



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
CARRERA DE BIÓLOGO**

**DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE EPIFITAS
VASCULARES EN FOROFITOS AISLADOS DE *CEIBA
PENTANDRA* (MALVACEAE) EN UNA SELVA MEDIANA
SUBCADUCIFOLIA DEL SUR DE MÉXICO**

TESIS PARA OBTENER EL TÍTULO DE BIÓLOGA

P R E S E N T A:

FRASCO PÉREZ FANY MARLEN

**DIRECTOR DE TESIS
DR. ELOY SOLANO CAMACHO
PROF. DE CARRERA TITULAR "B"**

**UNIDAD DE INVESTIGACIÓN EN SISTEMÁTICA VEGETAL Y
SUELO**

PROYECTO APOYADO POR DGAPA-PAPIIT IN216813



MÉXICO, D. F. 23 DE FEBRERO DE 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

DEDICATORIA

A mis padres, Ruben Frasco[†] y Ma. Eugenia Pérez

A mis hermanos, Maritza, Rubens y Vanessa

A el amor de mi vida Jonathan Celis

Los amo...

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por darme la oportunidad de formarme tanto profesional como personalmente en tan prestigiosa universidad, siempre será un orgullo para mí.

Al DGAPA- PAPIIT convenio IN 216813 por apoyar este proyecto.

Al Dr. Eloy Solano Camacho por todas sus enseñanzas y su apoyo; por ser una persona admirable e intelectualmente inspiradora.

Al M. en C. Ramiro Ríos Gómez por compartirme un poco de su sabiduría y brindarme su gran apoyo en campo.

Al Dr. Ezequiel Hernández por su gran ayuda y sus consejos durante toda la elaboración de este trabajo.

A la M. en C. Bárbara Susana Luna Rosales y a la M. en C. Florencia Becerril Cruz por brindarme un poco de su conocimiento mediante observaciones y sugerencias para la mejora de este trabajo.

A la maestra Ma. de la Luz López por brindarme su amistad y apoyo.

A todos mis compañeros del herbario que me apoyaron de alguna forma en este trabajo, Alonso, Ceci, Miguel, Magda, Pamela, Jaime, Fernando, Mario, Fernanda, Alejandro, Brenda, Leslie, Giovanna, Kris, Daphne y Leti. Muchas gracias por su ayuda y por los momentos agradables.

Quiero agradecer enormemente a mi madre Ma. Eugenia Pérez Gómez por todo su esfuerzo, por ser un gran ejemplo y un apoyo para mí durante toda mi vida. Por enseñarme que con esfuerzo todo se puede.

A mis hermanos Maritza, Rubens y Vanessa, por quienes me esfuerzo por ser mejor cada día. Gracias por todo su amor, su apoyo y su comprensión.

A Jonathan Celis, por todo su amor, su apoyo, por inspirarme y darme las fuerzas necesarias para seguir adelante, por ser mi compañero y mejor amigo, te amo.

A Paty, Saúl, Leslie y Pablo, por su amistad y todos los bellos momentos que he vivido a su lado.

A las familias Frasco Cortes y Pérez Gómez por todo su cariño y su apoyo.

CONTENIDO

	Páginas
RESUMEN	
I. INTRODUCCIÓN.....	2
II. ANTECEDENTES.....	4
III. JUSTIFICACIÓN.....	15
IV. OBJETIVOS.....	15
V. HIPÓTESIS.....	16
VI. ÁREA DE ESTUDIO.....	17
VII. MÉTODOS.....	19
VIII. RESULTADOS.....	23
IX. DISCUSIÓN.....	29
X. CONCLUSIONES.....	32
XI. LITERATURA CITADA.....	34
APÉNDICE I.....	42
APÉNDICE II.....	45
ANEXO I.....	49
ANEXO II.....	51

FIGURAS

Figuras	Páginas
1. Localización del área de estudio, municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.....	17
2. División vertical de un forofito (Johansson, 1974).....	19
3. Áreas en las que se dividieron los forofitos de <i>Ceiba pentandra</i> durante el registro de temperatura y humedad atmosférica (modificado de Johansson, 1974).....	21
4. Disimilitud en dos dimensiones resultante del MDS entre los forofitos de <i>Ceiba pentandra</i> muestreados.....	24
5. Riqueza media en cada una de las cinco zonas en que se dividieron los forofitos de <i>Ceiba pentandra</i>	25
6. Familias de plantas epífitas registradas en las Zonas III y IV de los forofitos aislados de <i>Ceiba pentandra</i> en una selva mediana subcaducifolia del sur de México.....	26

7. Familias de plantas epífitas registradas en la Zona I de los forofitos aislados de <i>Ceiba pentandra</i> en una selva mediana subcaducifolia del sur de México.....	27
8. Familias de plantas epífitas registradas en la Zona V de los forofitos aislados de <i>Ceiba pentandra</i> en una selva mediana subcaducifolia del sur de México.....	27
9. Clasificación de las especies epífitas registradas en cinco forofitos aislados de <i>Ceiba pentandra</i>	28

CUADROS

Cuadros	Páginas
1. Riqueza de especies en los cinco forofitos de <i>Ceiba pentandra</i> muestreados y su relación con el DAP y altura.....	23
2. Correlación de la riqueza con el tamaño de los forofitos de <i>Ceiba pentandra</i> muestreados usando el Coeficiente de Correlación de Pearson	23
3. Matriz de disimilitud entre forofitos de <i>Ceiba pentandra</i>	24

RESUMEN

Se estudiaron la diversidad y la distribución vertical de epífitas vasculares en forofitos aislados de *Ceiba pentandra* en una selva mediana subcaducifolia del estado de Oaxaca. Se inventariaron 51 especies de epífitas *sensu lato* en cinco forofitos aislados, las cuales pertenecen a 25 familias y 42 géneros, siendo Orchidaceae, Bromeliaceae y Polypodiaceae las familias más diversas. La diversidad α se correlacionó positivamente con el diámetro a la altura del pecho (DAP) y negativamente con la altura. El recambio de especies entre forofitos es alto y podría atribuirse a la presencia accidental de plantas vasculares de hábitat terrestre sobre los forofitos. En relación con la distribución vertical, la riqueza entre zonas presentó diferencias significativas, siendo las Zonas III y IV las de mayor riqueza, y en la I y V fue menor. La mayoría de las especies son de hábitat generalista pertenecientes principalmente a las familias Orchidaceae, Bromeliaceae y Polypodiaceae, con especies resistentes a la sequía, las epífitas especialistas tanto de tronco, como de dosel estuvieron casi ausentes al igual que las hemiepífitas. Se demostró que la distribución de las especies no está correlacionada con la temperatura y la humedad relativa, por lo tanto, en forofitos aislados de *Ceiba pentandra* la distribución vertical de las epífitas podría estar en función de otros factores, o características de los forofitos.

I. INTRODUCCIÓN

En México la biodiversidad es un tema de importancia significativa, ya que nuestro país está entre los 17 territorios considerados megadiversos, que en conjunto albergan cerca del 70% de las especies conocidas (Mittermeier y Goettsch, 1992; Espejo, 2012). La diversidad biológica de México se relaciona con una historia geológica compleja (Conabio, 2008), la cual es responsable de su accidentada topografía, una gran diversidad de climas y suelos, además de que en él se encuentra la zona de transición entre los reinos biogeográficos Neártico y Neotropical, que permiten el desarrollo de casi todos los tipos de vegetación que se han descrito en el nivel mundial (Rzedowski, 2006). Dentro de esta gran diversidad vegetal destacan aquellas plantas que crecen sobre otras y que son conocidas como epifitas.

Las epifitas son un componente florístico importante en muchos ecosistemas tropicales, llegando a constituir hasta un 50% de la riqueza de plantas vasculares en estos hábitats (Zotz y Andrade, 2002). Este grupo de plantas incluye un número importante de pteridofitas y angiospermas; dentro de estas últimas, las familias que presentan una mayor cantidad de especies epifitas son Orchidaceae, Araceae y Bromeliaceae, y en menor grado Gesneriaceae, Piperaceae, Cactaceae, Ericaceae y Melastomataceae (Benzing, 1990; Granados-Sánchez *et al.*, 2003).

En los bosques tropicales existen diferencias en la composición de especies epífitas, determinadas por factores bióticos y abióticos, que establecen su

distribución espacial (Johansson, 1974), en consecuencia las epifitas se establecen a diferentes alturas en los forofitos, mostrando patrones de distribución vertical, los cuales se deben principalmente a la variación microclimática que se manifiesta desde la base del tronco, hasta la parte externa del dosel; esta variación microclimática está determinada por la intensidad lumínica, la humedad y la temperatura que cambian a diferentes alturas de los forofitos (ter Steege y Cornelissen, 1989; Hietz y Briones, 1998).

De acuerdo con Hietz y Briones (1998), la importancia de las plantas epifitas radica en que son un componente importante para la diversidad mundial, ya que llegan a constituir hasta un 10% de la flora vascular, con aproximadamente 30 000 especies. Las epífitas al ser un grupo vulnerable desde el punto de vista ecológico, son un buen indicador para evaluar el grado de disturbio en ambientes tropicales y subtropicales. Además, al asociarse estas plantas con microorganismos, invertebrados, anfibios y algunos reptiles, desempeñan un papel fundamental en la dinámica del dosel (Zotz y Andrade, 2002), por lo tanto, la pérdida de estas especies modifica la biodiversidad.

II. ANTECEDENTES

Las epífitas son plantas que crecen sobre otras. La palabra epífita proviene del griego y significa *epi* “sobre” y *phyte* “planta”. Estas plantas se pueden establecer principalmente en árboles o arbustos, las especies sobre las cuales crecen las epifitas son llamadas forofitos, y únicamente son utilizados como soporte; por lo tanto, en la relación epífita-forofito no existe contacto metabólico, y el forofito no recibe más daño del que pueda ocasionar la abundancia de estas plantas en su ramaje (Granados- Sánchez, 2003; Zotz y Andrade, 2002).

De acuerdo con Johansson (1974), las epífitas evolucionaron de ancestros terrestres que vivían en bosques húmedos y densos, con poca penetración de luz. Estas condiciones obligaron a estas plantas a subir en los árboles en busca de luz solar. Sin embargo, una vez que se establecieron sobre los forofitos, se enfrentaron a un ambiente donde el agua, y la adquisición de nutrimentos eran limitantes. En este nuevo hábitat las epífitas vasculares fueron desarrollando diversas adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas, que les permitieron supervivir en estos ambientes.

