cual se calculó de la siguiente manera:

$$ID = 1 - \left(\frac{2j}{a+b} \right)$$

donde j es el número de UTR que son comunes para las dos comunidades, a es el número de UTR exclusivos de la comunidad 1 y b es el número de UTR exclusivos de la comunidad 2. Con estos datos se construyó un dendrograma y un esquema de la distribución espacial de seis agrupaciones, derivadas de las 30 comunidades, asociadas por su semejanza estructural en un plano de dos dimensiones (piso altitudinal contra número de transecto). Se correlacionaron los ID con la distancia altitudinal y lineal entre bromeliáceas. La distancia lineal se construyó mediante reglas trigonométricas, dados los datos de inclinación de la ladera (registrados en campo en septiembre de 2000) y la distancia altitudinal invariable entre cada nivel (Fig. 4.2).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

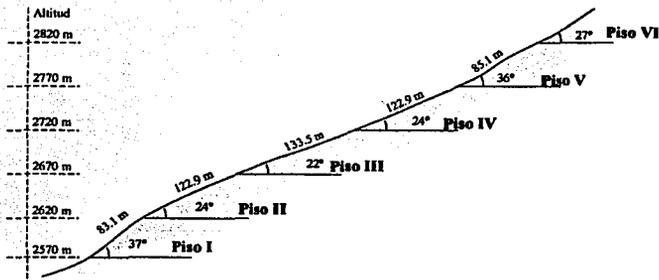


Figura 4.2. Perfil de la ladera de la barranca donde se ubica el Mirador del Cuervo. Este fue el resultado de conversiones trigonométricas con las pendientes observadas de cada estrato y la diferencia altitudinal. Observación realizada entre el 23 y el 25 de septiembre de 2000.

4.5. Relación entre la estructura de la comunidad de invertebrados y diferentes atributos de los oyameles y las tilandsias

En septiembre de 2000, en cada uno de los seis pisos altitudinales estudiados se determinó la densidad de oyameles con el método del punto central, marcando diez puntos al azar en una línea de 100 m por cada piso altitudinal.

De forma paralela, se contaron todos los ejemplares de *T. violacea* ubicados en los árboles seleccionados en cada piso altitudinal y se les registró si presentaban inflorescencias o no.

Se hicieron correlaciones, con la paquetería de STATISTICA (StatSoft Inc., Oklahoma, E.U.), entre las variables de la estructura de la comunidad de invertebrados y las siguientes variables obtenidas: (a) densidad de oyameles, (b) densidad de tilandsias, (c) proporción de tilandsias en estadio reproductivo, así como la cobertura de las tilandsias colectadas en septiembre de 1997.

V. RESULTADOS

5.1. Estructura de la comunidad

A partir de la extracción de la fauna de invertebrados y la aproximación de la microfauna, se calculó un total de 65,399 organismos encontrados en treinta bromeliáceas colectadas. Entre los grupos más abundantes están los nemátodos, los moluscos, las arañas, los opiliónidos, los oribátidos, los mesostigmados, los prostigmados, los copépodos, los diplópodos, los quilópodos, los colémbolos, los hemípteros, los himenópteros, los coleópteros, los blatarios, los dípteros, los lepidópteros, los mecópteros, los tisanuros, los psicópteros y los homópteros, acumulándose un total de 44 unidades taxonómicas reconocibles (UTR) (Tabla 5.1). De los tres phyla registrados, los Arthropoda predominaron, aportando un 95.4% de las UTR (Apéndice 1).

Las densidades de los diferentes grupos taxonómicos variaron entre los 0.02 y los 219.50 ind/dm² de cobertura de *T. violacea*. Entre los grupos con las densidades más altas estuvieron los oribátidos (de 121.52 a 219.50 ind/dm²; promedio: 53%), los dípteros (de 35.96 a 84.34 ind/dm²; 17%), los nemátodos (de 13.58 a 66.69 ind/dm²; 10%), los colémbolos (de 10.83 a 30.44 ind/dm²; 8%), los copépodos (de 1.24 a 44.06 ind/dm²; 5%), los mesostigmados (de 10.64 a 27.71 ind/dm²; 5%) y los Cambalidae (Diplopoda) de 0.09 a 15.44 ind/dm² (Tabla 5.1 y Fig. 5.1a).

Por otra parte, los grupos más sobresalientes por su aportación en biomasa a nivel global fue: Diptera (63%), Lepidoptera (13%), Diplopoda (12%), Chilopoda (4%), Nematoda (2%) y Araneae (2%) (Fig. 5.1b).

Consideramos que nuestras estimaciones de abundancia para la microfauna son veraces, ya que los niveles de confianza del uso del fraccionador Folsom variaron entre el 83.6 y el 98.1% y el promedio fue de 91.6% ($n = 28$).

5.2. Altitud y la estructura de la comunidad

Se encontró que de las diferentes variables obtenidas de la comunidad de invertebrados asociada a *T. violacea* (H' , densidad de invertebrados/bromeliácea, densidad de invertebrados/dm², densidad de UTR/bromeliácea, densidad de UTR/dm², biomasa/bromeliácea y biomasa/dm²) solamente el índice de diversidad se correlacionó negativa y significativamente con la altitud (Tabla 5.2 y Fig. 5.2). La abundancia de los Araneae, los Hemiptera y los Psocoptera se

Tabla 5.1. Densidad de invertebrados (dm^{-2} de cobertura \pm e. c.) asociados a *Tillandsia violacea* en un gradiente altitudinal en un bosque de yarenel (*Abies religiosa*) en el Parque Nacional el Chico, Hgo. Nomenclatura basada en Borror *et al.* (1989). Los espacios en blanco indican ausencia. UTR = unidad taxonómica reconocible.

NOMBRE PHYLUM/ SUBPHYLUM/ORDEN	UTR	ALTITUD (m)					
		2570 (I)	2620 (II)	2670 (III)	2720 (IV)	2770 (V)	2820 (VI)
Phylum Nematoda	Nematoda	14.10 \pm 5.97	66.69 \pm 26.15	13.58 \pm 7.11	25.46 \pm 6.81	19.22 \pm 2.43	47.97 \pm 11.44
Phylum Mollusca	Gastropoda	1.05 \pm 0.82	0.59 \pm 0.38	3.45 \pm 3.45	0.91 \pm 0.28	3.77 \pm 2.95	6.96 \pm 4.15
Phylum Arthropoda							
Orden Araneae							
	Anyphaenidae	0.02 \pm 0.02					0.08 \pm 0.08
	Salticidae	0.03 \pm 0.03				0.03 \pm 0.03	0.08 \pm 0.06
	Theridiidae						0.18 \pm 0.12
	Heteropodidae						0.02 \pm 0.02
	Amareubiidae	0.03 \pm 0.03			0.03 \pm 0.03	0.03 \pm 0.03	
	Agelenidae	0.06 \pm 0.06	0.02 \pm 0.02	0.20 \pm 0.06	0.02 \pm 0.02		
	<i>Pisarina</i> sp. (Pisauridae)		0.03 \pm 0.03				
	Linyphiidae		0.03 \pm 0.03		0.05 \pm 0.05		0.06 \pm 0.06
	Gnaphosidae				0.03 \pm 0.03		0.02 \pm 0.02
	Corinnidae		0.06 \pm 0.06		0.06 \pm 0.06	0.09 \pm 0.06	0.22 \pm 0.14
	Otros Araneae	0.05 \pm 0.03	0.05 \pm 0.03	0.10 \pm 0.06	0.08 \pm 0.05	0.12 \pm 0.09	0.64 \pm 0.28
Orden Opiliones	Opiliones	0.11 \pm 0.11	0.02 \pm 0.02				
Clase Acari							
	Mesostigmata	20.17 \pm 5.75	27.71 \pm 4.47	13.99 \pm 3.36	12.41 \pm 5.71	12.90 \pm 5.18	10.64 \pm 4.65
	Oribatida	141.37 \pm 30.99	124.20 \pm 23.37	121.52 \pm 49.11	190.09 \pm 32.78	136.62 \pm 44.38	219.50 \pm 70.17
	Prostigmata	0.67 \pm 0.43	0.85 \pm 0.43	0.83 \pm 0.35	0.22 \pm 0.22	0.97 \pm 0.97	4.76 \pm 2.77
Subphylum Crustacea	Copepoda	15.80 \pm 9.27	44.06 \pm 20.28	29.36 \pm 16.20	21.31 \pm 16.76	1.24 \pm 0.79	4.12 \pm 2.94
Clase Diplopoda	Cambalidae	0.75 \pm 0.25	0.50 \pm 0.14	0.16 \pm 0.05	0.31 \pm 0.08	0.09 \pm 0.06	15.44 \pm 0.07
Clase Chilopoda	Lithobiidae	0.06 \pm 0.04		0.03 \pm 0.03	0.03 \pm 0.03		0.02 \pm 0.02
Clase Hexapoda	Collembola	27.90 \pm 18.69	30.44 \pm 6.88	19.23 \pm 7.47	29.92 \pm 10.00	10.83 \pm 4.08	28.15 \pm 9.30
	Psocoptera		0.25 \pm 0.25	1.10 \pm 0.91	0.22 \pm 0.22		1.77 \pm 0.94
	Mecoptera	0.54 \pm 0.54	0.50 \pm 0.31	0.42 \pm 0.26	0.68 \pm 0.49		
	Diptera	55.93 \pm 19.2	84.34 \pm 16.64	39.96 \pm 25.51	65.01 \pm 18.79	35.96 \pm 15.24	53.83 \pm 25.81
	Lepidoptera	0.19 \pm 0.09	0.25 \pm 0.08	0.63 \pm 0.18	0.33 \pm 0.19	0.17 \pm 0.03	0.40 \pm 0.21
	Homoptera	2.71 \pm 2.71	0.75 \pm 0.75	0.17 \pm 0.17			
	Thysanura	3.50 \pm 2.88	1.00 \pm 1.00	8.27 \pm 6.48	1.36 \pm 0.83		
Orden Blattaria	<i>Parcoblatta</i> sp. (Blattidae)		0.06 \pm 0.06				
Orden Hemiptera							
	<i>Ozophora</i> sp. (Coreidae)					0.09 \pm 0.09	
	<i>Villastocoris inconspicuus</i> (Coreidae)				0.03 \pm 0.03		
	<i>Neorholomus</i> sp. (Lygaeidae)						0.53 \pm 0.24
	Otros Hemiptera						0.26 \pm 0.26
Orden Hymenoptera							
	Diapriidae	0.03 \pm 0.03		0.03 \pm 0.03	0.03 \pm 0.03		
	Ichneumonidae	0.03 \pm 0.03		0.03 \pm 0.03			0.02 \pm 0.02
	<i>Leptothorax</i> sp. (Formicidae)						0.02 \pm 0.02
Orden Coleoptera							
	Coccinellidae			0.02 \pm 0.02	0.16 \pm 0.12		0.08 \pm 0.05
	Nitidulidae						0.03 \pm 0.03
	Staphylinidae			0.03 \pm 0.03	0.03 \pm 0.03		0.04 \pm 0.04
	Ptiliidae						0.05 \pm 0.05
	Cleridae						0.02 \pm 0.02
	Chrysomelidae			0.03 \pm 0.03			
	Cerambycidae			0.03 \pm 0.03			
	Clambidae						0.02 \pm 0.02
	Brentidae						0.02 \pm 0.02
	Curculionidae			0.03 \pm 0.03			0.06 \pm 0.02
	Carabidae		0.02 \pm 0.02				
	Otros Coleoptera	0.16 \pm 0.12	0.27 \pm 0.11	0.06 \pm 0.04	0.29 \pm 0.07	0.06 \pm 0.06	0.33 \pm 0.16
Riqueza de UTR	44	21	21	23	23	12	31

