



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE  
MÉXICO**



**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
ZARAGOZA**

**DIVERSIDAD DE HELECHOS, MAGNOLIDES Y  
EUDICOTILEDÓNEAS EPÍFITAS EN UNA SELVA  
MEDIA SUBCADUCIFOLIA DEL SUR DE MÉXICO**

**TESIS  
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
BIÓLOGO**

**PRESENTA:  
SÁMANO SILVA MARIO JAVIER**

**DIRECTOR DE TESIS:  
DR. ELOY SOLANO CAMACHO**

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

**PROYECTO APOYADO POR DGAPA-PAPIIT  
IN216813**

**CIUDAD DE MÉXICO, OCTUBRE DE 2017**



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 Enedina Silva Aguilar y Antonio Sámano Hernández, quienes me apoyaron incondicionalmente en todo momento, sin importar los errores; sin sus consejos, enseñanzas, comprensión y amor no sería lo que soy. Aunque ninguno esté presente en mi titulación, siempre estarán presentes en mi mente y en mi corazón.  
¡Gracias por todo!

A mi familia que, aunque tiene defectos no la cambiaría por nada, por esos consejos y por el tiempo de escuchar mis insignificantes problemas.

A mis hermanas que me apoyan en todo momento y me han amado desde el primer día de mi vida.

A Sofía A. Montes Rodríguez, por darme la oportunidad de entrar en su vida y compartir momentos mágicos e ir creciendo a su lado, por su amor y apoyo en todo momento.

# AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, en especial a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, la cual fue mi hogar durante cinco años y permitir que concluyera mi carrera profesional.

A DGAPA-PAPIIT convenio IN216813 por su apoyo económico para la realización de esta tesis.

Al Dr. Eloy Solano Camacho, director de esta tesis, gracias por su sabiduría, consejos, paciencia y por los chascarrillos que me hacían reír.

Al Dr. Ezequiel Hernández Pérez por su ayuda y paciencia, así por el aporte de sus conocimientos para la realización de este trabajo y enriquecerlo.

Al Dr. Carlos Castillejos Cruz por su compromiso con la docencia y hacer que me interesara en el estudio de las plantas, por su apoyo y los comentarios constructivos a este escrito.

A la Dra. Ana María Soriano Martínez por sus observaciones y comentarios en la realización de esta tesis.

Al M. en C. Faustino López Barrera por brindarme su amistad y ser un excelente docente, por sus comentarios y observaciones de este trabajo.

Al M. en C. Ramiro Ríos Gómez por su apoyo en la recolecta en campo.

A mis amigos y compañeros de herbario Magdalena, Fernando, Alonso, Jaime, Pamela, Miguel, Gina, Leticia, Alejandro, Ana, Aminta y Miguel por su ayuda en

las recolectas en campo, por brindarme su amistad, por los momentos memorables en el herbario y por sus consejos en la determinación taxonómica.

A mis hermanos de vida por compartir sus experiencias conmigo y por apoyarme en todo momento, por brindarme su amistad y dejarme ser su hermano. J. Bryan N.R., Uriel G.C., J. Daniel C.R., Juan Carlos (Mickey) C. R., L. Ángel H.S., Jannice A.V., Pablo A.Z., L. Guillermo V.C. y Nancy N.A. Gracias por motivarme a dar el último esfuerzo.

A mis amigos Marcela, Luisa, Karen, Cesar (Tato), Cynthia, Luis (Muerto), Armando (Inge), Enrique (Kik), Antonio (Chino), Diana, Liliana, Mariana Nadieshna y Diego por brindarme su amistad y hacer que la vida sea más divertida.

A todos los trabajadores del GDF que me apoyaron y me motivaron a concluir mis estudios.

# CONTENIDO

	Págs.
RESUMEN	
I INTRODUCCIÓN .....	1
II ANTECEDENTES .....	3
III HIPÓTESIS .....	13
IV OBJETIVOS .....	13
V ÁREA DE ESTUDIO.....	14
VI METODOLOGÍA.....	17
VII RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	23
VIII CONCLUSIONES.....	53
X LITERATURA CITADA .....	55
APENDICE I.....	77
APENDICE II.....	79

# FIGURAS

	Págs.
1. Localización del área de estudio en el municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca. ....	179
2. Zonas de Johansson (1974), donde se ubicaron las especies de epífitas de una selva mediana subcaducifolia en el sur de México. ....	19
3. Porcentajes de similitud de epífitas entre forofitos en tres ambientes contrastantes de una selva mediana subcaducifolia del sur de México.....	32
4. Análisis de escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) de helechos, magnolides y eudicotiledóneas epífitas inventariados en una selva mediana subcaducifolia del sur de México.....	38
5. Porcentajes de similitud de epífitas entre los tres ambientes contrastantes de una selva mediana subcaducifolia del sur de México. ....	39

# CUADROS

	Págs.
1. Especies de árboles inventariados en tres ambientes de una selva mediana subcaducifolia del municipio Putla Villa de Guerrero, Oaxaca. ....	27
2. Diversidad alfa de helechos y planta afines, magnolides y eudicotiledóneas epífitas, observadas y estimadas mediante el modelo de Clench, en tres ambientes contrastantes en una selva mediana subcaducifolia del sur de México. ....	33
3. Preferencia de eudicotiledóneas, helechos y plantas afines epífitas, en las cinco zonas de Johansson (1974), en las que se dividieron los forofitos de una selva mediana subcaducifolia del sur de México. ....	41
4. Clasificación de las eudicotiledóneas, helechos y magnolides epífitas, cuantificadas en las cinco zonas verticales en las que se dividieron los forofitos, en tres ambientes de selva mediana subcaducifolia del sur de México. ....	47
3. Preferencia de helechos y plantas afines, magnolides y eudicotiledóneas epífitas, en los forofitos registrados en una selva mediana subcaducifolia del sur de México. ....	51



## RESUMEN

Se inventariaron y analizaron comparativamente la diversidad de helechos, magnolides y eudicotiledóneas epífitas, en tres ambientes contrastantes de una selva mediana subcaducifolia (SMSC): vegetación ribereña, potreros y fragmentos de selva, en un municipio de Oaxaca. También se estudió la distribución vertical y horizontal de estas plantas. Además de su relación con la cercanía a los cuerpos de agua. Se trazaron doce transectos de 50x2 m en la vegetación ribereña y en el potrero, seis en cada uno, y tres cuadrantes de 20x20 m en los fragmentos de selva. Se contabilizaron los forofitos y las especies de los grupos de epífitas indicados, ubicándolas en cinco zonas. Se inventariaron 272 árboles en un área de 3200 m<sup>2</sup>, de éstos 194 fueron forofitos, correspondientes a 39 especies, 25 de ellas registraron más de 10 individuos de epífitas. De acuerdo con el modelo de Clench, el muestreo es confiable. La zona III registró la riqueza más alta y mayor preferencia de epífitas. La mayoría de las epífitas son generalistas. Casi la mitad de los forofitos son preferentes. Existe diferencia significativa entre las zonas de altura ( $H = 21.19$  y  $p < 0.0001$ ). La SMSC estudiada contiene alta diversidad de forofitos y epífitas, principalmente helechos. Es importante conservar el ambiente ribereño ya que registró la mayor diversidad y abundancia de epífitas y trepadoras. Es probable que la menor diversidad y abundancia de epífitas vasculares en los fragmentos de selva, se deba a que están en etapas intermedias de la sucesión ecológica.

# I INTRODUCCIÓN

México en el ámbito mundial ocupa el décimo cuarto lugar en extensión territorial, y entre los 12 países considerados megadiversos se ubica en el cuarto sitio. Además, contiene en promedio el 10% de la diversidad biológica mundial (Mittermeier *et al.*, 1997; Sarukhán y Dirzo, 2001). Esta alta biodiversidad se relaciona con la compleja historia geológica de su territorio, la diversidad de climas y suelos, la accidentada topografía y la transición de dos reinos biogeográficos, el Neártico y el Neotropical (González-Medrano, 2004). Su cobertura vegetal es una de las más variadas, pues en su territorio están representados prácticamente todos los biomas que se han descrito en el planeta (Rzedowski, 2006).

Entre esta biodiversidad destacan las angiospermas que según Rzedowski (1991), se estiman en 21 600 especies, mientras que Toledo (1993) indicó 30 000 y Villaseñor (2003) registró 22 351 especies. En fechas recientes Villaseñor (2014), con base en la clasificación de APG III (2009), basada en el reconocimiento de grupos monofiléticos con evidencia total, reconoce para México 53 órdenes, 247 familias, 2 685 géneros y 21 841 especies.

En México la mayor biodiversidad se localiza del Eje Neovolcánico hacia el sur. De este modo, los estados de Veracruz, Oaxaca y Chiapas se encuentran entre los más ricos en especies (Mora-Ambriz y Fuentes-Moreno, 2006). Oaxaca es la entidad con mayor diversidad biológica del país, aunque sus inventarios biológicos continúan realizándose ya que existen grandes áreas del estado que no se han explorado. De acuerdo con García-Mendoza (2004), se han inventariado

8431 plantas vasculares. Según García-Mendoza y Meave (2011), este número se incrementó a 9362 especies de plantas, incluidos los musgos.

Dentro de esta biodiversidad vegetal mexicana destacan las epífitas, componentes florísticos principales de selvas y bosques. Aguirre-León (1992) registró de manera preliminar para el país cerca de 1377 especies de epífitas, distribuidas en 28 familias y 217 géneros. De estas especies, 191 son angiospermas y 26 helechos. Sin embargo, en los últimos años estas cifras han aumentado por la descripción y publicación de taxones nuevos.

Las epífitas incrementan la complejidad estructural del dosel y proveen recursos adicionales para la fauna (Nadkarni y Matelson, 1989), son uno de los grupos de plantas más susceptibles por la fragmentación y perturbación de los bosques, ya que estos procesos modifican su hábitat al eliminar los forofitos en los cuales se establecen y se desarrollan (Barthlott *et al.*, 2001). Por tanto, es importante analizar su diversidad en ambientes modificados por los procesos antes mencionados, sobre todo en selvas medianas subcaducifolias, donde los estudios son escasos; para contestar las siguientes preguntas: ¿los fragmentos de selva conservada mantienen una mayor diversidad de este tipo de plantas?, y ¿cómo cambia la diversidad de epífitas vasculares entre los forofitos de potreros, ribereños y los de fragmentos de selva?

## II ANTECEDENTES

Se ha establecido que las selvas tropicales del mundo se convierten en tierras de cultivo, pastos, bosques secundarios, o tierras improductivas a un ritmo acelerado. En consecuencia, los esfuerzos para conservar los bosques primarios y estudiar sus ecosistemas y flora y fauna han aumentado; pero no han sido capaces de detener su destrucción (FAO, 1993). En muchos lugares de todo el trópico, los pequeños agricultores fragmentan los bosques primarios ocasionando parches en sitios no adecuados para el cultivo, provocando corredores a lo largo de los ríos y terrenos escarpados (Guevara *et al.*, 1992). Uno de estos países es México, debido a que en las últimas tres décadas se ha registrado una acelerada deforestación (Hietz-Seifert *et al.*, 1996).

Se estima que en México el bosque tropical subcaducifolio cubre aproximadamente el 4% del territorio nacional (Rzedowski, 2006). El primero en describir este tipo de vegetación para México fue Miranda (1947), asignándole el nombre de bosque mesófilo de las barrancas, posteriormente Miranda y Hernández-X. (1963) la denominaron selva alta o mediana subcaducifolia. Este tipo de vegetación prospera en altitudes desde el nivel del mar hasta los 1300 m, aunque es posible que en algunos sitios de las franjas costeras de Guerrero y Oaxaca se establezca a mayores altitudes. La temperatura media anual oscila entre 20 a 28 °C, la precipitación promedio anual es por lo común de 1000 a 1600 mm, aunque pueden presentarse zonas donde sea menor a 800 mm. Los suelos son someros o profundos, la materia orgánica por lo general es abundante en su superficie (Rzedowski, 2006).

La selva mediana subcaducifolia o bosque tropical subcaducifolio se distribuye principalmente sobre planicies y declives bajos de la vertiente del Pacífico, desde el sur de Sinaloa hasta Chiapas, con algunas porciones en los estados de Yucatán y Veracruz (Miranda y Hernández-X., 1963; Rzedowski, 2006). En este tipo de vegetación del 25 al 50% de los árboles de mayor altura pierden su follaje en la época seca del año.

Lorence y García-Mendoza (1989) indicaron para el estado de Oaxaca, que la selva mediana subcaducifolia se distribuye en una pequeña porción hacia el suroeste, en los límites con Guerrero, y una franja casi continua a lo largo de la vertiente del pacífico. La franja costera de la selva mediana subcaducifolia es una prolongación que penetra de la costa de Guerrero y se extiende hacia el sureste hasta Pochutla. Según Torres-Colín (2004), para el estado de Oaxaca sólo existen relictos de este tipo de vegetación, éstos se desarrollan en elevaciones de 10 a 500 m, con climas cálidos subhúmedos y suelos arenosos, a orillas de ríos y arroyos temporales o permanentes.

Según Solano (1990), en el distrito de Putla, Oaxaca se localizan fragmentos de selva mediana subcaducifolia, la cual ha sido perturbada por el cambio de uso de suelo, que ha originado tanto zonas agrícolas como ganaderas, y ha traído como consecuencia una acelerada deforestación. Saunders *et al.* (1991) mencionan que la destrucción y la fragmentación de hábitats son las principales amenazas para la diversidad biológica. La fragmentación se entiende como la división de un hábitat natural continuo por actividades humanas (Meffe y Carroll, 1994), y ocasiona la reducción de tamaño y el aislamiento de los

fragmentos remanentes. Se ha sugerido que la reducción del hábitat ocasiona pérdida de especies, debido a la extinción, pero también pueden ocurrir nuevas colonizaciones hasta que la comunidad se estabiliza, con una riqueza menor de la que había originalmente (McArthur y Wilson, 1967; Simberloff, 1976; Järvinen 1982).

La reducción de un hábitat provoca mayor influencia de factores externos como el viento, la luz, la temperatura y las especies invasoras, sobre el interior de la comunidad (Saunders *et al.* 1991). Con el incremento de las perturbaciones antrópicas, la riqueza declina y la composición florística de las comunidades vegetales se modifica, las epífitas son plantas que habitan los estratos superiores, por lo que son unas de las primeras formas de vida en ser afectadas por la fragmentación. Las perturbaciones antrópicas reducen el tamaño promedio y la diversidad de los forofitos, y con ello la diversidad de epífitas, por efecto de cambios en la humedad y una mayor insolación (Krömer *et al.*, 2007a; Köster *et al.*, 2009).

La palabra epífita proviene del griego *epi* que significa “sobre” y *phytos* “planta” por tanto, de acuerdo con Slak (1976), las plantas epífitas se definen como organismos cuyo ciclo de vida se desarrolla íntegramente sobre o dentro de los tejidos muertos exteriores de otras plantas conocidas como forofitos, sin obtener agua o nutrimentos de éstos. Sin embargo, esta definición es controvertida, ya que no especifica si toda la planta debe estar sobre otra o únicamente una parte de ella, ni el tiempo de permanencia en el forofito (Ceja-Romero *et al.*, 2008).

Por otro lado, las epífitas vasculares son uno de los grupos de plantas más diversos en los bosques tropicales y subtropicales (Zotz y Andrade, 2002). Representan cerca del 10% de la diversidad vegetal del mundo, estimándose que existen entre 23 466 y 29 505 especies de plantas vasculares con esta forma de vida, contenidas en al menos 84 familias de plantas (Madison, 1977; Gentry y Dodson, 1987; Kress, 1986, Benzing, 1990; Dickinson *et al.*, 1993). Esto sugiere que el hábito epífito ha evolucionado varias veces de forma independiente y por tanto es un carácter homóplasio. Las familias de epífitas más importantes y mejor representadas son Orchidaceae, Polypodiaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Araceae, Piperaceae y en menor grado, Gesneriaceae, Rubiaceae, Crassulaceae y Ericaceae (Gentry y Dodson, 1987; Benzing, 1990; Aguirre-León, 1992; Krömer *et al.*, 2005).

En el ámbito mundial la mayor riqueza de epífitas se encuentra en el neotrópico (Gentry y Dodson, 1987), en altitudes intermedias (1000-2000 m). En los bosques cálido-secos y cálido-húmedos, con clima estacional y temperaturas nocturnas altas, se ha señalado que la flora epífito tiene una baja riqueza, y está integrada exclusivamente por especies adaptadas a ambientes xéricos, donde no se desarrollan especies que requieren alta humedad (Gentry y Dodson, 1987; Ackerman *et al.*, 1989; Zimmerman y Olmsted, 1992; Olmsted y Juárez, 1996; Werneck y Espírito-Santo, 2002).

Las epífitas proporcionan importantes recursos, alimento y hábitat para microorganismos, artrópodos, aves y murciélagos (Benzing, 1984, 1990; Lugo y Scatena, 1992; Nadkarni y Matelson, 1989; Nadkarni, 1992; Barthlott *et al.*, 2001).

Estas plantas participan activamente en la dinámica de nutrientes y agua retenidos en el dosel, los cuales son reincorporados al medio a través del escurrimiento o por la caída y muerte de epífitas desde el dosel (Pócs, 1980; Nadkarni, 1984, 1988; Lesica y Antibus, 1990; Nadkarni 1992; Hofstede *et al.*, 1993; Ingram y Nadkarni, 1993; Bohlman *et al.*, 1995; Knops *et al.*, 1996). Además, se ha registrado una menor evapotranspiración en copas de árboles con epífitas que en árboles sin éstas (Stuntz *et al.*, 2002).

Las epífitas en general se desarrollan en hábitats pobres en nutrientes, debido a su ubicación sobre las ramas de los árboles. Para responder a las restricciones del crecimiento por el ambiente físico, las epífitas recurren a una enorme diversidad de adaptaciones morfológicas, ecológicas y fisiológicas (Zotz y Andrade, 2002). Muchas epífitas comparten características como son diásporas (esporas o semillas) que pueden ser dispersadas a gran distancia, transportadas usualmente por el viento y los vertebrados, modificaciones fisiológicas y anatómicas para economizar el uso del agua, como es el Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM), acompañado por succulencia de hojas o tallos, como ocurre frecuentemente en bromelias, orquídeas, cactáceas y peperomias (Benzing, 1990; Hietz y Hietz, 1994). Andrade y Nobel (1997), mencionaron que las pteridofitas presentan rizomas gruesos especializados en controlar la pérdida de agua, y al menos en dos días de hidratación, se recuperan después de un periodo de estrés hídrico; incluso pueden colonizar diferentes hábitats debido a sus adaptaciones y ajustes en su metabolismo (Esau, 1976). Los helechos epífitos se encuentran distribuidos con gran éxito a lo largo de los forofitos, debido a la



fácil dispersión de sus esporas, que les permite colonizar microambientes muy variados (Hietz y Briones, 1998; Andrade *et al.*, 2004).