Entre algunas de las adaptaciones morfológicas se pueden mencionar hojas dispuestas en roseta basal para retener y capturar agua, desarrollo de hojas y tallos suculentos, como es el caso de los pseudobulbos y la presencia de domancios para la captura de nitrógeno. Dentro de las modificaciones anatómicas, algunas de las más importantes son la presencia de una cutícula gruesa y el depósito de distintas capas de cera sobre la epidermis, para evitar la desecación.

Entre las adaptaciones fisiológicas destaca el metabolismo CAM, que permite capturar dióxido de carbono durante la noche, para controlar la pérdida de agua por evaporación durante el día (Ceja-Romero *et al.*, 2008; Granados-Sánchez, 2003).

Se calcula que aproximadamente 10% de todas las plantas vasculares son epífitas (Gentry y Dodson, 1987), y se ha estimado que existen entre 65 y 84 familias, con 850 u 896 géneros, estos con aproximadamente 23 466 a 29 505 especies (Ceja-Romero *et al.*, 2008). Las plantas epífitas vasculares se distribuyen principalmente en las zonas paleotropicales y neotropicales. En el Neotrópico se estima que existen 43 familias de epífitas y en el Paleotrópico 42. En las pteridofitas cerca del 20% de las especies son epífitas. En las angiospermas, las monocotiledóneas son quienes presentan el mayor número de representantes epífitos y se concentran principalmente en las familias: Orchidaceae, Bromeliaceae y Araceae (Gentry y Dodson, 1987).

En el Neotrópico se encuentra la mayor diversidad de epífitas vasculares, debido a la presencia de bosques húmedos y subhúmedos, áreas con un buen suministro de radiación solar, temperaturas elevadas y constantes, y principalmente una buena disponibilidad de agua a lo largo del año, este último es el factor que más influye en su diversidad y distribución geográfica (Zozt y Andrade, 2002).

Se han propuesto diferentes clasificaciones de las plantas epífitas (Benzing, 1990; Nadkarni *et al.*, 2001; Zozt y Andrade, 2002). En la actualidad no existe una

sistematización aceptada por todos los estudiosos de estas plantas, una de las primeras clasificaciones en donde se consideró principalmente la relación epífita-forofito, fue realizada por Benzing (1990) y propuso los siguientes términos: epífitas obligadas u holoepífitas, también conocidas como epífitas verdaderas, son aquellas especies donde más del 95% de sus individuos son epífitos; estas plantas pasan su ciclo de vida completo en el dosel, entre ellas especies de los géneros *Tillandsia*, *Polypodium* y *Peperomia*. Las epífitas accidentales son especies en las cuales más del 95% de sus individuos son terrestres, pero ocasionalmente alguno crece y se desarrolla sobre un forofito. Las especies que pueden desarrollar su ciclo de vida completo ya sea en el suelo o en el dosel, dependiendo del lugar en donde encuentren las condiciones ideales para desarrollarse, se reconocen como epífitas facultativas, por ejemplo especies de *Pleopeltis* y *Mamillaria*. Aquellas plantas que crecen sobre un forofito, pero que tienen conexión con el suelo en al menos una etapa de su ciclo de vida, se les conoce como hemiepífitas, y se subdividen en primarias y secundarias. Las primarias inician su ciclo de vida sobre el dosel y posteriormente desarrollan raíces largas que hacen contacto con el suelo, como *Philodendron* y *Ficus*; en el caso de las hemiepífitas del género *Ficus*, son conocidas como plantas estranguladoras o mata palos, pues envuelven con su sistema radical a sus hospederos, causándoles un drástico cambio en su fisonomía y finalmente la muerte. Las hemiepífitas secundarias inician su ciclo de vida en el suelo, posteriormente suben a los árboles, pierden las raíces más viejas, y finalmente la conexión con el suelo. Dentro de este grupo se encuentran muchas lianas y enredaderas, por ejemplo, *Anthurium* y *Monstera*.

En muchas ocasiones se puede llegar a confundir a las plantas hemiparásitas con plantas epífitas, ya que estas también crecen sobre otras plantas y son capaces de fabricar su alimento por fotosíntesis, solo que aparte de obtener soporte mecánico de su hospedero, también obtienen agua y minerales de sus haces vasculares, a través de estructuras especializadas llamadas haustorios, entre ellas se encuentran los muérdagos (Ceja-Romero *et al.*, 2008; Benzing, 1990).

Se ha registrado que la distribución de las epífitas sobre diferentes especies de forofitos no es aleatoria, por lo que se habla de especificidad, y en relación con la abundancia y riqueza de epífitas sobre los forofitos, se utilizan los términos: neutralidad, preferencia y limitación (ter Steege y Cornelissen, 1989; Vergara-Torres, 2010). La especificidad de forofitos se refiere al establecimiento y desarrollo de una especie epífita sobre una determinada especie de árbol. La neutralidad ocurre cuando la abundancia de epífitas es proporcional en la mayoría de los forofitos, la preferencia se presenta si hay mayor abundancia de estas plantas sobre sólo algunas especies de forofitos, y en la limitación, la abundancia y riqueza de epífitas es menor sobre algunas especies de forofitos, es decir, la abundancia en ellos es menor que en los forofitos con capacidad neutral (Vergara-Torres, 2010).

Correa (2009) estudió la diversidad y estructura de la comunidad de epífitas en un bosque húmedo premontano de la reserva ecológica de Guáquira, Venezuela; registrando 53 especies epífitas, las cuales presentaron preferencia por tres especies de forofitos: *Pouteria trilocularis* (Sapotaceae), *Pseudopiptadenia*

pittieri (Fabaceae) y *Ceiba pentandra* (Malvaceae), con quince, diecisiete y veintinueve especies de epífitas respectivamente.

Diversos autores como Johansson (1974), Benzing (1990) y Zotz y Andrade (2002), indican que las epífitas dentro de un bosque presentan patrones de distribución vertical a lo largo de los forofitos. Se ha mencionado que esta distribución se relaciona con diversos factores, bióticos y abióticos, entre ellos, la composición de especies arbóreas que conforman el bosque, la arquitectura del forofito (ángulo y diámetro de las ramas), las características de la corteza (textura, porosidad, grado de exfoliación, pH) y factores microclimáticos (humedad, radiación solar y temperatura); en conjunto estas características conforman un mosaico complejo de microhábitats a lo largo del forofito, que permiten el establecimiento y desarrollo de estas plantas en diferentes zonas del árbol (Krömer *et al.*, 2007).

Johansson (1974) realizó uno de los trabajos más citados en cuanto a distribución vertical, observó que la mayoría de las especies de epífitas ocupan áreas específicas a lo largo de los forofitos, y dividió a los árboles en cinco zonas: I comprende la parte basal del tronco hasta los tres metros, II se localiza por arriba de los tres metros del tronco hasta la primera ramificación, III abarca de la primera ramificación hasta 1/3 de la copa, IV queda delimitada por las ramificaciones secundarias, es decir, el segundo tercio de las ramificaciones más largas y, V corresponde a la copa externa del árbol. En consecuencia, este autor reconoció un patrón general de distribución de epífitas a lo largo de los forofitos, el cual queda determinado por la presencia de uno o más grupos de epífitas en cada una de las

cinco zonas. En la Zona I se establecen principalmente helechos, la II registró trepadoras y hemiepífitas, la III pteridofitas y otras epífitas vasculares, en la IV el grupo dominante son las orquídeas y en la Zona V, únicamente registro líquenes.

Otro de los trabajos destacados es el de Steege y Cornelissen (1989) quienes estudiaron la distribución y ecología de las epífitas vasculares en tres tipos de bosques húmedos de Guyana. Para analizar la distribución vertical estos autores dividieron a los forofitos en seis zonas, modificando la zonificación de Johansson(1974), y registraron que las zonas de la corona del árbol son las que tienen mayor riqueza en comparación con las del tronco; esto lo atribuyen a la presencia de briofitas y a la acumulación de materia orgánica en la parte inferior del dosel, lo cual permite el establecimiento de verdaderas epífitas y epífitas accidentales, mientras que en las ramillas externas predominaron especies adaptadas a la sequía y al establecimiento y desarrollo en ramas más delgadas.

Acebey y Krömer (2001) analizaron la diversidad y distribución vertical de las plantas epífitas en los alrededores del campamento río Eslabón y de la laguna Chalalán, en el Parque Nacional Madidi, La Paz, Bolivia, en una selva tropical (piedemonte); inventariaron 147 especies epífitas, en donde las orquídeas, pteridofitas y aráceas fueron los grupos que presentaron una mayor diversidad α , y utilizando la zonificación de Johansson en los forofitos determinaron que la Zona II es la más diversa, este resultado lo atribuyen principalmente a la gran cantidad de hemiepífitas presentes en esta zona.

En México se han realizado diversos estudios sobre la distribución vertical de epífitas, principalmente en bosques mesófilos de montaña, que según la literatura contienen la mayor riqueza de estas plantas. La mayoría de ellos coinciden en que la Zonas III y IV presentan la mayor diversidad y abundancia; y que las familias mejor representadas son Orchidaceae, Bromeliaceae, Polypodiaceae y Araceae (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008; Viccon-Esquivel, 2009; García-Balcázar, 2012). A diferencia de los estudios indicados anteriormente, Martínez-Meléndez *et al.* (2008) señalaron a la Zona I como la más rica en especies, y atribuyen este resultado a la gran abundancia de hemiepífitas y helechos que prefieren las Zonas I y II.

Algunos autores han estudiado la distribución vertical de las familias de epífitas vasculares más diversas, por ejemplo Hernández-Pérez (2014) quien estudió la distribución vertical y horizontal de las orquídeas epífitas en un bosque mesófilo en el estado de Oaxaca, registró 23 especies pertenecientes a 11 géneros, la mayor riqueza de orquídeas se presentó en la Zona II y la menor en las Zonas I y V. Gutiérrez-Huerta (2015) realizó un trabajo comparativo de la diversidad de bromelias epífitas en tres ambientes contrastantes de una selva mediana subcaducifolia del estado de Oaxaca, inventariando nueve especies pertenecientes a cuatro géneros, principalmente de *Tillandsia*; encontrando que la mayoría de las especies se establecen en las Zonas IV y V. En cuanto a las hemiepífitas, Bustamante (2014) realizó un estudio comparativo de la familia Araceae también en tres ambientes contrastantes de una selva mediana

subcaducifolia del estado de Oaxaca, inventariando seis especies que se establecen únicamente de la Zona I a la III.