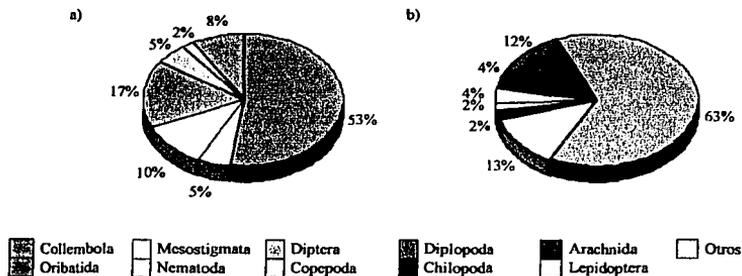


Figura 5.1. Aportaciones porcentuales de la abundancia (a) y de la biomasa (b) de los principales grupos taxonómicos de la comunidad de invertebrados asociados a *T. violacea* en un bosque de *A. religiosa* de El Chico, Hgo. Muestreo realizado entre el 24 y el 26 de agosto de 1997.

Tabla 5.2. Índices de correlación entre la altitud y atributos de la estructura de la comunidad de invertebrados asociados a *T. violacea*. $g_l = 28$. * $P < 0.05$. UTR = unidades taxonómicas reconocibles.

Atributo	altitud (m)
H'	- 0.388 *
Densidad (No./planta)	0.131
Densidad (No./dm ²)	0.040
riqueza de UTR (No./planta)	0.063
densidad de UTR (no./ dm ²)	- 0.163
Biomasa (g/planta)	0.001
Biomasa (g/ dm ²)	- 0.139

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

correlacionaron positiva y significativamente con la altitud, en contraste, la abundancia de los Diplopoda se correlacionó significativa y negativamente con la altitud (Tabla 5.3).

5.2.1. Densidad de UTR. El piso altitudinal con la menor riqueza taxonómica fue el V con 12 UTR, en tanto que el piso VI, presentó la mayor riqueza taxonómica de todo el gradiente, con 31 UTR (Tabla 5.1). Por otro lado, el número de UTR/dm² de cobertura de tilandsia fue afectado significativamente por la altitud ($F= 2.962$, $gl= 28$, $P<0.05$). Así mismo, se registró que la densidad de UTR/dm² del piso V fue significativamente menor a los pisos restantes (Fig. 5.3).

5.2.2. Abundancia de invertebrados. Las dos plantas que fueron censadas presentaron 1,121 y 740 individuos.

A partir de las treinta bromeliáceas, la densidad de invertebrados varió entre $21.7 \times 10^3 \pm e.e. 5.4 \times 10^3$ y $37.2 \times 10^3 \pm 9.9 \times 10^3$ ind/m². No se presentaron diferencias significativas en las densidades de invertebrados entre pisos altitudinales ($F= 0.908$, $gl= 24$, $P>0.45$).

A lo largo del gradiente, existen grupos de invertebrados que aparecen en todos los niveles altitudinales como es el caso de los nemátodos, los tres subórdenes de la clase Acari (Mesostigmata, Oribatida y Prostigmata), los diplópodos, los Collembola, los Diptera y los Lepidoptera. En contraste, los grupos que se presentaron en un solo piso altitudinal fue la familia Pisauridae (Blattaria) y la familia Carabidae (Coleoptera) registrados en el piso II. Las familias Cerambycidae y Chrysomelidae (Coleoptera) se encontraron únicamente en el estrato III y *Villasiticoris inconspicuus* (Hemiptera: Coreidae) se presentó exclusivamente en el nivel IV. Por último, los Theridiidae, *Ozophora* sp. y *Neortholomus* sp. (Hemiptera), los Nitidulidae, los Ptiliidae, los Cleridae, los Clambidae, los Brentidae y *Leptothorax* sp. (Hymenoptera: Formicidae) se hallaron sólo en el piso VI (Tabla 5.1).

La aportación de la abundancia del suborden Oribatida dominó en todos los pisos altitudinales, la cual varió entre el 38 y el 63%; en segundo lugar estuvieron los dípteros, con valores entre el 15 y el 20%, y en tercer lugar los nemátodos aportaron del 5 al 20% (Fig. 5.4). El porcentaje más alto de los copépodos se observó en el nivel III (12%), el de los colémbolos en el I (11%) y el de los mesostigmados en el II (8%) (Fig. 5.4).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

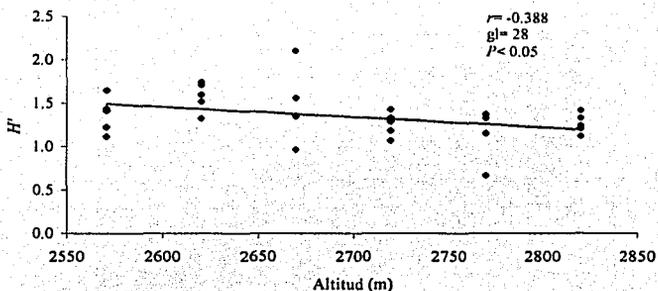


Figura 5.2. Correlación entre la altitud y los índices de diversidad de Shannon-Wiener de la comunidad de invertebrados asociados a *T. violacea* en un bosque de oyamel del Parque Nacional El Chico, Hgo.

Tabla 5.3. Índices de correlación entre la altitud y la abundancia de los principales grupos taxonómicos de la comunidad de invertebrados asociados a *T. violacea*. $gl = 28$. *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.0025$

Grupo taxonómico	Abundancia
Nematoda	0.227
Mollusca	-0.112
Araneae	0.572 ***
Opiliones	-0.315
Mesostigmata	-0.342
Oribatida	0.280
Prostigmata	0.304
Copepoda	-0.330
Diplopoda	-0.525 ***
Chilopoda	-0.131
Collembola	0.008
Psocoptera	0.370 *
Mecoptera	-0.254
Diptera	-0.021
Lepidoptera	0.285
Homoptera	-0.327
Thysanura	-0.347
Blattaria	-0.163
Hemiptera	0.472 *
Hymenoptera	0.012
Colcoptera	0.275

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

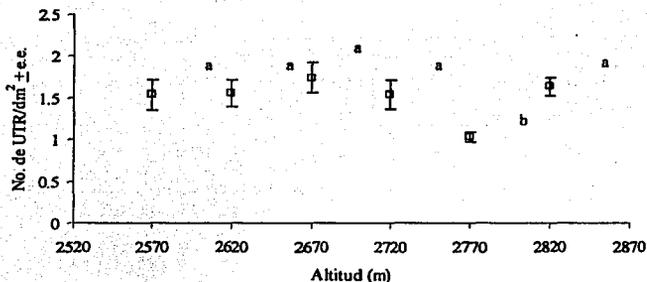


Figura 5.3. Número de Unidades Taxonómicas Reconocibles (UTR) por dm^2 de la cobertura de *T. violacea* de un gradiente altitudinal en el Parque Nacional El Chico, Hgo. Letras distintas denotan diferencias significativas.

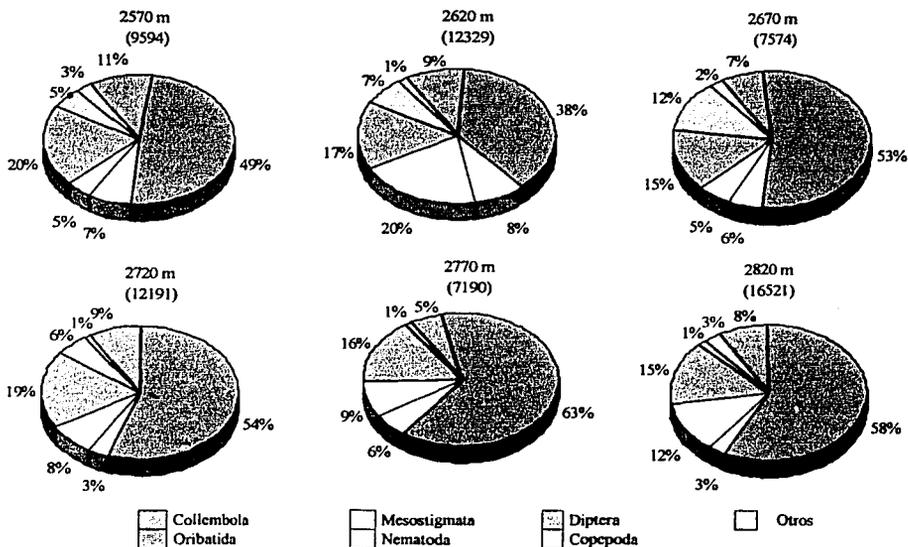


Figura 5.4. Proporciones de las abundancias de los principales grupos taxonómicos por cada piso altitudinal de la comunidad de invertebrados asociada a *T. violacea* en un bosque de oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hgo. Muestreo realizado entre el 24 y el 26 de agosto de 1997. La abundancia total por nivel aparece entre paréntesis.