A pesar de que sus semillas se dispersan a gran distancia, las epífitas tienen poblaciones aisladas, y se ha hipotetizado que éstas les ha permitido radiar en el neotrópico (Gentry y Dodson, 1987; Ackerman y Ward, 1999). Con esto se espera que exista aislamiento por distancia en el patrón genético de las poblaciones y una tasa alta de recambio de especies o diversidad beta. La dispersión de los propágulos por el viento y las aves, así como la propagación vegetativa, pueden jugar un papel importante en la ocupación del dosel dependiendo de la arquitectura del mismo (Madison, 1977; Huber, 1986; Yeaton y Gladstone, 1982; Márquez y Hernández Rosas, 1995).

Benzing (1990) clasificó a las epífitas en cuatro gremios: epífitas obligadas (holoepífitas), epífitas accidentales, epífitas facultativas y hemiepífitas. Las primeras son plantas que se desarrollan generalmente en el dosel; las facultativas son aquellas que pueden desarrollar su ciclo de vida tanto en el suelo como en la copa de los forofitos; las accidentales son especies de plantas terrestres que pueden ocasionalmente crecer sobre el forofito, y las hemiepífitas se establecen sobre un forofito, y mantienen conexión con el suelo en al menos una etapa de su ciclo de vida.

Hace más de un siglo, Went (1895) distinguió a las verdaderas epífitas de las hemiepífitas, debido a que éstas desarrollan raíces que tienen contacto con el suelo. Años después Schimper (1903), amplió esta definición a plantas cuyas semillas germinan en el dosel de los árboles, y posteriormente establecen

contacto con el suelo a través de sus raíces adventicias. Autores posteriores, utilizaron el término de hemiepífita para todas las plantas que tienen contacto con el suelo por medio de sus raíces (Krees, 1986; Putz y Holbrook, 1986; Benzing, 1990), pero no en todo su ciclo de vida; estos autores las dividieron en hemiepífitas primarias y secundarias. La definición de hemiepífitas secundarias, se refiere a plantas que germinan en el suelo, suben al árbol, mueren sus tallos y raíces más viejas, para suprimir su conexión con el mismo (Krees, 1986).

Sin embargo, hay cierta confusión con el término hemiepífita secundaria, debido a que incluye las lianas y los bejucos. Estas formas de vida igual que las hemiepífitas crecen sobre otras plantas, pero siempre tienen contacto con el suelo, de lo contrario mueren (Gentry 1985). Por esta razón, bajo un argumento estrictamente etimológico, son clasificadas como hemiepífitas; pero en realidad son dos gremios totalmente diferentes, por tanto, algunos autores consideran que su inclusión dentro de las epífitas es discutible (Kress, 1986; Renner, 1986; Romero-Saltos, 1999). Dada la similitud ecológica entre lianas y hemiepífitas trepadoras leñosas, algunos científicos piensan que deberían considerarse conjuntamente como hemiepífitas (Clark y Clark 1990, Londoño-Vega y Álvarez-Dávila 1997). Holbrook y Putz (1996), revocaron la definición de hemiepífita secundaria, y consideraron que este término sólo debe ser usado para aquellas especies cuyas semillas germinan en el dosel, reservando el nombre de hemiepífita secundaria para las plantas trepadoras.

Moffett (2000) señaló que el uso actual de hemiepífita secundaria combina dos estrategias de vida totalmente diferentes, debido a que las raíces adventicias

de estas plantas pueden tener contacto con el suelo y luego perderlo, además que en campo el término hemiepífita secundaria no se puede aplicar de forma coherente. Con el fin de resolver esta situación, sugirió el término enredadera nómada para este tipo de plantas (Moffett, 2000).

Zotz (2013) admitió el término enredadera nómada, y descartó hemiepífita secundaria, clasificando a las epífitas siguiendo el criterio de Benzing (1990) en: holoepífitas o epífitas obligadas, epífitas facultativas y accidentales; además reconoce las hemiepífitas de Schimper (1903), las enredaderas nómadas de Moffett (2000) y las plantas trepadoras (*sensu stricto* trepadoras). En este trabajo de tesis se sigue esta última clasificación.

Para las epífitas la unidad mínima de hábitat es un árbol, sobre él germinan sus esporas o sus semillas, donde crecen, se desarrollan y mueren (Madison, 1979; Yeaton y Glandstone, 1982; Southwood y Kennedy, 1983; Kikuchi *et al.*, 1992). Sugden y Robins (1979) afirman que las epífitas son más abundantes en árboles muy ramificados, con ramas horizontales y grandes copas. Se considera que la distribución de una especie epífita está determinada por ciertas zonas climáticas particulares del forofito, y a determinados tipos de vegetación.

Según Johansson (1974) y Benzing (1990) puede existir especificidad de las epífitas por alguna especie de forofito, que se relaciona con algunas características del árbol, entre ellas, hábito de crecimiento, edad y tipo de corteza, de esta última influyen la estructura, la porosidad, su composición química y el tipo de exudados; así como las características del sustrato formado por el depósito de humus y la capa de epífitas no vasculares. ter Steege y Cornelissen (1989)

mencionan que cuando una epífita está en sólo una especie de forofito, se interpreta que existe especificidad, cuando una epífita habita varios árboles, pero está mayoritariamente en uno, se interpreta como preferencia de forofito, y cuando una epífita no se establece en una determinada especie de forofito, se conoce como limitación, y se hipotetiza que el forofito restringe su establecimiento (Benzing 1990, 1995). Debido a esto, los forofitos le confieren a la comunidad de epífitas oportunidades para aumentar su diversidad, sí existen muchas asociaciones específicas y muchos forofitos preferentes. (Martínez-Meléndez, *et al.* 2008).

La distribución de las epífitas en el dosel está determinada principalmente por la densidad de flujo fotónico y por la disponibilidad de agua de lluvia, humedad relativa del aire o rocío de la niebla, entre otros factores (Pett-Ridge y Silver, 2002; Zotz y Hietz, 2001). Asimismo, las presencias de estas plantas están relacionadas con la velocidad del viento, el incremento de la temperatura y un gradiente de disminución de la humedad atmosférica desde el dosel hasta el nivel del suelo (Krömer *et al.* 2007b). Chazdon *et al.* (1996) mencionan que debido a estos factores puede variar de manera horizontal y vertical la diversidad de epífitas. Por consiguiente, la distribución de las epífitas vasculares varía verticalmente dentro de un mismo árbol a diferentes alturas y horizontalmente entre especies de forofitos (ter Stegee y Cornilisen, 1989; Kernan y Fowler, 1995; Freiberg, 1996; Nieder *et al.*, 2001).

La distribución vertical de estas plantas está determinada por la variación microclimática desde la base del fuste hasta la copa del forofito. En la superficie

del suelo el microclima es más estable, aquí se registra mayor humedad y menor temperatura. Conforme se asciende al dosel, aumenta la temperatura, disminuye la humedad y el microclima es inestable (Benzing, 1990; Parker, 1995; Théry, 2001). Las estratificaciones vertical y horizontal, y las preferencias de forofito son evidencia que el bosque tiene diferentes microambientes para el desarrollo de las epífitas.

La distribución de Johansson (1974), es quizá la herramienta más utilizada para analizar la composición y diversidad de las epífitas vasculares sobre los forofitos; este autor propone dividirlos en cinco zonas (Z): ZI, parte basal del tronco hasta 1 m; ZII, de 1 m del tronco hasta la primera ramificación; ZIII, de la primera ramificación al centro del árbol; ZIV centro de la copa y ZV, las ramas exteriores de la copa. Muchos estudios demuestran que, en la parte intermedia, donde los gradientes de humedad y luz son más estables, se concentran la mayor riqueza de epífitas (Hernández-Rosas, 2000; Acebey y Krömer, 2001).

Debido a su belleza y valor económico, muchas poblaciones de epífitas son afectadas drásticamente, principalmente por la extracción masiva para su comercialización con fines médicos, alimenticios y hortícolas (Bennett 1992, Nadkarni, 1992; Rauh, 1992; Barthlott *et al.*, 2001), además de la destrucción de bosques y selvas (Hietz y Hietz-Seifert, 1994). De esta manera, las epífitas pueden ser considerados bioindicadores de cambio climático, contaminación y del grado de perturbación de su hábitat, debido a su susceptibilidad a la fragmentación (Nadkarni, 1992; Turner *et al.*, 1994; Sosa y Platas, 1998; Richter, 1991; Engwald, 1999).

### **III HIPÓTESIS**

Si las alteraciones del hábitat donde se desarrolla la selva mediana subcaducifolia, no tienen efecto sobre la diversidad, la composición y estructura en la comunidad de helechos, magnolides y eudicotiledóneas epífitas, entonces la riqueza y la diversidad beta serán similares entre los árboles aislados de los potreros, la vegetación ribereña y los fragmentos de selva. Por lo que se refiere a su distribución vertical en los forofitos, la mayor riqueza se registrará en las zonas ZII y ZIII, esta riqueza se correlacionará positivamente con el tamaño de los forofitos y la distancia a los ríos y arroyos.

### **IV OBJETIVOS**

#### **GENERAL**

Analizar la riqueza y diversidad de helechos, magnolides y eudicotiledóneas epífitas, en tres ambientes contrastantes de una selva mediana subcaducifolia: potreros, ribereño y fragmentos de selva.

#### **PARTICULARES**

Catalogar las especies de forofitos en los tres ambientes contrastantes.

Analizar las diversidades alfa y beta de epífitas eudicotiledóneas, magnolides y helechos en una selva mediana subcaducifolia entre forofitos y ambientes.

Examinar la distribución vertical en los forofitos de eudicotiledóneas, magnolides y helechos epífitos de una selva mediana subcaducifolia.

## V ÁREA DE ESTUDIO

La zona de estudio se localiza en el distrito de Putla, municipio de Putla Villa de Guerrero, en el estado de Oaxaca (Figura 1). Este se localiza en el suroeste del estado, sobre la Sierra Madre del Sur, y se encuentra en los límites con el estado de Guerrero; entre los paralelos 16° 44' y 17° 08' 18" de latitud norte y los meridianos 97° 43' y 98° 07' de longitud oeste, con una altitud que va desde los 400 a los 2800 m. El municipio geográficamente está dividido en dos áreas: la parte principal colinda al norte con los municipios de Heroica Ciudad de Tlaxiaco, Santo Tomás Ocotepec, Santa María Yucuhiti, Santiago Nuyoó y Santa Lucía Monteverde; al sur con los municipios de Santa Lucía Monteverde, San Andrés Cabecera Nueva y Mesones Hidalgo; al oeste con los municipios de Mesones Hidalgo, Constanza del Rosario, Santiago Juxtlahuaca y el estado de Guerrero. Ocupa el 0.42% de la superficie de Oaxaca (INEGI, 2015).

Predominan rocas metamórficas, principalmente gneis y esquistos, pertenecientes al Precámbrico, con una porción en los límites con el estado de Guerrero donde se encuentran rocas ígneas intrusivas, ácidas, de la Era Paleozoica. Los suelos principales son los fluvisoles eútricos, formados por depósitos aluviales recientes, constituidos por material suelto, poco desarrollados, con textura limosa; los regosoles eútricos con textura arenosa, los luvisoles crómicos típicos de zonas tropicales lluviosas, con textura limosa, moderadamente ácidos muy susceptibles a la erosión, cambisoles crómicos y los eútricos poco desarrollados, con susceptibilidad a la erosión de moderada a alta y de textura limosa (INEGI, 1980)

La cabecera del municipio se encuentra enclavada en un valle que Solano (1990) denominó Valle de Putla, el cual está conformado por planicies y rodeadas por sierras altas escarpadas, en ellas se forman una serie de pequeñas cuencas que dan origen a tres ríos permanentes, Copala, Cuchara y Purificación. La Cuchara recorre la cabecera de distrito con dirección noreste-sureste, y los ríos de Copala y Purificación con dirección noroeste-sureste. Los tres ríos se unen en un gran cañón rodeado por sierras escarpadas para formar el río localmente conocido como Grande, el cual posteriormente se une al Río Sordo, principal tributario del Río Verde que desemboca en la vertiente del Océano Pacífico, al noroeste de la Bahía de Chacahua (Solano, 1990).

Presenta un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano del tipo Aw, con una precipitación media anual de 2476 mm y temperatura media anual de 24.3°C, con una época seca desde finales de octubre a principios de abril (Solano, 1990).

La selva mediana subcaducifolia es típica de esta región, sobre todo donde la insolación disminuye y la humedad aumenta; en las riberas de los ríos y arroyos, y en las planicies cercanas a los mismos. Estos fragmentos están mejor desarrollados a lo largo del Río Grande, en el área denominada Valle de Putla. Entre sus componentes florísticos predominan: *Andira inermis*, *Bursera simaruba*, *Calophyllum brasiliense*, *Hymenaea courbaril*, *Ficus insipida*, *Inga spuria*, *Inga jinicuil* y *Homalium racemosum*, entre otras (Solano, 1990). Estas selvas sirvieron de sombra a cultivos de café, y desde las últimas dos décadas del siglo pasado, fueron abandonados debido a la depreciación de este cultivo (Solano, 1990).



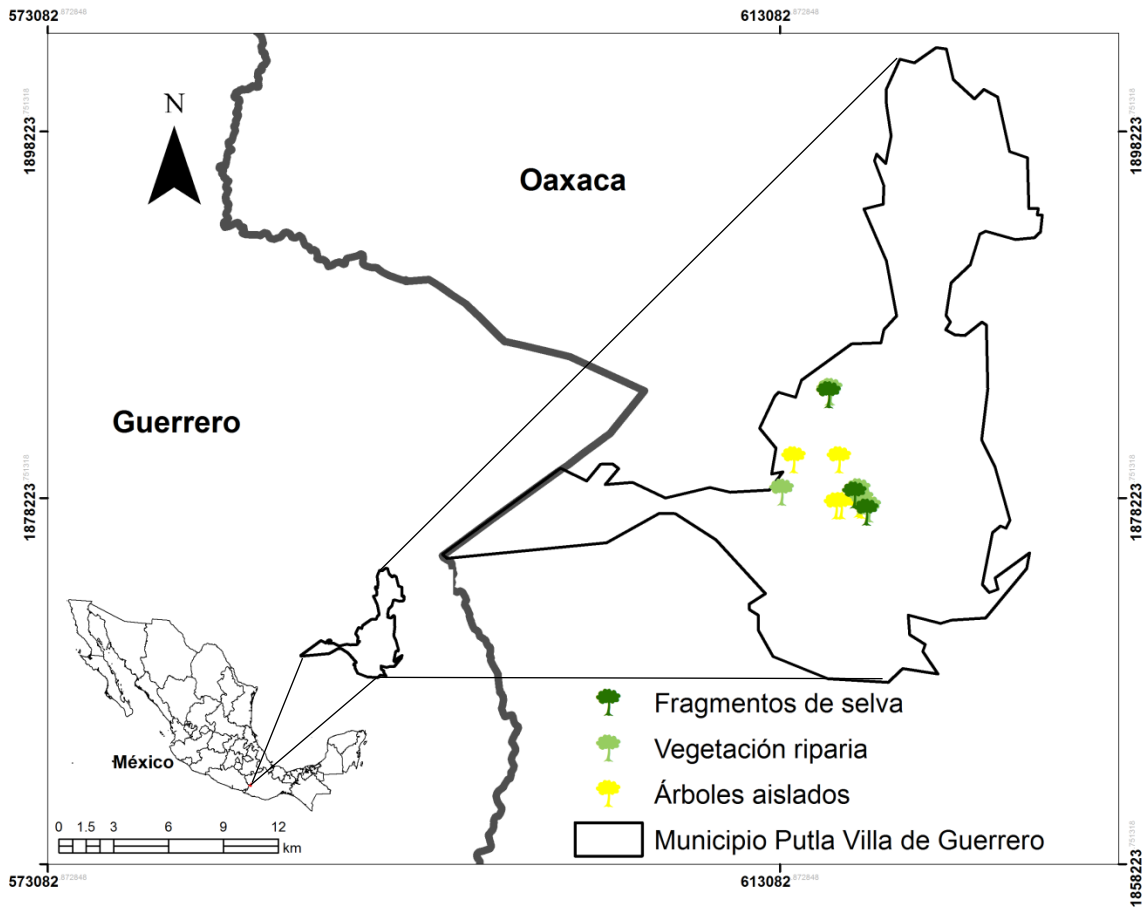
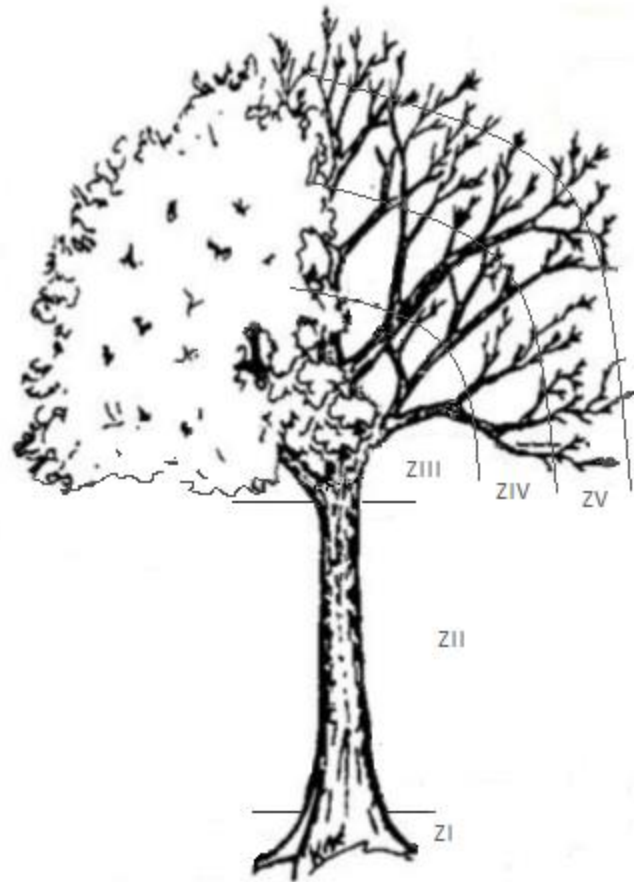


Figura 1. Localización del área de estudio en el municipio de Putla Villa de Guerrero, Oaxaca. Los árboles representan los sitios de muestreo.

## VI METODOLOGÍA

Durante un año se realizaron salidas mensuales al área de estudio para el muestreo y recolecta de epífitas correspondientes a helechos, magnolides, eudicotiledóneas y sus forofitos, en tres ambientes contrastantes de selva mediana subcaducifolia: vegetación ribereña (R), potreros (P) y fragmentos de selva (F). En el hábitat ribereño y en potreros se trazaron en distintas áreas, seis transectos de 2x100 m en cada uno y en los fragmentos de selva, tres cuadrantes de 20x20 m, en total se muestrearon 0.36 ha. Cada transecto y cuadrante fue georreferenciado con un GPS, marca Garmin 10X, y en ellos se registraron las especies de árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP)  $\geq 20$  cm; en los árboles con contrafuertes, este diámetro se registró por arriba de los mismos, además de su altura con un clinómetro marca BRUNTON, modelo CM360LA.

El registro de las epífitas se realizó desde el suelo con ayuda de binoculares (Gradstein *et al.*, 2003; Krömer *et al.*, 2007a), en algunos casos se ascendió a los forofitos mediante la técnica de una sola cuerda (Barker, 1997; Barker y Sutton 1997). De acuerdo con Johansson (1974), cada árbol fue dividido en cinco zonas (Z): ZI, parte basal del tronco hasta 1 m; ZII, de 1 m del tronco hasta la primera ramificación; ZIII, de la primera ramificación al centro del árbol; ZIV del centro de la copa al medio dosel y ZV, las ramas exteriores de la copa (Figura 2).



**Figura 2. Zonas de Johansson (1974), donde se ubicaron las especies de epífitas de una selva mediana subcaducifolia en el sur de México.**

De acuerdo con Zotz (2013), en cada una de estas zonas se registró el tipo de epífita, la especie y el número de individuos correspondientes. En caso de que éstos formaran colonias, se registraron como un individuo (Sanford, 1968). Las especies de forofitos y epífitas que no fueron identificadas en campo, se recolectaron y herborizaron con la metodología convencional (Chiang y Lot, 1986), para su posterior determinación taxonómica con literatura especializada, y se cotejaron en las colecciones FEZA y MEXU, así como en páginas electrónicas de herbarios virtuales como: Tropicos® del Missouri Botanical Garden,

(<http://www.tropicos.org/>), CONABIO (<http://www.conabio.gob.mx/otros/cgi-bin/herbario.cgi>) y muestras neotropicales de herbario (Neotropical Herbarium Specimens) de The Field Museum (<http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/>). La correcta ortografía de los nombres científicos se revisó en la base Tropicos® (<http://www.tropicos.org/>) del *Missouri Botanical Garden*.

Se registró la diversidad alfa entre los forofitos muestreados, esta representa el número de especies en cada uno de ellos. Para establecer si existen diferencias significativas de esta diversidad entre los forofitos analizados, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA), utilizando como covariable el DAP de los forofitos, así como su altura. Para analizar la relación entre el tamaño de los forofitos y la riqueza de las epífitas, se realizó un análisis de correlación de Pearson. La falta de homocedasticidad en la riqueza (S) de cada árbol se resolvió mediante su transformación con la fórmula  $\sqrt{S + 1}$  (Zar, 1996).

Se consideró la diversidad beta entre cada par de forofitos. En este caso, la disimilitud fue calculada con el recíproco del índice de similitud de Jaccard ( $1-J$ ), con base en la abundancia de especies de epífitas de helechos, magnolides y eudicotiledoneas mediante el programa *Paleontological Statistics* (PAST por sus siglas en inglés) (Hammer *et al.*, 2001). Para establecer las diferencias en la composición de especies de epífitas entre los forofitos, a los valores de disimilitud obtenidos se les aplicó un análisis de disimilitud (ANOSIM), mediante el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001). Se utilizó un porcentaje de similitud (SIMPER) para establecer cuáles especies contribuyen a dicha disimilitud entre los forofitos y los

ambientes; este análisis se realizó con el programa PAST (Seaby y Henderson, 2014).

La diversidad alfa es la suma de las especies de epífitas encontradas en los forofitos de cada fragmento y el recambio de especies entre ambientes es la diversidad beta. Con la finalidad de establecer diferencias entre la diversidad alfa de los fragmentos, se comparó la riqueza observada con la estimada, mediante la función de acumulación de especies de Clench (*Michaleis-Menten richness estimator*). El orden de las unidades de esfuerzo de muestreo (número de forofitos por fragmento) y el número de especies observado fue aleatorizado 500 veces mediante el programa EstimateS 6.0 (Colwell, 2000), con intervalos de confianza de 95%. Para cada ambiente se ajustaron “a” y “b”, donde “a” es la tasa de incremento de especies al inicio del inventario, y “b” se relaciona con la forma de la curva. El ajuste de estas funciones se realizó mediante una estimación no lineal, con el algoritmo *Simplex and Quasi-Newton* del programa Statistica 12. El número total de especies estimado fue calculado como a/b en el modelo de Clench. El esfuerzo de muestreo se cuantificó calculando la pendiente al final de la curva con la ecuación

$$Nq = \frac{q}{b(1 - q)}$$

Donde:

Nq = esfuerzo de muestreo.

q = el número de especies observado

b = se relaciona con la forma de la curva.

Para comparar la diversidad beta entre ambientes se elaboró una matriz de disimilitud, con el recíproco del índice de similitud de Jaccard ( $1-J$ ), mediante un escalamiento no métrico multidimensional (NMDS). Con el programa PAST se determinó el número de dimensiones de la ordenación a partir del menor valor de estrés (Hammer *et al.*, 2001); entre menor sea el estrés, mejor es el ajuste (Gauch, 1982). La interpretación de las dimensiones se realizó mediante un análisis de correlación entre los ambientes y la distancia a las fuentes de humedad, mediante el programa MINITAB 15.

Para comprobar que estas plantas son especialistas de dosel, o de tronco, se usaron tablas de contingencia 2x2, aplicando la prueba de exactitud de Fisher (Zar, 1996). Las categorías de la tabla fueron determinadas por la presencia o ausencia de cada una de las especies en los forofitos. Los patrones de distribución vertical de las especies de epífitas en las cinco zonas, así como en los tipos ecológicos fueron comparados mediante una prueba G. Para establecer la preferencia de las especies de epífitas por zona y forofito, se realizó un análisis de  $\chi^2$  utilizando el programa XLSTAT. Se consideró que una especie de epífita tenía preferencia por alguna especie de forofito o zona, cuando el valor del residual estandarizado del  $\chi^2$  era  $\leq 2$ , con una abundancia observada más alta que la esperada. Una zona o forofito es limitante, cuando presenta valores del residual estandarizado  $\geq -2$ , con una abundancia observada de epífitas más baja que la esperada; y una zona o forofito es neutral cuando el valor del residual

estandarizado se ubica entre  $\leq 2$  y  $\geq -2$ , con una abundancia observada de epífitas igual a la esperada; además se consideró que un forofito es limitante si presenta  $\geq 5$  taxones epífitos limitantes, que un forofito es neutral cuando tenía una abundancia de epífitas azarosa con un intervalo  $\leq 5$  y  $\geq -5$ ; y para un forofito preferente si tiene más  $\leq 5$  taxones epífitos (Vergara-Torres *et al.*, 2010). Para estos últimos análisis se emplearon solamente especies que tenían más de 10 individuos registrados.

Con base en la presencia de los helechos, magnolides y eudicotiledóneas epífitas en las cinco zonas de Johansson (1974), se clasificaron en dos tipos ecológicos (Acebey *et al.* 2003; Krömer y Kessler 2006; Krömer *et al.* 2007b): generalistas, presentes en tres o más zonas, y especialistas sólo en dos zonas, o en tres zonas continuas. Se excluyeron de esta clasificación las trepadoras, ya que por su hábito de crecimiento se localizan en más de tres zonas. Las especialistas se clasificaron en holoepífitas de dosel, cuando más del 90% de los registros de cada especie estaban presentes en las zonas III a V, y holoepífitas de tronco con el mismo porcentaje de registros presentes en las zonas I y II. Un registro se define como la presencia de una especie en una zona determinada de cada árbol, en lugar del número de individuos.

## VII RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Diversidad alfa puntual

Se registraron 272 árboles en un área de 3600 m<sup>2</sup>, que de acuerdo con la clasificación de APG III (2009), pertenecen a 22 familias, 37 géneros y 39 especies (Cuadro 1), de estos árboles sólo 194 (71.5%) registraron plantas epífitas correspondientes a eudicotiledóneas, magnolides, helechos y plantas afines. Este registro es relativamente alto comparado con otros estudios de selva tropical, por ejemplo, en Varagalaia, India, se inventariaron en una selva perennifolia 13 445 árboles en 30 ha, de los cuales 588 (4.3%) son forofitos (Annaselvam y Parthasarathy, 2001); por otro lado, en el parque nacional El Rey, Argentina, en un área de 2.2 ha, de una selva montana se registraron 164 árboles y sólo 127 (77%) contenían epífitas (Brown, 1990).

Los árboles de mayor altura y DAP promedios (E.E.) 21.2 m ( $\pm 2.6$ ), 124.5 cm ( $\pm 44.2$ ) correspondieron a *Ficus insipida*, especie frecuente en la vegetación ribereña, aunque el forofito de mayor altura fue *Enterolobium cyclocarpum* y el de mayor DAP correspondió a *Ceiba pentandra*, ambos con un solo individuo. Las especies de forofitos con mayor número de individuos fueron *Homalium racemosum* e *Hymenaea courbaril*, con 41 y 24 respectivamente, se registraron siete especies representadas por un solo individuo y fueron: *Annona muricata*, *Casearia arguta*, *Ceiba pentandra*, *Diphysa americana*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Guazuma ulmifolia* y *Licania platypus*, de las cuales *A. muricata*, *D. americana* y *L. platypus* no presentaron epífitas *sensu lato*.



La familia más representativa fue Fabaceae con ocho géneros y nueve especies. Esta familia se encuentra entre las 15 nativas más representativas de la flora de México, con 59.5% de endemismo, sólo superada por Asteraceae (Villaseñor, 2003).

**Cuadro 1. Especies de árboles inventariados en tres ambientes de una selva mediana subcaducifolia del municipio Putla Villa de Guerrero, Oaxaca.**

Familia	Especie	DAP (cm) Media $\pm$ SD	Altura (m) Media $\pm$ SD	Número de individuos
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> L.	79 $\pm$ 37.8	16.9 $\pm$ 2.8	18
Annonaceae	<i>Annona muricata</i> L.	24 $\pm$ 0	8 $\pm$ 0	1
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreum</i> (L.) Decne. & Planch.	33.7 $\pm$ 13.8	12.7 $\pm$ 3.2	4
Bignoniaceae	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	38.8 $\pm$ 17.3	14.2 $\pm$ 3.1	5
Bixaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	49.1 $\pm$ 28	16.6 $\pm$ 2.3	3
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	28 $\pm$ 6.3	11.7 $\pm$ 3.3	13
Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	43.7 $\pm$ 18.3	16.6 $\pm$ 3	19
Chrysobalanaceae	<i>Couepia polyandra</i> (Kunth) Rose	56.7 $\pm$ 46.4	16.5 $\pm$ 3	4
	<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch	30 $\pm$ 0	14 $\pm$ 0	1
Clethraceae	<i>Clethra mexicana</i> DC.	47.6 $\pm$ 17.8	16 $\pm$ 2.2	7
	<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	20.6 $\pm$ 0.5	15.3 $\pm$ 1.1	3
	<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.	51.6 $\pm$ 28	16.4 $\pm$ 5	15
	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	120 $\pm$ 0	25 $\pm$ 0	1
	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex. Walp.	28.2 $\pm$ 10.5	8 $\pm$ 3.1	12
Fabaceae	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	36.9 $\pm$ 15.6	17.2 $\pm$ 1.7	24
	<i>Inga inicuil</i> Schltdl. & Cham. ex G. Don	29.6 $\pm$ 8	11.5 $\pm$ 3	6
	<i>Inga vera</i> Willd.	37.6 $\pm$ 16.4	13.7 $\pm$ 4.1	14
	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth	47.4 $\pm$ 15.9	17.5 $\pm$ 2.8	13
	<i>Diphysa americana</i> (Mill.) M. Sousa	25 $\pm$ 0	12 $\pm$ 0	1
Lauraceae	<i>Ocotea veraguensis</i> (Meisn.) Mez.	32.1 $\pm$ 10	14.5 $\pm$ 3	8
Lythraceae	<i>Lafoensia puniceifolia</i> DC.	34.5 $\pm$ 17.6	15.5 $\pm$ 2.1	2
Malvaceae	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	230 $\pm$ 0	22 $\pm$ 0	1
	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	28 $\pm$ 0	10 $\pm$ 0	1
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i> Vahl.	28.5 $\pm$ 6.7	12.8 $\pm$ 3.4	11
	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	23.5 $\pm$ 4.9	11 $\pm$ 4.2	2
	<i>Ficus insipida</i> Willd.	124.5 $\pm$ 44.2	21.2 $\pm$ 2.6	7
Moraceae	<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	25 $\pm$ 7	12.5 $\pm$ 0.7	2
	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	21.5 $\pm$ 2.1	8.5 $\pm$ 2.1	2
	<i>Calypttranthes chytraculia</i> var. <i>americana</i> Mcvaugh	21 $\pm$ 1.4	10 $\pm$ 0	2
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.	23 $\pm$ 4.2	9 $\pm$ 1.4	2
	<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston	31.4 $\pm$ 13.2	11.3 $\pm$ 1.7	8
Polygonaceae	<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq.	30.6 $\pm$ 8.1	14.5 $\pm$ 1.9	7
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i> L.	40.5 $\pm$ 9.1	12.5 $\pm$ 6.3	2
Rutaceae	<i>Citrus maxima</i> (Burm.) Merr.	30.5 $\pm$ 6.3	6.5 $\pm$ 2.1	2
	<i>Homalium racemosum</i> Jacq.	54 $\pm$ 37.3	16.1 $\pm$ 4	41
Salicaceae	<i>Casearia arguta</i> Kunth	22 $\pm$ 0	10 $\pm$ 0	1
	<i>Salix bonplandiana</i> Kunth	33.5 $\pm$ 3.5	15 $\pm$ 1.4	2
Sapindaceae	<i>Cupania glabra</i> SW.	22 $\pm$ 2.8	16.5 $\pm$ 2.1	2
Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bert.	30.1 $\pm$ 5.9	13.6 $\pm$ 3.2	3

En este estudio se registraron 5264 individuos correspondientes a plantas epífitas pertenecientes a 35 familias, 57 géneros y 70 especies. De acuerdo con la clasificación de Mickel y Smith (2004), seis familias, 11 géneros y 17 especies pertenecen a helechos y plantas afines, representadas por 2592 (49.2%) individuos. Con base en la clasificación de APG III (2009), en las angiospermas se inventariaron 29 familias, 46 géneros y 53 especies, las magnolides están representadas por *Peperomia lanceolatopeltata* con 2017 individuos (38.2%), y por *Aristolochia odoratissima* con 12 (0.2%). Las eudicotiledóneas registraron 27 familias, 44 géneros, 51 especies y 643 individuos (12.2%), esto demuestra que hay una riqueza alta de especies de eudicotiledóneas, pero una baja abundancia de individuos (Apéndice I), comparada con los helechos y las magnolides.

En relación con la riqueza de epífitas incluidas las plantas trepadoras en los tres ambientes contrastantes, se tiene que de acuerdo con la clasificación de Zotz (2013), 31 especies son trepadoras, 17 de ellas son lianas y 14 enredaderas. Con base en la clasificación de Benzing (1990), 40 especies son epífitas, de éstas 18 son epífitas accidentales, 15 holoepífitas y cuatro epífitas facultativas; a éstas se agregan dos hemiepífitas reconocidas por Schimper (1903) y una enredadera nómada en la clasificación de Moffett (2000) (Apéndice I).

La determinación taxonómica se dificultó en aquellas especies de epífitas que no se recolectaron con partes reproductivas, por tanto, dos individuos no pudieron ser identificados a nivel de familia, dos sólo a familia y cuatro a género (Apéndice I).

Las especies más abundantes fueron *Peperomia lanceolatopeltata*; seguida de *Pleopeltis astrolepis* y *Vittaria graminifolia* con 2017, 1328 y 250 individuos respectivamente, sin embargo *P. lanceolatopeltata* está presente en pocos forofitos con muchos individuos, mientras que, *Pleopeltis astrolepis* tiene una amplia distribución en la mayoría de éstos, pero presenta pocos individuos. Las especies que registraron *singletons*, sin mencionar las epífitas accidentales, fueron: Boraginaceae, *Cayaponia attenuata* y *Prestonia portobellensis*; mientras que las especies con *doubletons* fueron *Antigon leptopus*, *Asplenium aff. pulchellum*, *Desmodium incanum* y una especie de Fabaceae sin determinar. La mayoría de estas son trepadoras, con excepción de *Asplenium aff. pulchellum*.

Las familias mejor representadas fueron Fabaceae y Polypodiaceae con 14 y ocho especies respectivamente, cabe destacar que de Fabaceae, ninguna de sus especies es holoepífita, en tanto que para Polypodiaceae todas son holoepífitas. Steege y Cornelissen (1989) mencionan que en una selva tropical se encuentran más especies de helechos y piperáceas, esto concuerda con este estudio, sin embargo, en Piperaceae no se registró alta diversidad, pero si una gran cantidad de individuos. Asimismo, Nkongmeneck *et al.* (2002), indican que los helechos son uno de los principales grupos de epífitas relativamente diverso en áreas perturbadas, resultados similares obtuvieron Acebey y Krömer (2001), al estudiar ambientes ribereños y bosques piedemonte del Parque Nacional Madidi en Bolivia, dichos autores documentaron que Polypodiaceae está mejor representada con 15 especies.

La diversidad puntual de plantas epífitas registrada en este trabajo fue relativamente mayor que la señalada en otros estudios realizados en selvas tropicales. Annaselvam y Parthasarathy (2001) inventariaron 26 especies de epífitas vasculares con 3392 individuos, en donde las angiospermas registraron un 62% y las pteridofitas 38%. Zapfack y Engwald (2008) en un bosque semicaducifolio en Camerún, inventariaron 109 especies de epífitas, de las cuales 21.1% fueron pteridofitas, 67.9% monocotiledóneas y 11% dicotiledóneas. De igual forma, Barbosa *et al.* (2015), en una selva semicaducifolia en el Rio Grande do Sul, Brasil, registraron ocho familias, 19 géneros y 25 especies, 10 (40%) de estas últimas fueron pteridofitas y las 15 (60%) especies restantes angiospermas.

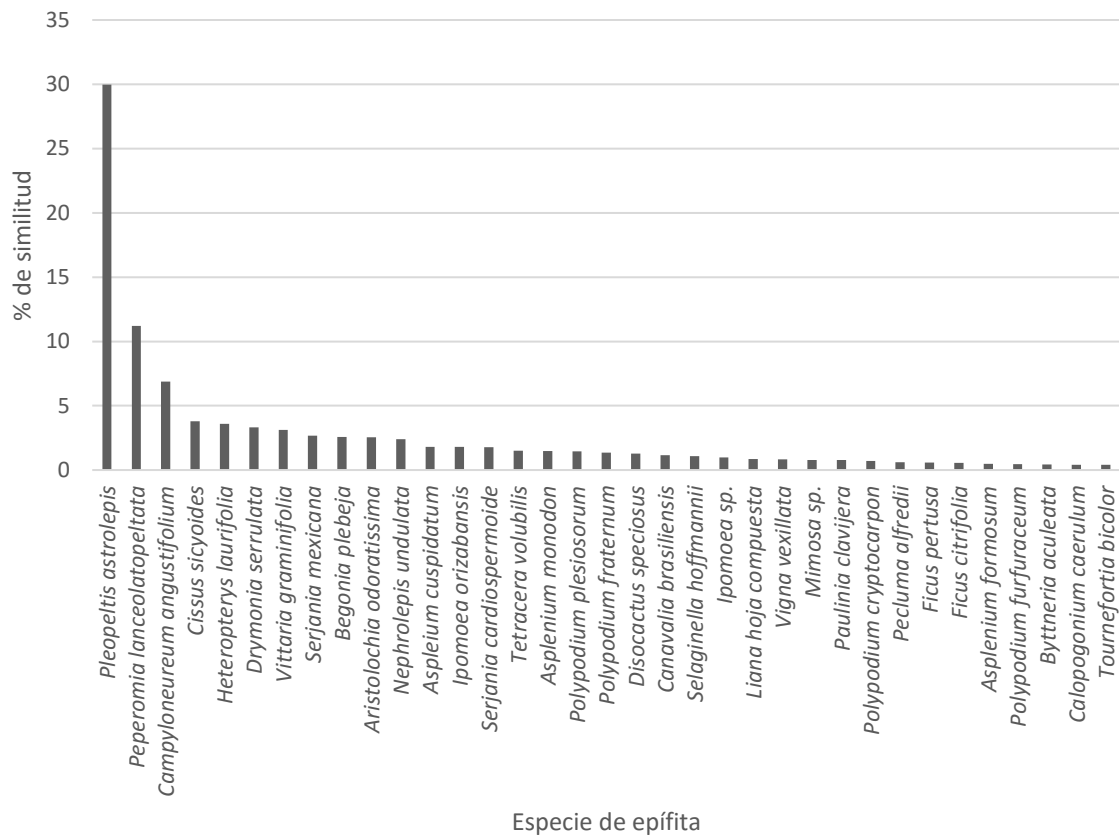
#### **Diversidad alfa y beta puntual de epífitas entre forofitos**

El análisis de covarianza (ANCOVA) reveló que existen diferencias significativas en la diversidad alfa entre forofitos ( $F=71.7$ ,  $p<0.0001$ ). La riqueza de epífitas está correlacionada positivamente con el DAP ( $r=0.45$ ,  $p<0.0001$ ) y la altura ( $r=0.20$ ,  $p<0.0001$ ) de los forofitos.

La alta riqueza de epífitas en árboles de mayor tamaño registrada en este estudio está en concordancia con otros análisis, donde también se indicó que la diversidad de epífitas aumenta con el tamaño de los forofitos, de acuerdo con Gradstein *et al.* (2003), Krömer y Gradstein (2003), Malizia (2003) y Flores-Palacios y García-Franco (2006), las diversidades alfa y beta están influenciadas por el tamaño y la especie de forofito, al aumentar en diámetro y altura disponen de una mayor superficie para el establecimiento y la colonización de epífitas, así como mayor tiempo para que estas plantas puedan establecerse.

Heitz-Seifert *et al.* (1996) al estudiar en Veracruz, México, cuatro tipos de ambientes de una selva tropical perennifolia, indicaron que la riqueza se relaciona positivamente con el tamaño y en menor grado con la especie de forofito. Flores-Palacios y García-Franco (2006) al investigar en Veracruz, México, un bosque mesófilo de montaña (BMM) en dos ambientes, registraron las mismas correlaciones; estos mismos resultados son también señalados por Hietz y Hietz-Seifert, (1995); Zotz y Buche, (2000); Johansson *et al.*, (2007); Zotz y Schultz, (2008) e Hirata *et al.*, (2009).

La diversidad beta entre forofitos fue diferente (ANOSIM,  $R=0.65$ ,  $p<0.0001$ ), y la disimilitud tuvo un valor promedio de  $0.70 (\pm 0.04)$ . De acuerdo con el análisis de porcentajes de similitud (SIMPER), se obtuvo un promedio de disimilitud del 90.81%. *Pleopeltis astrolepis* es la epífita que más contribuye a la similitud entre los forofitos con 30%, seguido de *Peperomia lanceolatopeltata* y *Campyloneurum angustifolium*, con 11 y 7%, respectivamente. Las epífitas que más contribuyen a la disimilitud son *Trichilia havanensis* y *Cupania glabra*, con 0.002 y 0.003% respectivamente (Figura 3).



**Figura 3. Porcentajes de similitud de epífitas entre forofitos en tres ambientes contrastantes de una selva mediana subcaducifolia del sur de México.**

En este sentido, un forofito puede ser colonizado hasta por 50 especies de epífitas (Freiberg, 1996, 1999). Por ejemplo, Ingram y Nadkarni (1993), inventariaron en un bosque húmedo de montaña, 50 especies en un forofito en Costa Rica, mientras que Kromer *et al.* (2005), cuantificaron 83 especies sobre un forofito, también en un bosque húmedo de montaña en los Andes bolivianos, ambos estudios fueron realizados en ambientes muy húmedos, dónde las epífitas son favorecidas. Mientras que en una selva mediana subcaducifolia en Oaxaca, México, Frasco (2015), en un forofito aislado de *Ceiba pentandra* registró 38

especies de epífitas vasculares, esta diferencia de riqueza de especies podría estar relacionada con una menor humedad en el ambiente, ya que, en este tipo de selvas, la humedad es menor que en un bosque mesófilo de montaña. (Gentry y Dodson, 1987)

En este estudio se registraron en los diferentes ambientes analizados forofitos con más de diez especies: *Homalium racemosum* 12 especies en ambiente ribereño, *Mangifera indica* 11 en potrero y *Clethra mexicana* con 11 en fragmentos conservados, excluyendo las monocotiledóneas. Aunque la riqueza de plantas epífitas de estos forofitos es similar, únicamente comparten *Drymonia serrulata*, esto indica que la diversidad beta es alta, y que la riqueza es similar en los tres ambientes. En los ambientes estudiados en este trabajo ya se habían inventariado con anterioridad las monocotiledóneas holoepífitas y ahora los helechos y plantas afines, magnolides y eudicotiledóneas. Si a los resultados obtenidos en este estudio se agregaran las monocotiledóneas inventariadas por Bustamante (2014) (Araceae) con seis, Gutiérrez (2015) (Bromeliaceae) con nueve y Vázquez (2015) (Orchidaceae) con 21 especies respectivamente, entonces la diversidad aumenta.



## Diversidad alfa y beta entre ambientes

El número de especies epífitas estimadas por el modelo de Clench, mostró que faltarían por inventariarse entre el 29% en los ambientes ribereño y potrero, y 37% en los fragmentos de selva (Cuadro 2). De acuerdo con Gómez (2010), el número de especies que no se incluyeron en el inventario, probablemente, pasaron desapercibidas debido a que son de tamaño pequeño.

Cuadro 2. Diversidad alfa de helechos y planta afines, magnolides y eudicotiledóneas epífitas, observadas y estimadas mediante el modelo de Clench, en tres ambientes contrastantes en una selva mediana subcaducifolia del sur de México.

Ambientes	Número de árboles	DAP (cm) $\pm$ E. E.	Observadas	Estimadas	% de muestreo
Vegetación Riparia	126	52.5 $\pm$ 36	60	70	71
Potrero	103	40.1 $\pm$ 30.3	46	51	71
Fragmento	43	35.5 $\pm$ 13.9	19	49	63

La mayor riqueza de especies se registró en la vegetación ribereña y la menor en los fragmentos de selva. Los tres ambientes estudiados corresponden a remanentes de selva mediana subcaducifolia, estas selvas son relativamente secas y contienen un número bajo de epífitas. Gentry y Dodson (1987) establecieron que las epífitas disminuyen en número de especies y abundancia de individuos hacia este tipo de hábitats, resultados similares fueron señalados por Zimmerman y Olmsted (1992) y Wolf y Flamenco (2003). También se ha observado que la abundancia y diversidad de epífitas se reducen considerablemente en sitios perturbados, sobre todo en bosques secundarios, en comparación con los primarios (Hickey, 1994; Hietz, 1998; Barthlott *et al.*, 2001; Flores-Palacios y García-Franco, 2001).

Sin embargo, si se considera el área muestreada (3200 m<sup>2</sup>) de los tres ambientes, éstos tienen alta diversidad tanto en forofitos (35 especies), como en epífitas y trepadoras (70 especies), registrando para el ambiente ribereño 60, en potrero 46 y en los fragmento 19 especies de epífitas y trepadoras respectivamente, estos resultados coinciden con otros estudios; por ejemplo, Hietz-Seifert *et al.* (1996) investigaron las epífitas en árboles remanentes de una selva perennifolia en Veracruz, México, donde inventariaron 83 especies de epífitas vasculares, de las cuales 62 corresponden al ambiente ribereño, 58 se registraron en potreros, y 29 y 42 especies en dos bosques primarios respectivamente, demostraron que la mayor diversidad no siempre corresponde a bosques primarios.

En este estudio la disimilitud promedio fue de 0.70 ( $\pm 0.04$ ). Varios estudios han indicado que el recambio de especies de epífitas vasculares puede aumentar o disminuir como resultado de la fragmentación (Köster *et al.*, 2009; Nöske *et al.*, 2008; Werner *et al.*, 2005; Wolf, 2005). William-Linera *et al.* (1995) en Veracruz, estudiando orquídeas epífitas en un bosque húmedo de montaña y Nkongmen *et al.* (2002), en Camerún en diferentes zonas tropicales trabajando con plantas epífitas, registraron mayor riqueza de epífitas en árboles aislados (potreros), que en los fragmentos.

En los potreros y el ambiente ribereño es probable que los forofitos sean remanentes de la vegetación primaria, y que éstos conserven sus epífitas originales, posteriormente sean colonizados por otras epífitas y trepadoras invasoras, tolerantes a la irradiación solar alta, esta colonización incrementa la

riqueza de especies al principio de la perturbación (William-Linera *et al.* 1995; Dewalt *et al.*, 2000). Sin embargo, muchas de las epífitas y trepadoras primarias, mueren posteriormente debido a las nuevas condiciones ambientales (Guevara *et al.*, 1998).

Además, los árboles de los potreros modifican su arquitectura, debido a la tala, provocando una exposición continua a la radiación solar, estimulando el brote de ramas (Guevara *et al.*, 1998), al no haber competencia aumentan su cobertura y captación de luz, incrementan su follaje y desarrollan nichos ecológicos para el establecimiento de epífitas y trepadoras, en consecuencia los árboles aislados de mayor tamaño mantienen un alto número de epífitas en hábitats perturbados (Hietz-Seifert *et al.*, 1996; Ibisch *et al.*, 1996 Flores-Palacios y García-Franco, 2004; Werner *et al.*, 2005).

Por otro lado, Olmsted y Gómez-Juárez (1996) al estudiar la distribución y conservación de epífitas en la península de Yucatán, muestrearon zonas con vegetación secundaria entre cinco a 30 años de perturbación y documentaron en los árboles ausencia de epífitas. Knight (1975) y Worbes (1997) concuerdan en que los bosques secundarios pueden tardar entre 20 a 40 años para alcanzar su clímax después de las perturbaciones, durante este tiempo están en pleno crecimiento, tanto en altura como en diámetro y ofrecen poca superficie para el establecimiento y desarrollo de epífitas, también están compitiendo por luz y se favorece más el crecimiento en longitud, situaciones similares están sucediendo en los árboles de los fragmentos estudiados y a esto puede deberse la menor riqueza de epífitas. Sin embargo, Saldarriaga *et al.* (1988) que estudió crono-

secuencias de post-tala de bosques secundarios en la Amazonia occidental, sostuvieron que la recuperación estructural completa podría tardar hasta 200 años.

Las trepadoras, así como las epífitas son fundamentales para establecer el estado de conservación de selvas y bosques, y se han utilizado como indicadores ecológicos para determinar si un bosque o selva ha tenido una alteración natural o antrópica, pues cambia la estructura y composición de estas plantas (Nadkarni, 1992; DeWalt *et al.*, 2000). Buron *et al.* (1998) investigaron la asociación de trepadoras con los árboles en un bosque deciduo de Norteamérica, indicaron que existen más trepadoras en el borde de los fragmentos que en el interior de los mismos, debido a que en estos últimos hay una menor penetración de luz solar. Con base en estos resultados se puede explicar por qué los ambientes potrero y ribereño, registraron una mayor diversidad de trepadoras.

La alta diversidad del ambiente ribereño registrada en este estudio puede deberse a que en él son abundantes las lianas y las trepadoras. Gentry y Dodson (1987) consideran que, si se incluyen estos tipos de plantas, se llega hasta duplicar el número de especies inventariadas. De acuerdo con Annaselvam y Parthasarathy (2001), este ambiente es más húmedo y se facilita la colonización de epífitas, que se traduce en una mayor riqueza y abundancia.

En cuanto a los fragmentos de selva, las trepadoras estuvieron prácticamente ausentes, probablemente porque se encuentran en alguna etapa seral hacia la conformación de una comunidad clímax, ya que fueron alterados para plantar cafeto, este cultivo posteriormente fue abandonado y actualmente la

vegetación de estos fragmentos se encuentran en regeneración (Solano, 1990), es probable que por esta situación también se haya registrado una riqueza mínima de epífitas.

El análisis de escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) muestra que los ejes 1 y 2, congregaron en tres grupos a las epífitas de los tres ambientes de selva mediana subcaducifolia analizados (Strees= 0.21,  $R^2= 0.71$ ) (Figura 4). El primer grupo se ubica en los valores positivos del eje 2 y positivos-negativos del 1, en este grupo los puntos de muestreo F3, R4, P5 y R6 comparten *Campyloneurum angustifolium*, *Disocactus specius* y *Drymonia serrulata*. En el segundo grupo cuyos puntos muestreados son R1, P2, R3 y P6, se localizan en los valores negativos-positivos del eje 2 y negativos del 1, y comparten siete especies, entre ellas, *Peperomia lanceolatopeltata*, *Pleopeltis astrolepis*, *Drymonia serrulata* y *Campyloneurum angustifolium*. El tercer grupo se encuentra en el eje 2 con valores negativo y en el eje 1 en los valores positivo-negativos, conformado por los muestreos F1, P1, R2, P3 y R5 y sólo comparten *Cissus sicyoides*, *Peperomia lanceolatopeltata* y *Pleopeltis astrolepis*.

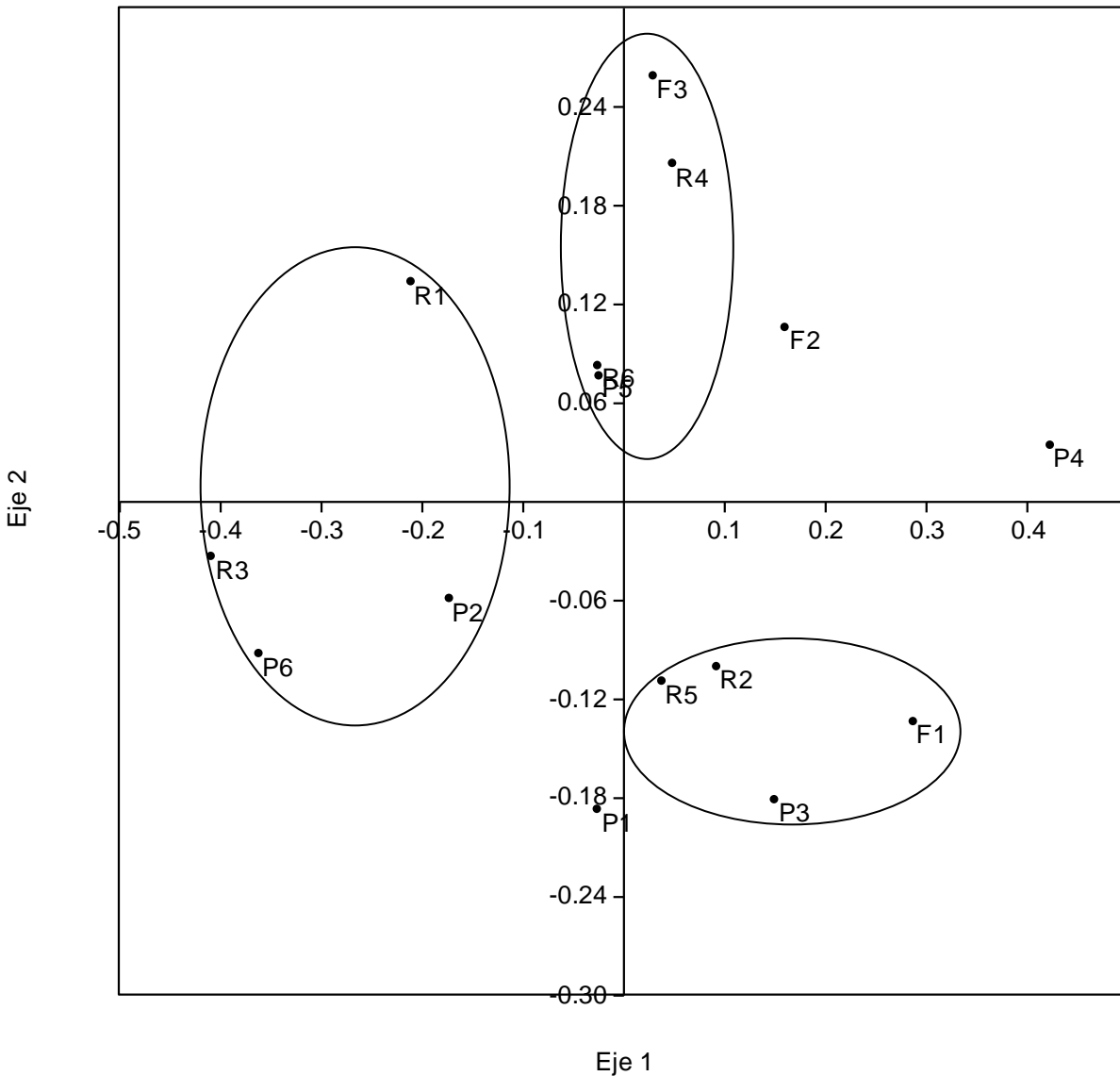
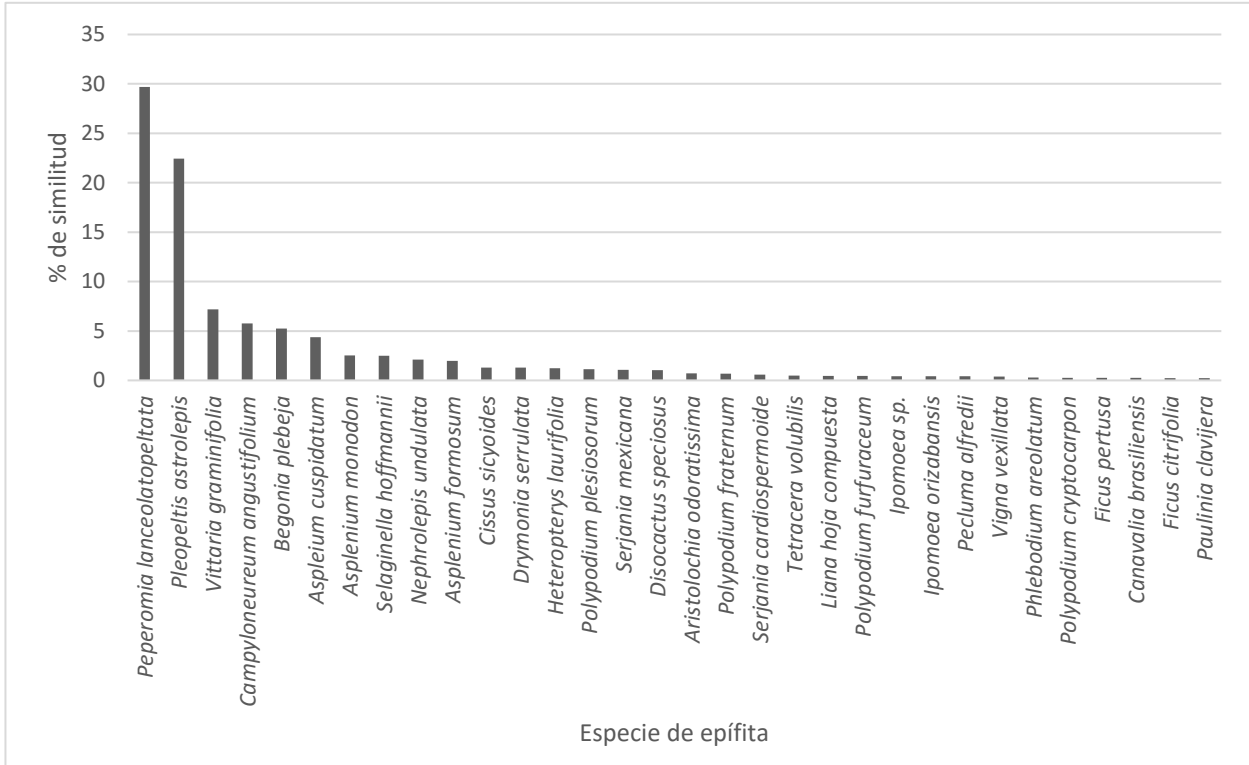


Figura. 4. Análisis de escalamiento no métrico multidimensional (NMSA) de helechos, magnolides y eudicotiledóneas epífitas inventariados en una selva mediana subcaducifolia del sur de México. fragmentos de selva (F), potreros (P) y vegetación ribereña (R).

La correlación de los ejes 1 y 2 muestra que la diversidad beta entre sitios no está correlacionada con la distancia a los cuerpos de agua (Eje 1  $P > 0.05$ ,  $R = 0.10$ ., Eje 2,  $P > 0.05$ ,  $R = -0.19$ ), esto probablemente se deba que las epífitas están mejor adaptadas a ambientes xerófilos, con una menor humedad y una mayor incidencia de luz. Estos datos han sido corroborados en otros estudios, en

una selva mediana subcaducifolia en Oaxaca (Gutiérrez, 2015, Vázquez 2015, Bustamante 2014).

El análisis SIMPER registró un promedio de disimilitud del 78.77% para los tres ambientes, pues las especies de epífitas que aportan una mayor similitud en los tres ambientes son: *Peperomia lanceolatopeltata* y *Pleopeltis astrolepis*, con 29.7% y 22.4% respectivamente, seguido de *Vittaria graminifolia* con 7.2% y *Campyloneurum angustifolium* con 5.7%; tanto *P. lanceolatopeltata* y *P. astrolepis* contribuyen a la conformación del grupo dos y tres del NMDS, mientras que *V. graminifolia* no apoya a la conformación de grupo, no obstante se encuentra en al menos en un punto de muestreo de los tres grupos; *C. angustifolium* contribuye a la formación de los grupos dos y tres; y las epífitas que registran una mayor disimilitud para estos ambientes fueron: *Ruellia coccinea* y *Acacia cornigera*, ambas con 0.01%, cabe mencionar que estas especies son epífitas accidentales (Figura 5).



**Fig. 5. Porcentajes de similitud de epífitas entre los tres ambientes contrastantes de una selva mediana subcaducifolia del sur de México.**

Tal vez las diferencias en riqueza y abundancia presentadas entre los tres ambientes estudiados pueden ser resultado de las diferencias estructurales entre ellos, y su estrecha relación con las variables microclimáticas propias de cada uno de éstos. Además, algunos factores que provocaron estas diferencias florísticas se atribuyen al aislamiento de las especies, ocasionado por la destrucción de los hábitats, o muy probablemente por los medios físicos-climáticos de la propia comunidad vegetal, un complejo mosaico de microhábitats generadas por la temperatura, la humedad y la intensidad lumínica (ter Steege y Cornelissen, 1989, Arévalo y Bentancur, 2004). Otra razón posible sería, que se trata de especies



raras, de distribución muy limitada debido a su ecofisiología o requerimientos específicos para supervivir.

### **Distribución Vertical**

Los valores residuales estandarizados de la  $\chi^2$  muestran que la preferencia de helechos epífitos y plantas afines, magnolides y eudicotiledóneas fue diferente en cada una de las zonas (H 21.19 y  $p < 0.0001$ ) (Cuadro 3), esto sugiere que las distintas especies de epífitas no se distribuyen al azar en la selva, por el contrario, existe preferencia por alguna de las cinco zonas de Johansson (1974) en las que se dividieron los forofitos.

Cuadro 3. Preferencia de eudicotiledóneas, helechos y plantas afines epífitas, en las cinco zonas de Johansson (1974), en las que se dividieron los forofitos de una selva mediana subcaducifolia del sur de México. En negritas se muestran las especies que tienen preferencia por alguna zona (valores positivos) o están limitados por alguna de éstas (valores negativos) (ZI=Zona I, ZII=Zona II, ZIII=Zona III, ZIV=Zona IV, ZV=Zona V).

Especie	ZI	ZII	ZIII	ZIV	ZV
<i>Aristolochia odoratissima</i>	<b>-2.80</b>	<b>-2.09</b>	-1.10	<b>7.28</b>	<b>6.23</b>
<i>Asplenium cuspidatum</i>	<b>5.72</b>	-0.52	<b>-4.10</b>	<b>-3.08</b>	-1.17
<i>Asplenium formosum</i>	<b>12.01</b>	<b>-6.87</b>	<b>-4.42</b>	<b>-2.52</b>	-1.48
<i>Asplenium monodon</i>	<b>-3.33</b>	<b>4.93</b>	-1.34	0.12	-1.59
<i>Begonia plebeja</i>	<b>3.10</b>	0.01	-0.86	<b>-3.46</b>	<b>-2.03</b>
<i>Campyloneureum angustifolium</i>	<b>-7.68</b>	-1.39	<b>5.60</b>	<b>9.71</b>	-1.26
<i>Canavalia brasiliensis</i>	-1.98	<b>3.28</b>	-0.78	-0.89	-0.52
<i>Cissus sicyoides</i>	<b>-3.43</b>	<b>-3.35</b>	0.33	<b>2.38</b>	<b>16.51</b>
<i>Disocactus speciosus</i>	<b>-4.14</b>	<b>-3.12</b>	<b>4.99</b>	1.97	<b>7.06</b>
<i>Drymonia serrulata</i>	<b>-4.49</b>	-0.75	<b>4.31</b>	<b>2.45</b>	1.75
<i>Ficus citrifolia</i>	<b>-2.48</b>	-0.32	1.80	-0.85	<b>5.69</b>
<i>Ficus pertusa</i>	-0.93	-1.32	1.37	<b>2.53</b>	-0.55
<i>Heteropteris laurifolia</i>	<b>-5.34</b>	<b>-3.73</b>	<b>3.72</b>	<b>5.87</b>	<b>9.55</b>
<i>Ipomoea orizabansis</i>	<b>-2.00</b>	1.16	0.34	1.58	-0.69
<i>Ipomoea</i> sp.	<b>3.57</b>	-1.35	-1.88	-1.07	-0.63
<i>Nephrolepis undulata</i>	<b>-4.11</b>	<b>-2.85</b>	0.98	<b>7.71</b>	<b>6.79</b>
<i>Paulinia clavijera</i>	-0.33	0.50	-0.13	-0.93	1.34
<i>Pecluma alfredii</i>	<b>-3.33</b>	<b>-3.07</b>	<b>7.51</b>	1.22	-0.76
<i>Peperomia lanceolatopelta</i>	<b>17.20</b>	<b>4.42</b>	<b>-14.87</b>	<b>-13.36</b>	<b>-9.03</b>
<i>Phlebodium areolatum</i>	-0.33	-1.92	<b>2.87</b>	0.22	-0.55
<i>Pleopeltis astrolepis</i>	<b>-17.23</b>	1.43	<b>14.52</b>	<b>8.75</b>	-0.63
<i>Polypodium cryptocarpon</i>	<b>-2.62</b>	-0.82	<b>5.27</b>	-1.07	-0.63
<i>Polypodium furfuraceum</i>	<b>-2.47</b>	-1.26	0.34	<b>6.18</b>	0.81
<i>Polypodium fraternum</i>	<b>-3.46</b>	0.36	<b>4.23</b>	0.04	-0.85
<i>Polypodium plesiosorum</i>	<b>-4.36</b>	0.02	<b>3.24</b>	0.78	<b>4.37</b>
<i>Selaginella hoffmannii</i>	<b>15.87</b>	<b>-9.07</b>	<b>-5.84</b>	<b>-3.33</b>	-1.95
<i>Serjania cardiospermoides</i>	<b>-2.38</b>	1.22	-0.36	0.99	<b>3.04</b>
<i>Serjania mexicana</i>	<b>-4.23</b>	-1.99	<b>4.72</b>	0.04	<b>7.65</b>
<i>Tetracera volubilis</i>	<b>-3.42</b>	<b>-3.19</b>	<b>4.51</b>	<b>4.34</b>	<b>2.31</b>
<i>Thelypteris nubigena</i>	1.75	<b>-2.05</b>	0.47	0.14	-0.57
<i>Vigna vexillata</i>	-1.73	1.58	1.21	-1.11	-0.65
<i>Vittaria graminifolia</i>	0.79	<b>7.09</b>	<b>-5.93</b>	<b>-4.35</b>	<b>-2.55</b>

Se registró preferencia de 12 especies por la ZIII, entre ellas: *Campyloneurum angustifolium*, *Pleopeltis astreolepis* y *Disocactus speciosus*; seguida de la ZV con 11 especies, como: *Cissus sicyoides*, *Serjania mexicana* y *Disocactus speciosus*; posteriormente la ZIV con 10 especies, entre las cuales pueden mencionarse: *Campyloneurum angustifolium* y *Aristolochia odoratissima* (Cuadro 4), estos resultados concuerdan con Zapfack y Engwald (2008), quienes estudiaron la distribución vertical de epífitas en un bosque semidecíduo, en Camerún, África, y registraron preferencia y mayor diversidad de estas plantas por las zonas III, IV y V.

Las ZI y ZII tienen menor preferencia con cinco y cuatro especies respectivamente, dónde *Selaginella hoffmannii* y *Asplenium formosum* tienen preferencia por la ZI, mientras que *Vittaria graminifolia* y *Asplenium monodon* por la ZII; en estas zonas el microclima es más estable y presenta una mayor humedad, sin embargo, la materia orgánica es más escasa, hay una menor penetración y captación de luz (Parker 1995, Ceja-Romero *et al.*, 2008) y debido a esto es probable que se encuentre una menor cantidad de especies de estas plantas, algunas especies como *Selaginella hoffmannii*, *Peperomia lanceolatopeltata* y *Asplenium formosum*, se inventariaron en estas zonas, probablemente son higrófilas y se adaptan a vivir en microhábitats con menor materia orgánica y captación de luz.

Si se consideran sólo a las holoepífitas, la ZIII contiene el mayor número de especies y abundancia de individuos, probablemente porque es donde se presenta una mayor ramificación, disponibilidad de humedad, mayor materia orgánica,

menor evapotranspiración y una exposición idónea para la captación de luz (Hosokawa *et al.*, 1964 y Tobiessen *et al.*, 1977). Oloyede *et al.* (2014), mencionan que la preferencia a nivel subdosel se ha convertido en una adaptación importante, para minimizar la pérdida de agua por la evapotranspiración, y por tanto aprovechar la poca humedad contenida en la materia orgánica. Si se considera que la mayoría de las holoepífitas crecen en el subdosel, esto sugiere que en el centro del forofito se concentra la mayor diversidad. Estos resultados coinciden con los de Steege y Cornelissen (1989), al estudiar tres diferentes tipos de vegetación en Guayana, estos registraron que las epífitas prefieren las ZIV y ZV, si se dividen los forofitos en seis zonas, por tanto, en el subdosel y en la parte media del mismo, se registra la mayor diversidad y abundancia de estas plantas. Por otro lado, Acebey y Krömer (2001) al analizar dos tipos de vegetación, en Bolivia; señalan que la mayor riqueza se presentó en la ZII, debido a la presencia de aráceas, pteridofitas y peperomias; seguida de las ZIII y ZIV donde se establecen orquídeas y pteridofitas.

En este estudio la preferencia de holoepífitas por las ZIV y ZV, es menor debido probablemente a una disminución de la materia orgánica, la superficie de las ramas y la humedad, sin embargo, en estas zonas las trepadoras y algunas hemiepífitas que usualmente pertenecen a *Ficus*, son frecuentes en estas áreas, como también señala Berg (1989). Además, debido a que las trepadoras son plantas que siempre tienen contacto directo con el suelo, éstas no se ven afectadas por el estrés hídrico, al contrario de las holoepífitas. Sin embargo, se inventariaron especies como *Polypodium plesiosorum*, *Polypodium furfuraceum* y

*Pleopeltis astrolepis* en estas zonas que generalmente tienen preferencia por la ZIV.

Según Kessler y Siora (2007) *Pleopeltis* y *Polypodium* son epífitas especialistas poiquilohídricas, estas plantas carecen de adaptaciones importantes para regular sus niveles internos de agua y dependen para su subsistencia de la humedad de su entorno, por tanto, pueden hidratarse o desecarse en función de esta humedad disponible y no les afecta el estrés hídrico, lumínico o de temperatura, por tanto, su mayor abundancia se presenta en forofitos aislados de potreros y colonizan zonas con mayor estrés hídrico, sin embargo, estos géneros prefieren las zonas III, IV y ocasionalmente la V. La adaptación fisiológica para soportar el agobio hídrico que presentan algunos helechos epífitos es la vía fotosintética denominada Metabolismo Ácido de las Crasuláceas (CAM), este metabolismo se ha registrado en helechos epífitos de Aspleniaceae, Dryopteridaceae, Polypodiaceae y Pteridaceae, entre otras familias (Martin *et al.*, 1995, Martin *et al.*, 2005).

Por otro lado, las epífitas aquí estudiadas se clasificaron en dos tipos ecológicos, generalistas y especialistas, estas últimas a su vez se dividieron en especialistas de tronco o de dosel; excepto las trepadoras, que por su hábito de crecimiento se incluyeron en el primer tipo (Putz y Chai, 1987; Hegarty y Caballé, 1991) (Cuadro 4).

De las epífitas inventariadas la mayoría son generalistas y pocas especialistas de tronco. Sin embargo, de éstas sólo nueve tienen un valor significativo para decidir si son especialistas o generalistas. *Begonia plebeja* e

*Ipomoea* sp., son especialistas de tronco, más del 90% de sus individuos se encuentran entre las ZI y ZII, mientras que, *Campyloneurum angustifolium* y *Pleopeltis astreolepis* se establecen desde la ZI hasta la ZV y a pesar de que tienen una preferencia por las ZIII y ZIV, menos del 90% de sus individuos se registraron en ellas. *Peperomia lanceolatopeltata* tiene preferencia por las ZI y ZII, sin embargo, también se registró en la ZIII y ocasionalmente en la ZIV, en ninguna de estas zonas se cuantificó un número de individuos superior al 90%, por tanto, es una epífita generalista.

Las holoepífitas de este estudio prefieren generalmente más de dos zonas. Se establecen desde la ZI hasta la ZIV y ocasionalmente en la ZV, entre ellas están: *Campyloneurum angustifolium*, *Pleopeltis astreolepis*, *Asplenium cuspidatum*, *Polypodium plesiosorum* y *Nephrolepis undulata*. Los helechos fueron el principal grupo de holoepífitas, estos resultados concuerdan con los de Krömer *et al.* (2007b), quienes estudiaron la estratificación vertical de epífitas en Los Andes bolivianos, donde registraron 500 especies de estas plantas, entre las que destacaron las pteridofitas, que se distribuyen preferentemente en las ZI y II, la riqueza de este tipo de plantas en estas zonas, se debe a los diferentes gradientes microclimáticos que se presentan desde el suelo hasta el dosel, de este modo, muchos helechos terrestres, se establecen en los fustes de los forofitos, y las menos tolerantes a la humedad y a la sombra colonizan las zonas intermedias y el dosel externo como son los géneros *Pleopeltis* y *Polypodium*, debido a la capacidad de estas plantas para resistir la intensidad lumínica y controlar el estrés hídrico (Hietz y Briones, 2004).

En síntesis, la distribución, diversidad y abundancia de plantas epífitas, en las diferentes zonas verticales de los forofitos, puede estar en función de un conjunto de factores propiciados por el microclima que varía desde la base del fuste hasta el dosel y que están relacionados con la intensidad de la luz, la humedad atmosférica y del microhábitat, disponibilidad de nutrientes y especies asociadas como líquenes y briofitas (Acebey y Krömer, 2001).

Cuadro 4. Clasificación de las eudicotiledóneas, helechos y magnolides epífitas, cuantificadas en las cinco zonas verticales en las que se dividieron los forofitos, localizados en tres ambientes de selva mediana subcaducifolia del sur de México. (R) Registro, (PT) Presencia en tronco, (AT) Ausencia en tronco, (PD) Presencia en dosel, (AD) Ausencia en dosel, (TE) Tipo ecológico, (G) Generalista, (T) Especialista de tronco, (D) Especialista de dosel. P= valores de la prueba exacta de Fisher para los taxas con preferencias de hábitat. En negritas se muestran los valores significativos ( $p < 0.05$ ).

Especie	Número Individuos	R	PT	AT	PD	AD	P	TE
<i>Aristolochia odoratissima</i>	22	17	4	190	13	181	0.059	G
<i>Aspleium cuspidatum</i>	182	21	15	179	6	188	<b>0.046</b>	G
<i>Asplenium formosum</i>	87	4	4	190	0	194	0.086	T
<i>Asplenium monodon</i>	100	19	9	185	10	184	0.110	G
<i>Begonia plebeja</i>	161	12	11	183	1	193	<b>0.030</b>	T
<i>Campyloneureum angustifolium</i>	248	53	18	176	35	159	<b>0.025</b>	G
<i>Canavalia brasiliensis</i>	11	10	8	186	2	192	0.065	G
<i>Cissus sicyoides</i>	45	77	30	164	47	147	<b>0.028</b>	G
<i>Disocactus speciosus</i>	42	22	7	187	15	179	0.071	G
<i>Drymonia serrulata</i>	72	67	37	157	30	164	0.051	G
<i>Ficus citrifolia</i>	10	9	2	192	7	187	0.129	G
<i>Ficus pertusa</i>	12	12	5	189	7	187	0.140	G
<i>Heteropterys laurifolia</i>	46	81	38	156	43	151	0.055	G
<i>Ipomoea orizabansis</i>	19	22	13	181	9	185	0.080	G
<i>Ipomoea</i> sp.	16	12	12	182	0	194	<b>0.019</b>	T
<i>Nephrolepis undulata</i>	66	20	7	187	13	181	0.090	G
<i>Paulinia clavijera</i>	12	19	14	180	5	189	<b>0.045</b>	G
<i>Pecluma alfredii</i>	23	9	2	192	7	187	0.129	G
<i>Peperomia lanceolatopeltata</i>	2017	43	28	166	15	179	<b>0.033</b>	G
<i>Phlebodium areolatum</i>	12	8	4	190	4	190	0.161	G
<i>Pleopeltis astrolepis</i>	1328	187	88	106	99	95	<b>0.038</b>	G
<i>Polypodium cryptocarpon</i>	16	5	2	192	3	191	0.220	G
<i>Polypodium furfuraceum</i>	19	11	5	189	6	188	0.145	G
<i>Polypodium fraternum</i>	30	11	4	190	7	187	0.144	G
<i>Polypodium plesiosorum</i>	65	15	6	188	9	185	0.123	G
<i>Selaginella hoffmannii</i>	150	2	2	192	0	194	0.149	T
<i>Serjania cardiospermoides</i>	26	34	23	171	11	183	<b>0.035</b>	G
<i>Serjania mexicana</i>	29	36	16	178	20	174	0.079	G
<i>Tetracera volubilis</i>	19	29	12	182	17	177	0.084	G
<i>Thelypteris nubigena</i>	13	6	5	189	1	193	0.092	G
<i>Vigna vexillata</i>	17	14	8	186	6	188	0.108	G
<i>Vittaria graminifolia</i>	250	16	12	182	4	190	0.050	G



## Preferencia de epífitas por diferentes especies de forofito

Existen diversos estudios donde se ha analizado si la distribución de las epífitas vasculares es aleatoria entre los forofitos, o hay preferencia por algunas especies de árboles (Hirata *et al.*, 2009, Oloyede *et al.*, 2014). De acuerdo con los resultados obtenidos de los residuales estandarizados de la  $\chi^2$ , en este estudio esta distribución no es aleatoria (Cuadro 5), por ejemplo, *Peperomia lanceolatopeltata* es la epífita con mayor limitación hacia 18 especies de forofitos, otras especies que tuvieron limitación fueron *Vittaria graminifolia*, *Campyloneurum angustifolium* y *Begonia plebeja*, con 11, ocho y siete forofitos respectivamente; mientras que *Pleopeltis astrolepis* es la especie que tiene mayor preferencia hacia 11 especies y a la vez es limitada por esta misma cantidad de forofitos, *Cissus sicyoides* tiene preferencia por siete especies de árboles y también *Peperomia lanceolatopeltata* y *Asplenium cuspidatum* prefieren seis especies de forofitos.

De las 194 especies de forofitos inventariados en la selva mediana subcaducifolia estudiada, únicamente 25 presentaron más de diez individuos, de éstos, 13 forofitos fueron preferentes para el establecimiento de epífitas vasculares, donde destaca *Homalium racemosum*, en él se establecen 13 especies, mientras que, para cinco especies es limitante. *Lonchocarpus guatemalensis* y *Syzygium jambos*, también son ejemplos de forofitos preferentes en ellos se registraron ocho y nueve especies respectivamente. Otros estudios mencionan que probablemente el establecimiento de epífitas vasculares en determinados forofitos depende además del microclima, de las características de

los mismos, entre ellas destacan la altura, el tipo de corteza, la ramificación de la copa y el grado de inclinación de las ramas (Krömer *et al.*, 2007b).

Se registraron seis especies de árboles que son limitantes para algunas especies de epífitas, como *Mangifera indica* que limita 14 especies, seguido de *Calophyllum brasiliense* con 13 especies, y *Ficus insipida* y *Enterolobium cyclocarpum* ambos con ocho especies. *Cecropia obtusifolia* únicamente es limitante para *Peperomia lanceolatopeltata* y neutral para las demás especies, éste es un árbol de mediana altura, con corteza lisa, ramificación escasa y ausencia de ramas gruesas, sin embargo, este árbol puede ser un nicho para las trepadoras, ya que esta forma de vida presenta preferencia hacia este tipo de forofitos, con seis especies de trepadoras entre ellas, *Serjania cardiospermoides*, *Ipomoea orizabensis* y *Serjania mexicana*.

Hietz (1998) también menciona que *Mangifera indica* es un forofito que presenta mayor limitación, esta especie alberga pocas epífitas, ya que el follaje es muy denso, lo que evita la penetración de luz para llegar a las ramas donde las epífitas se establecen, además su corteza contiene taninos abundantes y compuestos fenólicos que pueden inhibir la germinación o crecimiento de estas plantas, sin embargo, en este estudio, fue el forofito preferente para seis de las 70 especies inventariadas. En este contexto, Morales (2009) señala que, en una selva baja caducifolia en Veracruz, México, hay preferencia de tres orquídeas epífitas por este forofito.

Se registraron siete forofitos como neutrales, entre estos se encuentra *Ceiba pentandra*, que a pesar de ser el forofito de mayor tamaño con un DAP de

230 cm, sólo es preferido por tres especies de epífitas y limitante para una, mientras que para las demás es neutral. Vergara-Torres *et al.* (2010) mencionan que en una selva baja caducifolia, en Morelos, México, *Conzattia multiflora*, forofito de mayor tamaño, es limitante y sugieren que el tamaño no es determinante para el establecimiento de epífitas vasculares. En este estudio, otra especie de forofito neutral es *Guazuma ulmifolia*, que sólo permite el establecimiento de *Pleopeltis astrolepis*, limita a *Vittaria graminifolia*, *Peperomia lanceolatopeltata* y *Campyloneurum angustifolium* y es neutral para las demás especies inventariadas; Trapnell y Hamrick (2006) indican en una selva subcaducifolia que *Laelia rubescens* tiene preferencia por este forofito.

Cuadro 5. Preferencia de helechos y plantas afines, magnolides y eudicotiledóneas epífitas, en los forofitos registrados en una selva mediana subcaducifolia del sur de México. En negritas se muestran los valores significativos ( $p < 0.05$ ) de las especies que tienen preferencia por algún forofito (valores positivos) o están limitados por alguno de éstos (valores negativos).

Forofito Epífita	<i>Andira inermis</i>	<i>Calophyllum brasiliense</i>	<i>Cecropia obtusifolia</i>	<i>Ceiba pentandra</i>	<i>Citrus sinensis</i>	<i>Clethra mexicana</i>	<i>Coccoloba barbadensis</i>	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	<i>Couepia polyandra</i>	<i>Dendropanax arboreum</i>	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	<i>Ficus insipida</i>	<i>Ficus citrifolia</i>
<i>Aristolochia odoratissima</i>	-1.06	0.30	<b>5.07</b>	-0.28	-0.19	-0.78	<b>4.16</b>	-0.29	-0.68	-0.18	-1.07	-1.50	-0.31
<i>Asplenium cuspidatum</i>	<b>4.59</b>	<b>-4.31</b>	-0.64	-0.94	-0.64	<b>2.81</b>	-1.47	-0.96	-0.85	-0.61	<b>-3.56</b>	<b>-4.99</b>	-1.02
<i>Asplenium formosum</i>	<b>-2.42</b>	<b>-3.05</b>	-0.44	-0.64	-0.44	-1.77	-1.00	-0.66	-1.55	-0.42	<b>-2.44</b>	<b>-3.42</b>	-0.70
<i>Asplenium monodon</i>	-1.35	<b>-3.69</b>	-0.47	-0.69	-0.47	-1.90	<b>14.23</b>	-0.71	-1.66	-0.45	-0.12	-1.47	-0.75
<i>Begonia plebeja</i>	<b>-3.32</b>	<b>-5.43</b>	-0.60	-0.88	-0.60	<b>4.62</b>	-1.38	<b>14.07</b>	<b>-2.12</b>	-0.57	<b>-3.34</b>	<b>-4.68</b>	-0.95
<i>Campyloneureum angustifolium</i>	<b>5.55</b>	<b>-6.80</b>	-0.75	-1.10	<b>6.30</b>	-0.89	<b>9.99</b>	<b>2.62</b>	<b>-2.66</b>	-0.71	<b>-4.18</b>	<b>10.36</b>	-1.19
<i>Canavalia brasiliensis</i>	-0.85	0.29	-0.15	-0.23	-0.15	-0.62	-0.35	-0.23	-0.55	-0.15	-0.86	-1.21	-0.25
<i>Cissus sicyoides</i>	<b>3.46</b>	<b>-2.74</b>	-0.30	<b>8.65</b>	<b>3.05</b>	-1.22	-0.69	-0.45	-1.07	<b>3.23</b>	-1.69	-0.43	1.63
<i>Disocactus speciosus</i>	-1.68	<b>-2.74</b>	-0.30	-0.45	-0.30	1.33	-0.69	-0.45	-1.07	-0.29	-1.69	-1.88	<b>35.33</b>
<i>Drymonia serrulata</i>	-1.13	-1.79	-0.38	-0.57	<b>2.26</b>	1.13	1.43	-0.58	-0.61	<b>2.41</b>	-0.64	-0.73	-0.61
<i>Ficus citrifolia</i>	-0.77	-1.26	-0.14	-0.21	<b>7.09</b>	1.27	-0.32	-0.21	-0.49	-0.13	0.60	-1.09	-0.22
<i>Ficus pertusa</i>	0.30	-1.46	-0.16	-0.24	-0.16	-0.65	-0.37	-0.24	-0.57	-0.15	-0.90	-1.26	-0.26
<i>Heteropteris laurifolia</i>	0.21	-1.49	<b>6.33</b>	-0.45	-0.30	-1.24	-0.70	-0.46	-1.08	-0.29	-1.08	-0.01	-0.49
<i>Ipomoea orizabensis</i>	-1.09	-1.13	<b>10.03</b>	-0.29	-0.20	-0.80	-0.45	-0.30	-0.70	-0.19	-1.10	-1.54	-0.31
<i>Ipomoea sp.</i>	-1.09	-1.79	-0.20	-0.29	-0.20	-0.80	-0.45	-0.30	-0.70	<b>5.17</b>	-1.10	-1.54	<b>6.11</b>
<i>Mimosa sp.</i>	0.40	0.29	-0.15	-0.23	-0.15	-0.62	-0.35	-0.23	1.33	-0.15	-0.86	-1.21	-0.25
<i>Nephrolepis undulata</i>	<b>-2.11</b>	<b>-3.44</b>	-0.38	-0.56	-0.38	<b>10.05</b>	1.47	<b>6.56</b>	-1.35	-0.36	<b>-2.12</b>	-0.27	-0.60
<i>Paulinia clavijera</i>	-0.89	-1.46	-0.16	-0.24	-0.16	-0.65	-0.37	-0.24	-0.57	-0.15	-0.90	0.54	-0.26
<i>Pecluma alfredii</i>	-0.37	-1.44	-0.22	-0.33	-0.22	0.25	-0.51	-0.34	-0.79	-0.21	-1.25	-0.44	-0.36
<i>Peperomia lanceolatopelta</i>	<b>-11.02</b>	<b>14.98</b>	<b>-2.74</b>	<b>-4.06</b>	<b>-2.74</b>	<b>-11.15</b>	<b>-5.52</b>	<b>-4.14</b>	<b>11.13</b>	<b>-2.61</b>	<b>7.20</b>	<b>16.87</b>	<b>-4.38</b>
<i>Phlebodium areolatum</i>	-0.89	-0.65	-0.16	-0.24	-0.16	<b>4.12</b>	-0.37	-0.24	-0.57	-0.15	-0.90	-1.26	-0.26
<i>Pleopeltis astrolepis</i>	<b>14.23</b>	<b>4.05</b>	-1.88	<b>4.87</b>	0.24	<b>-7.09</b>	-0.32	<b>-2.83</b>	<b>-5.66</b>	<b>2.65</b>	<b>-7.15</b>	<b>-9.65</b>	<b>-3.00</b>
<i>Polypodium cryptocarpon</i>	-1.03	-1.69	-0.19	-0.27	-0.19	-0.75	-0.43	-0.28	-0.66	-0.18	1.02	-1.46	-0.30
<i>Polypodium furfuraceum</i>	<b>3.63</b>	0.73	-0.20	<b>9.82</b>	-0.20	-0.82	-0.47	-0.31	-0.72	-0.19	-1.13	-1.59	-0.32
<i>Polypodium fraternum</i>	<b>4.65</b>	-0.78	-0.25	-0.38	-0.25	-1.03	-0.59	-0.38	<b>8.23</b>	<b>3.92</b>	-1.42	<b>-2.00</b>	-0.41
<i>Polypodium plesiosorum</i>	<b>-2.14</b>	<b>-3.50</b>	-0.38	-0.57	-0.38	-1.56	-0.89	<b>2.93</b>	-1.37	-0.37	<b>-2.15</b>	<b>-3.02</b>	-0.61
<i>Selaginella hoffmannii</i>	<b>-3.20</b>	<b>-5.23</b>	-0.58	-0.85	-0.58	<b>-2.34</b>	-1.33	-0.87	<b>-2.05</b>	-0.55	<b>-3.22</b>	<b>-4.52</b>	-0.92
<i>Serjania cardiospermoides</i>	-0.46	<b>-2.11</b>	<b>12.79</b>	-0.34	-0.23	1.26	-0.54	<b>2.53</b>	-0.83	-0.22	-1.30	-1.82	<b>2.35</b>
<i>Serjania mexicana</i>	-0.46	<b>-2.11</b>	<b>8.45</b>	-0.34	-0.23	-0.94	-0.54	-0.35	-0.83	-0.22	-1.30	-1.20	-0.37
<i>Tetracera volubilis</i>	-1.12	0.09	<b>4.77</b>	-0.30	-0.20	-0.82	-0.47	-0.31	-0.72	-0.19	-1.13	-1.59	-0.32
<i>Thelypteris nubigena</i>	-0.93	-1.52	-0.17	-0.25	-0.17	-0.68	-0.39	-0.25	-0.59	-0.16	<b>8.21</b>	-1.31	-0.27
<i>Vigna vexillata</i>	-1.06	-1.74	-0.19	-0.28	-0.19	-0.78	-0.44	-0.29	-0.68	-0.18	-1.07	-1.50	<b>22.81</b>
<i>Vittaria graminifolia</i>	<b>-2.84</b>	<b>-6.84</b>	-0.75	-0.16	-0.75	<b>35.05</b>	-1.12	-0.20	<b>-2.68</b>	-0.72	<b>18.44</b>	<b>-5.70</b>	-1.20

Cuadro 2. Continúa

Forofito Epífita	<i>Gliricidia sepium</i>	<i>Guarea glabra</i>	<i>Guazuma ulmifolia</i>	<i>Homalium racemosum</i>	<i>Hymenaea courbril</i>	<i>Inga spuria</i>	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	<i>Mangifera indica</i>	<i>Ocotea veraguensis</i>	<i>Salix bonplandiana</i>	<i>Syzygium jambos</i>	<i>Tabebuia rosea</i>
<i>Aristolochia odoratissima</i>	1.23	-0.56	-0.53	<b>2.15</b>	-0.95	-0.34	<b>6.10</b>	<b>-2.20</b>	-0.37	-0.63	-0.47	-0.35
<i>Asplenium cuspidatum</i>	-1.89	-1.87	-1.76	<b>3.20</b>	<b>2.38</b>	-1.14	<b>4.97</b>	<b>4.88</b>	-1.22	<b>-2.09</b>	-1.58	-1.17
<i>Asplenium formosum</i>	-1.30	-1.28	-1.20	<b>-2.92</b>	-0.67	-0.78	<b>-2.05</b>	<b>16.11</b>	-0.83	-1.43	-1.08	-0.80
<i>Asplenium monodon</i>	-1.39	-1.38	-1.29	<b>-3.13</b>	<b>-2.32</b>	-0.84	<b>-2.20</b>	<b>10.70</b>	-0.89	-1.54	-1.16	-0.86
<i>Begonia plebeja</i>	-1.78	-0.56	-1.65	-0.89	<b>-2.23</b>	-1.07	<b>42.16</b>	<b>-6.86</b>	-1.14	-1.97	-1.48	-1.10
<i>Campyloneureum angustifolium</i>	<b>-2.23</b>	-1.72	<b>-2.07</b>	0.97	0.17	<b>2.62</b>	-1.65	<b>-4.51</b>	<b>11.17</b>	<b>-2.46</b>	-0.13	-0.60
<i>Canavalia brasiliensis</i>	<b>4.00</b>	1.80	-0.43	0.04	-0.76	-0.27	<b>2.17</b>	-1.77	-0.29	-0.51	-0.38	<b>10.44</b>
<i>Cissus sicyoides</i>	<b>7.12</b>	1.43	-0.83	<b>2.36</b>	-0.07	-0.54	-1.42	<b>-3.09</b>	-0.58	<b>2.13</b>	-0.75	-0.55
<i>Disocactus speciosus</i>	-0.90	-0.89	-0.83	<b>3.46</b>	1.35	-0.54	<b>3.79</b>	<b>-3.46</b>	-0.58	-0.99	-0.75	-0.55
<i>Drymonia serrulata</i>	1.56	-1.13	-1.06	<b>2.17</b>	0.89	-0.69	-0.05	-0.89	<b>2.05</b>	-1.27	1.20	<b>6.52</b>
<i>Ficus citrifolia</i>	-0.41	-0.41	-0.38	<b>3.78</b>	-0.69	-0.25	-0.66	0.01	-0.27	-0.46	-0.34	-0.26
<i>Ficus pertusa</i>	1.66	-0.47	-0.44	<b>4.03</b>	-0.80	-0.29	-0.76	-1.15	-0.31	<b>3.35</b>	<b>4.70</b>	-0.30
<i>Heteropteris laurifolia</i>	-0.91	-0.90	-0.84	0.12	-0.11	<b>3.18</b>	<b>2.24</b>	<b>-2.77</b>	<b>6.39</b>	-1.00	<b>12.75</b>	-0.56
<i>Ipomoea orizabansis</i>	<b>4.65</b>	-0.58	-0.54	<b>2.85</b>	0.11	<b>2.52</b>	-0.93	-1.12	<b>7.69</b>	-0.65	-0.49	-0.36
<i>Ipomoea sp.</i>	<b>11.63</b>	<b>2.95</b>	-0.54	1.18	0.11	-0.35	1.34	<b>-2.26</b>	-0.38	-0.65	-0.49	-0.36
<i>Mimosa sp.</i>	-0.46	-0.45	-0.43	0.04	<b>2.00</b>	<b>3.40</b>	<b>2.17</b>	-1.04	-0.29	-0.51	-0.38	-0.28
<i>Nephrolepis undulata</i>	-1.13	-1.12	-1.05	-1.22	0.39	0.83	<b>2.97</b>	<b>-4.05</b>	<b>9.15</b>	<b>8.73</b>	-0.94	-0.70
<i>Paulinia clavijera</i>	-0.48	<b>3.84</b>	-0.44	<b>3.01</b>	-0.80	-0.29	-0.76	0.24	<b>2.98</b>	-0.53	-0.40	-0.30
<i>Pecluma alfredii</i>	-0.66	-0.66	1.04	-0.75	-1.10	-0.40	<b>14.00</b>	<b>-2.05</b>	-0.43	-0.73	-0.55	-0.41
<i>Peperomia lanceolatopelta</i>	<b>6.52</b>	<b>-7.23</b>	<b>-7.59</b>	<b>-8.55</b>	<b>-4.89</b>	<b>-4.90</b>	<b>-12.93</b>	<b>3.11</b>	<b>-5.24</b>	1.44	<b>-6.80</b>	<b>-5.04</b>
<i>Phlebodium areolatum</i>	-0.48	-0.47	-0.44	-1.08	0.53	-0.29	-0.76	0.24	-0.31	-0.53	<b>7.25</b>	<b>3.13</b>
<i>Pleopeltis astrolepis</i>	<b>-5.59</b>	<b>5.90</b>	<b>16.00</b>	<b>-3.37</b>	<b>-4.69</b>	<b>4.57</b>	<b>-4.78</b>	<b>3.63</b>	<b>-2.47</b>	<b>2.12</b>	<b>5.11</b>	<b>6.95</b>
<i>Polypodium cryptocarpon</i>	-0.55	-0.55	-0.51	<b>11.14</b>	-0.92	-0.33	-0.87	<b>-2.13</b>	-0.35	-0.61	-0.46	-0.34
<i>Polypodium furfuraceum</i>	-0.60	1.12	-0.56	-1.35	-1.00	-0.36	-0.95	-1.22	-0.39	<b>5.50</b>	-0.50	-0.37
<i>Polypodium fraternum</i>	-0.76	0.62	-0.70	0.88	1.26	-0.45	0.56	<b>-2.92</b>	-0.49	-0.84	-0.63	-0.47
<i>Polypodium plesiosorum</i>	-1.14	<b>25.31</b>	-1.06	-1.28	0.33	-0.69	-1.81	<b>2.65</b>	-0.73	-1.27	<b>5.51</b>	-0.71
<i>Selaginella hoffmannii</i>	-1.71	-1.70	-1.59	<b>25.42</b>	<b>16.13</b>	-1.03	<b>-2.71</b>	<b>-6.62</b>	-1.10	-1.90	-1.43	-1.06
<i>Serjania cardiospermoides</i>	-0.69	<b>2.31</b>	-0.64	<b>2.69</b>	-0.23	-0.41	0.83	<b>-2.67</b>	<b>4.12</b>	<b>3.27</b>	1.19	-0.43
<i>Serjania mexicana</i>	-0.69	-0.68	-0.64	1.28	-1.15	<b>11.78</b>	<b>6.61</b>	<b>-2.18</b>	1.84	-0.76	<b>2.96</b>	-0.43
<i>Tetracera volubilis</i>	-0.60	-0.60	-0.56	<b>6.77</b>	-1.00	-0.36	0.15	-0.11	-0.39	-0.67	-0.50	-0.37
<i>Thelypteris nubigena</i>	-0.50	-0.49	-0.46	-0.14	-0.83	-0.30	-0.79	0.09	-0.32	-0.55	<b>2.04</b>	-0.31
<i>Vigna vexillata</i>	<b>3.02</b>	-0.56	-0.53	1.29	-0.95	-0.34	-0.90	-1.03	-0.37	-0.63	<b>5.96</b>	-0.35
<i>Vittaria graminifolia</i>	<b>-2.24</b>	<b>-2.22</b>	<b>-2.08</b>	<b>-5.04</b>	<b>9.91</b>	-1.34	<b>-3.55</b>	<b>-8.02</b>	-1.44	<b>-2.48</b>	-1.87	-1.38

## VIII CONCLUSIONES

La selva mediana subcaducifolia estudiada contiene alta diversidad de forofitos, así como de trepadoras y epífitas, principalmente helechos. Esta alta diversidad y abundancia de helechos, magnolides y eudicotiledóneas, se relaciona con la altura y el DAP de los forofitos, que además determinan la distribución vertical de estas plantas.

El ambiente ribereño registró la mayor diversidad y abundancia de epífitas y trepadoras, probablemente por su cercanía a los ríos y arroyos. Es importante conservar este tipo de ambiente para mantener la biodiversidad regional de este tipo de plantas. Seguido de los potreros que contienen árboles dispersos que sirven de conectividad entre el ambiente ribereño y los fragmentos de selva que registraron la menor diversidad y abundancia.

Es probable que la menor diversidad y abundancia de epífitas vasculares en los fragmentos de selva, se deba a que están en etapas intermedias de la sucesión ecológica y están conformados por forofitos que crecen rápidamente, para competir por luz, con fustes y ramas de poco diámetro, que permiten el establecimiento y desarrollo de epífitas.

Las zonas con mayor diversidad y abundancia de epífitas vasculares fueron la III y la IV, debido a que en ellas la ramificación y el grosor de las ramas primarias y secundarias se incrementa, el ángulo de inclinación de las mismas disminuye, propiciando un aumento de humedad y mayor protección de la luz solar incidente.

En general no se registró preferencia de las epífitas inventariadas por alguna especie de forofito, y su distribución horizontal al parecer depende de las condiciones microclimáticas y las características de cada forofito, entre ellas la altura, la ramificación y el tipo de corteza.

Este estudio contribuye de manera particular al conocimiento de la diversidad vegetal de estado de Oaxaca, el más biodiverso de la República Mexicana, y en general de México.

## X 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. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* **3**: 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.
- Ackerman, J. D. y S. Ward. 1999. Genetic variation in a widespread, epiphytic orchid: where is the evolutionary potencial? *Systematic Botany* **24**: 282-291.
- Ackerman, J. D., A. M. Montalvo y A. M. Vera 1989. Epiphyte host specificity of *Encyclia krugii*, a Puerto Rican endemic orchid. *Lindleyana* **4**: 74-77.
- Aguirre-León, E. 1992. Vascular epiphytes of Mexico: preliminary inventory. *Selbyana* **13**: 72-76.
- Andrade, J. L. y P. S. Nobel. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* **29**: 261-270.
- Andrade, J. L., A. E. Graham y G. Zotz. 2004. Determinación morfológica y ambiental de la distribución de epífitas en el dosel de bosques tropicales. Págs. 139-156. *In*: Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas. H. M. Cabrera (ed.). Valparaíso.



- Annaselvam, J. y N. Parthasarathy. 2001. Diversity and distribution of herbaceous vascular epiphytes in a tropical evergreen forest at Varagalaiar, Western Ghats, India. *Biodiversity and Conservation* **10**: 317-329.
- 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.
- Arévalo R. y J. Betancur. 2004. Diversidad de epífitas vasculares en cuatro bosques del sector suroriental de la serranía de Chiribiquete, Guayana Colombiana. *Caldasia* **26**: 359-380.
- Barbosa, M. D., D. F. P. Becker, S. Cunha, A. Droste y J. L. Schmitt. 2015. Vascular epiphytes of the Atlantic Forest in the Sinos River basin, state of Rio Grande do Sul, Brazil: richness, floristic composition and community structure. *Brazilian Journal of Biology* **75**: 25-35.
- 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**: 243-247.
- Barthlott, W., V. Scmit-Neueburg, J. Nieder y S. Engwald. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, **152**: 145-156.

- Bennett, B. 1992. Uses of epiphytes, lianas, and parasites by the Shuar people of Amazonian Ecuador. *Selbyana* **13**: 99-114.
- Benzing, D.H. 1984. Epiphytic vegetation: A profile and suggestions for future inquiries. Págs. 155–171. *In*: Physiological ecology of plants in the wet tropics. Medina, E., Mooney, H. A. y Vázquez-Yáñez, C. (eds). Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Benzing, D. H. 1990. Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press, London.
- Benzing, D. H. 1995. Vascular epiphytes. Págs. 225-254. *In*: Forest canopies. M. D. Lowman, N. M Nadkarni (eds.). Academic Press, San Diego.
- Berg, C. C. 1989. Classification and distribution of *Ficus*. *Experimentia* **45**: 605–611.
- Bohlman S. A., T. J. Matelson y N. M. Nadkarni. 1995. Moisture and temperature patterns of canopy humus and forest floor soil of a montane cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* **27**: 13-19.
- Brown, A. D. 1990. El epifitismo en las selvas montanas del Parque Nacional "El Rey", Argentina: Composición florística y patrón de distribución. *Revista de Biología Tropical* **38**:155-166.
- Buron, J. Lavigne, D., Grote, K., Takis R. y Sholes O. 1998. Association of vines and trees in second-growth forest. *Northeastern Naturalist* **5 (4)**: 395-362.

- Bustamante Z. A. 2014. Diversidad de epífitas (Araceae), en tres ambientes contrastantes de una selva mediana subcaducifolia en el sur de México. Tesis de licenciatura, Facultad de Estudios Superiors (FES) Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México.
- 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.
- Chazdon, R. L., R. W. Pearcy, D. W. Lee y N. Fetcher. 1996. Photosynthetic response of tropical forest plants to contrasting light environments. In Mulkey S.S. Chazdon R.L. y Smith A.P.(Eds.). Tropical forest plant ecophysiology. Chapman y Hall. New York, U.S.A.
- Chiang, F y A. Lot (comp.). 1986. Manual de herbario. Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos. Consejo Nacional de la Flora de México. México, D. F.
- Clark, D. B. y D. A. Clark. 1990. Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rica tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* **6**: 321-331.
- Colwell, R. K. 2000. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide), Versión 6.0. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>

- DeWalt, S. J., S. A. Schnitzer y J. S. Denslow. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 1-19.
- Dickinson, K. J. M., A. F. Mark y B. Dawkins. 1993. Ecology of lianoid/epiphytic communities in coastal podocarp rain forest, Haast ecological district, New Zealand. *Journal of Biogeography* **21**: 259-281.
- Engwald, S. 1999. Diversität und Ökologie der vaskulären Epiphyten in einem Berg- und einem Tieflandregenwald in Venezuela. PhD thesis, University of Bonn, Bonn, Hamburg.
- Esau, K. 1976. Anatomía Vegetal. Omega, Barcelona España.
- FAO (1993). *Forest resources assessment 1990. Tropical countries*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Flores-Palacios, A., y J. G. García-Franco. 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana* **22**: 181–191.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García-Franco. 2004. Effect of Isolation on the Structure and Nutrient Content of Oak Epiphyte Communities. *Plant Ecology* **173 (2)**: 259-269.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García-Franco. 2006. The relationship between tree size and epiphyte richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* **33**: 323–330.

- Frasco, P. F. 2015. Diversidad y distribución vertical de epífitas vasculares en forofitos aislados de ceiba pentandra (malvaceae) en una selva mediana subcaducifolia del sur de México. Tesis de licenciatura, Facultad de Estudios Superiors (FES) Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Freiberg, M. 1996. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotropica* **28**: 345–355.
- Freiberg, M. 1999. The vascular epiphytes on a *Virola michelii* tree (Myristicaceae) in French Guiana. *Ecotropica* **5**: 75–81.
- García-Mendoza, A. J. 2004. Integración del conocimiento florístico del estado. *In*: A. J. García-Mendoza, M J. Ordoñez, M. Briones-Salas (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, D. F.
- García-Mendoza, A. J. y J. A. Meave. (comp.). 2011. Diversidad florística de Oaxaca: de musgos a angiospermas (colecciones y lista de especies). Instituto de Biología, México, D. F.
- Gauch, H. G. 1982. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge University Press. Cambridge.
- Gentry A. H. 1985. An ecotaxonomic survey of Panamanian lianas. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*. **10**: 29–42.

- Gentry, A. H., y C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74**:205-233.
- González-Medrano, F. 2004. Las Comunidades Vegetales de México. Propuesta para la unificación de la clasificación y nomenclatura de la vegetación de México. Instituto Nacional de Biología (INE-SEMARNAT). México, D.F.
- 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 in tropical rain forests. *Selbyana* **24**: 105-111.
- Gómez, J. A. 2010. Comparación florística de epífitas vasculares entre bosque mesófilo de montaña y un acahual en el municipio de Tlanelhuayocan, Veracruz. Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Veracruzana, México.
- Guevara S., J. Laborde y G. Sánchez. 1998. Are isolated remnant trees in pasture a fragmented canopy? *Selbyana* **19**: 34-43.
- Guevara, S., J. Meave, J. Moreno-Casasola, y J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in Neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* **3**: 655-664.
- Gutiérrez H. J. C. 2015. Diversidad de bromelias epífitas en tres ambientes contrastantes de una selva mediana subcaducifolia del sur de México. Tesis de licenciatura, Facultad de Estudios Superiors (FES) Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Hammer O., D. A. T. Harper, y P. D. Ryan. 2001. PAST. Paleontological Statics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electronica* **4**: 9. <http://paleo-electronica.org/2001/past/issue101.htm>
- Hegarty, E. E., y G. Caballe. 1991. Distribution and abundance of vines in forest communities. In E E. Putz and H. A. Mooney (Eds.). The biology of vines, Cambridge University Press, Cambridge, England. Pages. 313-336.
- Hernández-Rosas, J. I. 2000. Patrones de distribución de las epífitas vasculares y arquitectura de los forofitos de un bosque húmedo tropical de alto Orinoco, Edo., Amazonas, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* **20 (3)**: 43-60.
- Hickey, J. E. 1994. A floristic comparison of vascular species in Tasmanian oldgrowth mixed forest with regeneration resulting from logging and wildfire. *Australian Journal of Botany* **42**: 383–404.
- Hietz, P. 1998. Diversity and conservation of epiphytes in a changing environment. *Pure and Applied Chemistry* **70**: 2114-2125.
- Hietz, P. y O. Briones. 1998. Correlation between water relations and within canopy distribution of epiphytic fern in a Mexican cloud forest. *Oecologia* **114**: 305-316.
- Hietz, P. y O. Briones. 2004. Adaptaciones y bases de la distribución de los helechos epífitos en un bosque de niebla *In*: Fisiología ecológica en plantas. Marino H. Valparaíso. Chile. P.121-138.

- Hietz, P. y U. Hietz-Seifert. 1994. Epífitas de Veracruz, Guía ilustrada para las Regiones de Xalapa y los Tuxtlas, Veracruz Instituto de Ecología, A.C. México.
- Hietz, P. y U. Hietz-Seifert. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **6**: 719-728.
- Hietz-Seifert, U., P. Hietz y S. Guevara. 1996 Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* **75**: 103-111.
- Hirata, A., T. Kamijo, y S. Saito. 2009. Host trait preferences and distribution of vascular epiphytes in a warm-temperate forest. *Plant Ecology* **201**:247–254.
- Hofstede, R. G. M., J. H. D. Wolf y D.H. Benzing. 1993. Epiphytic biomass and nutrients status of a Colombia upper montane rain forest. *Selbyana* **14**:37-45.
- Holbrook, N. M. y F. E. Putz. 1996. Physiology of tropical vines and hemiepiphytes: Plants that climb up and plants that climb down. Pages 363-394. *In*: S.S. Mulkey, R. L. Chazdon, y A. P. Smith, editors, Tropical Forest Plant Ecophysiology, Chapman and Hall, New York.
- Hosokawa, T., N. Odani y T. Tagawa. 1964. Causality of the distribution of corticolous species in forests with special reference to the physio ecological approach. *The Bryologist* **67**: 396-411.



Huber, O. 1986. La selva nublada de rancho grande. Parque Nacional "Henri Pittier". Fondo Editorial. Acta Científica Venezolana. Caracas. Pags. 288.

Ibisch, P. L., A. Boegner, J. Nieder, y W. Barthlott. 1996. How diverse are neotropical epiphytes? An analysis based on the Catalogue of flowering plants and gymnosperms of Peru. *Ecotropica* **2**: 13-28.

INEGI. 1980. Carta Topográfica. Hoja México. Esc. 1:10 000; Carta Geológica. Hoja México. Esc. 1:10 000

INEGI. 200?. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos.

Putla Villa de Guerrero, Oaxaca. En línea:  
<http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/20/20073.pdf>. Fecha de consulta: Noviembre de 2015.

Ingram, S. W. y N. M. Nadkarni. 1993. Composition and distribution of epiphyte organic matter in a neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* **25**: 370-383.

Järvinen, O. 1982. Conservation of endangered plant populations: single large or several small reserves? *Oikos* **38**: 301-307.

Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* **59**: 1-136.

- Johansson P, K. Rydin y G. Thor. 2007. Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life history traits on ash in southern Sweden. *Ecosci* **14**:81-91.
- Kernan, C. y N. Fowler. 1995. Differential substrate use by the epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica: a source of guild structure. *Journal of Ecology* **83**: 65-73.
- Kessler, M. y K. Siora. 2007. Desiccation and rehydration experiments on leaves of 43 pteridophytes species. *Am Fern J* **97 (4)**:175-185.
- Kikuchi, T., N. M. Subedi y H. Ohba. 1992. Communities of epiphytic vascular plants on a Himalayan mountainside in far eastern Nepal. *Ecological Review* **22**: 121–128.
- Knops, J. M. H., T. H. Nash y W. H. Schlesinger. 1996. The influence of epiphytic lichens on the nutrient cycling of an oak woodland. *Ecol. Monographs* **66**: 159–179.
- Köster, N., K. Friedrich, J. Nieder y W. Barthlott. 2009 Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology* **23**: 911-919.
- Knight, D. H. 1975. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecol. Monographs* **45**: 259-284.
- Kress W.J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes. *Selbyana* **9**: 2-22.

- Krömer, T., M. Kessler, S. Gradstein y A. Acebey. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevation gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* **24**: 190-195.
- Krömer, T. y M. Kessler. 2006. Filmy ferns (Hymenophyllaceae) as high-canopy epiphytes. *Ecotropica* **12**: 57-63.
- Krömer, T. y S. Gradstein. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* **24**:190–195.
- Krömer, T., S. Gradstein y A. Acebey. 2007a. Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia. *Ecología en Bolivia* **42 (1)**: 23-33.
- Krömer, T., M. Kessler y S. Gradstein. 2007b. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane Forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* **189**: 261-278.
- Lesica, P., y R. K. Antibus. 1990. The occurrence of mycorrhizae in vascular epiphytes of two Costa Rican rain forests. *Biotropica* **22**: 250-258.
- Londoño-Vega, A. C. y E. Álvarez-Dávila. 1997. Composición florística de dos bosques (tierra firme y varzea) en la región de Araracuara, Amazonía colombiana. *Caldasia* **19**: 431-463.
- Lorence, D. y A. García-Mendoza. 1989. Oaxaca, México Floristic Inventory of Tropical Countries. New York Botanical Garden, New York.

- Lugo, A. E. y F. N. Scatena. 1992. Epiphytes and climate change research in the Caribbean: a proposal. *Selbyana* **13**: 123-130.
- Madison, M., 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, **2 (1)**:1-13.
- Madison, M. 1979. Distribution of epiphytes in a rubber plantation in Sarawak. *Selbyana* **5**: 207-213.
- Malizia, A. 2003. Host tree preference of vascular epiphytes and climbers in a subtropical montane cloud forest of northwest Argentina. *Selbyana* **24**:196–205.
- Márquez, M. y J. I. Hernandez-Rosas. 1995. Métodos de muestreo fisionómico y florístico en comunidades de epífitas vasculares superiores. XII Congreso Venezolana de Botánica. Ciudad Bolívar.
- Martin C. E., M.T. Allen y C. H. Haufler. 1995. C3 photosynthesis in the gametophyte of the epiphytic CAM fern *Pyrrrosia longifolia* (Polypodiaceae). *Am J Bot* 82:441–444.
- Martin S. L., R. Davis, P. Protti, T. C. Lin, S. H. Lin y C. E. Martin. 2005. The occurrence of crassulacean acid metabolism in epiphytic ferns with an emphasis on the Vittariaceae. *Int. J. Plant. Sci.* 166(4):623–630.
- Matínez-Meléndez, N., Pérez-Farrera, M. A. y Flores-Palacios, A. 2008. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Rev. Biol. Trop.* 56 (4):2069-2086.

- McArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. The theory of island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Meffe, G. K. y C. R. Carroll. 1994. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, USA.
- Mickel, J. T., y A. R. Smith. 2004. The Pteridophytes of Mexico. *Memoirs of The New York Botanical Garden*. Vol. 88. The New York Botanical Garden. USA. 1054 Pages.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. *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 Sociedad Botánica de México*. **28**: 29-179.
- Mittermeier, R. A., C. Goettsch-Mittermeier y P. Robles G. 1997. Megadiversidad: los países biológicamente más ricos del mundo. Cemex-Agrupación Sierra Madre, México, D. F.
- Moffett M. W. 2000. What's 'up'? A critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica* **32**: 569–596.
- Mora-Ambriz, L., H. Fuentes-Moreno. 2006, El Laboratorio de Colecciones Biológicas de la Universidad del Mar: perspectivas de una colección regional. *Ciencia y Mar* **29**: 34-37.

- Morales J. 2009. Diversidad de orquídeas en 4 ambientes, del ejido Rancho Viejo-Palmero, municipio Emiliano Zapata, Tesis de licenciatura en Biología. Universidad Veracruzana México.
- Nadkarni, N. M. 1992. The conservation of epiphytes and their habitats: summary of a discussion at the international symposium on the biology and conservation of epiphytes. *Selbyana* **13**: 140-142.
- Nadkarni, N. M., y T. J. Matelson. 1989. Bird use of Epiphyte resource in neotropical trees. *Condor* **91**: 891-907.
- Nieder, J., J. Proserpi y G. Michaloud. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology* **153**: 51– 63.
- Nkongmeneck B. A., M. D. Lowman y J. T. Atwood. 2002. Epiphytic diversity in primary and fragmented forest of Cameroon, Central Africa: Preliminary survey. *Selbyana* **23 (1)**:121– 130.
- Nöske, N. M., N. Hilt, F. A. Werner, G. Brehm, K. Fiedler, H. J. M. Sipman y S. R. Gradstein R. 2008. Disturbance effects on epiphytes and moths in a montane forest in Ecuador. *Basic and Applied Ecology* **9**:4–12.
- Olmsted, I. y M. Gómez-Juarez. 1996. Distribution and conservation of epiphytes on the Yucatán peninsula. *Selbyana* **17**: 58–70.
- Oloyede, F. A., A. I. Odiwe, y A. S. Olujiyan. 2014. Composition and distribution of vascular epiphytes in different areas in Obafemi Awolowo, Nigeria. *Notulae Scientia Biologicae* **6 (3)**: 316-320.

- Parker, G. G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. Pages. 73-106.  
*In: Lowman, M. D. y Nadkarni, N. M. (eds.). Forest canopies. San Diego: Academic Press.*
- Pett-Ridge, J. y W. L, Silver. 2002. Survival, growth, and ecosystem dynamics of displaced bromeliads in a montane tropical forest. *Biotropica* **34**: 211-224.
- Pócs, T. 1980. The epiphytic biomass and its effect on the water balance of two rainforest types in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). *Acta Botanica Academiae Scientiarum* **26**: 143-167.
- Putz F. E. y N. M. Holbrook. 1986. Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana* **9**: 61–69.
- Putz F. E. y P. Chai. (1987) Ecological studies of lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia. *Journal of Ecology* **75**: 523-531.
- Rauh, W. 1992. Are Tillandsias endangered plants? *Selbyana* **13**: 138–139.
- Renner, S. S. 1986. The Neotropical Epiphytic Melastomataceae: Phytogeographic patterns, fruit types and floral biology. *Selbyana* **9**: 104-111.
- Richter, M. 1991. Methoden der Klimaindikation durch pflanzenmorphologische Merkmale in den Kordilleren der Neotropis. *Die Erde* **122**: 267–289.
- Romero-Saltos H. G. 1999. Diversidad, análisis estructural y aspectos florísticos relevantes de las lianas en una parcela de bosque muy húmedo premontano, Amazonía Ecuatoriana. Tesis de licenciatura en ciencias biológicas. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Ecuador.

- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica de México* **14**: 3-21.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad. México, 504 Pages.
- Saldarriaga, J. G., D.C. West, M. L. Tharp, y C. Uhl. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* **76**: 938-958.
- Sanford, W. W. 1968. Distribution of epiphytic orchids in semideciduous tropical forest in southern Nigeria. *Journal of Ecology* **56**: 697-705.
- Sarukhán, J., y R. Dirzo. 2001. Biodiversity-rich countries. Págs. 419-436. En: S.A. Levin (ed.). *Encyclopedia of biodiversity*, vol. 1. Academic Press, San Diego, Cal.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5 (1)**: 18-32.
- Schimper A. F. W. 1903. *Plant geography upon a physiological basis*. Oxford: Clarendon Press.
- Seaby, R. y R. Henderson. 2014. Analysis Package 5.0 searching for structure in community data. Lymington. UK. Pages127-129.
- Simberloff, D. 1976. Species turnover and equilibrium island biogeography. *Science* **194**: 572-578.



- Slak, N. G. 1976. Host specificity of bryophytic epiphytes in eastern North America. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **41**: 107-132.
- 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, Universidad Autónoma Chapingo. Montecillo.
- Sosa, V. y T. Platas. 1998. Extinction and persistence of rare orchids in Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* **12**: 451–455.
- Southwood, T. R. E. y C. E. J. Kennedy. 1983. Trees as islands. *Oikos* **41**: 359–371.
- Stuntz, S., U. Simon y G. Zotz. 2002. Rainforest air-conditioning: the moderating influence of epiphytes on the microclimate in tropical tree crowns. *International Journal of Biometeorology* **46**: 53-59.
- Sugden, A. M. y R. J. Robins. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forest. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* **11**: 173-188.
- Ter Steege H. y J. H. C. Cornelissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guayana. *Biotropica*. **21**: 331-339.
- Théry, M. 2001. Forest Light and its Influence on Habitat Selection. *Plant Ecology* **153**: 251-261.
- Tobiessen, P. L., K. A. Mott, y N. G. Slack. 1977. A comparative study of photosynthesis, respiration and water relations in four species of epiphytic

mosses in relation to their vertical distribution. *Bryophytorum Bibliotheca* **13**: 253-277.

Toledo, V. M. 1993. La riqueza florística de México: un análisis para conservacionistas. Pags. 109-123. *In* Logros y perspectivas del conocimiento de los recursos vegetales de México en vísperas del siglo XXI, S. Guevara, P. Moreno-Casasola y J Rzedowski (comps.) Instituto de Ecología, A. C./Sociedad Bótanica de México. Xalapa, Veracruz

Torres-Colin, R. 2004. Tipos de vegetación. Pags. 105-117. *In*: A.J. García-Mendoza; M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (Eds.) Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM- Fondo Oaxaqueño para la conservación de la naturaleza. World Wollife Fond. Mexico

Turner, I. M., H. T. W. Tan, Y. C. Wee, A. B. Ibrahim, P. T. Chew y R.T Corlett. 1994. A study of plant species extinction in Singapore: Lessons for the conservation of tropical biodiversity. *Conservation Biology* **8**: 705–712.

Vázquez C. R. C. 2015. Diversidad de orquídeas epífitas en tres ambientes contrastantes de una selva mediana subcaducifolia del sur de México. Tesis de licenciatura, Facultad de Estudios Superiors (FES) Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México.

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.

- Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* **28**: 160-167.
- Villaseñor J. L. y E. Ortiz. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*.**85**: 134-142.
- Werner, F. A., J. Homeier y S. R. Grasstein. 2005. Diversity of vascular epiphytes on isolated trees in the mountain belt of southern Ecuador. *Ecotropica* **11**: 21-40.
- Went F. W. 1895. Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* **12**: 1–72.
- Werneck, M. D. S. y M. M. D. Espírito-Santo. 2002. Species diversity and abundance of vascular epiphytes on *Vellozia piresina* in Brazil. *Biotropica* **34**: 51–57.
- Williams-Linera G., V. Sosa y T. Platas. 1995. The fate of epiphyte orchids after fragmentation of a Mexican cloud forest. *Selbyana* **16**: 36-40.
- Wolf, J. H. D. y A. Flamenco. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. *Journal Biogeography* **30**: 1689–1707.
- Wolf, J. H. D. 2005. The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *For. Ecol. Manag.* **212**: 376–393.

- Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplain. In W. J. Junk (Ed.). The central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system. Ecological studies vol. 126. Pages. 223-265. Springer-Verlag, Berlin.
- Yeaton, R. I. y D. E. Gladstone. 1982. The pattern of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* H.B.K.) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* **14**: 137-140.
- Zapfack, L. y S. Engwald. 2008. Biodiversity and spatial distribution of vascular epiphytes in two biotopes of the Cameroonian semi-deciduous rain forest *Plant Ecology* **195**: 117-130.
- Zar, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice Hall. Englewood Cliffs. New Jersey.
- Zimmerman, J. K. y Olmsted, I. C. 1992. Host Tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tindal) in Mexico. *Biotropica* **24**: 402-407.
- Zotz, G. 2013. 'Hemiepiphyte': a confusing term and its history. *Annals of Botany* **111**:1015-1020.
- Zotz, G. y J. L. Andrade. 2002. Ecología de epífitas y hemiepífitas. Pages 271-296. In Guariguata, M. R. y Kattan, G. H. (eds). *Ecología de Bosques lluviosos Neotropicales*. Ediciones LUR. Cartago. Costa Rica.
- Zotz, G. y P. Hietz. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany* **52**: 2067-2078.

- Zotz, G. y M. Buche. 2000. The epiphytic filmy fern of a tropical lowland forest—species occurrence and habitat preferences. *Ecotropica* **6**: 203-206.
- Zotz, G. y S. Schultz. 2008. The vascular epiphytes of a lowland forest in Panama—species composition and spatial structure. *Plant Ecology* **195**:131–141.

# APENDICE I

Apéndice I. Plantas epífitas correspondientes a helechos, magnolides y eudicotiledóneas, inventariados en tres ambientes de una selva mediana subcaducifolia en el municipio Putla Villa de Guerrero, Oaxaca. (R) Ribereño, (P) Potrero, (F) Fragmento de selva mediana subcaducifolia, (FB) Forma biológico: (A) epífita accidental, (H) Holoepífita, (T) Trepadora, (E) enredadera nómada, (F) epífita facultativa, (H) hemiepífita, (L) liana.

Grupos	Familia	Especie	R	P	F	FB
Helechos y plantas afines	Aspleniaceae	<i>Aspleium cuspidatum</i> Lam.	153	0	29	H
		<i>Asplenium aff. pulchellum</i> Raddi.	2	0	0	H
		<i>Asplenium formosum</i> Willd.	86	0	1	F
		<i>Asplenium monodon</i> Liebm.	27	56	17	H
	Dryopteridaceae	<i>Nephrolepis undulata</i> (Afzel. ex Sw.) J. Sm.	27	12	27	H
		<i>Tectaria mexicana</i> (Fee) Morton	1	0	0	A
		<i>Campyloneurum angustifolium</i> (Swartz) Fee	184	23	41	H
	Polypodiaceae	<i>Pecluma alfredii</i> (Rosenst.) M.G. Price	20	2	1	H
		<i>Phlebodium areolatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd) J.Sm.	1	8	3	H
		<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebman) Fournier	483	827	18	H
		<i>Polypodium cryptocarpon</i> Fée	0	16	0	H
		<i>Polypodium furfuraceum</i> Schldt. & Cham.	0	19	0	H
		<i>Polypodium fraternum</i> Schldt. & Cham.	30	0	0	H
		<i>Polypodium plesiosorum</i> Kunze.	1	62	2	H
		<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.	5	91	154	H
	Thelypteridaceae	<i>Thelypteris nubigena</i> A. R. Sm.	4	9	0	F
	Selaginellaceae	<i>Selaginella hoffmannii</i> Hieron.	150	0	0	F
Magnolides	Aristolochiaceae	<i>Aristolochia odoratissima</i> L.	12	10	0	L
	Piperaceae	<i>Peperomia lanceolatopeltata</i> C. CD.	895	1088	34	H
Eudicotiledóneas	Acanthaceae	<i>Aphelandra deppeana</i> Schldt. & Cham.	5	0	0	A
		<i>Ruellia coccinea</i> Vahl.	0	1	0	A
	Apocynaceae	<i>Prestonia portobellensis</i> (Beurl.) Woodson	1	0	0	L
	Araliaceae	<i>Dendropanax arboreum</i> (L.) Decne & Planch.	0	1	0	A
		<i>Baccharis trinervis</i> Pers.	1	0	0	T
	Asteraceae	<i>Mikania micrantha</i> Kunth	2	4	0	T
		<i>Begonia plebeja</i> Liebm.	129	0	32	H
	Begoniaceae	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	0	1	0	A
	Bignoniaceae	Boraginaceae (sin determinar)	1	0	0	L
		<i>Tournefortia bicolor</i> Sw.	2	2	0	T
	Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	4	1	0	A
	Cactaceae	<i>Disocactus speciosus</i> (Cav.) Barthlott	20	17	5	H
		<i>Ipomoea orizabansis</i> (G. Pelletan) Ledeb ex Steud.	13	6	0	T
	Convolvulaceae	<i>Ipomoea</i> sp.	6	10	0	T
	Cucurbitaceae	<i>Cayaponia attenuata</i> (Hook. & Arn.) Cogn.	0	1	0	T
	Dilleniaceae	<i>Tetracera volubilis</i> L.	5	14	0	L
		<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd	0	1	0	A
		<i>Andira inermis</i> (W Wright) Kunth ex DC.	1	0	0	A
		<i>Calopogonium caeruleum</i> (Benth.) C. Wright	5	1	0	T
		<i>Canavalia brasiliensis</i> Mart. ex Benth.	4	7	0	T
		<i>Desmodium uncinatum</i> (Jacq.) DC.	0	2	0	T
		<i>Desmodium incanum</i> DC.	1	0	0	A
Fabaceae (sin determinar)		2	0	0	T	
<i>Galactia</i> sp.		2	0	0	T	

**Cuadro 2. Continúa**

Grupos	Familia	Especie	R	P	F	FB	
Eudicotiledóneas	Fabaceae	<i>Machaerium floribundum</i>	3	0	0	L	
		<i>Machaerium kegelii</i> Meisn.	1	0	0	L	
		<i>Machaerium pittieri</i> Macbr.	1	0	0	L	
		<i>Mimosa</i> sp.	9	0	0	L	
		<i>Senna pendula</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) H. S. Irwin & Barneby	0	1	0	A	
		<i>Vigna vexillata</i> (L.) A. Rinch.	1	16	0	T	
		Gesneriaceae	<i>Drymonia serrulata</i> (Jacq.) Mart.	40	27	5	E
		Lamiaceae	<i>Hyptis capitata</i> Jacq.	1	0	0	A
		Malpighiaceae	<i>Heteropterys laurifolia</i> (L.) Juss	43	3	0	L
		Malvaceae	<i>Byttneria aculeata</i> (Jacq.) Jacq.	5	0	0	T
	Melastomataceae	<i>Clidemia hirta</i> (L.) D. Don	1	0	0	A	
	Melicaceae	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	1	0	0	A	
	Moraceae	<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	4	5	1	h	
		<i>Ficus pertusa</i> L. F.	4	8	0	h	
	Passifloraceae	<i>Passiflora biflora</i> Lam.	4	2	0	T	
	Polygonaceae	<i>Antigon leptopus</i> Hook. & Arn.	1	1	0	T	
	Rubiaceae	<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.	0	0	1	A	
		<i>Cruseae</i> sp.	1	0	0	A	
		<i>Cupania glabra</i> Sw.	1	0	0	A	
	Sapindaceae	<i>Paulinia clavijera</i> Schlttdl. & Cham.	9	3	0	L	
		<i>Serjania cardiospermoides</i> Schlttdl. & Cham.	14	9	3	L	
		<i>Serjania mexicana</i> (L.) Willd.	29	0	0	L	
	Solanaceae	<i>Solanum adhaerens</i> Wild.	2	1	0	T	
	Urticaceae	<i>Boehmeria cylindrica</i> (L.) Sw.	2	5	0	A	
	Vitaceae	<i>Cissus sicyoides</i> L.	7	37	1	T	
		Liana hoja acuminada	0	1	0	T	
		Liana hoja compuesta	0	0	9	T	



## APENDICE II

Forofitos de una selva mediana subcaducifolia del sur de México.



*Andira inermis* (W. Wright) Kunth ex DC. (Foto E. Solano C.)





*Cecropia obtusifolia* Bert. (Foto E. Solano C.)





*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (Foto E. Solano C.)





*Diphyssa americana* (Mill.) M. Sousa (Foto E. Solano C.)





***Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (Foto E. Solano C.)**





*Hymenaea courbril* L. (Foto E. Solano C.)





*Lonchocarpus guatemalensis* Benth (Foto E. Solano C.)





*Ficus insipida* Willd. (Foto E. Solano C.)

Helechos, magnolides y eudicotiledóneas epífitas de una selva mediana subcaducifolia del sur de México



***Serjania cardiospermoides* Schlttdl. & Cham. (Foto E. Solano C.)**





*Disocactus speciosus* (Cav.) Barthlott (Foto E. Solano C.)



*Paulinia clavijera* Schltld. & Cham. (Foto E. Solano C.)





*Aristolochia odoratissima* L. (Foto E. Solano C.)





*Peperomia lanceolatopeltata* C. CD. (Foto F, Ruiz Bautista)





*Phlebodium areolatum* (Humb. & Bonpl. ex Willd) J Sm. (Foto A. De La Rosa Tilapia)