La mayoría de los estudios sobre distribución vertical de epífitas se han realizado en bosques húmedos o selvas tropicales conservadas, dejando de lado los hábitats aislados, los cuales se originan después de la fragmentación. La fragmentación es considerada como una de las causas principales de pérdida de los ecosistemas terrestres (Werner *et al.*, 2005; Flores-Palacios y García-Franco, 2008; Hernández-Pérez y Solano, 2014). En comunidades de epífitas la fragmentación modifica las diversidades α y β , las poblaciones de epífitas desaparecen y se producen diferentes conjuntos (Hernández-Pérez y Solano, 2014). Los hábitats aislados que se originan después de la fragmentación regularmente se convierten en pastizales, potreros o tierras para uso agrícola (Werner *et al.*, 2005), en estos lugares algunos forofitos remanentes quedan aislados y expuestos a nuevas condiciones ambientales, alterando el microclima para el establecimiento y la supervivencia de las epífitas, modificando su diversidad y su distribución vertical. Las epífitas son plantas muy sensibles a perturbaciones del medio ambiente, por lo que alterar las condiciones microclimáticas las pone en peligro de desaparecer (Krömer y Gradstein, 2003; Werner *et al.*, 2005).

Flores-Palacios y García-Franco (2008) analizaron la diversidad de epífitas vasculares en forofitos aislados, en tres parcelas del interior de un fragmento de bosque, y en dos en fragmentos ribereños; registraron que los árboles del interior de los fragmentos contienen la mayor riqueza de epífitas, seguidos de los forofitos

aislados; sin embargo la diversidad β entre árboles aislados fue baja, éste resultado sugiere que el aislamiento provoca una simplificación ambiental para las epífitas, provocando una composición monótona que es llevada a cabo siempre por el mismo grupo de especies.

Werner *et al.* (2005) estudiaron la diversidad y distribución vertical en forofitos aislados y la comparan con forofitos de un fragmento de bosque mesófilo en el sur de Ecuador, estos autores indicaron que en los forofitos aislados las familias con mayor diversidad y abundancia son: Bromeliaceae, Orchidaceae, Piperaceae y Polypodiaceae. La abundancia y la diversidad son significativamente más bajas en forofitos remanentes, que en aquellos establecidos en el interior del bosque; el empobrecimiento fue mayor en la base del tallo y en la corona exterior, y menor en la corona interior. Proponen que los cambios microclimáticos y el aumento de estrés por sequía sobre los forofitos tras el aislamiento, da como resultado tasas bajas de establecimiento y supervivencia en las epífitas vasculares.

El presente estudio se llevó a cabo en forofitos aislados de *Ceiba pentandra* en una selva mediana subcaducifolia. Este tipo de selva, tiene dos características principales, la primera, es que del 50 al 75% de los árboles de mayor altura que la conforman, pierden sus hojas en la época más seca del año, y la segunda que se pueden distinguir dos estratos arbóreos, el inferior que mide de 8 a 5 m de alto y el segundo de 15, 20 ó 35 m de altura (Solano, 1900).

Este tipo de vegetación ha sido reconocido con diferentes nombres por distintos autores. Miranda (1947) lo describió por primera vez para México, en la Cuenca del Río Balsas, se refirió a ella con el nombre de bosque mesófilo de las barrancas o capomal, debido a que se desarrolla en barrancas profundas con paredes escarpadas. Posteriormente, el mismo autor le dio el nombre de selva alta subdecidua; Miranda y Hernández X. (1963) lo reconocen con el nombre de selva alta ó mediana subcaducifolia; Flores *et al.* (1971) como selva mediana subcaducifolia o selva mediana subperenifolia y Rzedowski (1978) lo nombra como bosque tropical subcaducifolio.

Solano (1990) describe para el estado de Oaxaca fragmentos de selva mediana subcaducifolia al suroeste del mismo en los límites con Guerrero. Otros autores indican que forma una franja casi continua a lo largo de la vertiente del Pacífico, además de otras pequeñas extensiones al norte del estado (Miranda y Hernández X., 1963; Rzedowski, 2006).

Las especies características de la selva mediana subcaducifolia en el estado de Oaxaca son: *Andira inermis*, *Brosimum alicastrum*, *Bumelia persimilis*, *Bursera simaruba*, *Calycophyllum candidissimum*, *Ceiba pentandra*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Hymenaea courbaril* y *Mirandaceltis monoica* (Flores-Martínez y Manzanero-Medina, 1999).

Dentro de las selvas medianas subcaducifolias de México, destaca *Ceiba pentandra*, uno de los árboles de mayor altura, a menudo alcanza 50 m o más, el fuste frecuentemente mide dos o más metros de diámetro, con apoyo de grandes

contrafuertes que se extienden ampliamente de la base del fuste a la corona, la cual, es generalmente amplia y extendida, la corteza color marrón claro o gris, a veces blanquecina, cubierta de espinas cónicas, cortas duras y afiladas, sobre todo en individuos jóvenes; tiene hojas compuestas con 5-7 folíolos, oblanceolados a oblongo-ovados u oblongos, de 8-20 cm de largo, agudos o acuminados, subobtusos en la base, peciolulados, gruesos y firmes, enteros glabros o casi glabros; pétalos blancos o rosados, 3.0-3.5 cm de largo; cáliz campanulado, un centímetro de largo o ligeramente más grande, glabro o casi glabro, muy superficialmente lobado; pétalos densamente cubierto de tricomas sedosos en el envés; cápsulas elíptico-oblongas, 10-12 cm de largo, las semillas grandes de color marrón incrustadas en una fibra algodonosa (Pennington y Sarukhán, 2005; Vázquez-Torres *et al.*, 2010).

Ceiba pentandra es originaria de América Central y se distribuye desde el sur de México hasta Venezuela, Ecuador y Brasil. En México, se reparte desde el sur de Tamaulipas hasta la Península de Yucatán, y desde Sonora hasta Chiapas (Pennington y Sarukhán, 2005). Es una especie tradicionalmente protegida y se ha observado que se establece en áreas dedicadas a la agricultura o a la ganadería. Se emplea de diversas formas, en la construcción, en la fabricación de artesanías, de forma medicinal, comestible y en la industria por el aceite que producen sus semillas; este árbol fue considerado como sagrado por los antiguos mayas y actualmente se usa en rituales (Schultes y Hofmann, 2000; Pennington y Sarukhán, 2005; Vázquez-Torres *et al.*, 2010).

III. JUSTIFICACIÓN

Las actividades antrópicas como cambio de uso del suelo han fragmentado muchos ecosistemas tropicales, en donde las epífitas son un componente florístico importante, pues contribuyen con el 50% de la biomasa foliar de este tipo de ecosistemas. Después de la fragmentación quedan algunos forofitos aislados, expuestos a nuevas condiciones ambientales que modifican la diversidad y abundancia de las epífitas, debido a que estas plantas son muy sensibles a las perturbaciones de su hábitat. Ante esta situación es necesario realizar estudios para analizar cómo estas plantas responden ecológicamente a estos cambios.

IV. OBJETIVOS

General

Analizar la diversidad y distribución vertical de epífitas vasculares en forofitos aislados de *Ceiba pentandra* (Malvaceae) remanentes de una selva mediana subcaducifolia en el sur de México.

Específicos

Catalogar la composición florística de epífitas vasculares en forofitos aislados de *Ceiba pentandra*.

Determinar si las especies de epífitas vasculares tienen preferencia por alguna de las zonas en que se dividen los forofitos según Johansson (1974).

Analizar si la temperatura y la humedad atmosférica influyen en la distribución vertical de las especies de epífitas vasculares en forofitos aislados de *Ceiba pentandra*.

V. HIPÓTESIS

Los factores climáticos temperatura y humedad atmosférica de las diferentes zonas de los forofitos aislados de *Ceiba pentandra*, determinarán la distribución vertical y la diversidad de las epífitas vasculares. La diversidad será menor en la copa externa de los forofitos debido a que es la zona más expuesta a condiciones microclimáticas extremas, como mayor luminosidad, temperatura y menor cantidad de agua retenida en las ramas. La copa interna será la zona con mayor diversidad ya que las condiciones microclimáticas son más estables.

VI. ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en el municipio de Putla Villa de Guerrero, distrito de Putla, en el estado de Oaxaca. El distrito se localiza en el suroeste del estado, sobre la Sierra Madre del Sur, aproximadamente entre los $16^{\circ} 41' 01''$ y $17^{\circ} 08' 18''$ de latitud norte y $97^{\circ} 04' 09''$ y $98^{\circ} 11' 03''$ de longitud oeste, con una altitud que va desde los 620 a los 2700 m (Anónimo, 1980)(Fig. 1).