Por otro lado, con una tabla de contingencia se determinó que las proporciones de abundancia de los invertebrados epífitos más representativos fueron significativamente distintos en un gradiente altitudinal ($\chi^2= 5293.9$, $gl= 30$, $P < 0.001$).

Analizando el comportamiento de los índices de preferencia (lp) se catalogó a los nemátodos y los dípteros como no sensibles a la altitud. Por su parte, los colémbolos y los mesostigmados fueron clasificados como poco sensibles a la altitud, por último, los oribátidos y los copépodos como muy sensibles a la altitud (Tabla 5.4). Los oribátidos, de acuerdo con sus índices de preferencia, evitan establecerse en los estratos I y II. En contraste, los copépodos prefieren los pisos del I al IV y evitan los niveles V y VI.

Tabla 5.4. Índices de preferencia (lp) de los grupos taxonómicos más representativos de los invertebrados asociados a *T. violacea* en un gradiente altitudinal en el Parque Nacional El Chico, Hgo. Los taxa se clasificaron dependiendo de su sensibilidad a la altitud como: *muy sensible* (**), *poco sensible* (*), y *sin sensibilidad* (sin símbolo).

altitud (m)	Oribatida**	Collembola*	Mesostigmata*	Nematoda	Diptera	Copepoda**	otros
2570 (I)	0.027	-0.007	-0.119	0.034	-0.023	-0.183	0.105
2620 (II)	0.023	-0.045	0.014	-0.018	-0.007	-0.098	-0.072
2670 (III)	0.010	0.006	-0.064	-0.050	0.020	0.025	-0.080
2720 (IV)	0.002	-0.019	0.006	-0.056	-0.014	0.167	0.020
2770 (V)	-0.054	0.026	0.111	0.170	-0.003	0.079	-0.065
2820 (VI)	-0.009	0.039	0.051	-0.080	0.027	0.010	0.093

5.2.3. Biomasa. La regresión entre la longitud corporal de organismos de tamaño contrastante y su peso seco fue la siguiente (Fig. 5.5):

$$\text{peso seco (g)} = (0.0064) \text{ longitud corporal (mm)}^{2.3205}$$

La biomasa de invertebrados varió entre los $1680.08 \pm \text{e.e. } 882.21$ y los 2942.43 ± 519.52 g/m^2 (promedio global: 2136.99 ± 603.81 g/m^2) y no se encontraron diferencias significativas entre pisos ($F= 1.03$, $gl= 24$, $P > 0.5$). Los porcentajes de biomasa de los Diptera fueron los más altos de todo el gradiente altitudinal, ya que aportó entre el 59 y el 72% (Fig. 5.6). Los lepidópteros fueron los segundos más representativos, aportando entre el 6 y el 17%, el tercer lugar es de los diplópodos con una biomasa relativa entre el 7 y el 30%. La contribución más importante de los quilópodos se presentó en el estrato II (20%) y el de los arácnidos en el VI (5%) (Fig. 5.6).

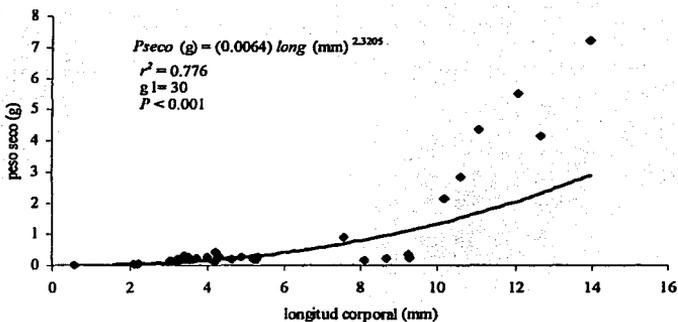


Figura 5.5. Regresión entre la longitud corporal de organismos de tamaños contrastantes asociados a *T. violacea* y su peso seco.

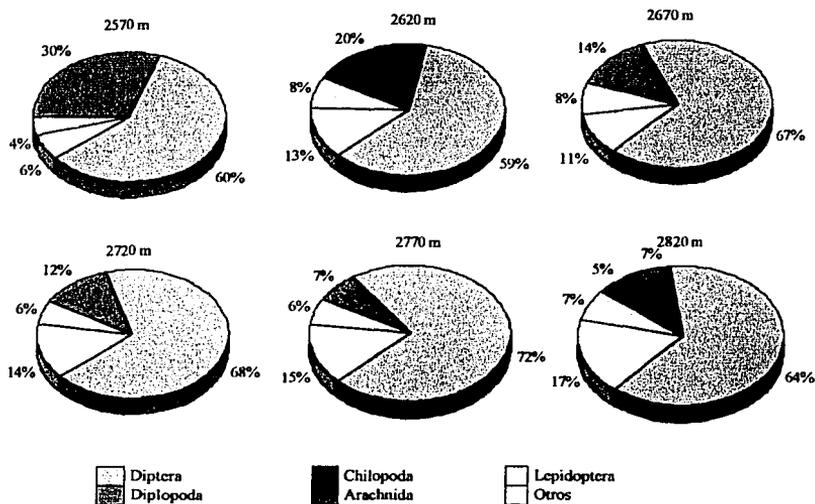


Figura 5.6. Proporciones de la biomasa de los principales grupos taxonómicos por cada piso altitudinal de la comunidad de invertebrados asociada a *T. violacea* en un bosque de oyamel en El Parque Nacional El Chico, Hgo. Muestreo realizado entre el 24 y el 26 de agosto de 1997.

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

5.2.4. Índices de disimilitud. Al aplicar una correlación entre el alejamiento altitudinal entre cada una de las bromeliáceas y sus índices de disimilitud se observó una relación positiva y significativa ($r= 0.102$, $gl= 433$, $P<0.01$; Fig. 5.7). Alternativamente, correlacionando el alejamiento lineal entre las treinta muestras, derivado del perfil de la zona de estudio, con sus índices de disimilitud resultó una correlación positiva y significativa ($r= 0.120$, $gl= 433$, $P< 0.01$; Fig. 5.8).

Por otra parte en el dendrograma, las diferentes comunidades no mostraron agrupaciones esperadas de acuerdo a su ubicación altitudinal (Fig. 5.9). Sin embargo, se observó un patrón al agrupar a las comunidades de invertebrados asociadas a *T. violacea* con base en la ubicación de su transecto y su nivel altitudinal (Fig. 5.10). Se detectaron seis diferentes grupos de comunidades de acuerdo con su disimilitud. El grupo A constó de dos bromeliáceas en el piso VI ubicadas al NE. El grupo B abarcó siete bromeliáceas, dos en el primer transecto en los niveles IV y V, una en el segundo transecto en el nivel IV, dos en el tercer transecto en los estratos V y VI y dos bromeliáceas en el cuarto transecto en el piso II y V. El grupo C constó de cuatro tilandsias, dos en el primer transecto en las altitudes I y II, una en el segundo transecto en el nivel V, y una en el quinto transecto en los pisos VI. El grupo D está formado por tres bromeliáceas, una en el tercer transecto en el piso IV y dos en el cuarto transecto en el estrato III y VI m. El grupo E está constituido de doce tilandsias, una ubicada en el primer transecto en el piso III, dos en el segundo transecto en los estratos II y III, tres en el tercer transecto en los niveles I, II y III, dos en el cuarto transecto en los pisos I y IV, y cuatro muestras en el quinto transecto abarcando los niveles I, II, III y IV. Por último, el grupo F formado por dos bromeliáceas, una en el segundo transecto en el nivel I y otra en el quinto transecto el piso V (Fig. 5.10). Este patrón parece estar relacionado con la dirección predominante del viento.

5.3. Índices de asociación

De acuerdo con las restricciones aplicadas para este caso (Goodall, 1953) se tomaron en cuenta 21 UTR, de los 44 totales, para calcular el índice de asociación (*IA*). De las 441 posibles asociaciones entre los grupos de invertebrados asociados a *T. violacea*, solo el 1.1% resultaron estadísticamente significativas, las cuales fueron negativas y se presentan entre los siguientes pares de especies (Tabla 5.5; Fig. 5.11): (a) Salticidae (Araneae) y Lygaeidae (Hemiptera), (b) Lygaeidae (Hemiptera) y Curculionidae (Coleoptera), (c) Curculionidae (Coleoptera) y

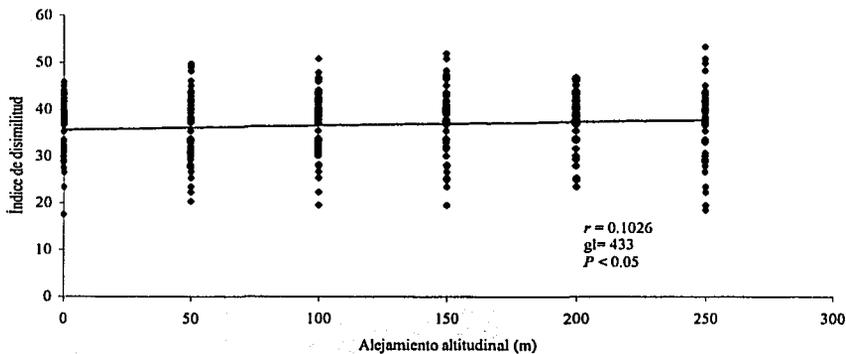


Figura 5.7. Correlación entre el alejamiento altitudinal de las diferentes comunidades y sus índices de disimilitud. Muestreo realizado entre el 24 y el 26 de agosto de 1997.