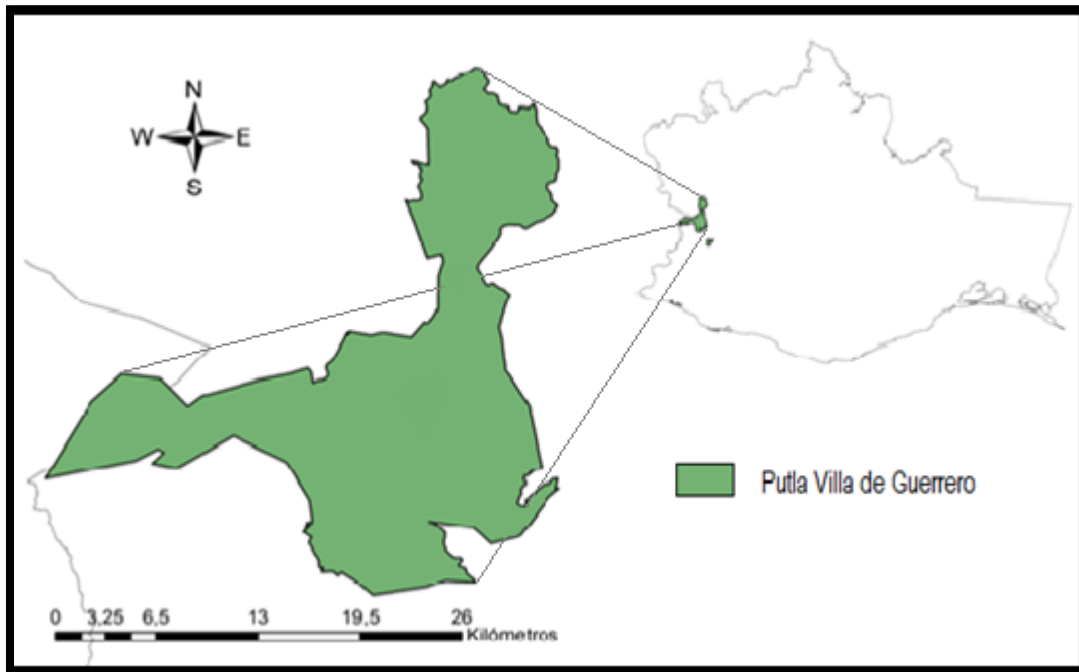


Fig. 1. Localización del área de estudio, municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.

En las planicies y pequeñas cañadas que forma el Río Grande desde la cabecera municipal, Putla Villa de Guerrero, hasta el poblado de Atoyaquillo, se desarrollan fragmentos de selva mediana subcaducifolia. Estas planicies y

cañadas presentan rocas metamórficas, principalmente gneis y esquistos, del Precámbrico. Se encuentran tres ríos permanentes, además de una infinidad de pequeños arroyos. Los tres ríos recorren la cabecera municipal con dirección noreste-sureste, y se unen hacia el sur para formar el Río Grande, que se incorpora al Sordo, principal tributario del Río Verde que desemboca en la vertiente del Océano Pacífico al noreste de la Bahía de Chacahua (Anónimo, 1980).

Se registra un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano del tipo Aw, con una precipitación y temperatura media anuales de 2476 mm y 24.3° C respectivamente, una época seca desde finales de octubre a principios de abril (Solano, 1990). Predominan fluvisoles eutrícos formados por depósitos aluviales recientes, constituidos por material suelto, poco desarrollados, con textura limosa; regosoles eutrícos con textura arenosa, luvisoles crómicos típicos de zonas tropicales lluviosas, moderadamente ácidos muy susceptibles a la erosión, con textura limosa; cambisoles crómicos y eutrícos poco desarrollados, con susceptibilidad a la erosión de moderada a alta y de textura limosa (Anónimo, 1980).

La selva mediana subcaducifolia es típica en las planicies que se forman a la vega de los ríos y arroyos. Entre sus componentes florísticos predominan las siguientes especies: *Andira inermis*, *Bursera simaruba*, *Calophyllum brasiliense*, *Ceiba pentandra*, *Hymenaea courbaril*, *Ficus insipida*, *Inga spuria*, *I. jinicuil*, *Homalium senarium*, entre otros (Solano, 1990).

VII. MÉTODOS

De acuerdo con Gradstein *et al.* (2003), se eligieron cinco forofitos aislados de *Ceiba pentandra*, que estuvieran separados por una distancia mínima de 25 m, con una altura y diámetro a la altura de pecho (DAP) considerables, ya que estos generalmente son los más longevos y han tenido más tiempo para ser colonizados por plantas epífitas. Cada forofito se ubicó geográficamente por medio de un GPS modelo MobileMapper6, marca Magellan, se registró su DAP a una altura de 1.30 m y se midió su altura con un clisímetro modelo ClinoMaster, marca Brunton. Para analizar la diversidad de las epífitas los forofitos se dividieron verticalmente en cinco zonas (Johansson, 1974): I Parte basal del tronco (0-3 m de alto), II arriba de los tres metros del fuste hasta la primera ramificación, III incluye de la primera ramificación hasta 1/3 de la copa, IV quedó delimitada por las ramificaciones secundarias, es decir, el segundo tercio de las ramificaciones más largas y V correspondió a la copa externa del árbol (Fig. 2). El muestreo de epífitas en los cinco forofitos se realizó dos veces durante un año, en época seca (febrero-marzo) y lluviosa (agosto-septiembre).

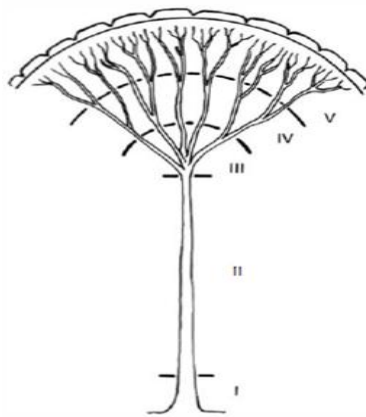


Fig. 2. División vertical de un forofito (Johansson, 1974).

En cada zona se registró la presencia de cada especie de epífita, sin considerar el número de individuos (Krömer *et al.*, 2007). El acceso a los árboles se realizó mediante la técnica de una sola cuerda (Barker, 1997; Barker y Sutton, 1997). La identificación de las especies epífitas se realizó en campo subiendo a los forofitos y en algunos casos con la ayuda de binoculares.

Las especies de epífitas que no fueron identificadas en campo, se recolectaron siguiendo las técnicas convencionales descritas en Lot y Chiang (1986), para su posterior determinación taxonómica con bibliografía especializada. Las especies con taxonomía difícil fueron determinadas por especialistas, y todas ellas revisadas por los mismos. La correcta ortografía de los nombres científicos fue corroborada en la base de Tropicos® del *Missouri Botanical Garden*. Los ejemplares colectados fueron depositados en el Herbario FEZA. El listado florístico se organizó de acuerdo con la propuesta de clasificación de APG III (2009) para las angiospermas y en el caso de las pteridofitas se siguió a Smith *et al.* (2006).

Para analizar si la distribución vertical está en función de los factores microclimáticos temperatura y humedad, cada forofito se dividió verticalmente en tres áreas (modificado de Johansson, 1974). El área I incluyó las Zonas I y II de este autor, la II estuvo conformada por las Zonas III y IV, y el Área III corresponde a la Zona V (Fig.3). Cada mes entre las 12 y las 15 h en las tres áreas de cada forofito se registraron la temperatura y el porcentaje de humedad atmosférica, con una estación meteorológica portátil marca Krestrel, modelo 4000; ya que durante este periodo generalmente no se observaron cambios drásticos en los elementos climáticos registrados.

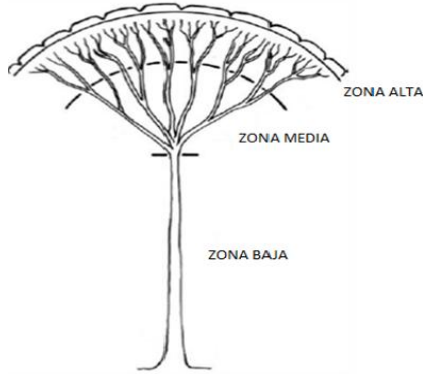


Fig. 3. Áreas en las que se dividieron los forofitos de *Ceiba pentandra* durante el registro de temperatura y humedad atmosférica (modificado de Johansson, 1974).

Se consideró la diversidad alfa de las epífitas vasculares en cada forofito como el número de especies (S) y para resolver la falta de homocedasticidad, la riqueza (S) de cada forofito se transformó con la fórmula $\sqrt{S + 1}$ (Flores-Palacios y García-Franco, 2008; Hernández-Pérez y Solano, 2015). Con la finalidad de establecer el efecto del tamaño de los forofitos (DAP y la altura) en la riqueza de epífitas vasculares, se realizó un análisis de correlación de Pearson. Para establecer diferencias en la diversidad alfa entre los forofitos muestreados se realizó un análisis de Kruskal-Wallis con el programa *Paleontological Statistics* (Hammer *et al.*, 2001). La diversidad β , se cuantificó mediante el análisis de disimilitud entre pares de árboles con el recíproco del índice de Jaccard (1-IJ) y con los valores obtenidos se realizó un análisis de escalamiento métrico multidimensional (MDS) con la finalidad de analizar el recambio de especies epífitas en forofitos.

Con base en la presencia de epífitas vasculares en las cinco zonas, estas plantas se clasificaron en cuatro tipos ecológicos (Acebey *et al.*, 2003; Krömer y Kessler, 2006; Krömer *et al.*, 2007): hemiepífitas y epífitas generalistas, aquellas presentes en tres o más zonas, y epífitas especialistas presentes en dos zonas, o en tres zonas continuas. Las especialistas se clasificaron en epífitas de dosel, cuando más del 90% de los individuos de cada especie estaban presentes en las Zonas III a V, y epífitas de tronco con el mismo porcentaje de individuos presentes en las Zonas I y II. Las diferencias en la distribución de especies de las orquídeas epífitas en las cinco zonas propuestas por Johansson (1974), fueron cuantificadas mediante un análisis de Kruskal-Wallis con el programa *Paleontological Statistics* (Hammer *et al.*, 2001). Para comprobar que las orquídeas epífitas especialistas son de tronco o de dosel, se usaron tablas de contingencia 2x2, aplicando la prueba de exactitud de Fisher (Zar, 1996).

El efecto de la temperatura y la humedad en la distribución vertical de las epífitas vasculares, se cuantificó mediante un análisis de correspondencia canónico (ACC) con el programa XLSTAT.

VIII. RESULTADOS

Se inventariaron 51 especies de epífitas *sensu lato* en cinco forofitos aislados de *Ceiba pentandra*, las cuales pertenecen a 25 familias y 42 géneros. Las familias más diversas fueron Orchidaceae, Bromeliaceae y Polypodiaceae, con diez, siete y seis especies respectivamente (Apéndice I).

En los forofitos muestreados se registró una diversidad α entre 21 y 38 especies en cada uno (Cuadro 1). Se observó que la riqueza de epífitas vasculares se correlaciona positivamente con el DAP ($r = 0.93$) y negativamente con la altura ($r = -0.41$) (Cuadro 2).

Cuadro 1. Riqueza de especies en los cinco forofitos de *Ceiba pentandra* muestreados y su relación con el DAP y la altura.

Forofitos	DAP (m)	Altura (m)	Riqueza (S)	$\sqrt{S + 1}$
1	3.24	22	38	6.24
2	2.41	20	25	5.09
3	2.04	20	21	4.69
4	2.09	18	27	5.29
5	2.16	28	23	4.89

DAP=diámetro a la altura del pecho.

Cuadro 2. Correlación de la riqueza con el tamaño de los forofitos de *Ceiba pentandra* muestreados usando el Coeficiente de Correlación de Pearson.

	DAP (m)	Riqueza	Altura (m)
DAP	1		
Riqueza	0.933	1	
Altura	-0.252	-0.414	1

DAP=diámetro a la altura del pecho.

Los cinco forofitos presentaron diferencias significativas en su diversidad α , de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis ($H=15.16$, $P= 0.001$). El valor de la diversidad β entre las cinco ceibas muestreadas fue alto, ya que presentan una composición florística de epífitas vasculares diferente, así lo demostró el análisis de escalamiento métrico multidimensional (MSD) (Cuadro 3, Fig. 4).

Cuadro 3. Matriz de disimilitud entre forofitos de *Ceiba pentandra*.

	Ce 1	Ce 2	Ce 3	Ce 4	Ce 5
Ce 1	0				
Ce 2	0.5	0			
Ce 3	0.62	0.60	0		
Ce 4	0.45	0.42	0.5	0	
Ce 5	0.67	0.7	0.66	0.61	0

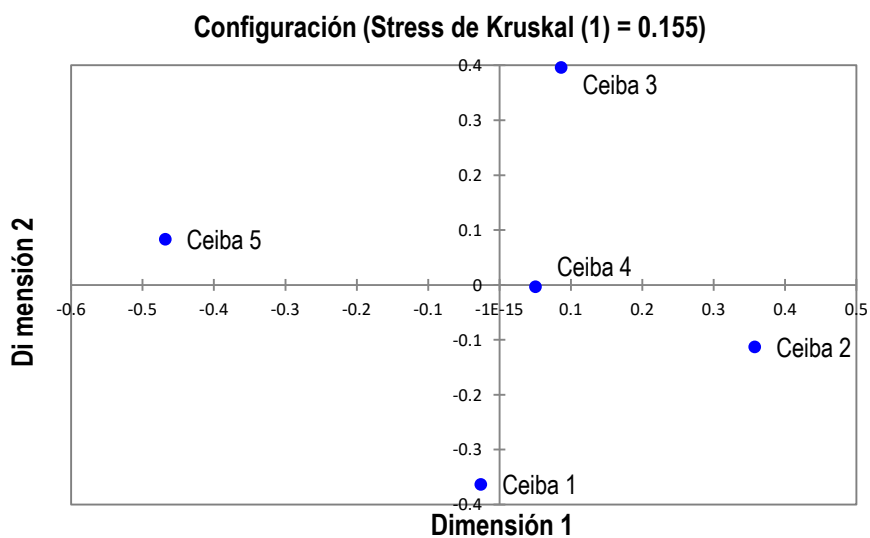


Fig. 4. Disimilitud en dos dimensiones resultante del MDS entre los forofitos de *Ceiba pentandra* muestreados.

En relación con la distribución vertical, la prueba de Kruskal-Wallis demostró la existencia de diferencias significativas en la diversidad α entre las cinco zonas en que fueron divididos los forofitos ($H=16.43$, $P= 0.001$). Las Zonas III y IV, con 38 y 32 especies fueron las de mayor riqueza (Fig. 5); de éstas la mayoría corresponden a las familias Orchidaceae, Bromeliaceae y Polypodiaceae, con diez, siete y cuatro especies, respectivamente (Fig. 6).

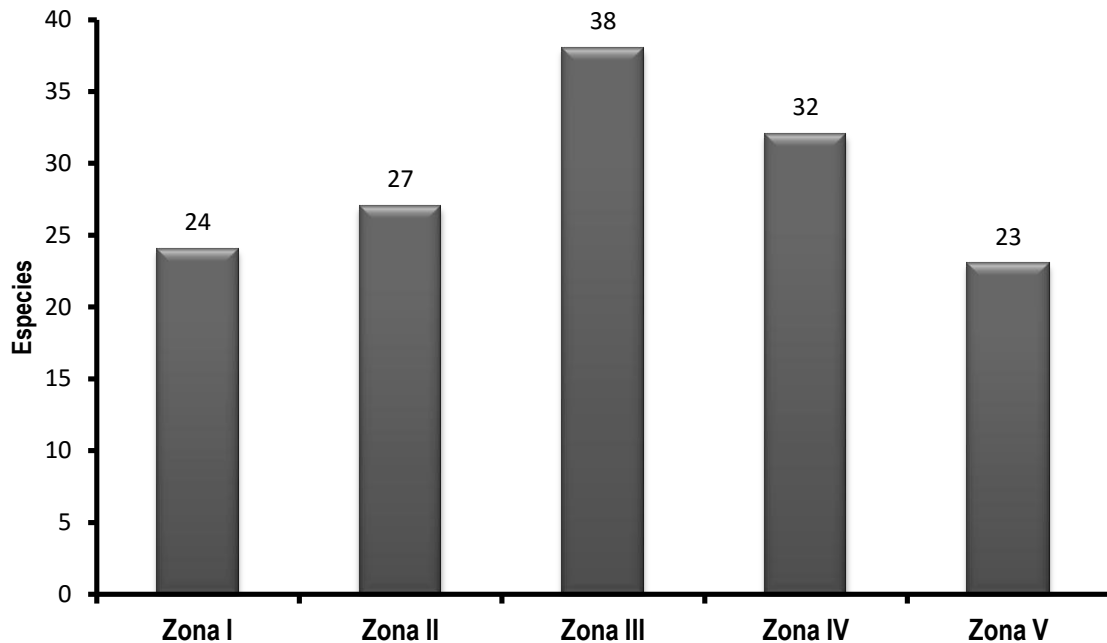


Fig. 5. Riqueza media en cada una de las cinco zonas en que se dividieron los forofitos de *Ceiba pentandra*.

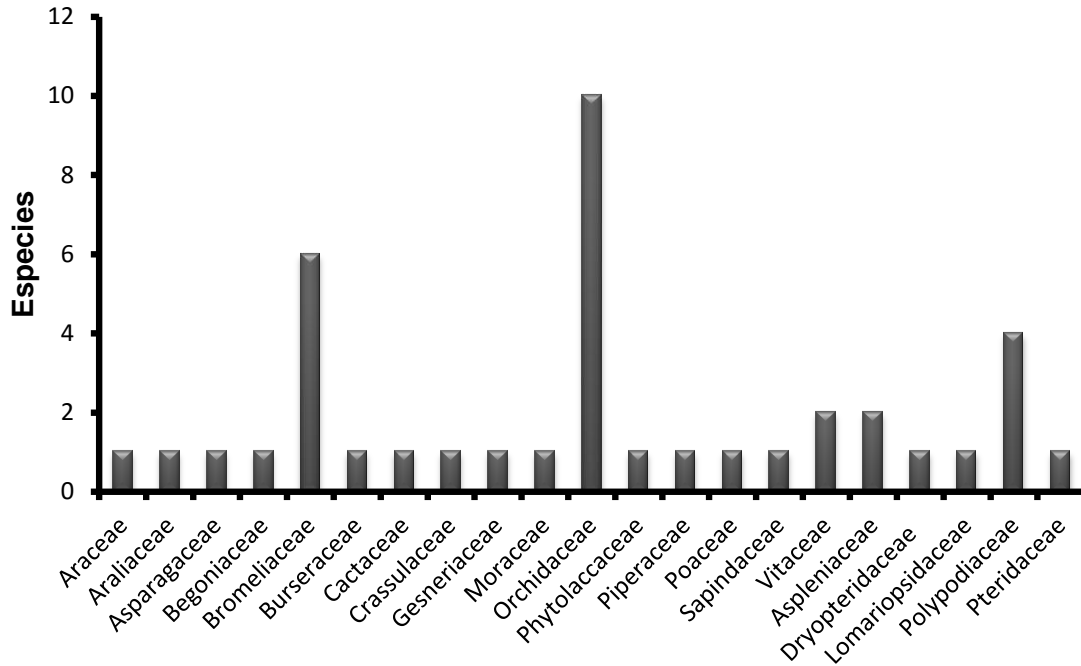


Fig. 6. Familias de plantas epífitas registradas en las Zonas III y IV de los forofitos aislados de *Ceiba pentandra* en una selva mediana subcaducifolia del sur de México.

Las Zonas I y V de los forofitos fueron las menos diversas (Fig.5); la Zona I contiene principalmente especies de las familias Bromeliaceae y Orchidaceae, y algunas hemiepífitas de Araceae, (Fig. 7). En la Zona V, la mayoría de las especies registradas corresponden a Bromeliaceae, Orchidaceae y Polypodiaceae (Figs. 8).

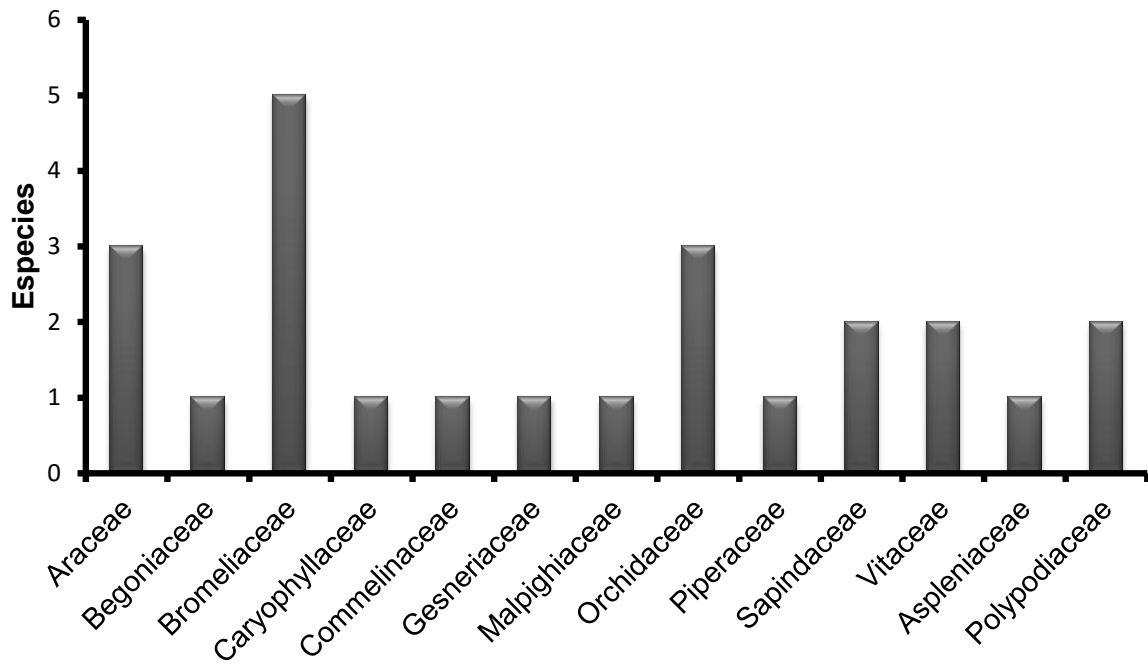


Fig. 7. Familias de plantas epífitas registradas en la Zona I de los forofitos aislados de *Ceiba pentandra* en una selva mediana subcaducifolia del sur de México.