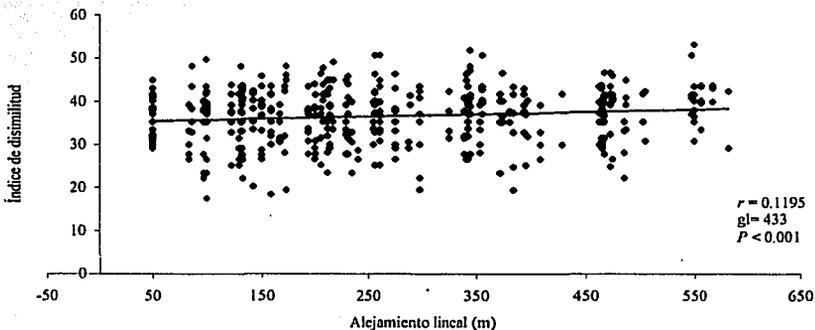


Figura 5.8. Correlación entre la distancia de separación lineal de las diferentes comunidades y sus índices de disimilitud. Muestreo realizado entre el 24 y el 26 de agosto de 1997.

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

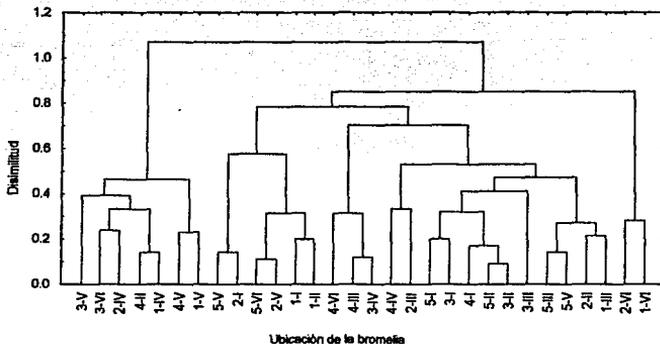


Figura 5.9. Dendrograma de disimilitud entre las comunidades de invertebrados asociados a *T. violacea* en el Parque Nacional El Chico, Hgo. En el eje de las abscisas el primer número indica el transecto al que pertenecen y el número romano denota el piso altitudinal. Muestreo realizado entre el 24 y el 26 de agosto de 1997.

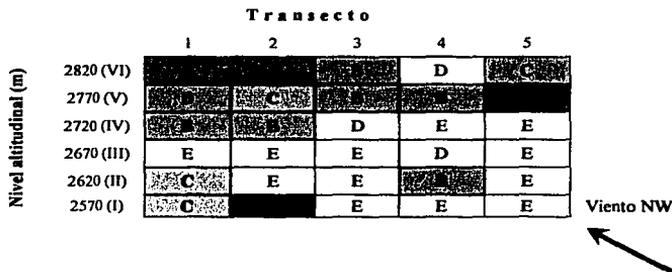


Figura 5.10. Distribución las agrupaciones de treinta comunidades de invertebrados asociadas a *Tillandsia violacea* del Parque Nacional El Chico, Hgo. (al nivel de 0.577 de disimilitud) en un plano de dos dimensiones, determinado por la altitud y el transecto al que pertenecen. Las letras y colores diferentes asignan el grupo al que pertenecen. La flecha indica la dirección del viento. Muestreo realizado entre el 24 y el 26 de agosto de 1997.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5.4. Estructura de la comunidad y su relación con atributos de *A. religiosa* y *T. violacea*

En la tabla 5.6 se presenta una matriz de correlación entre los atributos de la comunidad de invertebrados con variables relacionadas con *T. violacea* y *A. religiosa*. La cobertura de *T. violacea* se correlacionó directa y significativamente con el número de UTR/bromeliácea (Fig. 5.12), la biomasa absoluta y la densidad de los invertebrados por tilandsia.

El número de UTR por bromeliácea y el número de UTR por dm² presentaron correlaciones positivas y significativas con la densidad de los abetos (Fig. 5.13).

Tabla 5.6. Matriz de los índices de correlación entre atributos de la estructura de la comunidad de invertebrados asociados a *T. violacea* y diferentes propiedades de *A. religiosa* y *T. violacea*. $gl = 28$. *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.0025$. UTR = unidades taxonómicas reconocibles.

	cobertura de <i>Tillandsia</i> (m ²)	porcentaje de inflorescencias de <i>Tillandsia</i> (%/abeto)	densidad de <i>Tillandsia</i> (no./abeto)	densidad de <i>Abies</i> (no./100 m ²)
r	-0.101	0.133	-0.190	0.263
Densidad (No./planta)	0.350 *	-0.073	0.017	0.098
Densidad (No./dm ²)	0.077	-0.042	-0.038	0.129
riqueza de UTR	0.553 ***	-0.192	-0.001	0.312 *
densidad de UTR (no./dm ²)	-0.040	-0.126	-0.180	0.407 *
Biomasa (g/planta)	0.382 *	0.025	-0.120	0.188
Biomasa (g/dm ²)	0.089	0.049	-0.213	0.273

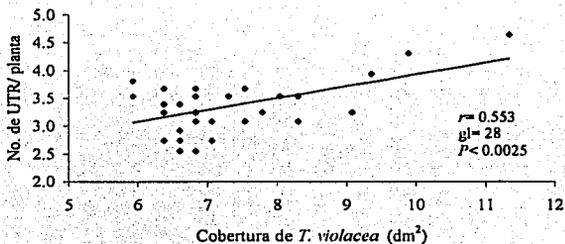


Figura 5.12. Correlación entre la altitud y el número de UTR/planta de la comunidad de invertebrados asociados a *T. violacea* en un bosque de oyamel del Parque Nacional El Chico, Hgo.

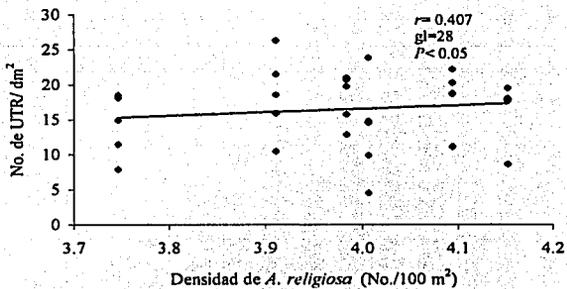


Figura 5.13. Correlación entre la densidad de *A. religiosa* y el número de UTR/dm² de la comunidad de invertebrados asociados a *T. violacea* en un bosque de oyamel del Parque Nacional El Chico, Hgo.

VI. DISCUSIÓN

6.1. Estructura de la comunidad de invertebrados

Se encontró una gran diversidad de invertebrados asociados a *T. violacea* debido a su gran variedad de hábitats y a su estatus de refugio temporal o permanente que desempeñan las tilandsias. En treinta bromeliáceas se registraron 44 UTR, 42 de las cuales pertenecen al phylum Arthropoda (Apéndice 1 y Tabla 5.1). Esta predominancia es común en trabajos relacionados con fauna asociada a bromeliáceas (Picado, 1913; Laessle, 1961; Beutelspacher, 1972; Murillo *et al.*, 1983; Paoletti *et al.*, 1991; Dejean *et al.*, 1995; Richardson, 1999; Castaño-Meneses, 2002; Stuntz *et al.*, 2002; Z. Cano-Santana, datos no pub.).

A partir de los resultados obtenidos se encontró una mayor densidad de artrópodos en *T. violacea* (entre 1.47×10^3 y 61.22×10^3 ind/m²), que la reportada por Castaño-Meneses (2002) en la misma localidad usando embudos de Berlese-Tullgren (entre 3.6 y 8.8×10^3 ind/m²). Asimismo, la biomasa de la fauna por planta registrada en este trabajo (entre $0.294 \pm e.e.$ 0.135 y 0.690 ± 0.270 g/planta) fue mayor a la registrada en un bosque tropical de Puerto Rico (entre 0.015 y 0.113 g/planta; Richardson *et al.*, 2000). Las notables diferencias entre los datos encontrados y los bibliográficos se pueden deber a diferentes razones:

(a) La innovación de esta tesis en la técnica de colecta de las tilandsias, al envolverla con una bolsa como primer paso, así como la aplicación inmediata del insecticida con la finalidad de evitar cualquier posibilidad de escape de los invertebrados.

(b) Nuestra propuesta en la estimación del número de microorganismos por medio de alícuotas obtenidas con el Fraccionador Folsom como una técnica cuantitativa, ya que el embudo de Berlese-Tullgren utilizado en Castaño-Meneses (2002) es una técnica de extracción cualitativa (B. Mejía-Recamier y J.G. Palacios-Vargas, coms. perss.).

(c) La subestimación de la biomasa que aportan los invertebrados a las bromeliáceas debido posiblemente al método seguido por Richardson *et al.* (2000). Estos autores sólo colectaron fauna visible y excluyeron aquellos organismos que consideraron como “no residentes” de la bromeliácea, tales como larvas del dosel, chapulines, ranas y grandes moluscos.

La dominancia de Oribatida (53%) en la aportación de abundancia de la localidad y la dominancia de las larvas de Díptera en su aportación en biomasa (63%) reflejan las características de la comunidad de invertebrados en la época de lluvias (Fig. 5.1). Esto ocurre al

incrementarse la disponibilidad y el nivel de agua almacenada en la tilandsia, favoreciendo las condiciones y los recursos para la extensión de las poblaciones de los dípteros, ya que se sabe que la mayoría de sus larvas prefieren hábitats acuáticos (Borror, 1989; Gillot, 1995). Se ha observado que en sitios donde el agua no permanece estancada se incrementa el reclutamiento de dípteros adultos después de fuertes lluvias (Frank y Curtis, 1977).

La dominancia de los oribátidos se sustenta en su reducido tamaño y en su preferencia por sitios húmedos pero no acuáticos. Por otra parte, se podría intuir que en la época de sequía los Oribatida continuarán dominando debido a que en esta temporada los cuerpos de agua de la tilandsia se reducen y prevalece la materia orgánica en descomposición con humedad constante. Éste es el sustrato típico de los oribátidos debido a su importante papel dentro de la cadena trófica como degradadores de materia orgánica y por su gran abundancia en la fauna del suelo (Borror, 1989). Por tanto, las condiciones y recursos de la temporada de sequía beneficiarán el desarrollo de sus poblaciones. Con todo esto, se puede llegar a pensar que el nivel de agua en las tilandsias restringe el desempeño de los Oribatida. Palacios-Vargas (1982) registra que los ácaros presentan sus valores más altos de abundancia en la época de sequía en el derrame del Chichinautzin, lo cual apoya esta observación. Por otra parte, se esperaría que en la época de sequía la aportación de biomasa de los dípteros disminuya a un nivel insignificativo a causa del decremento de la cantidad de agua almacenada en la tilandsia, ya que sus larvas en su mayoría requieren de un medio acuático. Probablemente la aportación de biomasa prevalecerá en organismos de talla grande que requieran un refugio por la falta de agua (Hemiptera y Coleoptera), de alimento (Arachnida y Chilopoda), de seguridad (Lepidoptera), o en busca de algún hospedero para su progenie (Hymenoptera).

Castaño-Meneses (2002) reporta que los colémbolos son los más abundantes en la comunidad de artrópodos asociados a *T. violacea* en la temporada de lluvias de 1998, con *Abies religiosa* de forofito. A pesar de las semejanzas con el presente estudio en las condiciones temporales (época de lluvias), bióticas (*Abies religiosa* como forofito) y de localidad, sus resultados difieren con los aquí registrados, pues en este trabajo los Collembola fueron el cuarto grupo más importante en la aportación del número de individuos a la comunidad. Esta divergencia puede deberse a dos causas:

a) A pesar de que ambos registros son de la temporada de lluvias, las condiciones climáticas pudieron ser diferentes debido a posibles eventos locales por la diferencia del año y del mes en el

que se realizaron las colectas. Castaño-Meneses (2002) en septiembre de 1998 y el presente trabajo en agosto de 1997.

b) La disimilitud en la técnica de extracción de la microfauna asociada al sustrato que se utilizó Castaño-Meneses (2002). El embudo de Berlese-Tullgren se apoya en el rechazo de la microfauna a estímulos físicos como el calor y la luz. Esta técnica es útil para extracciones muy específicas, ya que dependiendo de la sensibilidad de los grupos que se deseen estudiar será la intensidad y el periodo de temperatura que se tenga que aplicar. Además, tiene la virtud de extraer microorganismos frágiles o algunos estadios inmaduros en muy buen estado para su determinación a nivel de especie (B. Mejía-Recamier y J.G. Palacios-Vargas, coms. perss.). Es muy probable que en un embudo de Berlese-Tullgren algunos organismos no logran bajar al frasco de alcohol a causa de su alta sensibilidad a la desecación o su lento desplazamiento en el sustrato, lo cual reduce la eficiencia de recolección de microfauna.

6.2. La altitud y la estructura de la comunidad

Se esperaba un efecto negativo sobre la riqueza y abundancia de invertebrados asociados a *T. violacea* conforme se incrementara la altitud. Sin embargo, solamente se cumplió la correlación negativa y significativa entre el índice de diversidad (H') y la altitud (Tabla 5.2).

La tendencia negativa del índice de diversidad (H') sugiere fuertemente que la altitud afecta la estructura de la comunidad de los invertebrados asociados a *T. violacea* (Fig. 5.2). A pesar de la baja cantidad de muestras se pudo observar esta tendencia debido al gran efecto que tiene sobre la fauna asociada. También pensamos que al uniformizar variables ambientales como el efecto ladera, la altura de la ubicación de las tilandsias y la temporada en que se realizó el mismo, redujo las posibles afectaciones sobre nuestros resultados.

El comportamiento de la riqueza taxonómica a lo largo del gradiente coincide con la forma de joroba, mencionada por Rahbek (1995) como el comportamiento más común de la riqueza de especies en un gradiente altitudinal, con el ajuste del área y el esfuerzo de muestreo (Fig. 5.3). El valor más alto de riqueza de UTR fue en el piso III, por lo que se puede pensar que es el nivel con mayor diversidad de hábitats y donde probablemente se presenten las condiciones climáticas más favorables para los invertebrados (Richardson *et al.*, 2000). Por otro lado, la densidad de UTR/dm² en el piso V fue significativamente menor a los demás pisos. Esto lo adjudicamos a la

presencia de un camino de terracería y a la deforestación excesiva registrada entre los pisos IV y V, en donde los disturbios afectaron negativamente a las poblaciones de invertebrados.

La falta de correlación entre la abundancia y la biomasa de los invertebrados con la altitud (Tabla 5.2), así como sus similitudes estadísticas de sus valores a lo largo del gradiente altitudinal, contradice la hipótesis del impacto negativo de un clima adverso que puede actuar sobre la comunidad de invertebrados en los pisos más elevados. Un estudio realizado en Puerto Rico con bromeliáceas epífitas en un gradiente altitudinal manifiestan que uno de los factores que determina la abundancia de la comunidad de invertebrados es la disponibilidad de nutrientes (Richardson *et al.*, 2000). Como el muestreo se llevó a cabo en un bosque puro de *A. religiosa*, donde *T. violacea* se presenta como la planta epífita dominante probablemente en todos los pisos se presenta la misma calidad y cantidad de nutrientes. En el trabajo antes mencionado (Richardson *et al.*, 2000) registra un incremento en la acumulación de detritos conforme se incrementa la altitud que acredita al decremento en la tasa de descomposición de la materia orgánica por la baja humedad y temperatura en los pisos más elevados. De acuerdo con lo anterior, podríamos considerar que el incremento de los detritos en los pisos más elevados beneficia a ciertas poblaciones de invertebrados compensando la baja densidad de invertebrados que se esperaría por las condiciones adversas. Sin embargo, se debe considerar que el trabajo de Richardson *et al.* (2000) abarca un intervalo altitudinal mayor a los 500 m. Es probable que en mi estudio el efecto de la acumulación de detritos sobre la abundancia no sea tan evidente.

Por otro lado, se afirma que la biomasa de la fauna está determinada por la estabilidad del ambiente en términos de humedad, precipitación pluvial y temperatura, logrando una reducción en los periodos de baja tasa de desarrollo para los diferentes organismos asociados a las bromeliáceas (Richardson *et al.*, 2000). En nuestro caso, la uniformidad de la fauna se puede deber a la ubicación de las tilandsias dentro del dosel, el cual, amortigua el impacto de factores microclimáticos, tales como la velocidad del viento y la precipitación pluvial (Allen, 1968; Oliver, 1975; Bergen, 1985); asimismo, la forma de roseta puede disminuir aún más los cambios climáticos que ocurren al incrementarse la altitud. Por lo anterior con base en mis resultados, la biomasa no fue sensible a la altitud, al menos dentro del intervalo estudiado.

Se cumplió la hipótesis que afirma que la fauna cambiará de un piso altitudinal a otro, debido a los requerimientos climáticos de cada grupo de invertebrados asociados a *T. violacea*, por lo que la similitud de la fauna será superior en bromeliáceas con mayor cercanía altitudinal.

Lo anterior se corroboró con las diferencias significativas en las proporciones de abundancia de las UTR más representativos a lo largo del gradiente, así como en las correlaciones directas y significativas de los índices de disimilitud y el alejamiento altitudinal (Fig. 5.7). La existencia de UTR en un solo nivel altitudinal, como los Araneae, los Dictyoptera, los Coleoptera, los Hemiptera y los Hymenoptera, sugiere que se presentan estrechos ámbitos de tolerancia a los factores climáticos que cambian dentro del gradiente (Tabla 5.1). En este caso, se sugiere que las UTR que se presentaron en todos los pisos altitudinales, como los Mesostigmata, los Oribatida, los Prostigmata, los Diplopoda, los Collembola, los Diptera y los Lepidoptera (Tabla 5.1) presentan intervalos de tolerancia más amplios. La sensibilidad de algunas UTR a la altitud (Oribatida, Copepoda, Nematoda y Diptera) (Tabla 5.4) muestran la preferencia por un piso altitudinal en el cual seguramente se presentan las mejores condiciones y recursos para el desarrollo de sus poblaciones dominantes.

La relación negativa y significativa de la abundancia de los diplópodos con la altitud es probablemente causada por posibles efectos negativos ocasionados por los cambios climáticos al incrementarse la altitud. Las correlaciones positivas entre la altitud y la abundancia de los Araneae, los Hemiptera y los Psocoptera (Tabla 5.3) pueden deberse a tres razones:

(a) Dentro de sus intervalos de tolerancia, las bromeliáceas en los pisos más altos presenten las condiciones climáticas que favorecen el desarrollo de las poblaciones de estos artrópodos.

(b) Probablemente estos grupos encuentren en los pisos más altos los recursos alimenticios con mayor valor nutricional que en los pisos bajos.

(c) Que eviten una posible interacción negativa con otra especie (competencia o depredación)

En el caso de las arañas, se cree que prefieren ubicarse en estratos más altos de los árboles para atrapar animales voladores de mayor tamaño (Rainer, 1996), por lo que creemos que las arañas encuentran las presas más grandes en los niveles altitudinales más elevados. Por otro lado, las arañas están adaptadas a condiciones extremas ya que poseen diferentes estrategias de termorregulación, como por ejemplo la dirección de la red, la ubicación de la araña en la red y sus cristales ubicados en el abdomen (Rainer, 1996). Además, las arañas tienen glicerol en su hemolinfa que actúa como anticongelante en caso de frío extremo. Asimismo, pueden contrarrestar las bajas temperaturas cambiando su tasa metabólica, de tal forma que pueden incrementarla más de lo normal, como es el caso de las arañas de la familia Linyphiidae, o la

reducen mediante la hibernación (Rainer, 1996). De la misma forma, se ha encontrado una mayor afinidad de residencia en los depredadores superiores dentro de las tilandsias que presentan mayor cantidad de detritos (Armbruster *et al.*, 2002). Este patrón se explica a través de la relación directa entre la longitud o la complejidad de las cadenas tróficas con la cantidad de nutrientes (Pimm *et al.*, 1991; Jenkins *et al.*, 1992; Kitching, 2000, 2001).

La correlación positiva entre la altitud y la abundancia de los psicópteros y los hemípteros (Coreidae y Lygaeidae) (Tabla 5.3) se debe probablemente a que en los pisos más altos se presentan las mejores condiciones para estos grupos. Por ejemplo, la baja humedad relativa promedio y la alta incidencia solar reduce la probabilidad de contraer patógenos como hongos. Además, se ha observado que los psicópteros asociados al dosel de encinos son dominantes en ambientes perturbados tanto en la temporada de lluvias como de sequía, donde las condiciones ambientales se han vuelto rigurosas (Tovar *et al.*, 2003). Por último, podríamos suponer que los psicópteros son un grupo más tolerante en ambientes rigurosos donde son más competitivos. Sin embargo, se necesita realizar estudios más profundos y detallados para poder afirmar nuestras especulaciones.