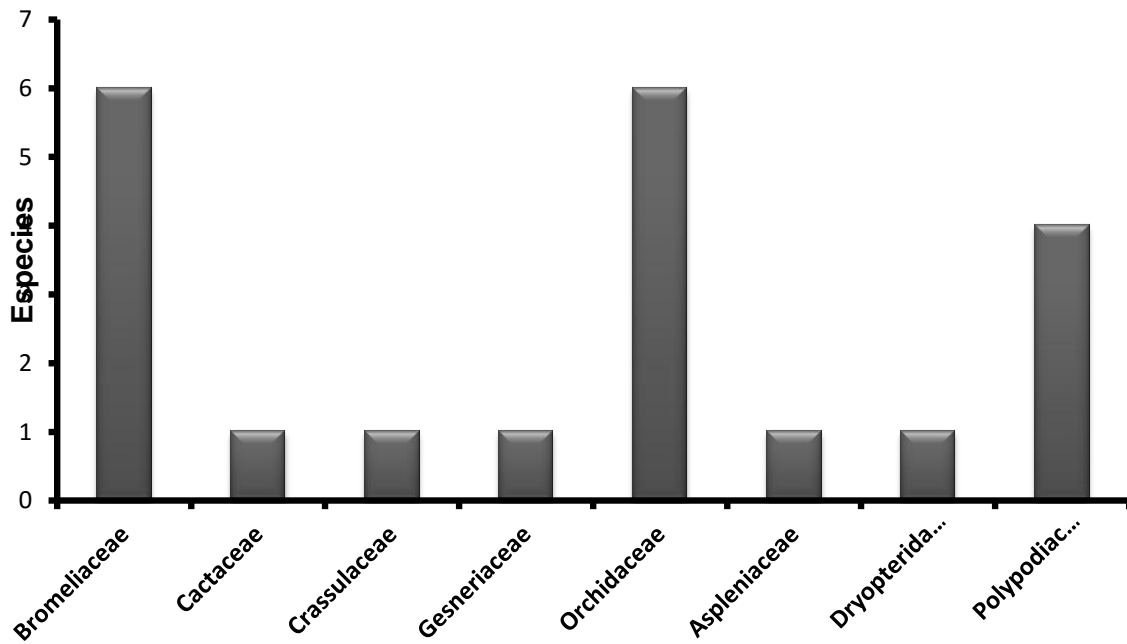


Fig.8. Familias de plantas epífitas registradas en la Zona V de los forofitos aislados de *Ceiba pentandra* en una selva mediana subcaducifolia del sur de México.

De acuerdo con Krömer *et al.* (2007), las especies se clasificaron en cuatro tipos ecológicos para poder analizar los patrones de distribución vertical, omitiendo aquellas que solo obtuvieron un registro. La mayoría de las especies epífitas fueron generalistas y únicamente *Dryopteris patula* (Dryopteridaceae) fue especialista de dosel, no se observó ninguna epífita especialista de tronco, y en cuanto a hemiepífitas únicamente se obtuvieron dos registros (Fig.9, Apéndice II).

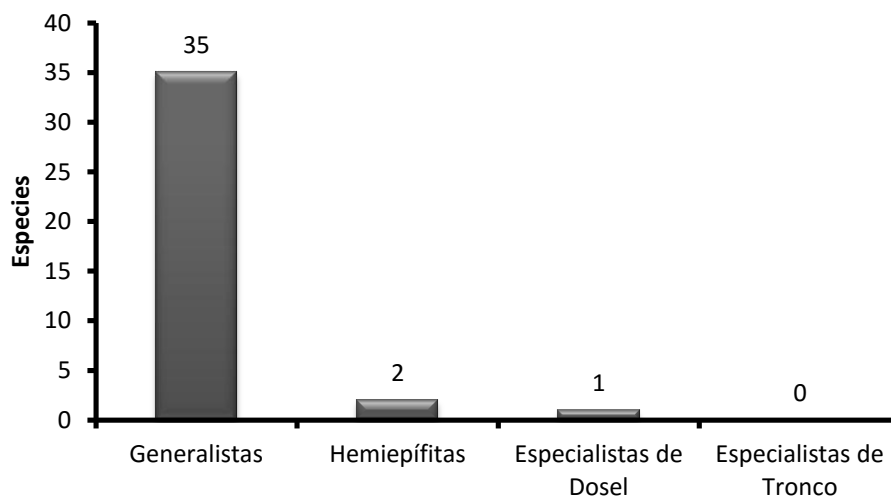


Fig. 9. Clasificación de las especies epífitas registradas en cinco forofitos aislados de *Ceiba pentandra* en cuatro tipos ecológicos.

En cuanto a los factores microclimáticos se obtuvo un promedio anual de 56.9% de humedad atmosférica y 29.6 ° C de temperatura en el Área baja, en la media fue de 56.7% y 29.5 ° C, la alta presentó el menor porcentaje de humedad, 53.2% y 29.5 ° C. No se registró relación entre los factores microclimáticos y las áreas en que se dividieron los forofitos ($F = 1.641$; $P = 0.172$).

IX. DISCUSIÓN

En este trabajo se registraron 51 especies de epífitas vasculares en cinco forofitos aislados de *Ceiba pentandra*. La riqueza en cada uno de los forofitos osciló entre 21 y 38 especies. Las diferencias en la diversidad alfa de los forofitos podría deberse al diferente tamaño de éstos, principalmente su DAP, ya que éste se correlacionó positivamente con la riqueza de especies epífitas. Flores-Palacios y García-Franco (2006) estudiaron la relación entre el tamaño de los árboles y la riqueza de epífitas a partir de la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967), en donde se proponen cuatro posibles formas de explicar esta relación, la cual puede ser: positiva, positiva-asintótica, negativa y neutra. En la primera los árboles pueden incorporar y albergar nuevas especies de epífitas constantemente, ya sea por que ofrecen nuevos espacios para la colonización, o porque la tasa de colonización es más alta que la de extinción. En la positiva-asintótica los árboles tienen un periodo de colonización pero éste cesa. La negativa indica que no hay colonización ya que la comunidad está saturada o que la tasa de extinción es más alta que la de colonización, y la cuarta ocurre cuando las tasas de colonización y extinción están en equilibrio. Flores-Palacios y García-Franco (2005) observaron en su estudio que la relación asintótica-positiva fue la más frecuente, y sugieren que en árboles de encino y liquidámbar, el equilibrio o la saturación de la comunidad se alcanzan a partir de los 40 cm de DAP.

Correa (2009) estudió la diversidad y comunidad de epífitas en un bosque húmedo premontano, donde en el interior del bosque, registró 29 especies en un forofito de *Ceiba pentandra*, cifra que comparándola con la riqueza de los forofitos

estudiados en este trabajo (1=38, 2=25, 3=21, 4=27, 5=23), no es muy diferente. Este resultado sugiere que el aislamiento de esta especie de forofitos después de la fragmentación de las selvas o bosques, no afecta de forma significativa la diversidad de epífitas, según Werner *et al.* (2005) en lugares húmedos, por ejemplo en el sur de México, el aislamiento no parece afectar la riqueza de los forofitos remanentes, ya que en estos lugares hay un constante aporte de humedad, ya sea porque se registra una alta precipitación, o debido a una estacionalidad muy corta, o la presencia regular de neblina; esta última es el factor que parece explicar el resultado de la riqueza en los forofitos muestreados, ya que es una característica constante en la zona de estudio.

En este trabajo la diversidad β fue alta entre los cinco forofitos, a diferencia de Flores-Palacios y García-Franco (2008), quienes registraron en su estudio una alta diversidad α entre árboles aislados, pero baja diversidad β , la cual atribuyen a que la colonización de árboles aislados se lleva a cabo por el mismo grupo de especies. El recambio de especies epífitas entre los forofitos de *Ceiba pentandra* registrado en este estudio fue alto y se puede atribuir a la alta presencia de epífitas accidentales.

La diversidad α entre las cinco zonas en que se dividieron los forofitos fue diferente. La copa interna conformada por las Zonas III y IV fueron las más diversas. La alta diversidad en estas zonas se puede deber al diámetro y a la disposición horizontal de su ramaje, ya que según Hernández-Rosas (2000) y Correa (2009), a medida que aumenta el ángulo de inclinación de las ramas, disminuye el número de especies epífitas, debido a que soportes verticales no

permiten el anclaje de las semillas, e impiden la acumulación de materia orgánica. Las zonas menos diversas fueron la I y V, ya que son las más expuestas, y de acuerdo con Gentry y Dodson (1987) y Werner *et al.* (2005) en hábitats más expuestos el número de especies e individuos disminuye por los efectos extremos del ambiente.