Otro aspecto interesante es el patrón que muestra las agrupaciones de las comunidades respecto a su disimilitud y su distribución espacial (Fig. 5.10). Se puede observar una diversificación respecto a la disimilitud de las comunidades entre las bromeliáceas que van del piso I y el quinto transecto hacia el piso VI y el primer transecto. Este comportamiento se lo acreditamos a un posible gradiente de condiciones climáticas modificadas por la altitud y los vientos predominantes de la localidad (dirección NO con una velocidad promedio de 14.43 km/h). El movimiento aparente del sol y la variación de la temperatura a nivel microhábitat probablemente modifican y determinan la distribución y abundancia de los diferentes invertebrados tomando en cuenta sus intervalos de tolerancia. De la misma forma, el viento puede afectar las actividades reproductivas, de forrajeo y búsqueda de refugio de los invertebrados. Se ha registrado que el aumento de la velocidad del viento dificulta la habilidad de volar a los insectos alados afectando su movilidad (Atkin, 1978; Gillot, 1995). Así mismo, la fuerza, magnitud y conformación física de los patrones de viento del bosque son determinantes para que los insectos perciban y localicen mensajes químicos de otros insectos (Barbosa y Wagner, 1989).

Por otra parte, el patrón que nos muestra los índices de disimilitud (Fig. 5.10) pueda deberse al efecto del viento como ruta de colonización para los diferentes invertebrados. Para

algunos insectos el viento es la vía para una dispersión pasiva con la intención de la colonización de nuevos hábitats, dando origen a nuevas poblaciones y con esto reducir la presión competitiva por altas densidades poblacionales (Barbosa y Wagner, 1989).

6.3. Índices de asociación

Los índices de asociación ofrecen un panorama de las interacciones más sobresalientes que se desarrollan en nuestro sistema de estudio. El diagrama de asociaciones (Fig. 5.11) muestra que sólo se registraron asociaciones negativas, lo cual desecha cualquier relación benéfica entre las UTR, lo anterior sugiere que las interacciones centrales que se presentan en la fauna asociada a *T. violacea* de esta localidad son la competencia y la depredación.

De acuerdo a lo anterior, podemos sugerir que los agelénidos (Araneae) debido a su naturaleza de forrajeo (Borror, 1989; Rainer, 1996) podrían ser depredadores de los tisanuros (omnívoros o fitófagos; Gillot, 1995), considerándolos como una presa preferencial. De la misma forma, los saltícidos (Araneae) presentan una asociación negativa con los hemípteros de la familia Lygaeidae, por lo que pensamos que estas arañas pueden ser los depredadores de los ligeidos (que son fitófagos; Dolling, 1991). Debido a la similitud de los ligeidos y los curculiónidos (Coleoptera) respecto a sus hábitos de dieta (fitófagos; Horn, 1976; Dolling, 1991) y la naturaleza del índice de asociación que los relaciona, creemos que se trata de una interacción del tipo de competencia. Por su parte, los estafilínidos podrían ser los depredadores de los curculiónidos (ver Horn, 1976; Borror, 1989). En el caso de la relación entre los estafilínidos (Coleoptera) con los Chilopoda de la familia de los Lithobiidae, creemos que pueden presentar dos tipos de interacción (Fig. 5.11). La primera puede ser de competencia ya que los dos se alimentan de los insectos asociados a la tilandsia y la segunda probable interacción pudiera ser de depredación de los litóbidos a los estafilínidos, ya que los ciempiés al parecer tienen mayor capacidad para cazar invertebrados, debido su gran rapidez y sus glándulas de veneno (Horn, 1976; Gillot, 1995).

Se debe de tomar en cuenta que nuestro grado de predicción es bajo debido a que las interacciones entre invertebrados se basaron en nuestros índices de asociación y los hábitos de las diferentes UTR, además de no tomar en cuenta las posibles interacciones indirectas, por lo que sugerimos estudios más detallados para corroborar nuestras conjeturas.

6.4. Estructura de la comunidad y su relación con atributos de *A. religiosa* y *T. violacea*

Al determinar el efecto de diferentes atributos de *A. religiosa* y *T. violacea* sobre la estructura de la comunidad de invertebrados (Tabla 5.6), se confirmó la tercera hipótesis que habla del incremento de la densidad de invertebrados por bromeliácea, el número de UTR y la biomasa absoluta de los invertebrados conforme aumenta la cobertura de las tilandsias (Tabla 5.6 y Fig. 5.12). Esto se debe a que las bromeliáceas se comportan como islas (Richardson, 1999) con base en la relación especie-área de la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967) y la hipótesis de diversidad de hábitats de Williams (1943) y Connor y McCoy (1979). Por tanto, el incremento de la cobertura de las tilandsias aumenta la variedad y cantidad de hábitats disponibles, para solventar los requerimientos de hábitat de la gran diversidad de invertebrados y consecuentemente, se incrementará el número de UTR, la abundancia y la biomasa de los invertebrados. Las bromeliáceas, a diferencia de las islas, están muy relacionadas con el medio que les rodea; son más dinámicas por que presentan mayor cantidad de eventos de migración; y por último, varias especies residentes viven en las bromeliáceas solo una parte de su ciclo biológico y como adultos están bajo la influencia del ecosistema que les circunda (Richardson, 1999).

Otra hipótesis propone que la cercanía entre los abetos y las tilandsias facilitaría la colonización por invertebrados de nuevos hábitats y por tanto la diversidad sería mayor. Ésta no se cumplió por completo, debido a que solamente la densidad de *A. religiosa* fue directamente proporcional a número de UTR de los invertebrados por bromeliácea y por área (Tabla 5.6 y Fig. 5.13). Posiblemente al disminuir las distancias entre los abetos, mayor cantidad de organismos podrán dispersarse en busca de nuevos hábitats. Por otro lado, la densidad de los diferentes UTR está dada por la disponibilidad de los recursos (Richardson *et al.*, 2000; Castaño-Meneses, 2002) y como el índice de diversidad (H') considera el número de UTR y sus abundancias, su correlación con la densidad de abetos no se encontró. La densidad de tilandsias parece que no tiene efecto sobre ningún atributo de la comunidad de invertebrados (Tabla 5.6), tal vez por que es considerablemente más fácil moverse entre tilandsias del mismo abeto que de diferente árbol.

Por otra parte, se esperaba que el porcentaje de inflorescencias de las tilandsias en cada piso altitudinal se correlacionara directamente con la abundancia, biomasa, riqueza e índice de diversidad de la comunidad de invertebrados asociados a las bromeliáceas. Sin embargo, no se presentó ninguna correlación que fuese significativa (Tabla 5.6). El principio de nuestro trabajo

fue que el porcentaje de bromeliáceas en estadio reproductivo puede modificar la estructura de la comunidad de invertebrados asociados de tilandsias adjuntas. Debemos considerar que de las tilandsias que fueron seleccionadas al azar ninguna de ellas presentó inflorescencia, por lo que probablemente la relación de las inflorescencias con la comunidad de invertebrados es más estrecha de lo que pensábamos y proponemos estudios más detallados en todos los niveles posibles para conocer de forma detallada la conocida interacción insectos-flores (Huffaker y Rabb, 1984).

6.5. Bondad del método

Este trabajo constituye uno de los pocos estudios de la fauna asociada a bromeliáceas epífitas en un bosque templado, ya que la mayoría se han realizado en bosques tropicales y mesófilos. Además, en este trabajo se analiza a toda comunidad de invertebrados, lo cual constituye un avance de enfoque, ya que la mayoría de los trabajos sólo se dirigen al análisis de grupos específicos ignorando taxa que podrían aportar información valiosa en la comprensión de la estructura y dinámica de la comunidad de animales asociada a bromeliáceas epífitas. Aparte, este trabajo es uno de los pocos que estudian las posibles interacciones entre especies de la fauna asociada a epífitas y de las relaciones que se presentan entre el forofito, la planta epífitas y la comunidad de invertebrados. Así mismo, es uno de los primeros trabajos en medir la biomasa de la microfauna asociada a suelos. Por otra parte, el diseño experimental abarcó un gran número de niveles altitudinales en comparación de los ya realizados.

En la selección del sitio se uniformizaron diferentes características para que resalten solamente las variaciones climáticas que se presentan en un gradiente altitudinal. Los rasgos que se uniformizaron fueron: el tipo de forofito, el tipo de planta hospedera (Stuntz *et al.*, 2002), la altura de la bromeliácea (ver Armbruster *et al.*, 2002), la orientación de la ladera (ver Miller, 1957; Barry, 1981) y la temporada de muestreo (ver Murillo *et al.*, 1983). Desafortunadamente, el camino de terracería y la deforestación evidente entre los pisos IV y V afectaron la homogeneidad de nuestro sitio y creemos que afectaron los resultados, ya que en el piso V se registró el menor número de UTR en todo el gradiente.

La modificación de las técnicas convencionales en la colecta de bromeliáceas (la envoltura de la bromeliácea y la fumigación inmediata con la intención de evitar el escape de cualquier organismo) y nuestra propuesta del uso del fraccionador Folsom para la extracción de

microorganismos (en las muestras de lodo) como una técnica muy eficiente, tal como se ve en nuestros resultados.

Para el estudio de la microfauna se utiliza de manera general el embudo de Berlese-Tullgren, ya que proporciona ejemplares de microartrópodos en buen estado para un análisis taxonómico exacto (B. Mejía-Recamier y J. G. Palacios-Vargas, coms. perss.). Sin embargo, en este trabajo se utilizó un método de extracción puramente cuantitativo, a pesar de los inconvenientes del maltrato de material biológico que dificultó, a la postre, la determinación taxonómica de los ejemplares.