Los patrones de distribución vertical de las epífitas registradas en este estudio indican que la mayoría de las especies son generalistas de hábitat, principalmente de las familias Bromeliaceae, Orchidaceae y Polypodiaceae, cuyas especies están bien adaptadas para sobrevivir a la sequía. Sólo se registró una especie especialista de dosel, *Dryopteris patula* (Dryopteridaceae), la cual es una epífita facultativa y común en árboles forestales, este resultado es similar al de Werner *et al.* (2005), quienes señalan que en árboles remanentes la composición florística es monótona, conformada principalmente por Bromeliaceae, Orchidaceae, Piperaceae y Polypodiaceae, con especies resistentes a la sequía y con individuos abundantes; también menciona que especies de Ericaceae, Dryopteridaceae, Grammitidaceae e Hymenophyllaceae, son escasos o inexistentes en forofitos aislados, ya que son elementos del interior de los bosques, con mayor demanda de humedad. En cuanto a las hemiepífitas, únicamente se obtuvieron dos registros en la Zona I, esta zona fue una de las que presentó baja riqueza, resultados que coinciden con Werner *et al.* (2005), y que se asocia con la disminución de líquenes y briofitas en esta zona, o con cambios microclimáticos que se acentúan cerca de la superficie del suelo.

Se demostró que la distribución de las especies, no está correlacionada con la temperatura y la humedad atmosférica, por lo tanto, la distribución vertical de las epífitas registradas se puede deber a otros factores; tal vez a características de los forofitos como tipo de corteza y arquitectura, o incluso a que el número de forofitos en que se midieron los datos climatológicos fue bajo y para obtener un resultado confiable sea necesario ampliar el número de forofitos muestreados.

X. CONCLUSIONES

En este estudio se demostró que los forofitos aislados de *Ceiba pentandra* contienen una gran riqueza de epífitas vasculares, ésta al parecer no es afectada por el aislamiento, debido a que el aporte de humedad es constante. La composición de la flora epífita entre los árboles aislados de *Ceiba pentandra* es diferente, debido al establecimiento accidental de plantas vasculares de hábitat terrestre sobre los forofitos.

La riqueza de epífitas vasculares fue diferente a lo largo de los forofitos muestreados. La copa interna conformada por las Zonas III y IV, alberga la mayor riqueza de especies, ésta disminuye hacia la base del tronco (Zona I) y hacia la corona externa (Zona V).

La mayoría de las especies epífitas colonizadoras de forofitos aislados de *Ceiba pentandra* son generalistas de hábitat, adaptadas para sobrevivir a la sequía, las cuales pertenecen principalmente a las familias Bromeliaceae,

Orchidaceae y Polypodiaceae. Las especies especialistas de hábitat son raras, al igual que las hemiepífitas, ya que generalmente son taxones higrófilos.

Dentro de los bosques la distribución vertical de epífitas sobre los forofitos, y su variación desde el nivel del suelo a la copa externa está determinada por gradientes microambientales, sin embargo, en este estudio las especies epífitas registradas no se correlacionaron con la humedad y la temperatura. Este resultado sugiere que en forofitos aislados de *Ceiba pentandra*, los factores microclimáticos temperatura y humedad no determinan la distribución vertical de epífitas y ésta depende de otros factores, como podrían ser: el tipo de corteza y arquitectura de los forofitos.

Los forofitos aislados de *Ceiba pentandra* albergan una gran riqueza de epífitas vasculares, las cuales generalmente son heliófilas y están bien adaptadas a la sequía, por lo tanto, pueden establecerse a lo largo del forofito sin preferir una zona determinada.

Se recomienda la conservación de ceibas aisladas ya que ellas conforman hábitats remanentes después de la fragmentación, necesarios para la supervivencia y mantenimiento de la diversidad de la flora tropical epífita.

Este estudio contribuye al conocimiento sobre la ecología de epífitas vasculares en una especie particular de forofito. Además, aporta conocimiento sobre la diversidad de la flora epífita mexicana, y en particular contribuye a la comprensión de la flora de Oaxaca, uno de los estados más biodiversos de la República Mexicana.

XI. LITERATURA CITADA

- Acebey, A. y T. Krömer. 2001. Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del campamento río Eslabón y de la laguna Chalalán, Parque Nacional Madidi, Dpto. La Paz. Bolivia. *Sociedad Boliviana de Botánica* **3 (1/2)**: 104-123.
- Acebey, A., S. R. Gradstein y T. Krömer. 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **19**:9-18.
- Anónimo. 1980. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Carta Topográfica. Hoja México. Escala 1:10 000. México, D. F.
- Anónimo. 1980. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Carta Geológica. Hoja México. Esc. 1:1 000 000. México, D. F.
- Anónimo. 1980. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Carta Hidrológica. Hoja México. Esc. 1:1 000 000. México, D. F.
- Anónimo. 1980. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Carta Edafológica. Hoja México. Esc. 1:1 000 000. México, D. F.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III *Botanical Journal of the Linnean Society* **161**: 105-121.

- Barker, M. G. 1997. An update on low-tech methods for forest canopy access and on sampling a forest canopy. *Selbyana* **18**: 61-71.
- Barker, M. G. y S. L. Sutton. 1997. Low-tech methods for forest canopy access. *Biotropica* **29 (2)**: 243-247.
- Benzing, D. H. 1990. Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bustamante, Z. A. 2014. Diversidad de epífitas (Araceae) en tres ambientes contrastantes de una selva mediana subcaducifolia del sur de México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. México, D.F.
- Ceja-Romero, J., A. Espejo-Serna, A. R. López-Ferrari, J. García-Cruz, A. Mendoza-Ruiz y B. Pérez-García. 2008. Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias* **91**: 34-41.
- Conabio, 2008. Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F.
- Correa, S. M. 2009. Estructura física y biológica de la comunidad de epífitas vasculares de un bosque húmedo premontano, de la reserva ecológica Guáquira, en el Macizo de Nicaragua, Edo. Yaracuy, Venezuela. Tesis de Licenciatura, Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Escuela de Biología. Caracas.

- Espejo, S. A. 2012. El endemismo de las Liliopsida Mexicana. *Acta Botanica Mexicana* **100**: 195-257.
- Flores, M. G.; J. Jiménez, X. Madrigal; F. Moncayo y F. Takaki. 1971. Mapa y descripción de los tipos de vegetación de la República Mexicana. Secretaria de Recursos Hidráulicos. Dirección de Agrología. México, D. F.
- Flores-Martínez, A. y Manzanero-Medina G. I. 1999. Los tipos de vegetación del estado de Oaxaca. Págs. 7-45. *In*: Vegetación y Flora. Sociedad y Naturaleza en Oaxaca 3. M.A. Vázquez-Dávila, (ed.). Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. Oaxaca, Oaxaca.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García-Franco. 2006. The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* **33(2)**, 323-330.
- Flores-Palacios, A. y García-Franco, J. G. 2008. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **17**: 191- 207.
- García-Balcázar, N. H. 2012. Preferencia de hospederos y distribución vertical de epífitas vasculares en un fragmento de bosque mesófilo de montaña de la reserva de la biósfera El Cielo, Tamaulipas, México. Tesis de maestría en Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey.
- Gentry, A. H. y C. H. Dodson. 1987. Contribution of non trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* **19**:149-156.

- Gradstein, S. R., N. M. Nadkarni, T. Krömer, I. Holz y N. Nöske. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forest. *Selbyana* **24 (1)**: 105–111.
- Granados-Sánchez, D., G. F. López-Ríos, M.Á. Hernández-García y A. Sánchez-González. 2003. Ecología de las plantas epífitas. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **9**: 101-111.
- Gutiérrez-Huerta, J. C. 2015. Diversidad de bromelias epífitas en tres ambientes contrastantes de una selva mediana subcaducifolia del sur de México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. México, D. F.
- Hammer, O., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* **4**:1-9.
- Hernández-Pérez, E. 2014. Efectos de la fragmentación del paisaje en la familia Orchidaceae Juss.; en las sierras Triqui-Mixteca, Oaxaca, México. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. México, D.F.
- Hernández-Pérez, E. y E. Solano. 2015. Effects of habitat fragmentation on the diversity of epiphytic orchids from a montane forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **31**:103–115.

- Hernández-Rosas, J. I. 2000. Patrones de Distribución de las Epifitas Vasculares y Arquitectura de los Forofitos de un Bosque Húmedo Tropical del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Biológica Venezolana* **20(3)**: 43-60.
- Hietz, P. y O. Briones, 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphyte ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia* **114**: 305-316.
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeografica Suecica* **59**: 1-129.
- Krömer, T. M. y Gradstein, S. R. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* **24 (2)**: 190-195.
- Krömer, T. y Kessler M. 2006. Filmy ferns (Hymenophyllaceae) as high-canopy epiphytes. *Ecotropica* **12**: 57-63.
- Krömer, T. M., Kessler, M. y Gradstein, S. R. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* **189**: 261-278.
- Lot, A., y F. Chiang (comps.) 1986. Manual de herbario. Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos. Consejo Nacional de la Flora de México. A. C. México, D. F.

- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. The theory of island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Martínez-Meléndez, N., M. A. Pérez-Farrera y A. Flores-Palacios. 2008. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* **56** (4): 2069-2086.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del río Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* **8**: 95-114.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**: 29-179.
- Mittermeier, R. A. y C. Goettsch M. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. Págs: 343. *In*: J. Sarukhán y R. Dirzo (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F.
- Nadkarni, N. M., M. C. Merwin y J. Nieder. 2001. Forest canopies, plant diversity. Págs. 27-40. *In*: Encyclopedia of Biodiversity. S. Levin (ed.). Academic Press, San Diego.
- Pennington T. D. y J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México, manual para la identificación de las principales especies. 3ra edición. Págs. 523. Texto científico universitario. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica. México D. F.

- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México. D.F.
- Rzedowski, J. 2006. Los tipos de vegetación de México. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F.
- Schultes R. E. y Hofmann A. 2000. Plantas de los dioses. 2da edición. Págs. 208. Fondo de Cultura Económica. México D.F.
- Smith A. R., K. M. Pryer, E. Schuettpelz, P. Korall, H. Schneider y P. G. Wolf. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* **55**: 705–731.
- Solano, C. E. 1990. Flora e historia fitogeográfica de las selvas subcaducifolias del Valle de Putla, Oaxaca. Tesis de Maestría en Ciencias, Colegio de Posgraduados, Montecillo.
- ter Steege, H. y J. H. C. Cornelissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* **21**: 331-339.
- Vázquez-Torres M., J. Campos-Jiménez, S. Armenta M., C. I. Carvajal-Hernández. 2010. Árboles de la región de Los Tuxtlas. Págs. 424. Library Congress. Veracruz, Xalapa.
- Vergara-Torres, C. A., M. C. Pacheco-Álvarez y A. Flores-Palacios. 2010. Host preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of central Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **26**: 563-570.
- Viccon-Esquivel, J. 2009. Riqueza y composición florística de las epífitas vasculares del bosque mesófilo de montaña de las localidades de Atzalan y Zongolica, Veracruz. Tesis Doctoral, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. Jalapa.

Werner, F. A., J. Homeier y S. R. Gradstein. 2005. Diversity of vascular epiphytes on isolated trees in the mountain belt of southern Ecuador. *Ecotropica* **11**: 21-40.

Zar, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ. 662 pp.

Zotz, G. y J. L. Andrade. 2002. La ecología y la fisiología de las epifitas y las hemiepifitas. Págs. 271-296. *In*: Ecología y conservación de bosques neotropicales. M. R. Guariguata y G. H. Kattan (eds.). Cartago.

REFERENCIAS ELECTRÓNICAS

<http://tropicos.org/> Consultada el 06 de Febrero, 2015.

<http://www.ipni.org/> Consultada el 13 de Julio, 2015.

APÉNDICE I. Listado de especies epífitas registradas en cinco forofitos aislados de *Ceiba pentandra*.

Grupo	Familia	Especie
Magnolides	Piperaceae	<i>Peperomia lanceolatopeltata</i> C.
	Araceae	<i>Philodendron guatemalense</i> Engl.
		<i>Philodendron scandens</i> K. Koch & Sello
		<i>Syngonium podophyllum</i> Schott
	Asparagaceae	<i>Sansevieria trifasciata</i> Prain
	Bromeliaceae	<i>Catopsis nutans</i> (Sw.) Griseb.
		<i>Pitcairnia heterophylla</i> var. <i>albiflora</i> Standl. & L.B. Sm.
		<i>Tillandsia caput-medusae</i> E. Morren
		<i>Tillandsia fasciculata</i> Sw.
		<i>Tillandsia juncea</i> (Ruiz & Pav.) Poir.
		<i>Tillandsia schiedeana</i> Steud.
		<i>Karatas plumieri</i> E. Morren
	Commelinaceae	<i>Commelina</i> sp.

	Orchidaceae	<p><i>Encyclia fragrans</i> (Sw.) Dressler</p> <p><i>Encyclia rzedowskiana</i> Soto Arenas</p> <p><i>Epidendrum citrosimum</i> Hágsater</p> <p><i>Guarianthe aurantiaca</i> (Bateman ex Lindl.) Dressler & W.E. Higgins</p> <p><i>Hexisea imbricatata</i> (Lindl.) Rchb. f.</p> <p><i>Maxillariella mexicana</i> (J.T. Atwood) M.A. Blanco & Carnevali</p> <p><i>Nidema boothii</i> (Lindl.) Schltr.</p> <p><i>Scaphyglottis reedii</i> (Rchb. f.) Ames</p> <p><i>Sobralia galeottiana</i> A. Rich.</p> <p><i>Trichocentrum andreanum</i> (Cogn.) R. Jiménez & Carnevali</p>
	Poaceae	<i>Panicum trichoides</i> Sw.
Eudicotiledóneas	Araliaceae	<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch.
	Asteraceae	<i>Bidens pilosa</i> L.
		<i>Tagetes lunulata</i> Ortega
	Begoniaceae	<i>Begonia plebeja</i> Liebm.
	Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.
	Cactaceae	<i>Disocactus speciosus</i> (Cav.) Barthlott
	Crassulaceae	<i>Kalanchoe pinnata</i> (Lam.) Pers.
	Caryophyllaceae	<i>Drymaria villosa</i> Schtdl. & Cham.
Gesneriaceae	<i>Drymonia serrulata</i> (Jacq.) Mart.	

	Malpighiaceae	<i>Heteropterys laurifolia</i> (L.) A. Juss.
	Moraceae	<i>Ficus pertusa</i> L. f.
	Phytolaccaceae	<i>Phytolacca icosandra</i> L.
	Sapindaceae	<i>Paullinia clavigera</i> Schldl.
		<i>Serjania cardiospermoides</i> Schldl. & Cham.
Vitaceae	<i>Cissus</i> sp. <i>Cissus sicyoides</i> L.	
Pteridofitas	Aspleniaceae	<i>Asplenium auritum</i> Sw.
		<i>Asplenium aethiopicum</i> (Burm. f.) Bech.
	Dryopteridaceae	<i>Dryopteris patula</i> (Sw.) Underw.
	Lomariopsidaceae	<i>Nephrolepis undulata</i> (Afzel. ex Sw.) J. Sm.
	Polypodiaceae	<i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée
		<i>Pecluma alfredii</i> (Rosenst) M.G. Price
<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E. Fourn.		
<i>Polypodium furfuraceum</i> Schldl. & Cham.		
	<i>Polypodium fuscopetiolatum</i> A. R. Sm.	
	<i>Polypodium triseriale</i> Sw.	
Pteridaceae	<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.	

APÉNDICE II. Especies registradas en cinco forofitos aislados de *Ceiba pentandra* en una selva mediana subcaducifolia del sur de México.

Especie/Familia	Nº de registros	Presencia en tronco	Ausencia en tronco	Presencia en dosel	Ausencia en dosel	<i>P</i>	Tipo ecológico (Krömer <i>et al.</i> 2007)
Piperaceae							
<i>Peperomia lanceolatopeltata</i>	5	5	0	5	0	NS	Generalista
Araceae							
<i>Philodendron scandens</i>	4	2	3	2	3	NS	Hemiepífita
Asparagaceae							
<i>Sansevieria trifasciata</i>	2	0	5	2	3	NS	Generalistas
Bromeliaceae							
<i>Catopsis nutans</i>	5	2	3	3	2	NS	Generalista
<i>Pitcairnia heterophylla</i> var. <i>albiflora</i>	7	3	2	4	1	NS	Generalista
<i>Tillandsia caput-medusae</i>	7	3	2	4	1	NS	Generalista
<i>Tillandsia fasciculata</i>	7	3	2	4	1	NS	Generalista

Continúa Apéndice II...

<i>Tillandsia schiedeana</i>	8	4	1	4	1	NS	Generalista
<i>Karatas plumieri</i>	3	0	5	3	2	NS	Generalista
Commelinaceae							
<i>Commelina sp.</i>	4	2	3	2	3	NS	Generalista
Orchidaceae							
<i>Encyclia fragrans</i>	5	2	3	3	2	NS	Generalista
<i>Encyclia rzedowskiana</i>	2	0	5	2	3	NS	Generalista
<i>Epidendrum citrosmum</i>	2	0	5	2	3	NS	Generalista
<i>Guarianthe aurantiaca</i>	5	1	4	4	1	NS	Generalista
<i>Hexisea imbricata</i>	3	0	5	3	2	NS	Generalista
<i>Maxillariella mexicana</i>	5	1	4	4	1	NS	Generalista
<i>Nidema boothii</i>	9	4	1	5	0	NS	Generalista
<i>Scaphyglottis reedii</i>	7	3	2	4	1	NS	Generalista
<i>Sobralia galeottiana</i>	3	1	4	2	3	NS	Generalista
<i>Trichocentrum andreanum</i>	2	0	5	2	3	NS	Generalista

Continúa Apéndice II...

Begoniaceae							
<i>Begonia plebeja</i>	4	2	3	2	3	NS	Generalista
Burseraceae							
<i>Bursera simaruba</i>	2	0	5	2	3	NS	Generalista
Cactaceae							
<i>Disocactus speciosus</i>	5	1	4	4	1	NS	Generalista
Crassulaceae							
<i>Kalanchoe pinnata</i>	2	1	4	1	4	NS	Generalista
Gesneriaceae							
<i>Drymonia serrulata</i>	6	2	3	4	1	NS	Generalista
Moraceae							
<i>Ficus pertusa</i>	3	0	5	3	2	NS	Generalista
Sapindaceae							
<i>Serjania cardiospermoides</i>	2	1	4	4	1	NS	Hemiepífita
Vitaceae							
<i>Cissus sp.</i>	2	0	5	2	3	NS	Generalista
<i>Cissus sicyoides</i> L	2	1	4	1	4	NS	Generalista
Aspleniaceae							
<i>Asplenium auritum</i>	5	4	1	1	4	NS	Generalista

Continúa Apéndice II...

<i>Asplenium aethiopicum</i>	2	0	5	2	3	NS	Generalista
Dryopteridaceae							
<i>Dryopteris patula</i>	4	0	5	4	1	0.048	Dosel
Lomariopsidaceae							
<i>Nephrolepis undulata</i>	8	3	2	5	0	NS	Generalista
Polypodiaceae							
<i>Campyloneurum angustifolium</i>	3	2	3	1	4	NS	Generalista
<i>Pecluma alfredii</i>	2	0	5	2	3	NS	Generalista
<i>Pleopeltis astrolepis</i>	8	4	1	4	1	NS	Generalista
<i>Polypodium fuscopetiolatum</i>	7	3	2	4	1	NS	Generalista
<i>Polypodium triseriale</i>	3	0	5	3	2	NS	Generalista

NS= No significativo

ANEXO I

Ceiba pentandra (L.) Gaertn. (Malvaceae)



FOTO: FMFP



FOTO: BVA



FOTO: BVA

ANEXO II

Especies de epífitas vasculares registradas en forofitos aislados de *Ceiba pentandra* en una selva mediana subcaducifolia del sur de México.



Trichocentrum andreanum (Cogn.) R. Jiménez & Carnevali

(Orchidaceae)

FOTO: ESC



Sobralia galeottiana A. Rich. (Orchidaceae)

FOTO: ESC



Maxillariella mexicana (J.T. Atwood) M.A. Blanco & Carnevali

(Orchidaceae)

FOTO: ESC



Guarianthe aurantiaca (Bateman ex Lindl.) Dressler & W.E. Higgins (Orchidaceae)
FOTO:ESC



Tillandsia caput-medusae E. Morren (Bromeliaceae)

FOTO: ESC



Tillandsia schiedeana Steud. (Bromeliaceae)

FOTO: ESC

Fotografías:

ESC: Eloy Solano Camacho

BVA: Brenda Velasco Arredondo

FMFP: Fany M. Frasco Pérez