6.6. Conclusiones

Con base en los resultados obtenidos, se formularon las siguientes conclusiones:

1. La altitud afectó la estructura de la comunidad de invertebrados asociados a *T. violacea*. Se encontró una disminución de la diversidad (H') conforme se incrementaba la altitud, diferencias de la composición de invertebrados entre estratos altitudinales, así como las correlaciones significativas entre la altitud y las abundancias de algunos grupos de invertebrados.

2. La dirección del viento es un factor climático potencial que puede determinar la composición de las comunidades de invertebrados asociados a *T. violacea*.

3. Las bromeliáceas se comportan como islas debido a su compatibilidad con la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967) y la de diversidad de hábitats de Williams (1943) y Connor y McCoy (1979), respecto a la relación especies-área.

4. La densidad de abetos afecta negativamente al número de UTR de la comunidad de invertebrados asociada a tilandsias, probablemente por la dificultad de la fauna por colonizar nuevos hábitats debido al incremento de las distancias entre los árboles conforme se reduce su densidad.

LITERATURA CITADA

- Allen, L.H., Jr. 1968. Turbulence and wind speed spectra within a Japanese larch plantation. *Journal of Applied Meteorology*, 7: 73-78.
- Allison, A., G.A. Samuelson y S.E. Miller. 1993. Patterns of Beetle Species Diversity in New Guinea rain forest as revealed by Canopy fogging: preliminary findings. *Selbyana*, 14: 16-20.
- Armbruster, P., R.A. Hutchinson y P. Cotgreave. 2002. Factors influencing community structure in a South America tank bromeliad fauna. *Oikos*, 96: 225-234.
- Atkin, M.D. 1978. *Insects in perspective*. Macmillan Publishing Co. Inc. Nueva York, E.U.
- Barbosa, P. y M.R. Wagner. 1989. *Introduction to forest and shade tree insects*. Academic Press, Inc. San Diego, E.U.
- Barry, R.G. 1981. *Mountain weather and climate*. Methuen. E.U.
- Basset, Y y R. L. Kitching. 1991. Species number, species abundance and body length relationships of arboreal associated with an Australian rainforest tree. *Ecological Entomology*, 22: 211-215.
- Basset, Y. y J. Arthington. 1992. The arthropod community of an Australian rainforest tree: abundance of component taxa. *Australian Journal of Ecology*, 17: 89-98.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell science. Lombardia, Italia.
- Benzing, D.H. 1990. *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. Cambridge University Press. Londres, Inglaterra.
- Benzing, D.H. 1995. Vascular Epiphytes. Pp. 225-254. En: M.D. Lowman y N.M. Nadkarni (eds.). *Forest canopies*. Academic Press, E.U.
- Benzing, D.H. y J. Seeman. 1978. Nutritional piracy and host decline: a new perspective on the epiphyt-host relationship. *Selbyana*, 2: 133-148.
- Benzing, D.H., J. Seeman, y A. Renfrow. 1978. The foliar epidermis in Tillandsioidae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *American Journal of Botany*, 65: 359- 365.
- Bergen, J.D. 1985. Gust penetration in to plant canopies. *Atmosferic Environment*, 19: 827- 830.

- Beutelspacher, C.R. 1971. La especie *Aechmea bracteata* (Swartz) Griseb, (Bromeliaceae) considerada como un ecosistema. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 123 pp.
- Beutelspacher, C.R. 1972. Fauna de *Tillandsia caput-medusae* E. Morren, 1880 (Bromeliaceae). *Anales del Instituto de Biología. UNAM. Serie Zoología*, 43: 25-30.
- Borror, D.J. 1989. *An introduction to the study of insects*. Sounders College. Pensilvania, E.U.
- Brown, J.H. 1988. Species diversity. Pp. 57-89. *En: A.A. Myers y P.S. Giller (eds.). Analytical biogeography, an integrated approach to the study of animal and plant distribution*. Chapman and Hall. Nueva York, E.U.
- Brown, J.H. y A.C. Gibson. 1983. *Biogeography*. C.V. Mosby. San Louis, E.U.
- Castaño-Meneses, G. 2002. Estructura de la comunidad de artrópodos epífitos y su papel en el crecimiento de *Tillandsia violacea* (Bromeliaceae) en un bosque templado de Hidalgo, México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 143 pp.
- Chazdon, R.L. y N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72: 553-564.
- Connor, E.F. y E.D. McCoy. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist*, 113: 791-833.
- Corbet, P.S. 1983. Odonata in phytotelmata. Pp. 29-54. *En: J.H. Frank y L.P. Lounibos (eds.). Phytotelmata: Terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*. Plexus Publishing Inc. Medford, Nueva Jersey, E.U.
- De Buen, A. 1953. Observaciones ecológicas sobre mosquitos de "El Ajenjibre". Pue. Méx. *Anales del Instituto de Biología. UNAM. México, D.F.* 24: 177-204.
- Dejean, A., I. Olmsted y R.R. Snelling. 1995. Tree-Epiphyte-Ant relationships in the Low Inundated Forest of Sian Ka'an Biosphere reserve, Quintana Roo, México. *Biotropica*, 27: 57-70.
- Delamare-Deboutteville, C. 1951. Les Dépendances du sol et les sols suspendus. Considerations sur les facteurs historiques en biocenotique. *Année Biologique*, 27: 107-118.
- Diamond J. y T.J. Case. 1986. *Community ecology*. Harper and Row Pub. Nueva York, E.U.
- Dolling, 1991. *The Hemiptera*. Oxford University Press. Nueva York, E.U.

- Erwin, T.L. 1992. A current vision of insect diversity. Pp. 91-97. *En: J. Sarukhán y R. Dirzo* (eds.). *México ante los retos de la Biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Evans, G.C. 1972. *The quantitative analysis of plant growth*. Blackwell. Londres, Inglaterra.
- Fish, D. 1976. Structure and composition of the aquatic invertebrate community inhabiting epiphytic bromeliads in south Florida and the discovery of an insectivorous bromeliad. Tesis Doctoral. University of Florida, Gainesville, E.U. 78 pp.
- Fish, D. 1983. Phytotelmata: flora and fauna. Pp. 1-128. *En: J. H. Frank y L.P. Lounibos* (eds.). *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*. Plexus Publishing Inc. Medford, Nueva Jersey, E.U.
- Fitzjarrald, D.R. y K.E. Moore. 1995. Physical Mechanism of heat and mass Exchange between Forest and the Atmosphere. Pp. 45-72. *En: M.D. Lowman y N.M. Nadkarni* (eds.). *Forest canopies*. Academic Press. San Diego, E.U.
- Frank, J.H. 1983. Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes. Pp. 101-128. *En: J.H. Frank y L.P. Lounibos* (eds.). *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*. Plexus Publishing Inc. Medford, Nueva Jersey, E.U.
- Frank, J.H. y G.A. Curtis. 1977. On the bionomics of bromeliad-inhabiting mosquitoes. III. The probable strategy of larval feeding. *En: Wyeomyia vanduzeei and W. medioalbipes*. *Mosquito News*, 37: 200-206.
- Frank, J.H. y M.C. Thomas. 1994. *Metamasius callizona* (Chevrolat) (Coleoptera: Curculionidae) an immigrant pest destroys bromeliads in Florida. *The Canadian Entomologist*, 126: 673-682.
- Frei, S. J. K. y C.H. Dodson. 1972. The Chemical effect of certain bark substrates on the germination and early growth of epiphytic orchids. *Bulletin Torrey Botany Club*, 99: 301-307.
- Gallegos, M. y L. García. 1994. Parque nacional "El Chico": Marco geográfico natural y propuesta de zonificación para su manejo operativo. *Boletín de Investigaciones Geográficas. Instituto de Geografía, UNAM*, 28: 65-128.
- García-Franco, J.G. 1987. *Las bromelias de México: Revisión bibliográfica y de herbario*. Xalapa, Ver.: INIREB. Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero Xalapa, Veracruz, México.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 1-34.
- Gillott, C. 1995. *Entomology*. Plenum Press. Nueva York, E.U.
- Goodall, D.W. 1953. Objective methods for the classification of vegetation. I: The use of positive interspecific correlation. *Amsterdam Journal of Botany* 1: 39-63
- Greeney, H.F. 2001. The insects of plant-held waters: a review and bibliography. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 241-260.
- Griffiths, F.B., G.H. Brown, D.D. Reid y R.R. Parker. 1984. Estimation of sample zooplankton abundance from Folsom splitter sub-samples. *Journal of Plankton Research*, 6: 721-731.
- Griffiths, H. y J.A.C. Smith. 1983. Photosynthetic pathways in the Bromeliaceae of Trinidad: Relations between life-forms, habitat preference and the occurrence of CAM. *Oecologia*, 60: 176- 184.
- Groombridge, (ed.). 1992. *Global diversity: status of the Earth's living resources*. Chapman and Hall. Londres, Inglaterra.
- Grubb, P.J. y T.C. Whitmore. 1967. A comparison of montane and lowland forest in Ecuador. III. The light reaching the ground vegetation. *Journal of Ecology*, 47: 33-57.
- Hietz, P. 1997. Population of epiphytes in a Mexican Humid Montane Forest. *Journal of Ecology*, 85: 767- 775.
- Holloway, J.D. y N.E. Stork. 1991. The dimension of biodiversity: The use of invertebrates as indicators of human impact. Pp. 37-62. En: D.L. Hawksworth (ed.). *The biodiversity of microorganism and invertebrates: Its role in sustainable agriculture*. CAB International. Wallingford, Inglaterra.
- Holloway, J.D., G.S. Robinson y K.R. Tuck. 1990. Zonation in the Lepidoptera of northern Sulawesi. Pp. 153-166. En: W.J. Knight y J.D. Holloway (eds.). *Insects and the rain forest of South East Asia (Wallacea)*. Royal Entomological Society of London. Londres, Inglaterra.
- Horn, D.J. 1976. *Biology of insects*. W.B. Saunders. Filadelfia, E.U.
- Huber, L. y T.J. Gillespie. 1992. Modeling leaf wetness in relation to plant-disease epidemiology. *Annual Review of Phytopathology*, 30: 553-577.

- Huffaker, C.B. y R.L. Rabb. 1984. *Ecological entomology*. John Wiley and Sons. Nueva York, E.U.
- Jenkins, B., R.L. Kitching y S.L. Primm. 1992. Productivity, disturbance and food web structure at local spatial scale in experimental container habitats. *Oikos*, 65: 249-255.
- Kim, K.C. 1993. biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiversity and Conservation*, 2: 191-214.
- Kitching, R. L. 2000. *Food webs and container habitats: the natural history and ecology of phytotelmata*. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra.
- Kitching, R. L. 2001. Food webs in phytotelmata: "Bottom-up and Top-down" explanations for community structure. *Annual Review of Entomology*, 46: 729-760.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia*. Harla. México, D.F.
- Laessle, A.M. 1961. A micro-limnological study of Jamaican bromeliads. *Ecology*, 42: 499-517.
- Lee, D.W., J.B. Lowry y B.C. Stone. 1979. Abaxial anthocyanin layer in leaves of tropical rain forest plants: enhancer of light capture in deep shade. *Biotropica*, 11: 70- 77.
- Longhurst, A.R. y D.L. Seibert. 1967. Skill in the use of Folsom's plankton sample splitter. *Limnology and oceanography*, 12: 334-335.
- Lüttge, U. 1989. *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag. Berlín, Alemania.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical ecology*. Harper and Row Pub. Nueva York, E.U.
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. Princeton, Nueva York.
- Marguire, B. 1971. Phytotelmata: biota and community structure determination in plant-held waters. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 439-464.
- Miller, A.A. 1957. *Climatología*. Omega. Barcelona, España.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 29-176.
- Moffet, M.W. 2000. What's "Up"? A critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica*, 32: 569-596.
- Mooney, H.A., W.E. Winner, E.J. Pell y E. Chu. 1991. *Response of plants to multiple stresses*. Academic Press, Inc. San Diego, E.U.

- Morecroft, M.T., P. Taylor y H.R. Oliver, 1985. Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open. *Agricultural and Forest Meteorology*, 90: 141-156.
- Morse, D.R., N. E. Stork y J.H. Lawton. 1988. Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecological Entomology*, 13: 25-37.
- Murillo, R.M., J.G. Palacios, J.M. Labougle, E.M. Hentschel, J.E. Llorente, K. Luna, P. Rojas y S. Zamudio. 1983. Variación estacional de la entomofauna asociada a *Tillandsia* spp. en una zona de transición biótica. *The Southwestern Entomologist*, 4: 292-302.
- Nadkarni, N.M. 1981. Canopy roots: convergent evolution in rainforest nutrient cycles. *Science*, 214: 1023-1024
- Oliver, H.R. 1975. Wind speed within the trunk space of a pine forest. *Q. J. R. Meteorological Society*, 101: 168-169.
- Palacios-Vargas, J.G. 1979. Los colémbolos del suelo y hojarasca de epífitas. *Folia Entomológica Mexicana*, 42: 41-42.
- Palacios-Vargas, J.G. 1981. Collembola asociados a *Tillandsia* (Bromeliaceae) en el derrame lávico del Chichinautzin, Morelos, México. *The Southwestern Entomologist*, 2: 87-98
- Palacios-Vargas, J.G. 1982. Microartrópodos asociados a bromeliáceas. Pp. 535-545. En P.J. Salinas (ed.). *Zoología Neotropical. Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología I*.
- Paoletti, M.G., R.A.J. Taylor, B.R. Stinner, D.H. Stinner y D.H. Benzing. 1991. Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan Cloud Forest. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 373-383.
- Parker, G.G. 1995. Structure and microclimate of forest canopy. Pp. 73-106. En: M.D. Lowman y N.M. Nadkarni (eds.). *Forest canopies*. Academic Press. San Diego, E.U.
- Picado, C. 1913. Les broméliacées epiphytes considérée comme milieu biologique. *Bulletin Scientifique du France et Belgique*, 47: 215-360.
- Pimm, S.L., J.H. Lawton y J.E. Cohen. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669-674.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18: 200-205.
- Rainer, F.F. 1996. *Biology of spiders*. Oxford University Press. Oxford, E.U.

- Richardson, B.A. 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a neotropical forest. *Biotropica*, 31: 321- 336.
- Richardson, B.A., M.J. Richardson, F.N. Scatena y W.H. McDowell. 2000. Effects of nutrient availability and other elevational changes on bromeliad populations and their invertebrate communities in a humid tropical forest in Puerto Rico. *Journal of tropical Ecology*, 16: 167-188.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- Rzedowski, G. y J. Rzedowski. 2001. *Flora fanerogámica del valle de México*. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F.
- Rzedowski, J. 1988. *Vegetación de México*. Limusa. México, D.F.
- Samways, M.J. 1994. *Insect Conservation Biology*. Chapman & Hall. Londres, Inglaterra.
- Scarola, J.F. y A.J. Novotny. 1968. Folsom plankton splitter modified for enumeration of Entomostraca. *Limnology and Oceanography*, 13: 195-196.
- Shawn, R.H. y A.R. Pereira. 1982. Aerodynamic roughness of a plant canopy, a numerical experiment. *Agricultural Meteorology*, 26: 51-56.
- Southwood, T.R.E. 1978. Ecological methods: With particular reference to the study of insect populations. Chapman and Hall. Londres, Inglaterra.
- Southwood, T.R.E., V.C. Moran y C.E.J. Kennedy. 1982. The richness, abundance, and biomass of the arthropod communities in trees. *Journal of Animal Ecology*, 51: 635-650.
- Stevens, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, 140: 893-911.
- Stork, N.E. 1987. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecological Entomology*, 12: 69-80.
- Stork, N.E. 1991. The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland rain forest trees. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 161-180.
- Stork, N.E. y M.J.D. Brendell. 1990. Variation in the insect fauna of Sulawesi trees with season, altitude and forest type. Pp. 173-190. En: W.J. Knight y J.D. Holloway (eds.). *Insects and the Rain Forest of South East Asia (Wallacea)*. Royal Entomological Society of London. Londres, Inglaterra.

- Strong, D.R. 1977. Epiphyte loads, tree falls, and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *Journal of Biogeography*, 4: 215-218.
- Stuntz, S. C. Ziegler, U. Simon y G. Zotz. 2002. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 161-176.
- Thorne, B.L., M.I. Haverly y D.H. Benzing. 1996. Association between termites and bromeliads in two dry tropical habitats. *Biotropica*, 28: 781-785.
- Tovar-Sánchez, E., Z. Cano-Santana y K. Oyama. 2003. Canopy arthropod communities on Mexican oaks at sites with different disturbance regimes. *Biological Conservation*. En prensa.
- Wake, D.B. 1987. Adaptive radiation of salamanders in Middle American cloud forest. *Ann. Mo. Bot. Gdns.*, 74: 242-264.
- Went, F.W. 1940. Soziologie der Epiphyten eines tropischen Urwaldes. *Annual Jarden Botany Buitenz*, 50: 1-98.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and ecosystems*. Macmillan Publishing Co., Inc. Nueva York, E.U.
- Williams, C.B. 1943. Area and number of species. *Nature*, 152: 264-267.
- Williams, W.T. y J.M. Lambert. 1960. Multivariate methods in plant ecology. II. The use of an electronic digital computer for association analysis. *J. Ecol.*, 48: 689-710.
- Wolda, H. 1987. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 30: 313-323.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, Nueva Jersey, E.U.

Apéndice 1. Composición de la fauna de invertebrados asociados a *Tillandsia violacea* en un bosque de oyamel (*Abies religiosa*) en el Parque Nacional el Chico, Hgo. Nomenclatura basada en Borrer *et al.* (1989). Muestreo realizado entre el 24 y el 26 de agosto de 1997.

- Phylum Nematoda
 - Prionchulus* sp.
 - Tylenchus* sp.
- Phylum Mollusca
 - Clase Gastropoda
- Phylum Arthropoda
 - Subphylum Chelicerata
 - Clase Arachnida
 - Orden Araneae
 - Suborden Labidognatha
 - Familia Anyphaenidae
 - Familia Salicidae
 - Familia Theridiidae
 - Familia Heteropodidae
 - Familia Amaurobidae
 - Familia Agelenidae
 - Familia Pisauridae
 - Pisaurina* sp.
 - Familia Linyphiidae
 - Familia Gnaphosidae
 - Familia Corinnidae
 - Orden Opiliones
 - Orden Acari
 - Suborden Mesostigmata
 - Suborden Oribatida
 - Suborden Prostigmata
- Subphylum Crustacea
 - Clase Copepoda
- Subphylum Atelocerata
 - Clase Diplopoda
 - Subclase Chiognatha
 - Superorden Helminthomorpha
 - Orden Cambalida
 - Familia Cambalidae
 - Clase Chilopoda
 - Orden Lithobiomorpha
 - Familia Lithobiidae
 - Clase Hexapoda
 - Orden Collembola
 - Orden Psocoptera
 - Orden Mecoptera
 - Orden Diptera
 - Orden Lepidoptera
 - Orden Homoptera
 - Orden Thysanura
 - Orden Diptera
 - Familia Blattidae
 - Orden Hemiptera
 - Suborden Pentatomomorpha
 - Familia Coreidae
 - Ozophora* sp.
 - Villastocoris inconspicuus*
 - Familia Lygaeidae
 - Neortholomus* sp.
 - Orden Hymenoptera
 - Suborden Apoecilia
 - Superfamilia Vespoidea
 - Familia Vespidae
 - Subfamilia Diapriidae
 - Subfamilia Ichumonidae
 - Superfamilia Formicoidea
 - Familia Formicidae
 - Leptothorax* sp.
 - Orden Coleoptera
 - Suborden Polyphaga
 - Superfamilia Cucujoidae
 - Familia Coccinellidae
 - Familia Nitidulidae
 - Superfamilia Staphylinioidea
 - Familia Staphylinidae
 - Familia Ptilidae
 - Superfamilia Cleroidea
 - Familia Cleridae
 - Superfamilia Chrysomeloidea
 - Familia Chrysomelidae
 - Familia Cerambycidae
 - Superfamilia Encinetioidea
 - Familia Chlamidae
 - Superfamilia Curculionoidea
 - Familia Curculionidae
 - Familia Brentidae
 - Familia Curculionidae
 - Suborden Adephaga
 - Familia Carabidae

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN