



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
ECOLOGÍA Y MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS**

**EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN DEL PAISAJE EN LA FAMILIA
ORCHIDACEAE JUSS., EN LAS SIERRAS TRIQUI-MIXTECA, OAXACA, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

EZEQUIEL HERNÁNDEZ PÉREZ

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ELOY SOLANO CAMACHO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM
DR. GERARDO ADOLFO SALAZAR CHÁVEZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

MÉXICO, D.F. MAYO, 2014.



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
ECOLOGÍA Y MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS**

**EFFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN DEL PAISAJE EN LA FAMILIA
ORCHIDACEAE JUSS., EN LAS SIERRAS TRIQUI-MIXTECA, OAXACA, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

EZEQUIEL HERNÁNDEZ PÉREZ

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ELOY SOLANO CAMACHO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM
DR. GERARDO ADOLFO SALAZAR CHÁVEZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

MÉXICO, D.F. MAYO, 2014.

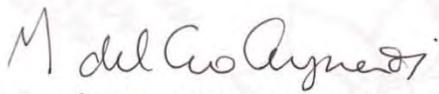
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del subcomité de Ecología y Manejo de Ecosistema del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 18 de octubre de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORADO EN CIENCIAS** del alumno **HERNÁNDEZ PÉREZ EZEQUIEL** con número de cuenta **94187713** con la tesis titulada **"Efectos de la fragmentación del paisaje en la familia Orchidaceae Juss., en las Sierras Triqui-Mixteca, Oaxaca, México"**, realizada bajo la dirección del **Dr. ELOY SOLANO CAMACHO**:

Presidente: DR. JOSÉ GUADALUPE GARCÍA FRANCO
Vocal: DR. ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE
Secretario: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ
Suplente: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
Suplente: DR. GERARDO ADOLFO SALAZAR CHÁVEZ

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 28 de marzo de 2014.


DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

Agradecimientos

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por la formación recibida durante mis estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante mis estudios de posgrado (número de becario: 165051).

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México - Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (DGAPA,PAPIIT, convenio IN225210-3) por el apoyo para realizar el trabajo de campo.

Agradezco a los miembros del Comité Tutoral y del Jurado por sus comentarios que fueron de gran ayuda para mejorar este trabajo:

Dra. José García Franco

Dra. Irma Trejo Vázquez

Dr. Gerardo Salazar Chávez

Dr. David Nahum Espinosa Organista

Dr. Isaías Salgado Ugarte

Al Dr. Eloy Solano Camacho, a la Dra. Irma Trejo y al Dr. Gerardo Salazar por su disposición, atención y conocimientos transmitidos durante el desarrollo de este proyecto.

Al Dr. José García Franco por sus aportaciones para el enriquecimiento de este estudio.

A los compañeros y amigos por su ayuda durante el trabajo en campo.

ÍNDICE

Resumen general	1
Abstract	3
Introducción general	5
Capítulo 1. Análisis de la estructura del paisaje en las Sierras Triqui-Mixteca del estado de Oaxaca, México.....	21
Capítulo 2. Estructura y caracterización de la vegetación en el gradiente borde-interior de un bosque mesófilo de montaña del sur de México.	47
Capítulo 3. Diversidad y distribución de orquídeas epífitas en un bosque mesófilo de montaña del sur de México.	84
Capítulo 4. Effects of habitat fragmentation on epiphytic orchid diversity in a montane forest in southern México.	120
Aceptado en Journal of Tropical Ecology	
Discusión general	155
Conclusión general.....	162

RESUMEN GENERAL

Se presentan los resultados de una investigación que integra aspectos de la diversidad de orquídeas epífitas en un bosque mesófilo de montaña del sur de México, así como una evaluación de los efectos de la fragmentación sobre este grupo de plantas. En el primer capítulo se analiza la estructura del paisaje de las Sierras Triqui-Mixteca del estado de Oaxaca. Los resultados de este estudio indican que la estructura del paisaje está ligada con los cambios de uso del suelo que han ocasionado un aumento en los fragmentos de agricultura y pastizal inducido, así como la reducción de los fragmentos de bosque de pino y mesófilo de montaña, con menor superficie de área interior y más expuestos a los efectos de borde. En el segundo capítulo se estudia la estructura y caracterización de la vegetación leñosa en el gradiente borde-interior en fragmentos de bosque mesófilo de montaña. Los resultados indican que en la zona de estudio las perturbaciones son recientes y favorecen el establecimiento de especies sucesionalmente tempranas. La composición florística en los fragmentos de bosque mesófilo de montaña analizados, cambia hacia el interior, tiende a estar constituida por especies tolerantes a la sombra, persistentes en el caso de las especies arbóreas, mientras que, en el borde se localizan especies de sucesión temprana. En el tercer capítulo se analiza la distribución vertical y horizontal de las orquídeas epífitas en 20 fragmentos de bosque mesófilo de montaña. Se registra que la riqueza de orquídeas epífitas es diferente entre forofitos y no presentan preferencias por alguna especie en particular, aunque *Quercus laurina* y *Clethra mexicana* contienen la mayor riqueza y número de individuos. La distribución

vertical de las orquídeas epífitas fue diferente entre zonas, la mayor riqueza de especies se localizó en la parte superior del tronco de los forofitos (zona II) y en la primera ramificación (zona III), el menor número de especies se observó en la parte basal del tronco (zona I) y la porción externa de la copa (zona V). Estos patrones de distribución probablemente están relacionados con la tolerancia de las orquídeas epífitas a la luz, la humedad o con sus adaptaciones ecofisiológicas. En el cuarto capítulo se analizan los efectos de la fragmentación sobre las diversidades alfa y beta de orquídeas epífitas, en relación con el área, la forma, el aislamiento, la densidad de borde y el contraste de los fragmentos. Los resultados de este estudio sugieren que las variaciones en la diversidad alfa de orquídeas epífitas se relacionan con el área de los fragmentos y la densidad de borde, mientras que, la diversidad beta es afectada negativamente por la distancia entre los fragmentos. El grado de adaptación a los efectos de la fragmentación, depende de la especie de orquídea epífita y su amplitud ecológica, ya que ésta es determinante para su establecimiento, desarrollo y permanencia en hábitats fragmentados. En el paisaje actual, los remanentes de bosque mesófilo de montaña y los hábitats de borde, son ambientes donde las orquídeas epífitas superviven.

ABSTRACT

The results of research are presented that integrates aspects of diversity of epiphytic orchids in a cloud forest of southern Mexico, and an assessment of the effects of fragmentation on this group of plants. In the first chapter the structure of the landscape of the Sierra Triqui-Mixteca, Oaxaca state was analyzed. The results of this analysis indicate that landscape structure is linked to changes in land use have caused an increase in the fragments of agriculture and induced pasture, and the reduction of the fragments of pine forest and cloud forest, with smaller core area and therefore more susceptible to edge effects. In the second chapter the structure and characterization of the woody vegetation at the edge-interior gradient in fragments of cloud forest was studied. The results indicate that in the study area are recent disturbances and favor the establishment of early successional species. The floristic composition in cloud forest fragments analyzed, change into fragments of cloud forest and tends to consist of shade tolerant species, persistent in the case of tree species, while at the edge species pioneers occur. In the third chapter the vertical and horizontal distribution of epiphytic orchids in the cloud forest was analyzed. It was recorded that the richness of epiphytic orchids is different between phorophytes and show no preference for a particular host, although *Quercus laurina* and *Clethra mexicana* contain the greatest wealth and number of individuals. The vertical distribution of epiphytic orchids was different between zones, the highest species richness was located in the upper trunk of phorophytes (zone II) and the first branch (zone III), the lowest number of species was observed

in part basal trunk (zone I) and the outer portion of the cup (zone V). These distribution patterns are probably related to the tolerance of epiphytic orchids to light, moisture or their ecophysiological adaptations. In the fourth chapter the effects of fragmentation on the alpha and beta diversity of epiphytic orchids in relation to the area, shape, isolation, edge density and contrast of the fragments were analyzed. The results of this study suggest that the variations in alpha diversity of epiphytic orchids are related to the area of the fragments and the edge effect, while beta diversity is influenced by the distance between fragments. The degree of adaptation to the effects of fragmentation depends on the species of epiphytic orchid and its ecological amplitude, as this is critical for their establishment, development and permanence in fragmented habitats. In the current landscape, the remnants of cloud forest and edge habitats are environments where survival epiphytic orchids.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La familia Orchidaceae es una de las más diversas dentro de las angiospermas, con más de 25 000 especies en el nivel mundial (Chase *et al.*, 2003; Dressler, 2005), de las cuales el 70 % son epífitas. Las epífitas son plantas que pasan toda su vida sobre otra planta (forofito) sin tomar nutrientes de ésta (Kress, 1986) y constituyen un gremio importante en muchos ecosistemas tropicales (Zotz y Andrade, 2002). Se estima que abarcan el 10 % de las plantas vasculares con aproximadamente 84 familias (Kress, 1986; Benzing, 1990).

La mayor riqueza de especies se encuentra en las regiones neotropicales del mundo, en altitudes intermedias (1000-2000 m), en zonas de clima húmedo donde se desarrollan los boques montanos (Gentry y Dodson, 1987; Ingram *et al.*, 1996; Bussmann, 2001). Según Gentry y Dodson (1987), Ackerman y Ward (1999) y Tremblay y Ackerman (2001), la alta riqueza de epífitas en el neotrópico es ocasionada por la alta precipitación y constante humedad, principalmente en los bosques montanos. Lo contrario ocurre en bosques con climas secos, con clima estacional y temperaturas nocturnas altas, en los que se ha registrado que la flora epífita tiene baja riqueza, integrada principalmente por especies de los grupos mejor adaptados a hábitats xerofíticos y donde no ocurren aquellos que dependen de humedad constante (Zimmerman y Olmsted, 1992; Olmsted y Gómez-Juárez, 1996).

En México se localizan alrededor de 1260 especies y 170 géneros de orquídeas, la mayor riqueza se concentra en los bosques húmedos y subhúmedos de las sierras y tierras bajas del sur del país (Soto-Arenas, 1996; Hágsater *et al.*, 2005). Entre el 50 y 60% de las especies de orquídeas se encuentran en los bosques mesófilos de montaña (Soto-Arenas, 1996). En estos bosques se han registrado 308 especies de orquídeas endémicas que corresponden a 11 géneros, la mayoría, distribuidas al occidente y restringidas a la Sierra Madre del Sur (Soto-Arenas, 1988).

El estado de Oaxaca contiene la mayor diversidad biótica de México y también más especies de orquídeas que cualquier otra entidad del país (Soto y Salazar, 2004; Carnevali *et al.*, 2007). En su territorio, se han inventariado cerca de 700 especies, pertenecientes a 144 géneros, representando más de la mitad de las orquídeas conocidas para el territorio mexicano (Salazar-Chávez *et al.*, 2006). García-Mendoza (2004) señala que en algunos grupos de plantas la mayor presencia de endemismos se encuentra en la Mixteca Alta y Sierra Madre del Sur e indicó que Oaxaca es el centro de mayor diversidad en México de la familia Orchidaceae. Hágsater y Soto-Arenas (1998) describen que hasta el 25% de las especies de orquídeas endémicas se encuentran en la Sierra Madre del Sur.

Por lo que se refiere a la conservación de esta familia, Hágsater *et al.* (2005) señalan que en los últimos dos siglos se extinguieron dos especies de orquídeas en el país y a partir de 1998 se han declarado extintas al menos 22

especies más. Esto se debe principalmente a la destrucción, transformación o fragmentación de los bosques y selvas (Williams-Linera *et al.*, 1995).

La alteración de la estructura del dosel provocada por los cambios en el uso del suelo, modifica y fragmenta el bosque primario, hasta la destrucción total del hábitat. Las epífitas vasculares son afectadas de distinta forma en función de los cambios estructurales de los forofitos. Por ejemplo, muchas especies de orquídeas se encuentran exclusivamente en bosques primarios, otras, aunque en menor número en zonas donde la fragmentación es evidente, como los bordes o brechas que conectan un fragmento con otro (Hietz- Seifert *et al.*, 1996; Acebey *et al.*, 2003; Hietz, 2005; Holz y Gradstein, 2005). Algunas poblaciones de muchos taxa menos tolerantes a la alteración de la estructura del dosel, asociadas con bosques maduros, usualmente disminuyen como resultado de la fragmentación (Hágsater *et al.*, 2005).

La abundancia, el número de especies y las comunidades de epífitas vasculares, son significativamente menores en bosques secundarios (Hickey, 1994; Dunn, 2000; Barthlott *et al.*, 2001; Flores-Palacios y García-Franco, 2001; Krömer y Gradstein, 2003; Wolf, 2005; Krömer *et al.*, 2007; Nöske *et al.*, 2008; Köster *et al.*, 2009). Barthlott *et al.* (2001) observaron que el número de especies de epífitas disminuye a medida que aumenta la perturbación. Sin embargo, Larrea y Werner (2010) registraron que la riqueza de especies no difiere entre los bosques secundarios y los árboles aislados, mientras que, Köster *et al.* (2009) indicaron que debido a los procesos de colonización, el estado sucesional en la

vegetación secundaria es un factor importante que determina el recambio de especies.

La influencia del estado sucesional de la vegetación en la diversidad de epífitas vasculares ha sido corroborada por otros estudios. Krömer y Gradstein (2003), observaron una reducción de especies epífitas de 60 a 70% en bosques secundarios de 15 años. Estos valores son ligeramente mayores que los obtenidos en bosques secundarios de 25 a 50 años después de la perturbación, en los cuales Barthlott *et al.* (2001) registraron una reducción del 55% de especies. Krömer *et al.* (2007) encontraron marcadas diferencias en la disminución de epífitas vasculares al comparar tipos de vegetación primaria y secundaria. En los casos de la vegetación secundaria, el número de orquídeas fue significativamente menor que en la vegetación primaria (90%). Resultados similares (disminución en la diversidad de la flora epífita vascular del 69%) obtuvieron Turner *et al.* (1994) en Singapur. Köster *et al.* (2009) describen que en la composición florística de los bosques secundarios jóvenes dominan las especies de sucesión temprana, mientras que en los bosques secundarios de mayor edad, la composición florística de epífitas vasculares es similar a la de los bosques primarios.

Ibisch *et al.* (2001) describió que los árboles que se establecen en vegetación secundaria son generalmente uniformes en estructura, tienen corteza lisa y ramas pequeñas en el dosel, lo cual es desfavorable para el establecimiento de epífitas. Los bosques secundarios aparentemente ofrecen pocos microhábitats adecuados para las epífitas. En cambio, en los primarios, el dosel de los árboles

provee un mosaico complejo de microhábitats, lo cual promueve el desarrollo de una comunidad con alta riqueza de especies (Benzing, 1995). Köster *et al.* (2009) señalan que la vegetación primaria y las características de los forofitos no tienen efecto en la diversidad de epífitas, ya que su establecimiento está determinado por el microclima.

En el dosel, el microclima se altera por la apertura de nuevos espacios después de la fragmentación (Acebey *et al.*, 2003). Algunas especies se adaptan a las zonas más húmedas con menor radiación, mientras que otras se establecen en las ramas más expuestas a los cambios microclimáticos (Kelly, 1985; ter Steege y Cornelissen, 1989; Hietz y Hietz-Seifert, 1995). Las epífitas vasculares que se establecen preferentemente en la sombra del dosel, disminuyen en bosques más abiertos (Acebey *et al.*, 2003; Hietz, 2005; Holz y Gradstein, 2005). Werner *et al.* (2005) sugieren que el grado relativo en el cual se reduce la diversidad de especies está relacionado con el clima local. Según Poltz y Zotz (2011) la composición y diversidad de epífitas depende de la humedad del ambiente y por lo consiguiente de la precipitación local.

A partir de la descripción de estos patrones se sugiere que el estrés hídrico determina los cambios en la composición y diversidad de especies de epífitas vasculares (Werner *et al.*, 2005). Aunque no todas las epífitas son afectadas negativamente por la disminución de la humedad atmosférica. Las especies son más sensibles a la escasez de agua y a los cambios microclimáticos que produce la alteración del hábitat, por lo que en condiciones alteradas son reemplazadas por

aquellas especies adaptadas a las áreas más expuestas del dosel (Hietz-Seifert *et al.*, 1996; Barthlott *et al.*, 2001; Krömer y Gradstein, 2003; Wolf y Flamenco, 2003; Higuera y Wolf, 2010; Larrea y Werner, 2010).

Dado que estos estudios abordan el impacto humano sobre las epífitas vasculares, pocos de ellos evalúan los efectos de la alteración del hábitat sobre las comunidades de orquídeas (Murcia, 1995; Williams-Linera *et al.*, 1995; Ackerman *et al.*, 1996; Parra-Tabla *et al.*, 2000; Murren, 2002; Parra-Tabla *et al.*, 2011). La información sobre las respuestas de las epífitas vasculares, incluyendo las orquídeas, en relación con las características de la matriz se ha analizado en algunos estudios (Flores-Palacios y García-Franco, 2004; Parra y Nates-Parra, 2007; Flores-Palacios y García-Franco, 2008; Werner y Gradstein, 2008; Cascante-Marín *et al.*, 2009; Werner, 2011; Poltz y Zotz, 2011), así como los efectos de las alteraciones microclimáticas (Sillett *et al.*, 1995; Krömer y Gradstein, 2003; Werner *et al.*, 2005; Wolf, 2005; Nöske *et al.*, 2008; Higuera y Wolf, 2010; Larrea y Werner, 2010). Köster *et al.* (2009) analizaron la influencia del área de los fragmentos de vegetación y su distancia a los bosques continuos. La respuesta de las orquídeas epífitas con relación a la forma de los fragmentos, la distancia al borde y la matriz que los rodea no ha sido estudiada.

Por lo tanto, el análisis del efecto de la fragmentación sobre las orquídeas epífitas, requiere estudiar sus respuestas en relación con todos los componentes del paisaje. En las comunidades de orquídeas epífitas la fragmentación de los bosques modifica las diversidades alfa y beta, debido a que desaparecen algunas

poblaciones y en consecuencia se producen diferentes ensamblajes (Benzing, 1990; Werner *et al.*, 2005; Flores-Palacios y García-Franco, 2008). Estos cambios en la diversidad varían en función de la tolerancia de las especies a las alteraciones microclimáticas, el tamaño de sus poblaciones y sus preferencias de hábitat (Andrén, 1994; Köster *et al.* 2009). Algunas especies de orquídeas epífitas se encuentran exclusivamente en bosques primarios, otras se establecen en los bordes (Hietz-Seifert *et al.*, 1996; Acebey *et al.*, 2003; Hietz, 2005; Holz y Gradstein, 2005).

El objetivo de este estudio es analizar las diversidades alfa y beta de orquídeas epífitas a escala local, en relación con la superficie y forma de los fragmentos, su aislamiento, la densidad de borde y la influencia de la matriz. En el primer capítulo se examina la configuración y composición de los fragmentos en la zona de estudio. Se consideró la extensión, división, forma y aislamiento, como marco de referencia para evaluar las características físicas de los fragmentos de vegetación. En el segundo capítulo se compara la composición florística, diversidad y estructura de la vegetación leñosa en el borde e interior de los fragmentos de bosque mesófilo de montaña, con la finalidad de analizar qué especies de plantas se mantienen en los bordes y cuáles al interior de los fragmentos, así como las diferencias en las diversidades alfa y beta. En el tercer capítulo se analiza la distribución vertical y horizontal de las orquídeas epífitas. Se hipotetizó que las orquídeas son más diversas y abundantes en árboles de mayor tamaño y que las especies presentan preferencias por una o más especies de

forofitos. Además, la diversidad es diferente entre zonas y forofitos. Esta hipótesis se basa en que los patrones de distribución horizontal de las orquídeas epífitas están relacionados con su preferencia por los forofitos y la distribución vertical por la variación microclimática desde la base del tronco hasta la copa del forofito. En el último capítulo se presentan los resultados del estudio de los efectos de la fragmentación sobre las diversidades alfa y beta de orquídeas epífitas a escala local, en relación con la superficie y forma de los fragmentos, su aislamiento, la densidad de borde y la influencia de la matriz. Se busca comprobar si debido a que en fragmentos de menor tamaño, con mayor aislamiento y densidad de borde, las diversidades alfa y beta serán menores y cuáles de las características espaciales de los fragmentos modifican las diversidades de este grupo de plantas.

LITERATURA CITADA

- 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 potential? *Systematic Botany* **24**: 282-291.
- Ackerman, J. D., A. Sabat y J. K. Zimmerman. 1996. Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation. *Oecologia* **106**: 192-198.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. *Oikos* **71**: 355-366.
- Barthlott, W., V. Schmit-Neurerburg, 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.
- Benzing, D. H. 1995. Vascular epiphytes. Págs: 225-254. En: M. D. Lowman, N. M. Nadkarni (eds.). *Forest Canopies*, San Diego, California.
- Benzing, D. H. 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bussmann, R. W. 2001. Epiphyte diversity in a tropical Andean forest-Reserva Biológica San Francisco, Zamora-Chinchipe, Ecuador. *Ecotropica* **7**: 43-59.

- Carnevali, G., G. A. Romero, E. Noguera y G. Gerlach. 2007. La familia Orchidaceae en Venezuela: diversidad y biogeografía. Memorias XVII Congreso Venezolano de Botánica, Caracas.
- Cascante-Marín, A., N. Von Meijenfeldt, H. M. H. De Leeuw, J. H. D. Wolf, J. Oostermeijer, B. Gerard y J. C. M. Den Nijs. 2009. Dispersal limitation in epiphytic bromeliad communities in a Costa Rican fragmented montane landscape. *Journal of Tropical Ecology* **25**: 63-73.
- Chase, M. W., J. V. Freudenstein, K. M. Cameron y R. L. Barrett. 2003. DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. Págs: 69-89. En: Dixon, K. W., S. P. Kell, R. L. Barrett y P. J. Cribb (eds.). Orchid conservation. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah.
- Dressler, R. L. 2005. How many orchid species? *Selbyana* **26**: 155-158.
- Dunn, R. R. 2000. Bromeliad communities in isolated trees and three sucesional stages of an Andean cloud forest in Ecuador. *Selbyana* **21**:137-143.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García-Franco. 2008. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **17**: 191-207.
- 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**: 259-269.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García-Franco. 2001. Sample methods of vascular epiphytic plants: their effects on recording species richness and frequency. *Selbyana* **22**: 181-191.

- García-Mendoza, A. J. 2004. Integración del conocimiento florístico del estado. Págs: 305-325. En: Biodiversidad de Oaxaca. A. J. García-Mendoza, M. de J. Ordóñez y M. Briones Salas. (eds.). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza. World Wildlife Fund. México, D. F.
- Gentry, A. H. y C. H. Dodson. 1987. Contribution of non trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* **19**: 149-156.
- Hágsater, E., M. Á. Soto-Arenas, G. A. Salazar-Chávez, R. Jiménez-Machorro, M. A. López-Rosas y R. L. Dressler. 2005. Las orquídeas de México. Instituto Chinoín México, D.F.
- Hágsater, E. y M. A. Soto-Arenas. 1998. Orchid conservation in Mexico. *Selbyana* **19**: 15-19.
- Hickey, J. E. 1994. A floristic comparison of vascular species in Tasmanian old growth mixed forest with regeneration resulting from logging and wildfire. *Australian Journal of Botany* **42**: 383-404.
- Hietz, P. 2005. Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conservation Biology* **19**: 391-399.
- 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. *Biological Conservation* **75**: 103-111.

- Higuera, D. y J. H. D. Wolf. 2010. Vascular epiphytes in dry oak forests show resilience to anthropogenic disturbance, Cordillera Oriental, Colombia. *Caldasia* **32**: 161-174.
- Holz, I. y R. S. Gradstein. 2005. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica-species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology* **178**: 89-109.
- Ibisch, P. L., C. Nowicki y R. Vásquez. 2001. Towards an understanding of diversity patterns and conservation requirements of the Bolivian Bromeliaceae. *Journal of the Bromeliad Society* **51**: 99-113.
- Ingram, S. W., A. Ferrell, K. Ingram y N. M. Nadkarni. 1996. Floristic composition of vascular epiphytes in a neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Selbyana* **17**: 88-103.
- Kelly, D. L. 1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. *Journal of Biogeography* **12**: 223-241.
- Köster, N., K. Friedrich, N. Nieder y W. Barthlott. 2009. Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology* **25**: 911-919.
- Kress, W. J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* **9**: 2-22.
- Krömer, T., S. R. Gradstein, y A. Acebey. 2007. Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia. *Ecología en Bolivia* **42**: 23-33.

- Krömer, T. y S. R. Gradstein. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* **24**: 190-195.
- Larrea, M. L. y F. A. Werner. 2010. Response of vascular epiphyte diversity to different land use intensities in a neotropical montane wet forest. *Forest Ecology and Management* **260**: 1950-1955.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 58-62.
- Murren, C. J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. *Journal of Ecology* **90**: 100-107.
- Nöske, N. M., N. Hilt, F. A. Werner, G. Brehm, K. Fiedler, H. J. M. Sipman y S. R. Gradstein. 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-Juárez. 1996. Distribution and conservation of epiphytes on the Yucatan Peninsula. *Selbyana* **17**: 58-70.
- Parra, H. y G. Nates-Parra, 2007. Variación de la comunidad de abejas de las orquídeas (Hymenoptera: Apidae) en tres ambientes perturbados del piedemonte llanero colombiano. *Revista de Biología Tropical* **55**: 931-941.
- Parra-Tabla, V., C. F. Vargas, C. Naval, L. M. Calvo y J. Ollerton. 2011. Population status and reproductive success of an endangered epiphytic orchid in a fragmented landscape. *Biotropica* **43**: 640-647.
- Parra-Tabla, V., C. F. Vargas, S. Magaña-Rueda y J. Navarro. 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* Lindley (Orchidaceae) in

- two contrasting habitat patches: forest vs. agricultural field. *Biological Conservation* **94**: 335-340.
- Poltz, K. y G. Zotz. 2011. Vascular epiphytes on isolated pasture trees along a rainfall gradient in the lowlands of Panama. *Biotropica* **43**: 165-172.
- Salazar-Chávez, G., J. Reyes, C. Brachet y J. Pérez. 2006. Orquídeas y otras Plantas Nativas de la Cañada Cuicatlán, Oaxaca, México. Fundación para la Reserva de la Biosfera Cuicatlán A.C., Instituto de Biología, UNAM, Comisión Federal de Electricidad y Sociedad Mexicana de Cactología A.C. México, D.F.
- Sillett, S. C., S. R. Gradstein y D. Griffin. 1995. Bryophyte diversity of *Ficus* tree crowns from cloud forest and pasture in Costa Rica. *Bryologist* **98**: 251-260.
- Soto-Arenas, M. A. y Salazar G. 2004. Orquídeas. Págs.: 271-295. En: García-Mendoza A. J., Ordóñez M. J. y Briones-Salas M. (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, D.F
- Soto-Arenas, M. A. 1996. México [tratamiento regional]. Págs: 53-58. En: IUCN/SSC Orchid Specialist Group. Orchids - status survey and conservation action plan. IUCN, Gland y Cambridge.
- Soto-Arenas, M. A. 1988. Updated list of the orchids of Mexico. *Orquidea (Mexico)* **11**: 273-276.
- ter Steege, H., y J. H. C. Cornelissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* **21**: 331-339.

- Tremblay, R. L., y J. D. Ackerman. 2001. Gene flow and effective population size in *Lepanthes* (Orchidaceae): a case for genetic drift. *Biological Journal of the Linnean Society* **72**: 47-62.
- 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.
- Werner, F. A. 2011. Reduced growth and survival of vascular epiphytes on isolated remnant trees in a recent tropical montane forest clear-cut. *Basic and Applied Ecology* **12**: 172-181.
- Werner, F. A. y S. R. Gradstein. 2008. Seedling establishment of vascular epiphytes on isolated and enclosed forest trees in an Andean landscape, Ecuador. *Biodiversity and Conservation* **17**: 3195-3207.
- Werner, F. A., J. Homeier y S. R. Gradstein. 2005. Diversity of vascular epiphytes on isolated trees in the mountain belt of southern Ecuador. *Ecotropica* **11**: 21-40.
- Williams-Linera, G., V. Sosa y T. Platas. 1995. The fate of epiphytic orchids after fragmentation of a Mexican cloud forest. *Selbyana* **16**: 36-40.
- Wolf, J. H. D. 2005. The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* **212**: 376-393.
- Wolf, J. H. D. y A. Flamenco. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. *Journal of Biogeography* **30**: 1689-1707.

Zimmerman, J. K., y I. C. Olmsted. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica* **24**: 402-407

Zotz, G. y J. L. Andrade. 2002. La ecología y la fisiología de las epifitas y las hemiepifitas. Págs: 271-296. En: Guariguata, M. y G. Catan (eds.) Ecología y conservación de bosques neotropicales. Editorial Libro Universitario Regional, Costa Rica.

Capítulo

1

**Análisis de la estructura del paisaje en las sierras Triqui-Mixteca
del estado de Oaxaca, México**

RESUMEN

Se examinó la configuración y composición de los fragmentos de vegetación en las Sierras Triqui-Mixteca del estado de Oaxaca. La composición se determinó por el número y extensión de los fragmentos y en la configuración se consideró el carácter espacial de los mismos, mediante índices de fragmentación con en el programa FRAGSTATS. El bosque de pino ocupa el 47.4% de la superficie total de la zona de estudio, mientras que, el bosque mesófilo de montaña el 19.6%. La vegetación remanente se distribuye en 5065 fragmentos, de los cuales 1345 corresponden a vegetación natural y 3720 a cultivos y pastizal inducido. La vegetación de la zona de estudio presentó un alto grado de división, los fragmentos de mayor extensión corresponden a bosque de pino. Se registró el área interior en 607 fragmentos, de los cuales 50 se encuentran en los fragmentos de bosque mesófilo de montaña. Los fragmentos de pino-encino presentaron menor aislamiento (35 m), mientras que las zonas urbanas y los fragmentos de pastizal inducido se encuentran dispersos (150 m), afectando la conectividad de la vegetación natural y la continuidad física del hábitat. La estructura del paisaje en el área de estudio está ligada a procesos de ocupación del territorio que generan relaciones negativas entre los componentes sociales, económicos y ambientales, que han ocasionado la expansión de los fragmentos de agricultura y pastizal inducido. La vegetación natural presenta un alto grado de división, particularmente el bosque mesófilo.

INTRODUCCIÓN

El paisaje es un área de características heterogéneas, compuesta por un conjunto de ecosistemas que interactúan entre sí, está integrado por áreas naturales y antrópicas que definen patrones espaciales y temporales como resultado de interacciones entre factores físicos, biológicos, sociales y económicos, con la configuración espacial y los procesos ecológicos (Forman y Godron, 1986; O'Neill *et al.*, 1988; Forman, 1995). La estructura del paisaje está conformada por tres elementos: matriz, corredores y fragmentos, la integración de estos elementos determina la dominancia, heterogeneidad y características de cada paisaje (Forman y Godron, 1986). Uno de los componentes de la estructura del paisaje es la heterogeneidad espacial, la cual está conformada por los tipos de vegetación, las geoformas y su distribución espacial (Wiens *et al.*, 1993). En ecología del paisaje estos componentes son denominados composición y configuración. La composición, representa el número, tipo y extensión de elementos. La configuración es de carácter espacial, considera el arreglo, posición y orientación de los elementos (McGarigal y McComb, 1995).

La alteración de la estructura del paisaje implica cambios en la composición y configuración del mismo (Fahrig y Merriam, 1994; Forman, 1995; McGarigal y Marks, 1995; Collinge y Forman, 1998; McGarigal y Cushman, 2002). Los cambios de uso de suelo por las actividades antrópicas son los factores con mayor impacto en la estructura del paisaje (Sala y Chapin, 2000). Se ha documentado que estas alteraciones afectan la diversidad en varias formas: reduce el área original del

hábitat, aumenta la densidad de borde e incrementa la distancia entre fragmentos, con el consecuente aislamiento de las poblaciones (Andrén, 1996).

La estructura del paisaje se puede caracterizar mediante la composición y configuración de los elementos, con la finalidad de lograr una mejor interpretación de los procesos ecológicos y dispersión de los organismos en el paisaje. McGarigal *et al.* (2005) establecen cinco componentes espaciales relacionados con la alteración de la estructura del paisaje: extensión, división, forma, aislamiento y conectividad. Para cada uno de estos componentes se han desarrollado distintos índices que cuantifican la composición y configuración de los elementos del paisaje, estos indicadores se han utilizado en distintos estudios ecológicos (Stadler, 1999; Aspinall y Pearson, 2000; Cushman y Wallin, 2000; Griffith *et al.*, 2000; Weinstoerffer y Girardin, 2000; Lausch y Herzog, 2002), en perturbaciones naturales (Moreira *et al.*, 2001; Hansen *et al.*, 2001; Hudak *et al.*, 2004) y para analizar los efectos de la deforestación (Fitzsimmons, 2003; Venema *et al.*, 2005).

En la zona de estudio la tasa de deforestación se ha incrementado a lo largo del tiempo (0.44% anual) en función de la intensificación de las actividades productivas de la región. En este sentido, las áreas rurales se caracterizan por presentar tasas altas de crecimiento demográfico, 18.7 nacimientos por cada mil habitantes, en el año 2005 el 52.9% de la población vivía en comunidades rurales y el 47.1% se concentraba en los centros urbanos (Anónimo, 2011), esta situación se refleja en un incremento en la demanda de tierras para la producción de

alimentos. Esto ejerce una presión sobre las áreas boscosas debido a los cambios de uso del suelo. Por lo tanto, se consideró que la matriz en la zona de estudio corresponde a las áreas transformadas, en la cual se encuentran inmersos fragmentos de vegetación remanente. La disposición espacial de los fragmentos permitirá diferenciar, desde el punto de vista estructural, cada uno de los tipos de vegetación en la zona de estudio. En este trabajo se analizó la configuración espacial de los fragmentos de vegetación, como marco de referencia para evaluar las características físicas de los fragmentos de vegetación en las Sierras Triqui-Mixteca, del estado de Oaxaca.

ÁREA DE ESTUDIO

La zona de estudio corresponde al área que ocupan las Sierras Triqui-Mixteca (STM), cuyos límites ya habían sido establecidos por la Conabio, cuando las designaron como una Región Terrestre Prioritaria (RTP), reconociéndola con el número 126. Según Arriaga *et al.* (2000), en la delimitación de esta RTP se consideraron los siguientes valores: medio por la diversidad ecosistémica y la integridad ecológica funcional, importante por los fenómenos naturales extraordinarios como la presencia de un bosque de liquidámbar, raro en la vertiente del Pacífico Mexicano, alto por su riqueza específica y presencia de endemismos. Además se tomó en cuenta que se localizan áreas con fragmentos de bosques de pino, de pino-encino y bosques mesófilos de montaña,

relativamente conservados. En su delimitación, el límite sur coincide con las curvas de nivel de 1000 a 1600 m y en la parte norte de 2200 a 2400 m (Arriaga *et al.*, 2000).

Las STM se localizan geográficamente en los meridianos 16° 31' 23" y 17° 35' 14" latitud norte y en los paralelos 97° 32' 21" a 98° 24' 29" longitud oeste, con una superficie de 3051 km² (Figura 1). Las STM se ubican al suroeste de la provincia fisiográfica Montañas y Valles del Occidente de Oaxaca, consisten en un sistema de sierras que convergen hacia el sur. En su constitución geológica destacan rocas ígneas intrusivas del tipo granito del Mesozoico y metamórficas del Precámbrico (Ortiz-Pérez *et al.*, 2004). Las unidades taxonómicas de suelo dominantes son litosoles, regosoles, cambisoles, leptosoles y andosoles en menor proporción.

La temperatura media anual es de 18°C (1990-2002). Los meses con la mayor temperatura registrada corresponden a abril y mayo, los meses con la menor temperatura son marzo y abril. La precipitación media anual es de 1800 mm (1990-2002), con una variación que va de 683 mm (1995) a 1690 mm (2000). De acuerdo con los datos de temperatura y precipitación, el tipo de clima dominante en la zona es templado subhúmedo, C(w₂), con un cociente de precipitación anual – temperatura media anual de 55 mm, con lluvias en verano y estación seca en invierno (García, 2004). Los tipos de vegetación de acuerdo con la clasificación de Rzedowski (1978), son los bosques de coníferas, bosque de *Quercus* y bosque mesófilo de montaña.

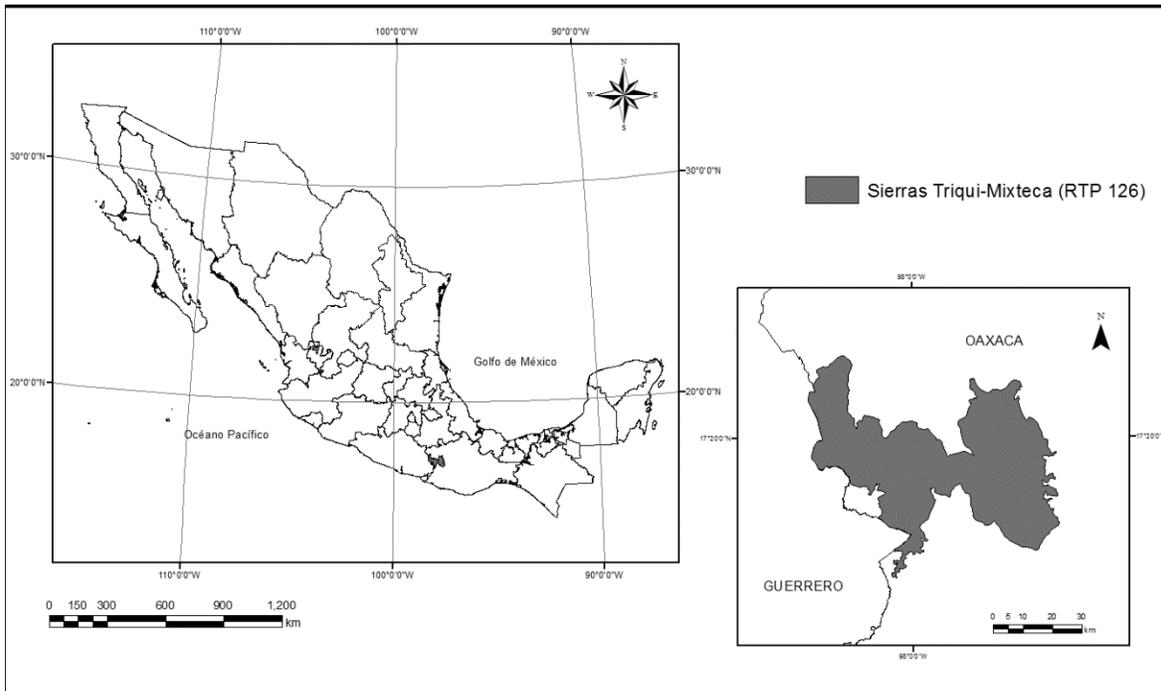


Figura 1. Localización de las Sierras Triqui-Mixteca en el estado de Oaxaca.

MÉTODO

Estructura del paisaje

Los tipos de vegetación y uso de suelo se delimitaron con base en la interpretación visual de una imagen satelital de alta resolución disponible en Google Earth (2009; <http://earth.google.com>) y recorridos de campo para confirmar lo detectado en la imagen.

Para cuantificar la estructura del paisaje se consideró la extensión, la división, la forma y el aislamiento de los fragmentos. Debido a la diversidad de métricas disponibles, la intención es proponer un conjunto de índices

parsimoniosos que proporcionen información sobre la composición y configuración espacial de los fragmentos en la zona de estudio (McGarigal *et al.*, 2005; Cushman *et al.*, 2008). Se utilizaron los índices a nivel de clase, definidos para un conjunto de fragmentos del mismo tipo de vegetación y uso de suelo. El análisis se realizó con el programa FRAGSTATS: *Spatial Pattern Analysis for Categorical Maps*, desarrollado para trabajar en ArcGIS (McGarigal *et al.*, 2002). Los índices utilizados se describen a continuación:

1. Extensión. Representa la cobertura total del área del hábitat en el paisaje y es una medida simple de la composición del paisaje, representada por los siguientes índices:

Área de clase: mide en términos relativos el área de cada clase en el paisaje.

$$AC = \sum_{j=1}^a a_{ij} \left(\frac{1}{10000} \right)$$

Donde:

AC = Área de clase

a_{ij} = área (m²) del fragmento ij .

Porcentaje de paisaje: Cuantifica la abundancia proporcional de cada clase en la zona de estudio. Se aproxima a cero cuando el tipo de vegetación correspondiente es más escaso. Es igual a 100 cuando la zona de estudio se compone de un solo tipo de vegetación o de un fragmento continuo.

$$PP = Pi = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}}{A} (100)$$

Donde:

PP = Porcentaje de paisaje

A = área total de la zona de estudio (m^2)

Pi = proporción del área total ocupada por el i th fragmento

a_{ij} = área (m^2) del j th fragmento

Índice del fragmento más grande: el índice del fragmento más grande a nivel de clase, cuantifica el porcentaje del área total del paisaje compuesto por el fragmento de mayor tamaño. Es una medida de dominancia.

$$IFG \frac{\max_{j=1}^n (a_{ij})}{A} (100)$$

Donde:

a_{ij} = área (m^2) del fragmento ij

A = área total del paisaje (m^2)

2. División del hábitat. Explica el grado de división. No tiene relación con el tamaño, la forma y la distribución espacial de los fragmentos. Debido a que estos últimos son por lo general atributos afectados por la división. La división del hábitat fue cuantificada mediante el siguiente índice:

Número de fragmentos: permite identificar el grado de fragmentación de un tipo de vegetación particular (McGarigal *et al.* 2005).

$$Nf = ni$$

Donde:

Nf = Número de fragmentos

ni = número de fragmentos en el paisaje por tipo de vegetación (clase) i .

3. Geometría del fragmento: explica el carácter espacial de los fragmentos, teniendo en cuenta múltiples aspectos de su geometría. Se reconocen diversos índices que cuantifican esta característica. Los índices utilizados fueron los siguientes:

Forma: este índice evalúa la complejidad de la forma de un fragmento comparándolo con un fragmento circular de la misma superficie. Considera valores cercanos a uno para las formas con perímetros simples tales como cuadrados y se incrementa cuando las formas son complejas (McGarigal *et al.* 2005).

$$Fo = \frac{2 \ln(0.25 p_{ij})}{\ln a_{ij}}$$

Donde:

p_{ij} = perímetro (m) del fragmento ij .

a_{ij} = área (m²) del fragmento ij .

Índice de área interior: se define como el área dentro de un fragmento a cierta distancia especificada del borde. Este índice integra varios aspectos de la geometría de los fragmentos relacionados con la fragmentación del hábitat. El

cálculo del área interior considera el tamaño del fragmento, la complejidad de su forma y la densidad de borde. Se determinó el área interior de los fragmentos de los tipos de vegetación en el paisaje, considerando que el área de influencia del borde es de 60 m/ha.

$$AI = a_{ij}^c \left(\frac{1}{100} \right)$$

Donde:

a_{ij}^c = área interior (m^2) del fragmento ij basado en una distancia de borde especificada (m).

4. Aislamiento: el aislamiento se refiere a la distancia que existe entre los fragmentos y el tipo de matriz que los separa, cuantificado desde el contexto espacial de los fragmentos. El aislamiento se mide por el grado de contraste (magnitud de las diferencias en uno o más atributos entre los tipos de fragmentos adyacentes) entre el fragmento focal y los vecinos. Los índices utilizados son los siguientes:

Distancia media al vecino más cercano: evalúa la distancia media que existe al fragmento más cercano de la misma clase, basado en la distancia más corta de borde a borde (McGarigal *et al.*, 2005).

$$DM = \frac{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n h_{ij}}{N}$$

Donde:

DM = fragmento vecino más próximo.

h_{ijs} = Distancia (m) entre el fragmento ijs e ij , medida de borde a borde.

N = Número total de fragmentos que tienen vecinos más cercanos.

Índice de proximidad: se aproxima a cero cuando el fragmento focal no tiene fragmentos vecinos del mismo tipo dentro de un radio de búsqueda especificado. El valor se incrementa cuando se aproxima a fragmentos vecinos del mismo tipo.

$$IPROX = \sum_{g=1}^n \frac{a_{ijg}}{h_{ijg}^2}$$

Donde:

a_{ijs} = área (m²) del fragmento ijs en un radio especificado (m) del fragmento ij .

h_{ijs} = Distancia (m) entre el fragmento ijs e ij , medida de borde a borde.

RESULTADOS

División de las coberturas

El área de estudio cubre una superficie aproximada de 296 181 ha, que incluye ocho tipos de coberturas distribuidas en 5065 fragmentos, de los cuales 1345 corresponden a vegetación natural y 3720 son áreas transformadas (Figura 2).

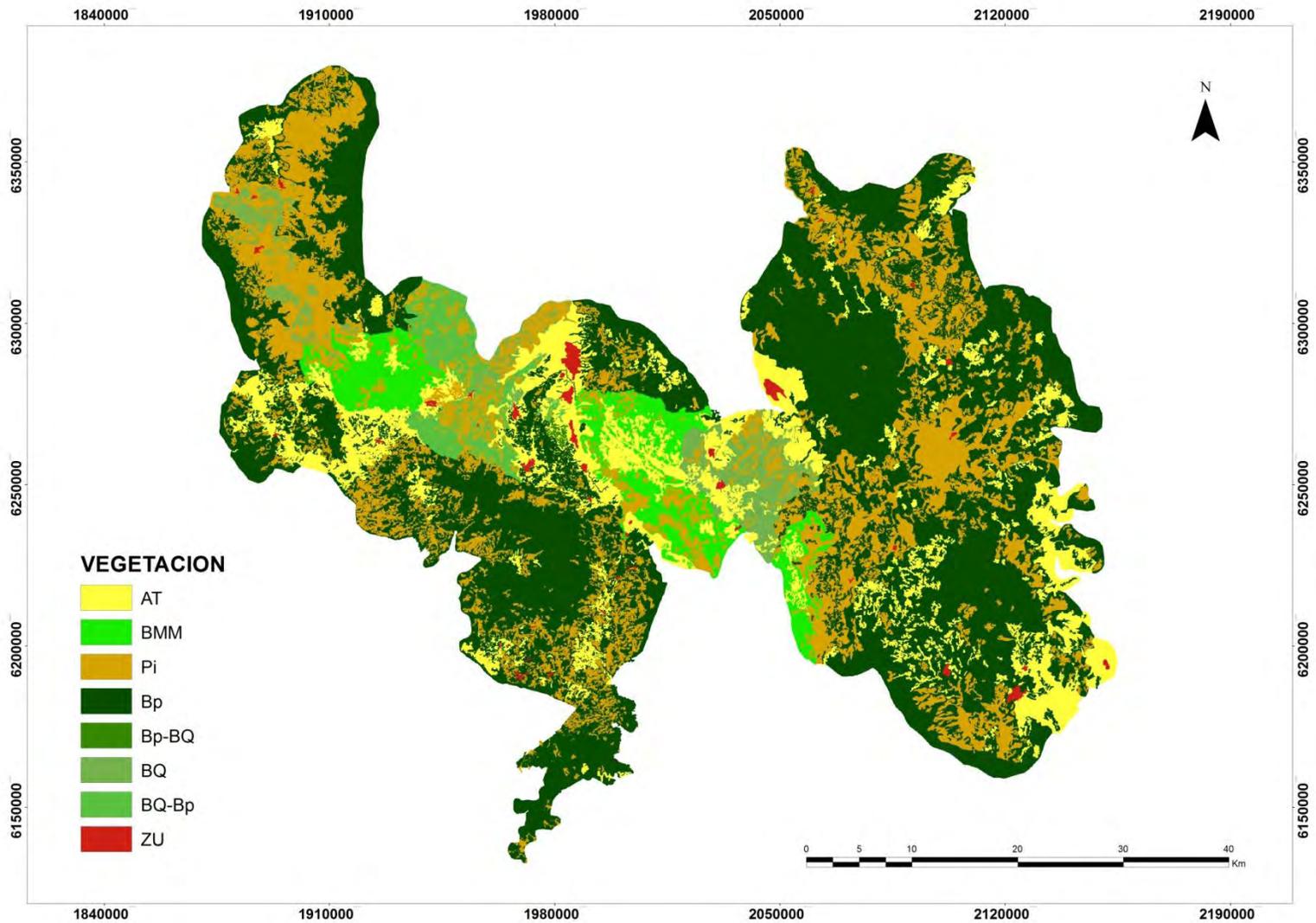


Figura 2. Distribución de los tipos de vegetación y uso de suelo en las Sierras Triqui-Mixteca del estado de Oaxaca. Bp = bosque de pino, BQ = bosque de encino, BMM = bosque mesófilo de montaña; Bp-BQ = Bosque de pino-encino, BQ-Bp = bosque de encino-pino, AT = agricultura de temporal, Pi = pastizal inducido, ZU = zona urbana.

Composición

Las coberturas con mayor número de fragmentos corresponden a cultivos (3065) y bosques de pino (684). De acuerdo con el porcentaje de clase en el paisaje (PP) y área de clase (AC) el bosque de pino ocupa el 47.4% (140626 ha) de la superficie total de la zona de estudio, el bosque mesófilo de montaña 19.6% (28,540 ha) y el bosque de encino 4.6% (13654 ha), rodeados por pastizal inducido (63240 ha) y agricultura de temporal (39191 ha). Los resultados del índice del fragmento más grande (IFG) indican que el bosque de pino (15.1 %), el bosque mesófilo de montaña (4.8%) y el pastizal inducido (4.1%), tienen los fragmentos de mayor extensión (Cuadro 2).

Cuadro 2. Superficie y división de los tipos de vegetación y uso de suelo en las Sierras Triqui-Mixteca.

Clases	AC(ha)	Nf	PP %	IFG %
Bp	176270	684	47.4	15.2
BQ	17189	428	4.6	4.2
BMM	36111	169	9.6	2.6
Bp-BQ	123	31	0.04	0.2
BQ-Bp	10594	33	2.9	2.3
AT	45302	3065	13.2	4.8
Pi	69344	606	21.3	2.7
ZU	2469	49	0.7	0.0
Total	357402	5065		

Bp = bosque de pino, BQ = bosque de encino, BMM = bosque mesófilo de montaña; Bp-BQ = Bosque de pino-encino, BQ-Bp = bosque de encino-pino, AT = agricultura de temporal, Pi = pastizal inducido, ZU = zona urbana. AC = Área de clase, Nf = número de fragmentos, PP = porcentaje de paisaje, IFG = Índice del fragmento más grande.

Configuración

De acuerdo con el índice de proximidad media (IPROX), el bosque de pino, bosque mesófilo de montaña y agricultura de temporal, presentan los valores más altos, lo que indica que en un radio de 1000 m, los fragmentos que constituyen estas clases tienen mayor vecindad o contigüidad. Los valores más bajos de IPROX, se observaron en los fragmentos de bosque de encino, pastizal inducido y las zonas agrícolas, con mayor grado de aislamiento. El menor aislamiento promedio (DM) corresponde a fragmentos del bosque de encino-pino (35 m), seguido por el bosque de pino (45 m) y el bosque mesófilo de montaña con una distancia de 47 m. Las clases con mayor aislamiento pertenecen a las zonas urbanas (2,472 m) y a la agricultura de temporal (150 m) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Aislamiento de los fragmentos de vegetación y uso de suelo en las Sierras Triqui-Mixteca.

Clases	Índice de proximidad (%)	Distancia euclidiana promedio al vecino más cercano (m)
Bp	50	44.8
BQ	13	74.3
BMM	15	149.7
Bp-BQ	32	247.0
BQ-Bp	63	93.2
AT	10	47.5
Pi	38	35.3
ZU	57	71.3

FORMA

Los valores más altos del índice medio de la forma (Fo) se registraron en el bosque de encino-pino y bosque de encino, es decir, el carácter geométrico de los fragmentos de estos tipos de vegetación, refleja una forma compleja e irregular, mientras que los más bajos se observaron en los fragmentos de bosque mesófilo de montaña. En la zona de estudio se registraron 644 fragmentos (12%) con hábitat interior, de los cuales el bosque de encino-pino y bosque de pino, contienen la mayor superficie y la menor en el bosque de encino y mesófilo de montaña (Cuadro 4).

Cuadro 4. Geometría de los fragmentos de vegetación y uso de suelo en las Sierras Triqui-Mixteca.

Clases	Índice de forma	Área interior (ha)
Bp	1.1	193.1
BQ	1.1	17.7
BMM	1.1	58.0
Bp-BQ	1.1	41.5
BQ-Bp	1.1	27.0

DISCUSIÓN

Al considerar la superficie total de la zona de estudio con respecto al tamaño y número de los fragmentos, ésta se encuentra dominada por fragmentos de agricultura de temporal y pastizal inducido, con superficies mayores a una hectárea, lo cual podría indicar que estos bosques se encuentran sometidos a un fuerte proceso de fragmentación. Según González-Espinosa *et al.* (1991), Thomlinson *et al.* (1996) y Sarmiento (1997), en los bosques de las regiones tropicales gran parte de la cubierta forestal ha sido transformada en zonas de cultivo y pastizal, formando una combinación de áreas agrícolas con bosques secundarios y remanentes de vegetación primaria.

Los ecosistemas más afectados son el bosque mesófilo de montaña y el bosque de pino. Resultados similares obtuvieron Williams-Linera (1993) y Williams-Linera *et al.* (2002), quienes señalan que en estos ecosistemas el patrón de los fragmentos es un mosaico con una matriz de cultivos y potreros con árboles aislados. Según Aldrich *et al.* (2000), los bosques de niebla presentan la tasa de deforestación más alta entre los bosques tropicales. En México, se estima que más del 50% de los bosques mesófilos de montaña, han desaparecido (Challenger, 1998). La mayoría de los bosques existentes son remanentes fragmentados de los bosques originales (Gentry, 1995; Aldrich *et al.*, 1997). Estos factores podrían explicar el alto grado de división en los bosques mesófilos de montaña de la zona de estudio.

En la zona de estudio, el bosque de pino y mesófilo de montaña presentaron menor aislamiento. Según Williams-Linera *et al.* (2002), los fragmentos de bosque que se encuentran relativamente más alejados de las zonas urbanas aumentan su conectividad. En otros bosques se ha descrito que la conectividad espacial entre la vegetación natural disminuye exponencialmente con el incremento de los fragmentos dedicados a las actividades antrópicas (Gustafson y Parker, 1992). Hargis *et al.* (1998) señalan que el grado de agregación espacial como medida de conexión entre fragmentos de una misma clase no es sensible a los patrones espaciales en presencia de fragmentos muy dispersos.

Los fragmentos de mayor tamaño presentan formas complejas debido al aumento de su perímetro, con un área compacta en su centro, mientras que otros, con forma alargada y con perímetro irregular presentan un área interior de bosque diferente con respecto al borde. El área interior de los fragmentos de bosque mesófilo de montaña presentó valores bajos, debido a que la influencia de los fragmentos de origen antrópico, podría incrementar la densidad de borde. Según Harper *et al.* (2005) los fragmentos de vegetación de menor superficie y formas irregulares, tienen valores más altos de densidad de borde, comparados con los parches de mayor extensión y formas regulares. La alteración en la densidad de los bordes y la complejidad de las formas de las coberturas vegetales, con formas asimétricas, presentan importantes implicaciones ecológicas que podrían afectar negativamente la diversidad y dinámica de los ecosistemas (Etter, 1991).

CONCLUSIONES

La transformación de las áreas de vegetación en la zona de estudio, se relacionan con el espacio geográfico que ocupan y la intensidad del cambio de uso del suelo. En este sentido, la estructura del paisaje está ligada a los cambios de uso del suelo, que generan relaciones negativas entre los componentes sociales, económicos y ambientales, que han ocasionado un aumento en los fragmentos de agricultura y pastizal inducido, así como la reducción de los fragmentos del bosque de pino y mesófilo de montaña, con formas irregulares, menor superficie de área interior, expuestos a los efectos de borde.

LITERATURA CITADA

- Andrén, H. 1996. Population responses to habitat fragmentation: statistical power and the random sample hypothesis. *Oikos* **76**:235-242.
- Aldrich, M., P. Bubb, S. Hostettler y H. Van de Wiel. 2000. Bosques nublados tropicales montanos. Tiempo para la acción. WWF International/IUCN The World Conservation Union. Cambridge. 28 p.
- Aldrich, M., C. Billington, M. Edwards y R. Laidlaw. 1997. Tropical Montane Cloud Forests: An Urgent Priority for Conservation. WCMC Biodiversity Bulletin no. 2. World Conservation Monitoring Centre, Cambridge.
- Anónimo. 2011. Planes de desarrollo de Oaxaca 2011-2016. Región Mixteca. Primera edición. Oaxaca.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. Regiones Terrestres Prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F.
- Aspinall, R. y D. Pearson. 2000. Integrated geographical assessment of environmental condition in water catchments: linking landscape ecology, environmental modeling and GIS. *Journal of Environmental Management* **59**: 299-319.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento

- y uso de la Biodiversidad. Universidad Nacional Autónoma de México. Agrupación Sierra Madre, S. C. México, D. F. 847 p.
- Collinge, S. K. y R. T. T. Forman. 1998. A conceptual model of a land conversion processes: Predictions and evidence from a microlandscape experiment with grassland insects. *Oikos* **82**: 66-84.
- Cushman, S. A., K. McGarigal y M. C. Neel. 2008. Parsimony in landscape metrics: Strength, universality, and consistency. *Ecological Indicators* **8**: 691-703.
- Cushman, S. A. y D. O. Wallin. 2000. Rate and patterns of landscape change in the central Sikhote-alin Mountains, Russian Far East. *Landscape Ecology* **15**: 643-559.
- Etter, A., 1991. Introducción a la Ecología del Paisaje. Un marco de integración para los levantamientos rurales. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Colombia.
- Fahrig, L. y G. Merriam. 1994. Conservation of Fragmented Populations. *Conservation Biology* **8**: 50-59.
- Fitzsimmons, M. 2003. Effects of deforestation and reforestation on landscape spatial structure in boreal Saskatchewan, Canada. *Forest Ecology and Management* **174**: 577-592.
- Forman, R. T., 1995. Land mosaics. The ecology and landscapes and regions. Cambridge University Press, New York.
- Forman, R. T. T. y M. Godron. 1986. Landscape Ecology. John Wiley and Sons, New York.

- García, E., 2004. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forest. Págs.: 146-190. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (eds.). Seasonally Dry Tropical Forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- González-Espinosa, M., P. F. Quintana-Asencio, R. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forest in the highlands Chiapas, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**: 351-360.
- Griffith, J. A., E. A. Martinko y K. P. Price. 2000. Landscape structure analysis of Kansas at three scales. *Landscape and Urban Planning* **52**: 45-61.
- Gustafson, E. J. y G. R. Parker. 1992. Relationship between landcover proportion and indices of landscape spatial pattern. *Landscape Ecology* **7**: 101-10.
- Hansen, M. J., S. E. Franklin, C. G., Woudsma y M. Peterson. 2001. Caribou habitat mapping and fragmentation analysis using Landsat MSS, TM, and GIS data in the North Columbia, Canada. *Remote Sensing of Environment* **77**: 50-65.
- Hargis, C. D. J. A. Bissonte y J. L. David. 1998. The behavior of landscape metric commonly used in the study of habitat fragmentation. *Landscape Ecology* **13**:167-186.
- Harper, K. A., S. E. Macdonald, P. J. Burton, J. Q. Chen, K. D. Brososke, S. C. Saunders, E. S. Euskirchen, D. Roberts, M. S. Jaiteh y P. A. Esseen. 2005.

- Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* **19**:768-782.
- Hudak, A. T., D. H. K. Fairbanks y B. H. Brockett. 2004. Trends in fire patterns in a southern African savanna under alternative land use practices. *Agriculture, Ecosystem, Environment* **101**: 307-325.
- Lausch A. y F. Herzog. 2002. Applicability of landscape metrics for the monitoring of landscape change: issues of scale, resolution and interpretability. *Ecological Indicators* **2**: 3-15.
- McGarigal, K. y W. C. McComb. 1995. Relationship between landscape structure and breeding birds in the Oregon Coast Range. *Ecological Monographs* **65**: 235-260.
- McGarigal, K. y B. Marks, 1995. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-351. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- McGarigal, K., S. A. Cushman, M. C. Neel y E. Ene. 2002. FRAGSTATS v3: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Disponible en: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- McGarigal, K. y S. A. Cushman. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* **12**: 335-345.

- McGarigal, K., S. Cushman y C. Regan. 2005. Quantifying terrestrial habitat loss and fragmentation: a protocol. USDA. Rocky Mountain Region.
- Moreira, F., P. G. Ferreira, F. C. Rego y S. Bunting. 2001. Landscape change and breeding bird assemblages in northwestern Portugal: the role of fire. *Landscape Ecology* **16**: 175-187.
- O'Neill, R. V., J. R. Krummel, R. H. Gardner, G. Sugihara, B. Jackson, D. L. Deangelis, B. T. Milne, M. G. Turner, B. Zygmunt, S. W. Christensen, V. H. Dale y R. L. Graham, 1988. Indices of landscape pattern. *Landscape Ecology* **1**:153-162.
- Ortiz-Pérez, M. A., J. R. Hernández Santana y J. M. Figueroa Mah-Eng. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. Págs: 43-54. En: García-Mendoza, A. J., M. J. Ordoñez y 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, México D. F.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D. F.
- Sala, O. E. y F. S. Chapin. 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**: 1770-1774.
- Sarmiento, F. O. 1997. Arrested succession in pastures hinders regeneration of Tropicandean forests and shreds mountain landscapes. *Conservation* **4**: 14-23.
- Stadler, P. F. 1999. Fitness landscapes arising from the sequence-structure maps of biopolymers. *Journal of Molecular Structure (Theochem)* **463**: 7-19.

- Thomlinson, J.R., M. I. Serrano, T. M. López, T. M. Aide y J. K. Zimmerman. 1996. Land-use dynamics in a post-agricultural Puerto Rican landscape (1936–1988). *Biotropica* **28**: 525-536.
- Venema, H. D., P. H. Calamai y P. Fieguth. 2005. Forest structure optimization using evolutionary programming and landscape ecology metrics. *European Journal of Operational Research* **164**:423-439.
- Wiens, J., N. Stenseth y B. Van-Horne. 1993. Ecological Mechanisms and Landscape Ecology. *Oikos* **66**:369-380.
- Weinstoerffer, J. y P. Girardin. 2000. Assessment of the contribution of land use pattern and intensity to landscape quality: use of a landscape indicator. *Ecological Modelling* **130**: 95-109.
- Williams-Linera, G. 1993. Vegetación de bordes de un bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* **41**: 443-453.
- Williams-Linera, G., R. H. Manson y E. Insunza. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso de suelo en la región de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* **8**: 69-85.

**Estructura y caracterización de la vegetación en el gradiente
borde-interior de un bosque mesófilo de montaña del sur de
México**

RESUMEN

La composición florística, diversidad y estructura de la vegetación leñosa fue comparada en el borde e interior de diez fragmentos de un bosque mesófilo de montaña localizados en dos comunidades del estado de Oaxaca: San Andrés Chicahuaxtla (SAC) y San Martín Peras (SMP). La mayor riqueza y abundancia de especies se registró en los bordes de los fragmentos de San Andrés Chicahuaxtla con 42 especies. Se observaron diferencias significativas en la riqueza de especies leñosas entre el interior y el borde de los fragmentos en SAC ($F = 2.08$; $p = 0.15$) y SMP ($F = 0.28$; $p = 0.62$). No se observaron diferencias significativas en la diversidad beta entre el borde y el interior de los fragmentos ($H = 4.48$; $p = 0.49$). La especie con mayor valor de importancia tanto en el borde como al interior de los fragmentos fue *Quercus laurina*. Las clases diamétricas con mayor número de individuos fueron las de 1.5 a 5 cm y 5.1 a 10 cm. La primera clase de altura (individuos ≤ 4 m) presentó el mayor número de individuos y disminuyó hacia las clases de alturas mayores, tanto en el borde como al interior de los fragmentos, esto sugiere que en la zona de estudio las perturbaciones son recientes y favorecen el establecimiento de especies sucesionalmente tempranas. La composición florística a lo largo de los fragmentos cambia hacia el interior del bosque remanente y tiende a estar constituida por especies tolerantes a la sombra, persistentes en el caso de las especies arbóreas y especies pioneras en la zona de borde.

INTRODUCCIÓN

La deforestación y la fragmentación del hábitat, están consideradas como las principales causas de la pérdida de biodiversidad en el nivel mundial (Sala *et al.*, 2000; Foley *et al.*, 2005). La fragmentación produce parches de vegetación remanente rodeados por una matriz de diferente tipo de vegetación o uso de suelo (Saunders *et al.*, 1991). En los fragmentos remanentes el microclima (intensidad de la luz, humedad relativa, temperatura del aire) y los factores del suelo (acumulación de materia orgánica, disponibilidad de nutrientes, humedad y temperatura) difieren a cortas distancias (Laurance, 1991). En el límite de los bordes se incrementa la radiación solar y la temperatura, disminuye la humedad relativa y aumenta la velocidad del viento (Camargo y Kapos, 1995; Laurance *et al.*, 1997).

Las alteraciones microclimáticas modifican la estructura, diversidad y composición florística de los fragmentos remanentes, tanto en el borde como al interior de los mismos (Saunders *et al.*, 1991; Malcolm, 1994; Jose *et al.*, 1996; Turner *et al.*, 1996; Dirzo, 2001; Benítez-Malvido y Martínez-Ramos, 2003; Harper *et al.*, 2005). La vegetación asociada a los bordes presenta distintas características en respuesta a los efectos de borde, sus semillas germinan estimuladas por las condiciones de alta iluminación o mayor temperatura presente en los bordes y tienen altas tasas de crecimiento en comparación con las del interior de los fragmentos (Williams-Linera, 1993; Aide y Cavelier, 1994).

Los estudios sobre los cambios de vegetación a lo largo de gradientes del borde al interior de los fragmentos son comunes en los bosques tropicales (Palik y Murphy, 1990; Matlack, 1994; Camargo y Kapos, 1995; Viana *et al.*, 1997; Benítez-Malvido, 1998; Williams-Linera *et al.*, 1998; Didham y Lawton, 1999), mientras que, los estudios realizados en los bosques montanos son escasos (Williams-Linera, 1993; Gehlhausen *et al.*, 2000; Oosterhoorn y Kapelle, 2000; Santiago-Pérez *et al.*, 2009). En estos estudios se observó que los efectos de borde se manifiestan con una reducción en la altura del dosel del interior hacia el borde y un aumento en la riqueza de especies en los bordes.

Los efectos de borde y su influencia en la composición y estructura de la vegetación de los bosques mesófilos de montaña (BMM) del sur de México han sido poco estudiados. En este trabajo se analizaron las diferencias en la estructura y composición de especies en el borde y el interior de fragmentos de BMM, en dos regiones geográficas localizadas al sur de México, para contestar las siguientes preguntas: ¿cómo cambia la estructura, composición y diversidad de especies en el borde e interior de los fragmentos? y ¿qué especies de plantas se mantienen en los bordes y cuáles al interior de los fragmentos?

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en dos localidades del estado de Oaxaca, ubicadas en la Región Terrestre Prioritaria 126 (RTP), denominada por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) Sierras Triqui-Mixteca. Hacia el oeste de las sierras se localizan cinco fragmentos de bosque mesófilo de montaña, en el distrito de Juxtlahuaca, municipio de San Martín Peras (SMP) ($17^{\circ}17'42''$ N y $98^{\circ}10'16''$ W) (Figura 1). Este bosque se distribuye en un intervalo altitudinal de 2480 a 2830 m. El clima según Köppen, modificado por García (2004) es templado húmedo y subhúmedo, C(m) y C(w₂), respectivamente, con temperatura media anual de 18°C (1990-2002) y precipitación media anual de 1800 mm (1990-2002). Colinda al norte con fragmentos de bosque de pino y encino-pino. Los otros cinco fragmentos de bosque mesófilo de montaña se localizan al sureste de las sierras Triqui-Mixteca, en la comunidad de San Andrés Chicahuaxtla (SAC) ($17^{\circ}09'40''$ N y $97^{\circ}49'52''$ W) (Figura 1), en altitudes de 2290 a 2730 m. Los climas en esta localidad son templado húmedo C(m) y semicálido húmedo (A)C(m). El primero con temperatura media anual de 18°C (1990-2002) y precipitación media anual de 1800 mm (1990-2002). El segundo con temperatura media anual de 22°C (1990-2002) y precipitación media anual de 1200 mm (1990-2002). Estos fragmentos colindan con la selva mediana subcaducifolia en su límite altitudinal inferior (1300 m).

MÉTODO

Muestreo de vegetación

Con base en fotografías aéreas escala 1:75 000 y recorridos de campo, en cada una de las zonas de estudio (SAC y SMP), se delimitaron cinco fragmentos de BMM. En cada fragmento se trazaron dos transectos de 50 x 2 m, uno en el borde (100 m²) y otro al interior del mismo (100 m²), diez transectos en cada localidad. En el muestreo de la vegetación se identificaron las plantas leñosas (árboles y arbustos) enraizadas dentro de cada línea, con un diámetro a la altura del pecho \geq 1 cm (DAP, aproximadamente a 1.4 m del suelo); también se incluyeron los arbustos, cuyo diámetro se midió en la base del tronco. En cada transecto se registró la altura, el DAP de los individuos arbóreos y el diámetro de los arbustivos, la especie correspondiente, la altitud, pendiente y exposición de ladera. Las especies que no fueron reconocidas en campo, se recolectaron y herborizaron para su posterior determinación taxonómica. Todos los ejemplares fueron cotejados en las colecciones de FEZA y MEXU y depositados en el primer herbario. En cada transecto se registró el número de familias, géneros, especies e individuos, con la finalidad de caracterizar la composición y diversidad de especies. En este estudio se trabajó con especies leñosas considerando que éstas condicionan el microclima al interior del bosque y determinan otras interacciones biológicas (Kadmon y Pulliam, 1993; Kellman *et al.*, 1996).

Análisis de los datos

Se evaluó la diversidad alfa tanto en el borde como en el interior de los fragmentos, mediante los números efectivos q , con valores de N_0 , N_1 y N_2 (Hill, 1973; Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011). La diversidad de orden cero (N_0 ; riqueza de especies), se calculó con el estimador no paramétrico ACE (*Abundance-based coverage estimator*, Chao y Lee, 1992). En la diversidad de orden uno (N_1), se utilizó el exponencial del índice de Shannon, propuesto para los casos donde no se tiene un conocimiento completo de la comunidad (*Bias-corrected Shannon diversity estimator*, Chao y Shen, 2003). La diversidad de orden dos (N_2), con el inverso del índice de Simpson y se cuantificó con el estimador MUV (*Minimum variance unbiased estimator*, Chao y Shen, 2010). Se consideró que N_1 es el número de especies abundantes y N_2 muy abundantes en la muestra (Ludwig y Reynolds, 1988). Estos estimadores fueron calculados con el programa SPADE (*Species Prediction and Diversity Estimation*, Chao y Shen, 2010). Este método a diferencia de los índices de diversidad, permite comparar objetivamente la diversidad de especies entre comunidades. La riqueza de especies entre el borde y el interior de los fragmentos de ambas localidades, fue comparada mediante un análisis de Kruskal-Wallis. Se utilizó la prueba de Shapiro-Wiks para determinar la normalidad de los datos.

Se evaluó la diversidad beta entre el borde y el interior de los fragmentos de ambas localidades, mediante la similitud florística con el índice de Jaccard. De

acuerdo con Colwell y Coddington (1994), la complementariedad se analizó mediante la siguiente ecuación:

$$C = \frac{S_j + S_k - 2V_{jk}}{S_j + S_k - V_{jk}} \times 100$$

Donde: S_j y S_k son el número de especies registradas en las localidades j y k y V_{jk} es el número de especies compartidas entre ambas localidades. La complementariedad (C) fluctúa entre 0% (cuando el inventario de especies de las dos localidades es idéntico) y 100% (cuando es totalmente diferente). Las diferencias en los valores de disimilitud obtenidos se establecieron mediante una prueba de Kruskal-Wallis, con el programa *Paleontological Statistics* (PAST por sus siglas en inglés) (Hammer *et al.*, 2001).

El valor de importancia de las especies se calculó mediante la sumatoria de la densidad relativa, la frecuencia relativa y la dominancia relativa, esta última se determinó con base en el área basal de cada especie (Mueller-Dombois y Ellenberg, 2002). La estructura horizontal de la vegetación se estudió mediante la distribución de frecuencias agrupadas por clases diamétricas, con cinco categorías: 1.5 a 5 cm, 5.1 a 10 cm, 10.1 a 30 cm, 30.1 a 60 cm y ≥ 60.1 cm (Oosterhoorn y Kapelle, 2000). En ambas localidades se caracterizó la estructura vertical de la vegetación del borde y el interior de los fragmentos, estableciendo cinco estratos de altura de los individuos: estrato I, individuos con altura ≤ 4 m; estrato II, 4.1 a 8 m; estrato III, 8.1 a 16 m; estrato IV, 16.1 a 20 m y estrato V \geq

20.1 m de altura. Se realizó un histograma de frecuencias de alturas y los diámetros para todos los individuos censados.

RESULTADOS

Composición florística y riqueza de especies

En los diez fragmentos analizados se registraron 84 especies, correspondientes a 55 géneros y 39 familias (Apéndice 1). Las familias con mayor riqueza de especies fueron Asteraceae (ocho especies), Melastomataceae (siete), Rubiaceae (seis) y Onagraceae (cinco).

En los bordes de los fragmentos de SAC la riqueza de especies fue de 42 y 418 individuos. La diversidad estimada registró que 19 especies (N1) son abundantes y 12 (N2) muy abundantes. Al interior de los fragmentos de SAC se inventariaron 38 especies y 279 individuos, donde 22 especies corresponden a N1 y 15 a N2. En los bordes de los fragmentos de SMP se registraron 32 especies y 214 individuos, mientras que, la diversidad estimada de N1 y N2, fue de 22 y 20 especies, respectivamente. Al interior de los fragmentos de la misma localidad se registraron 21 especies y 180 individuos, con una diversidad estimada de 13 (N1) y 11 (N2) especies (Cuadro 1).

Se observaron diferencias significativas en la riqueza de especies de plantas leñosas entre el interior y borde de los fragmentos de BMM en SAC ($F = 7.87$; $p < 0.001$) y SMP ($F = 2.97$; $p < 0.01$). No se observaron diferencias significativas en el recambio de especies entre el borde y el interior de los

fragmentos de SAC y SAP ($H = 4.48$; $p = 0.49$). La complementariedad entre el borde y el interior de los fragmentos en SAC fue del 41% y en SMP del 45%. El recambio de especies promedio entre localidades fue de 0.27 ± 0.04 . La disimilitud entre el borde e interior de los fragmentos de SAC y SMP indican un bajo recambio de especies (Cuadro 2).

Del total de las especies inventariadas en este estudio en ambas localidades, 18 especies (diez árboles y ocho arbustos) estuvieron presentes sólo en el interior de los fragmentos de SAC y 16 especies en los bordes (ocho árboles y el mismo número de arbustos) (Cuadro 3). En SMP se registraron cinco especies presentes sólo en el interior de los fragmentos (tres árboles y dos arbustos) y 13 en los bordes (nueve arbustos y cuatro árboles) (Cuadro 4).

Análisis de la abundancia de especies

Las especies con mayor valor de importancia al interior de los fragmentos en SAC fueron *Quercus laurina* (33), *Oreopanax xalapensis* (9.7), *Trichilia havanensis* (8.7) y *Symplocos sousae* (3.6). En el borde se registró a *Quercus laurina* (35.1), *Cleyera integrifolia* (6.8), *Symplocos sousae* (3.1) y *Clethra mexicana* (3), como las especies con mayor valor de importancia (Cuadro 5). En el interior de los fragmentos de SMP, las especies con mayor valor de importancia fueron *Quercus laurina* (24.8), *Conostegia xalapensis* (8.7), *Oreopanax xalapensis* (7.3) y *Cleyera integrifolia* (6.4); en el borde fueron *Quercus laurina* (18.6), *Clethra kenoyeri* (10.3) y *Buddleja cordata* (9.3) (Cuadro 6).

Estructuras diamétricas

Los valores promedio (\pm E.E.) del DAP en los árboles y del diámetro en la base de los arbustos en el interior de los fragmentos de SAC fue de $148.2 \pm 75.2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, en la vegetación del borde fue de $176.9 \pm 32 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. En el interior de los fragmentos de SMP fue de $251.6 \pm 35 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ y en el borde de $94.7 \pm 55.7 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$.

En la figura 2 se muestra que la distribución de los individuos en las diferentes clases diamétricas presenta la forma característica de una “J” invertida, tanto en el borde como en el interior de los fragmentos de SAC y SAP (Figura 2), la mayoría de individuos tienen diámetros pequeños y a medida que éstos aumentan disminuye la cantidad de individuos. Las especies que aportaron mayor número de individuos a las dos primeras clases diamétricas (1.5 a 5 cm y 5.1 a 10 cm) fueron *Bacharis heterophylla* (25 individuos), *Senna racemosa* (20), *Bouvardia leavis* (27), *Conostegia xalapensis* (37), *Croton morifolius* (38) y *Symplocos sousae* (53), mientras que, las especies con mayor número de individuos que se ubicaron en la última clase diamétrica ($> 60.1 \text{ cm}$) fueron *Quercus laurina*, *Oreopanax xalapensis*, *Chiranthodendron pentadactylon* y *Quercus glabrescens*.

Estructura vertical

La primera clase de altura (individuos $\leq 4 \text{ m}$) de la distribución de frecuencias presentó la máxima proporción de individuos, está disminuye hacia las clases de alturas mayores (Figura 3). La flora leñosa está conformada por dos estratos: arbustivo y arbóreo. El estrato arbustivo alcanza una altura de hasta 8 m e incluye

89 individuos al interior de los fragmentos de SMP y 33 en SAC, el menor número de individuos se registró en el borde de los fragmentos de SMP (13 individuos). Las especies con mayor frecuencia fueron *Oreopanax xalapensis*, *Symplocos sousae*, *Viburnum jucundum*, *Clethra lanata* y *Trichilia havanensis*.

El dosel alto está constituido por individuos con alturas mayores de 22 m. En este estrato se registró el mayor número de individuos en el borde de los fragmentos de SAC (79 individuos) y el menor en SMP (18 individuos). Algunas especies dominantes en este estrato fueron *Quercus laurina* y *Prunus rhamnoides*, las cuales alcanzaron alturas de 25 m. El dosel medio lo constituyen árboles entre 16 y 20 m, con el mayor número de individuos en el interior de los fragmentos de SAC (10 individuos) correspondientes a las especies *Chiranthodendron pentadactylon* y *Quercus glabrescens*. No se registraron individuos en los fragmentos de SMP con estas alturas. El dosel bajo está conformado por árboles de 8.1 a 16 m, con el mayor número de individuos en el interior de los fragmentos de SMP (50 individuos), las especies más frecuentes fueron *Clethra kenoyeri*, *Cleyera integrifolia*, mientras que, el menor número de individuos se observó en el borde de SAC, dos individuos de *Styrax argenteus* y dos de *Prunus serotina* (Figura 4).

DISCUSIÓN

La riqueza de especies de plantas leñosas registradas en este estudio es similar a la obtenida por Jardel-Peláez *et al.* (1993) y Sánchez-Rodríguez *et al.* (2003), en un bosque mesófilo de montaña del estado de Jalisco. Las familias, los géneros y las especies presentes en los fragmentos analizados son frecuentes en los bosques mesófilos de montaña de México (Rzedowski, 1996). Las familias con mayor número de especies son Asteraceae y Melastomataceae. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Ponce-Vargas *et al.* (2006), en un BMM de Lolotla Hidalgo y López-Pérez *et al.* (2011), para la zona de Valle de Bravo, Estado de México, donde señalan que la familia con mayor riqueza es Asteraceae. García-Sánchez *et al.* (2014) describen que la elevada representación de taxones de Asteraceae en los bosques templados, sugiere una relación positiva con las condiciones ambientales que predominan en estas comunidades.

En este estudio se registraron diferencias significativas en la riqueza de especies leñosas del interior y borde de los fragmentos de BMM analizados. Este incremento en la riqueza de especies en los bordes se ha registrado en otros BMM estudiados (Fox *et al.*, 1997; Williams-Linera *et al.*, 1998; Tabarelli *et al.*, 1999; Santiago-Pérez *et al.*, 2009). Oosterhoorn y Kapelle (2000) y Köhler *et al.* (2003) señalan que la disminución de la cobertura del dosel en el borde ocasiona un incremento de la exposición de la luz, lo cual estimula la germinación y aumenta el establecimiento de especies sucesionalmente tempranas. En este sentido, la estructura de la vegetación en los fragmentos de BMM analizados cambia hacia el

interior, con especies que se desarrollan mejor en la sombra, persistentes en el caso de las especies arbóreas y especies pioneras en la zona de borde.

Las condiciones de borde son favorables para algunas especies, muchas de éstas son colonizadoras o pioneras. Algunas especies inventariadas en este estudio se restringen a los bordes de los fragmentos, las más frecuentes fueron *Fuchsia tacanensis*, *Eupatorium enixum*, *Crataegus pubescens*, *Salvia racemosa*, *Salvia atropaenulata* y *Senecio bracteatus*. Según Jardel-Peláez *et al.* (2004), estas especies destacan como colonizadoras de los bordes y avanzan hacia el interior de los fragmentos. Este patrón de sucesión del bosque también se corresponde con los estudios descritos por Saldaña-Acosta (2001) y Muñiz-Castro *et al.* (2006). Las especies que se establecieron únicamente en el interior de los fragmentos son árboles como, *Styrax ramirezii*, *Saurauia villosa* y *Clethra lanata*. Estas especies son reconocidas como típicas de los BMM mexicanos (Alcántara y Luna, 2001). Hill *et al.* (2001) indican que las especies arbóreas dominantes en el interior de los fragmentos, son perennifolias y tolerantes a la sombra.

El recambio de especies fue bajo entre localidades, aunque se incrementó entre el borde y el interior de los fragmentos de los BMM analizados, en más del 50%. A escala local la diversidad beta es alta, ya que la composición de especies cambia a distancias relativamente cortas, mientras que, a mayor distancia el recambio de especies tiende a disminuir. Las diferencias entre localidades han sido observadas en otros BMM (Gentry, 1995; Nadkarni y Wheelwright, 2000; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2003; Williams-Linera *et al.*, 2005). En la zona de

estudio los valores de complementariedad se relacionan con la composición de especies, ya que el principal recambio de éstas se da entre aquellas de amplia distribución geográfica, tolerantes a los efectos de borde, así como a los distintos niveles de transformación del hábitat que existen en los fragmentos. Los efectos de borde son los factores ambientales que probablemente determinan la diversidad beta en los bosques analizados, como fue señalado por Santiago-Pérez *et al.* (2009).

La especie con mayor valor de importancia tanto en el borde como en el interior de los fragmentos de ambas localidades fue *Quercus laurina*. Los individuos registrados al interior de los fragmentos, podrían ser remanentes de los bosques primarios. González-Espinosa *et al.* (1991) señalan que los encinos dominan el dosel de los bosques primarios, aunque su reclutamiento no se produce o es muy lento en la sombra, las semillas y plántulas más vigorosas se localizan sólo en áreas abiertas y en estadios serales secundarios. Según López-Barrera *et al.* (2007), la dinámica de claros derivados de la agricultura y su subsecuente abandono, pueden afectar la dispersión de las semillas de los encinos, debido a que el gradiente ambiental a través de los bordes no es uniforme y el reclutamiento de encinos parece depender principalmente de las respuestas específicas de las especies a la disponibilidad de luz. Estas características podrían explicar la presencia de encinos en los bordes de los fragmentos.

El número de individuos con menor diámetro fue mayor en los bordes, mientras que, aquellos con diámetros grandes son característicos del interior de los fragmentos. Resultados similares registraron en bosques tropicales y templados Williams-Linera (1993), Williams-Linera *et al.* (1998), Gehlhausen *et al.* (2000), Oosterhoorn y Kappelle (2000), López-Barrera y Newton (2005) y Guzmán-Guzmán y Williams-Linera (2006). Este patrón sugiere que en la zona de estudio las perturbaciones son relativamente recientes y favorecen el establecimiento de especies sucesionalmente tempranas (Saldaña-Acosta, 2001; Muñiz-Castro *et al.*, 2006).

Las plantas leñosas de los bordes presentaron mayor frecuencia de árboles de menor altura, lo cual puede explicarse por la regeneración de plantas del sotobosque como se ha observado en otros estudios (Williams-Linera, 1993; Williams-Linera *et al.*, 1998; Gehlhausen *et al.*, 2000; Oosterhoorn y Kappelle, 2000) Según Harper *et al.* (2005), López-Barrera y Newton (2005) y Guzmán-Guzmán y Williams-Linera, (2006), los bordes contienen mayor densidad de plántulas, debido a que la respuesta de la estructura del sotobosque se refleja en un aumento en el reclutamiento de nuevas especies y un incremento en la mortalidad en otras.

CONCLUSIONES

La vegetación en el gradiente borde-interior de los fragmentos de BMM analizados, presenta cambios en la estructura y composición florística. Al interior de los fragmentos se localizan árboles del dosel medio, son remanentes de la vegetación primaria, o de estadios serales avanzados, mientras que, en los bordes se encuentran árboles jóvenes y arbustos, de sucesión temprana. Estos patrones de distribución se relacionan con las variaciones microclimáticas que influyen positivamente en el establecimiento de especies pioneras. La densidad de borde y el grado de contraste entre fragmentos adyacentes son determinantes para la recuperación del bosque, así como la capacidad de las especies de adaptarse a los cambios producidos por los efectos de borde

LITERATURA CITADA

- Aide, T. M., y J. Cavelier. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* **2**: 219-229.
- Alcántara, O. e I. Luna. 2001. Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Botánica Mexicana* **54**: 51-87.
- Benítez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos. 2003. Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest fragments. *Biotropica* **35**: 530-541.
- Benitez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* **12**: 380-389.
- Camargo, J. L. C. y V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* **11**: 205-221.
- Chao, A. y T. J. Shen. 2010. SPADE: species prediction and diversity estimation. Disponible en: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/softwareCE.html>.
- Chao, A. y T. J. Shen. 2003. Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environmental and ecological statistics* **10**: 429-443.
- Chao, A. y S. M. Lee. 1992. Estimating the Number of Classes via Sample Coverage. *Journal of the American Statistical Association* **87**: 210-217.

- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **345**: 101-118.
- Didham, R. K. y J. H. Lawton. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* **31**: 17-30.
- Dirzo, R. 2001. Tropical forest. Págs.: 251-276. En: F. S. Chapin III, O. E. Sala y E. Huber-Sannwald (eds.). *Global biodiversity in a changing environment, scenarios for the 21st century*: Springer-Verlag, New York, New York.
- Foley, J. A., R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, H. K. Gibbs, J. H. Helkowski, T. Holloway, E. A. Howard, C. J. Kucharik, C. Monfreda, J. A. Patz, I. C. Prentice, N. Ramankutty y P. K. Snyder. 2005. Global consequences of land use. *Science* **309**: 570-574.
- Fox, B. J., J. E. Taylor, M. D. Fox y C. Williams. 1997. Vegetation changes across edges of rainforest remnants. *Biological Conservation* **82**: 1-13.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. 5^a ed. Instituto de Geografía-Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- García-Sánchez, S. A., A. Sánchez-González y J. L. Villaseñor. 2014. La familia Asteraceae en el Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Acta Botanica Mexicana* **106**: 97-116.

- Gehlhausen, S. M., M. W. Schwartz y C. K. Augspurger. 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* **147**: 21-35.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forest. Págs.: 146-190. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- González-Espinosa, M., P. F. Quintana-Asencio, R. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forest in the highlands Chiapas, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**: 351-360.
- Guzmán-Guzmán, J. y G. Williams-Linera. 2006. Edge effect on acorn removal and oak seedling survival in Mexican lower montane forest fragments. *New Forests* **31**: 487-495.
- Hammer, O., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* **4**: 1-9. Disponible en: <http://palaeo-electronica.org/2001/1/past/issue1.01.htm>.
- Harper K. A., S. E. Macdonald, P. J. Burton, J. Chen, K. D. Brososke, S. C. Saunders, E. S. Euskirchen, D. Roberts, M. S. Jaiteh y P. Essen. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* **19**: 768-782.
- Hill, R., D. Smyth, H. Shipton y P. Fischer. 2001. Cattle, mining or fire? The historical causes of recent contractions of open forest in the wet tropics of

- Queensland through invasion by rainforest. *Pacific Conservation Biology* **7**: 185-194.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* **54**: 427-432.
- Jardel-Peláez E., Santiago-Pérez A.L. Cortés-Montaño C. y Castillo-Navarro F. 2004. Sucesión y dinámica de rodales. Págs 1-4. En: R. Cuevas y E. P. Fardel (eds.). Flora y vegetación de la estación Científica Las Joyas. Petra ediciones. Autlán de Navarro, Jalisco.
- Jardel-Peláez E. J., A. L. Santiago-Pérez y M. E. Muñoz-Mendoza. 1993. El bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. *Tiempos de Ciencia* **30**: 20-28.
- Jose, S., A. R. Gillespie, S. J. George y B. M. Kumar. 1996. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in a high altitude tropical forest in peninsular India. *Forest Ecology and Management* **87**: 51-62.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* **113**: 363-375.
- Kadmon, R., y H. R. Pulliam. 1993. Island biogeography: effect of geographical isolation on species composition. *Ecology* **74**: 977-981.
- Kellman, M. 1996. Redefining roles: plant community reorganization and species preservation in fragmented systems. *Global Ecology and Biogeography Letters* **5**: 111-116.
- Kohler, P., J. Chave, B. Riéra y A. Huth. 2003. Simulating the long-term response of tropical wet forests to fragmentation. *Ecosystems* **6**: 114-128.

- Laurance, W. F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments-applications of a model for the design of nature-reserves. *Biological Conservation* **57**: 205-219.
- Laurance, W. F., S. G. Laurance, L. V. Ferreira, J. M. Rankin-de Merona, C. Gascón y T. E. Lovejoy. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* **278**: 1117-1118.
- López-Barrera, F., R. Manson, M. González-Espinosa y A. C. Newton 2007. Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. *Landscape Ecology* **22**: 189-203.
- López-Barrera, F. y A. Newton. 2005. Edge type effect on acorn germination of oak species in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* **217**: 67-79.
- López-Pérez, Y., J. D. Tejero-Díez, A. N. Torres-Díaz y I. Luna-Vega. 2011. Flora del bosque mesófilo de montaña y vegetación adyacente en Avándaro, Valle de Bravo, estado de México, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **88**: 35-53.
- Ludwig, J. A. y J. F. Reynolds. 1988. Statistical ecology: A primer on Methods and computing. John Wiley & Sons. New York.
- Malcolm, J. R. 1994. Edge effects in central Amazonian forest fragments. *Ecology* **75**: 2438-2445.
- Matlack, G. R. 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology* **75**: 1491-1502.

- Moreno, C. E., F. Barragán, E. Pineda, y N. P. Pavón. 2011. Reanalizando la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **82**: 1249-1261.
- Mueller-Dombois D. y H. Ellenberg. 2002. Aims and methods of vegetation ecology. The Blackburn Press, New York.
- Muñiz-Castro M. A., G. Williams-Linera y J. M. Rey-Benayas. 2006. Distance effect from cloud forest fragments on plant community structure in abandoned pastures in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 431-440.
- Nadkarni, N. M. y N. T. Wheelwright (eds.). 2000. Monteverde: ecology and conservation of a tropical cloud forest. Oxford University Press, New York.
- Oosterhoorn, M. y M. Kappelle. 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management* **126**: 291-307.
- Palik, B. J., y P. G. Murphy. 1990. Disturbance versus edge effects in sugar-maple/beech forest fragments. *Forest Ecology and Management* **32**: 187-202.
- Ponce-Vargas, A., I. Luna-Vega, O. Alcántara-Ayala y C. A. Ruiz-Jiménez. 2006. Florística del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande, Lolotla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **77**: 177-190.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botanica Mexicana* **35**: 25-44.
- Sala, O. E., F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B.H. Walker, M.

- Walker y D. H. Wall. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**: 1770-1774.
- Saldaña-Acosta, M. A. 2001. Dinámica y patrones de establecimiento de especies de bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Tesis de Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Sánchez-Rodríguez, E. V., L. López-Mata, E. García-Moya y R. Cuevas-Guzmán. 2003. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **73**: 17-34.
- Santiago-Pérez, A. L., E. J. Jardel-Peláez, R. Cuevas-Guzmán y F. M. Huerta-Martínez. 2009. Vegetación de bordes en un bosque mesófilo de montaña del occidente de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **85**: 31-49.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**: 18-32.
- Tabarelli, M., W. Mantovani y C. A. Peres. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* **91**: 119-127.
- Turner, I. M.; K. S. Chua; J. S. Ong; B. C. Soong y H. T. W. Tan. 1996. A century of plant species loss from an isolated fragment of lowland tropical rainforest. *Conservation Biology* **10**: 1229-1244.

- Viana, V., A. Tabanez y J. Batista. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. Págs: 351-365. En: W. F. Laurance y R. O. Bierregaard (eds.). Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Williams-Linera, G., A. M. López-Gómez y M. A. Muñiz-Castro. 2005. Complementariedad y patrones de anidamiento de especies de árboles en el paisaje de bosque de niebla del centro de Veracruz (México). Págs: 153-164. En: G. Halffter, J. Soberon y P. Koleff (eds.). Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Monografía Tercer Milenio, Vol. 4, Sociedad Entomológica Aragonesa, CONABIO, DIVERSITAS-México, CONACYT. México, D. F.
- Williams-Linera, G., V. Domínguez-Gastelu y M. E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* **12**: 1091-1102.
- Williams-Linera, G. 1993. Vegetación de bordes de un bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* **41**: 443-453.

CUADROS

Cuadro 1. Valores observados de los números efectivos q , en cada localidad estudiada.

	Individuos	N0	N1	N2
Borde-SAC	418	42	19	12
Interior-SAC	279	38	22	15
Borde-SMP	214	32	22	20
Interior-SMP	180	21	13	11

San Andrés Chicahuaxtla = SAC, San Martín Peras = SMP, N0= riqueza de especies, N1=especies abundantes, N2=especies muy abundantes.

Cuadro 2. Índice de Jaccard de la vegetación leñosa en fragmentos de bosque mesófilo de montaña.

	Interior-SAC	Borde-SAC	Interior-SMP	Borde-SMP
Interior-SAC	1.00	0.27	0.16	0.15
Borde-SAC	0.27	1.00	0.21	0.19
Interior-SMP	0.16	0.21	1.00	0.26
Borde-SMP	0.15	0.19	0.26	1.00

San Andrés Chicahuaxtla = SAC, San Martín Peras = SMP

Cuadro 3. Especies de plantas leñosas exclusivas del interior de los fragmentos de bosque mesófilo de montaña en San Andrés Chicahuaxtla, Putla, Oaxaca.

Familia	Especie/ Forma biológica	Frecuencia
Caprifoliaceae	<i>Viburnum jucundum</i> (ar)	15
Styracaceae	<i>Styrax ramirezii</i> (a)	12
Actinidiaceae	<i>Saurauia villosa</i> (a)	11
Rubiaceae	<i>Rondeletia buddleiodes</i> (ar)	7
	<i>Deppea cornifolia</i> (ar)	6
Solanaceae	<i>Solanum nudum</i> (ar)	6
Rutaceae	<i>Zanthoxylum williamsii</i> (ar)	6
Aquifoliaceae	<i>Ilex toluhana</i> (a)	5
Acanthaceae	<i>Aphelandra depeanna</i> (ar)	4
Onagraceae	<i>Fuchsia paniculata</i> (ar)	4
Proteaceae	<i>Roupala montana</i> (a)	4
Anacardiaceae	<i>Tapirira mexicana</i> (a)	4
Ulmaceae	<i>Aphananthe monoica</i> (a)	3
Ericaceae	<i>Comarostaphylis spinulosa</i> (a)	3
Rubiaceae	<i>Hintonia standleyana</i> (a)	1
Rhamnaceae	<i>Krugiodendron ferreum</i> (a)	1
Prymulaceae	<i>Rapanea juergensenii</i> (a)	1
Flacourtiaceae	<i>Xylosma flexosum</i> (ar)	1

a = árbol, ar = arbusto

Cuadro 4. Especies de plantas leñosas exclusivas de los bordes de los fragmentos de bosque mesófilo de montaña en San Andrés Chicahuaxtla, Putla, Oaxaca.

Familia	Especie/ Forma biológica	Frecuencia
Onagraceae	<i>Fuchsia tacanensis</i> (ar)	23
Asteraceae	<i>Eupatorium enixum</i> (ar)	8
Ericaceae	<i>Comarostaphylis discolor</i> (ar)	7
Rosaceae	<i>Crataegus pubescens</i> (a)	7
Onagraceae	<i>Fuchsia microphylla</i> (ar)	7
Solanaceae	<i>Cestrum laxum</i> (ar)	6
Asteraceae	<i>Stevia subpubescens</i> (ar)	4
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> (a)	3
Actinidiaceae	<i>Saurauia aspera</i> (a)	3
Asteraceae	<i>Archibaccharis serratifolia</i> (ar)	2
Oleaceae	<i>Fraxinus purpusii</i> (a)	2
Lamiaceae	<i>Salvia microphylla</i> (ar)	2
Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i> (a)	1
Lauraceae	<i>Litsea glaucescens</i> (a)	1
Rosaceae	<i>Prunus serotina</i> (a)	1
Ulmaceae	<i>Ulmus mexicana</i> (a)	1

a = árbol, ar = arbusto

Cuadro 5. Especies de plantas leñosas exclusivas del interior de los fragmentos de BMM de San Martín Peras, Juxtlahuaca, Oaxaca.

Familia	Especie/ Forma biológica	Frecuencia
Clethraceae	<i>Clethra lanata</i> (a)	21
Euphorbiaceae	<i>Croton guatemalensis</i> (ar)	2
Polygalaceae	<i>Monnina sylvatica</i> (ar)	2
Pinaceae	<i>Pinus pseudostrabus</i> (a)	1

a = árbol, ar = arbusto

Cuadro 6. Especies de plantas leñosas exclusivas del borde de los fragmentos de bosque mesófilo de montaña en San Martín Peras, Juxtlahuaca, Oaxaca.

Familia	Especie/ Forma biológica	Frecuencia
Lamiaceae	<i>Salvia racemosa</i> (ar)	12
	<i>Salvia atropaenulata</i> (ar)	10
Solanaceae	<i>Senecio bracteatus</i> (ar)	9
	<i>Cestrum anagyris</i> (ar)	8
Onagraceae	<i>Fuchsia arborescens</i> (ar)	4
Solanaceae	<i>Solanum pubigerum</i> (ar)	4
Melastomataceae	<i>Miconia glaberrima</i> (ar)	3
Myrsinaceae	<i>Parathesis melanosticta</i>	2
Pinaceae	<i>Abies guatemalensis</i> (a)	1
Actinidiaceae	<i>Saurauia cana</i> (a)	1
Asteraceae	<i>Senecio angulifolius</i> (ar)	1
Anacardiaceae	<i>Ternstroemia lineata</i> (a)	1
Melastomataceae	<i>Tibouchina monticola</i> (ar)	1

a = árbol, ar = arbusto

Cuadro 7. Índice de valor de importancia de plantas leñosas en fragmentos de bosque mesófilo de montaña en San Andrés Chicahuaxtla, Putla, Oaxaca.

	Interior	Borde
Especie	IVI	IVI
<i>Clethra mexicana</i>	-	3.1
<i>Cleyera integrifolia</i>	-	6.9
<i>Croton morifolius</i>	2.2	2.3
<i>Fuchsia tacanensis</i>	-	2.4
<i>Oreopanax xalapensis</i>	9.5	0.8
<i>Quercus laurina</i>	33.1	35.2
<i>Symplocos sousae</i>	3.6	3.2
<i>Trichilia havanensis</i>	5.1	2.3
<i>Viburnum jucundum</i>	3.6	-

IVI = índice de valor de importancia

Cuadro 8. Índice de valor de importancia de plantas leñosas en fragmentos de bosque mesófilo de montaña en San Martín Peras, Juxtlahuaca, Oaxaca.

	Interior	Borde
Especies	IVI	IVI
<i>Bouvardia laevis</i>	-	5.8
<i>Buddleja cordata</i>	-	9.3
<i>Clethra kenoyeri</i>	11.5	10.3
<i>Cleyera integrifolia</i>	6.5	1.4
<i>Conostegia xalapensis</i>	8.7	2.2
<i>Deppea grandiflora</i>	2.4	4.3
<i>Oreopanax xalapensis</i>	7.4	-
<i>Prunus rhamnoides</i>	6.1	0.7
<i>Quercus laurina</i>	24.9	18.6

IVI = índice de valor de importancia

FIGURAS

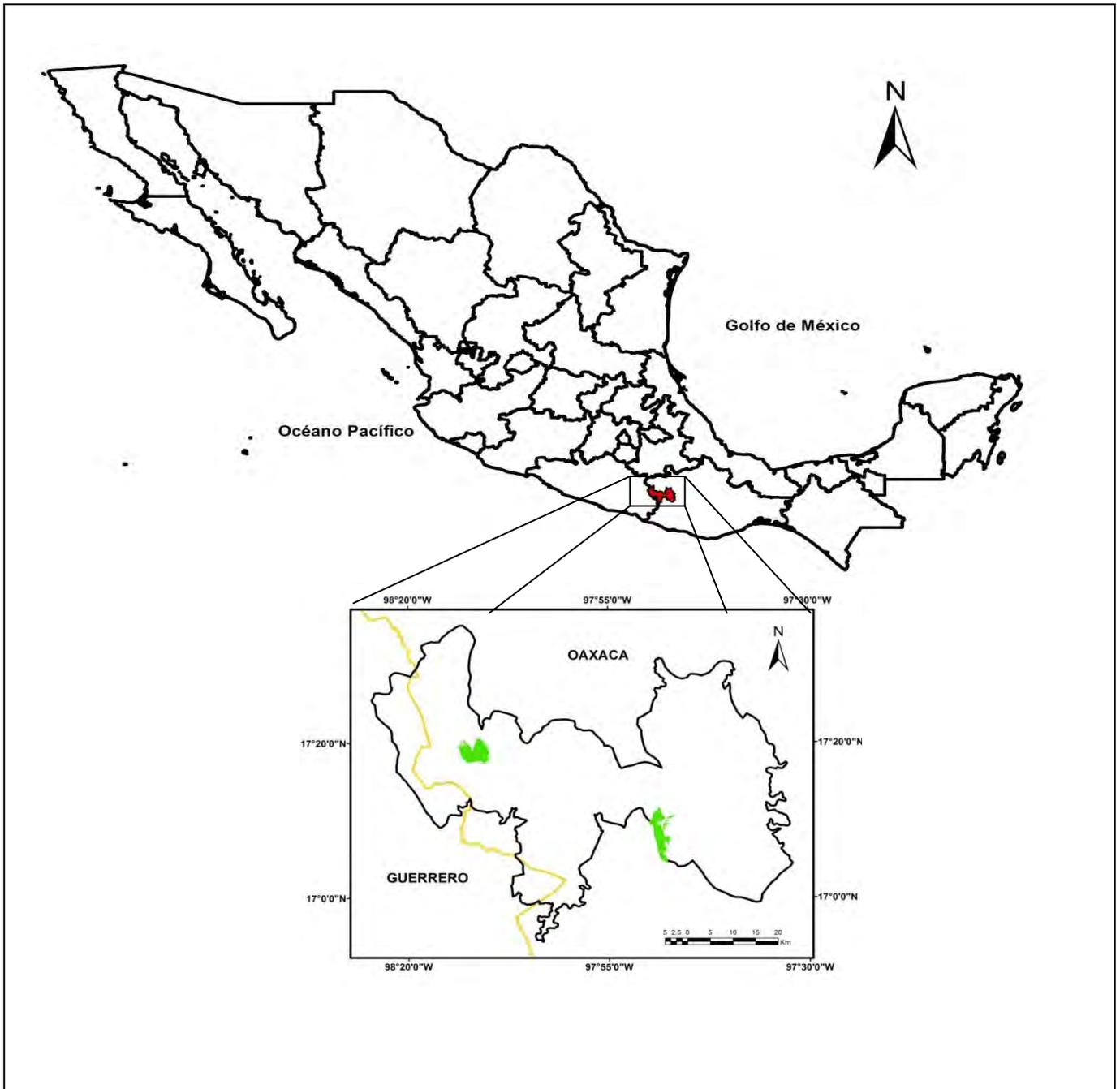
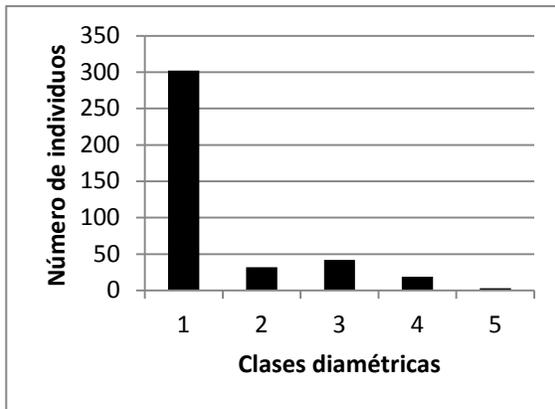
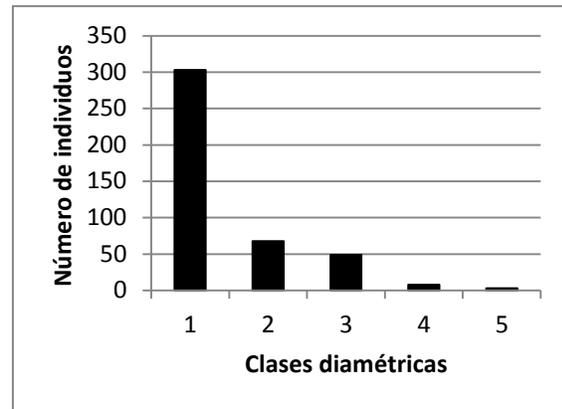


Figura 1. Localización de las Sierras Triqui-Mixteca (recuadro) y ubicación de los fragmentos de bosque mesófilo de montaña estudiados (zonas en color verde): a) San Andrés Chicahuaxtla, b) San Martín Peras, Oaxaca.

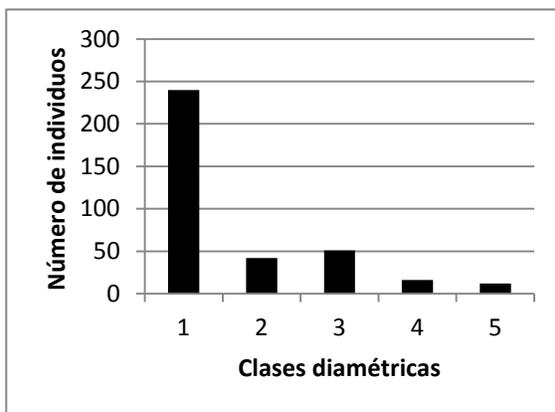
A



B



C



D

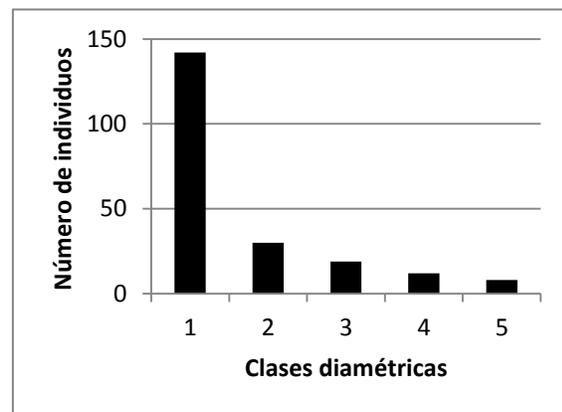
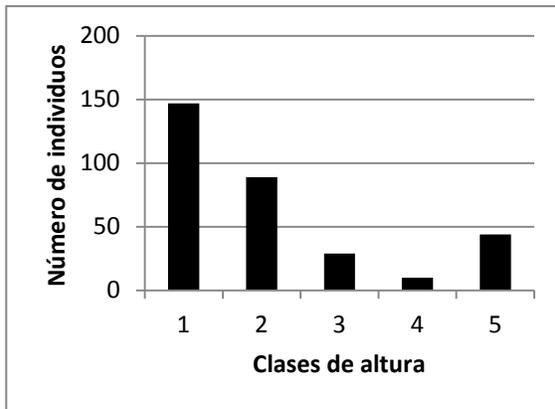
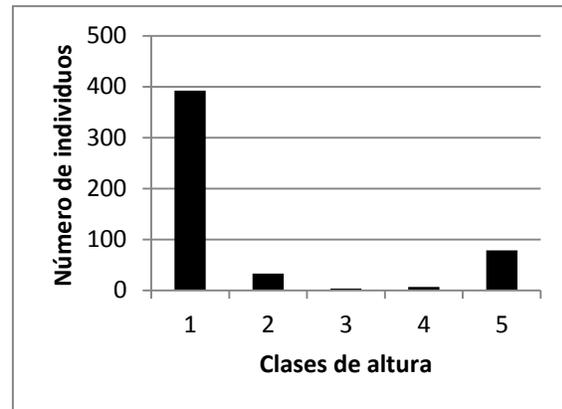


Figura 2. Distribución de las clases diamétricas de los individuos con DAP ≥ 1 cm de plantas leñosas en el interior y el borde de los fragmentos de bosque mesófilo de montaña, ubicados en San Andrés Chicahuaxtla (SAC) y San Martín Peras (SMP), Oaxaca. Clases diamétricas: 1 = 1.0-5 cm; 2 = 5.1-10 cm; 3 = 10.1-30 cm; 4 = 30.1-60 cm; 5 = > 60.1 cm. A) Interior de los fragmentos en SAC; B) Borde de los fragmentos en SAC; C) Interior de los fragmentos en SMP; D) Borde de los fragmentos en SMP.

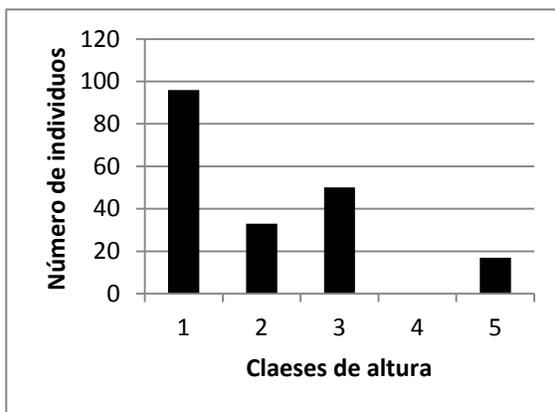
A



B



C



D

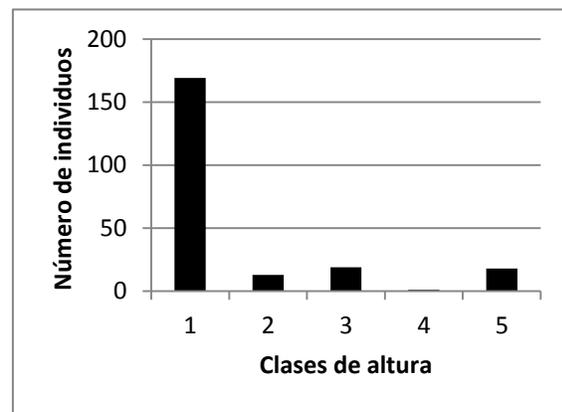


Figura 3. Distribución de las clases de altura de los individuos de plantas leñosas en el interior y borde de los fragmentos de bosque mesófilo de montaña en San Andrés Chicahuaxtla (SAC) y San Martín Peras (SMP), Oaxaca. Clases de altura: 1 = ≤ 4 m; 2 = 4.1 a 8 m; 3 = 8.1- 16 m; 4= 16.1 a 20 m; 5 = > 20.1 m. A) Interior de los fragmentos en SAC, B) Borde de los fragmentos en SAC, D) Interior de los fragmentos en SMP, D) Borde de los fragmentos en SMP.

Apéndice I. Listado de especies registradas en diez fragmentos de bosque mesófilo de montaña en dos localidades del estado de Oaxaca, México.

Familia	Especie
Acanthaceae	<i>Aphelandra deppeana</i> Schlttdl. & Cham.
Actinidiaceae	<i>Saurauia aspera</i> Turcz. <i>Saurauia cana</i> B.T. Keller & Breedlove <i>Saurauia villosa</i> DC.
Amaranthaceae	<i>Iresine diffusa</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.
Anacardiaceae	<i>Tapirira mexicana</i> Marchand <i>Ternstroemia lineata</i> DC.
Aquifoliaceae	<i>Ilex toluhana</i> Hemsl.
Araliaceae	<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch.
Asteraceae	<i>Archibaccharis serratifolia</i> (Kunth) S.F. Blake <i>Baccharis heterophylla</i> Kunth <i>Eupatorium enixum</i> B.L. Rob. <i>Schistocarpha eupatorioides</i> (Fenzl) Kuntze <i>Senecio angulifolius</i> DC. <i>S. bracteatus</i> Klatt <i>S. sinuatus</i> Gilib. <i>Stevia subpubescens</i> Lag.
Buddlejaceae	<i>Buddleja cordata</i> Kunth
Caprifoliaceae	<i>Viburnum jucundum</i> C.V. Morton
Clethraceae	<i>Clethra lanata</i> M. Martens & Galeotti <i>C. macrophylla</i> M. Martens & Galeotti <i>C. kenoyeri</i> Lundell <i>C. mexicana</i> DC.
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth <i>Comarostaphylis discolor</i> (Hook.) Diggs <i>C. spinulosa</i> (M. Martens & Galeotti) Diggs

Apéndice I. Continuación

Familia	Especie
Euphorbiaceae	<i>Croton morifolius</i> Willd. <i>C. guatemalensis</i> Lotsy
Fabaceae	<i>Senna racemosa</i> (Mill.) H.S. Irwin & Barneby
Fagaceae	<i>Quercus glabrescens</i> Benth. <i>Q. laurina</i> Bonpl.
Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i> Hartw. ex Benth.
Flacourtiaceae	<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.
Lamiaceae	<i>Salvia atropaenulata</i> Epling <i>S. microphylla</i> Kunth <i>S. racemosa</i> Ruiz & Pav.
Malvaceae	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larreat.
Lauraceae	<i>Litsea glaucescens</i> Kunth
Melastomataceae	<i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don ex DC. <i>C. hirtella</i> Cogn. <i>C. volcanalis</i> Standl. & Steyerm. <i>Miconia glaberrima</i> (Schltdl.) Naudin <i>M. mexicana</i> (Bonpl.) Naudin <i>Tibouchina monticola</i> (Naudin) Cogn. <i>T. scabriuscula</i> (Schltdl.) Cogn.

Apéndice I. Continuación

Familia	Especie
Myrsinaceae	<i>Parathesis melanosticta</i> (Schltdl.) Hemsl.
Meliaceae	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.
Oleaceae	<i>Fraxinus purpusii</i> Brandegee
Onagraceae	<i>Fuchsia arborescens</i> Sims
	<i>F. encliandra</i> Steud.
	<i>F. microphylla</i> Kunth
	<i>F. paniculata</i> Lindl.
	<i>F. tacanensis</i> Lundell
Pinaceae	<i>Abies guatemalensis</i> Rehder
	<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.
Polygalaceae	<i>Monnina schlechtendaliana</i> D. Dietr.
	<i>M. sylvatica</i> Schltdl. & Cham.
Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.
Rhamnaceae	<i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb.
Prymulaceae	<i>Rapanea juergensenii</i> Mez
Rosaceae	<i>Crataegus pubescens</i> (C. Presl) C. Presl
	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.
	<i>P. rhamnoides</i> Koehne

Apéndice I. Continuación

Familia	Especie
Rubiaceae	<i>Bouvardia cordifolia</i> DC.
	<i>B. laevis</i> M. Martens & Galeotti
	<i>Deppea cornifolia</i> (Benth.) Benth.
	<i>D. grandiflora</i> Schltld.
	<i>Hintonia standleyana</i> Bullock
	<i>Rondeletia buddleioides</i> Benth.
Rutaceae	<i>Zanthoxylum williamsii</i> Standl.
Solanaceae	<i>Cestrum anagryris</i> Dunal
	<i>C. laxum</i> Benth.
	<i>C. oblongifolium</i> Schltld.
	<i>Solanum nudum</i> Dunal
	<i>S. pubigerum</i> Dunal
Styracaceae	<i>Styrax argenteus</i> C. Presl
	<i>S. ramirezii</i> Greenm.
Symplocaceae	<i>Symplocos sousae</i> Almeda
Theaceae	<i>Cleyera integrifolia</i> (Benth.) Choisy
	<i>Ternstroemia sylvatica</i> Schltld. & Cham.
Ulmaceae	<i>Aphananthe monoica</i> (Hemsl.) J.-F. Leroy
	<i>Ulmus mexicana</i> (Liebm.) Planch.
Verbenaceae	<i>Citharexylum affine</i> D. Don

Capítulo

3

Diversidad y distribución de orquídeas epífitas en un bosque mesófilo de montaña del sur de México

RESUMEN

Se estudió la distribución vertical y horizontal de las orquídeas epífitas en un bosque mesófilo de montaña del sur de México. Los forofitos se dividieron verticalmente en cinco zonas. Se identificaron 20 especies de forofitos y 23 especies de orquídeas epífitas, correspondientes a 11 géneros. El diámetro a la altura del pecho y la altura de los forofitos tienen efectos significativos sobre la riqueza de orquídeas epífitas ($F = 21.03$; $p < 0.001$) y se correlacionan positivamente ($r = 0.36$; $p < 0.001$; $r = 0.23$, $p < 0.001$, respectivamente). Los valores de los residuales de la χ^2 muestran que las orquídeas epífitas tienen preferencia por *Quercus laurina*, *Chiranthodendron pentadactylon* y *Arbutus xalapensis*. Estos resultados sugieren que la especie de forofito podría ser determinante en la riqueza y abundancia de este grupo de plantas. La riqueza de especies fue diferente en cada una de las cinco zonas ($F = 4.32$; $p > 0.05$). La mayor riqueza se registró en la zona II y la menor en las zonas I y V. La zona II localizada en el fuste de los forofitos, tres metros por arriba de la superficie del suelo hasta la primera ramificación, es el hábitat que prefieren las orquídeas epífitas tolerantes a la sombra, y el dosel para las especies adaptadas a alta radiación solar. Estos patrones de distribución probablemente están relacionados con la tolerancia de las epífitas a la luz, la humedad, o con sus adaptaciones ecofisiológicas.

INTRODUCCIÓN

Las epífitas vasculares son uno de los grupos de plantas más diversos en los bosques tropicales y subtropicales (Zotz y Andrade, 2002). En el nivel mundial la mayor riqueza de epífitas se encuentra en el neotrópico, en altitudes de 1000 a 2000 m, en zonas de clima húmedo, donde se desarrollan los bosques mesófilos (Gentry y Dodson, 1987; Benzing, 1990; Ingram *et al.*, 1996; Busmann, 2001). En estos bosques se han registrado 42 familias de epífitas vasculares, de las cuales, Orchidaceae es la más diversa (Gentry y Dodson, 1987), con aproximadamente 25000 especies, de éstas alrededor del 70% son epífitas (Chase *et al.*, 2003). En México la mayor riqueza de estas plantas se localiza en los bosques mesófilos de montaña (Hágsater, 2005).

La distribución de las epífitas vasculares varía horizontalmente, dentro de un mismo árbol y verticalmente entre especies de forofitos (ter Steege y Cornilisen, 1989; Kernan y Fowler, 1995; Freiberg, 1996; Nieder *et al.*, 2001). La distribución horizontal de las epífitas vasculares ha sido analizada en distintos estudios que describen la composición de especies y la riqueza a diferentes alturas de los forofitos (ter Steege y Cornelissen, 1989; Bøgh, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Freiberg 1996; Rudolph *et al.*, 1998; Acebey y Krömer, 2001; Krömer y Kessler, 2006; Krömer *et al.*, 2007; Martínez-Meléndez *et al.*, 2008). La distribución vertical de las epífitas vasculares está determinada por la variación microclimática desde la base del tronco 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; Théry, 2001). Krömer *et al.* (2007) describen que la distribución de las epífitas en los forofitos está relacionada con la intensidad de la luz, 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. Esta distribución microclimática permite el desarrollo de ensamblajes particulares de epífitas a diferentes alturas del forofito (Migenis y Ackerman, 1993; Ingram y Nadkarni, 1993; Hietz y Hietz-Seifert, 1995).

Según Hietz y Hietz-Seifert (1995), Talley *et al.* (1996) y Mehltreter *et al.* (2005), los patrones de distribución horizontal de las epífitas vasculares están relacionados con su preferencia hacia los forofitos. Distintos estudios describen esta preferencia por grupos de forofitos específicos (Benzing, 1978; Ackerman *et al.*, 1989; Migenis y Ackerman, 1993; Zimmerman y Olmsted, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Nieder *et al.*, 2000; Callaway *et al.*, 2002; Flores-Palacios y García-Franco, 2004; Kelly *et al.*, 2004; Mehltreter *et al.*, 2005; Laube y Zotz, 2006) y pocos apoyan la especificidad por algún forofito (Benzing, 1990; Zimmerman y Olmsted, 1992; Migenis y Ackerman, 1993). Otros estudios describen que la disponibilidad de sustrato, los síndromes de dispersión, la arquitectura del forofito y las características morfológicas y químicas de la corteza, determinan la distribución vertical de las epífitas (Zotz *et al.* 1999, Barthlott *et al.* 2001; Callaway *et al.*, 2002; VanDunné, 2002; Zotz y Vollrath, 2003; Cardelús *et al.*, 2006; Cascante-Marín *et al.*, 2006; Hirata, 2009). En los bosques mesófilos de montaña

se han realizado pocos estudios sobre los patrones de distribución vertical y horizontal de orquídeas epífitas, entre ellos están Migenis y Ackerman, (1993) y Prasad-Adhikari *et al.* (2012).

El presente estudio tiene como objetivo examinar la distribución vertical y horizontal de las orquídeas epífitas en forofitos de bosque mesófilo de montaña. Se investigaron las preferencias por los forofitos, así como la correlación entre el diámetro a la altura del pecho y la altura con la riqueza de especies. Se hipotetizó que las orquídeas son más diversas y abundantes en árboles de mayor tamaño y que las especies presentan preferencias por uno o más forofitos. Además, la diversidad es diferente entre zonas y forofitos.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en dos localidades del estado de Oaxaca, México, ubicadas en la Región Terrestre Prioritaria 126, denominada por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), Sierras Triqui-Mixteca. La primera localidad se ubica en San Andrés Chicahuaxtla (17°09'40" N y 97°49'52" O; altitud de 2290 a 2730 m) y la segunda en San Martín Peras (17°17'42" N y 98°10'16" O; altitud de 2480 a 2830 m) (Figura 1). En la zona de estudio predomina el clima templado con lluvias en verano, con temperatura media anual de 18°C (1990-2002) y precipitación media anual de 1800 mm (1990-2002). La vegetación corresponde a bosques de pino, encino, encino-pino y fragmentos de

bosque mesófilo de montaña (BMM). El BMM se distribuye de forma fragmentada entre 2300 a 2700 m.

MÉTODOS

Toma de datos

Con base en fotografías aéreas escala 1:75 000 y recorridos de campo, en cada una de las zonas de estudio se identificaron 10 fragmentos de bosque mesófilo de montaña (Figura 1). Se trazaron 20 transectos de 2 x 50 m (0.4 ha) en cada zona estudiada, dos transectos en cada fragmento, orientados del borde hacia el interior de los fragmentos. En los transectos se marcaron e identificaron taxonómicamente los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) \geq 20 cm. Cuando no fue posible identificar a nivel de especie alguno de los forofitos, se recolectaron muestras de los mismos para su posterior determinación taxonómica.

Se registró el número de individuos de cada una de las especies de orquídeas epífitas presentes en los árboles de los transectos, ascendiendo a los árboles con la técnica de una sola cuerda (Barker 1997, Barker y Sutton, 1997), combinada con la observación mediante binoculares desde el suelo y observando a los forofitos desde árboles cercanos (Flores-Palacios y García-Franco 2001).

Se cuantificó la frecuencia de las orquídeas epífitas desde la base del tronco hasta el exterior de la copa, dividiendo cada forofito en cinco zonas verticales, siguiendo las categorías de Johansson (1974) : zona I (ZI) corresponde a la parte basal del tronco (0-3 m), zona II (ZII), desde los 3 m hasta la primera

ramificación, la zona III (ZIII), inicia en la primera ramificación hasta las ramificaciones secundarias, la zona IV (ZIV) incluye las ramificaciones secundarias y terciarias y la zona V (ZV) es la parte externa de la copa del forofito (Johansson, 1974). Cuando fue posible se cuantificó el número de individuos por especie, pero en árboles con epífitas muy abundantes y crecimiento profuso, se consideró como mejor opción el conteo del número de colonias o manchones de cada una de las especies (Sanford, 1968). Los individuos o clones no se distinguen al presentar los datos y se mencionan de manera general como individuos. Las especies de orquídeas que no fueron reconocidas en campo, se recolectaron y herborizaron para su posterior determinación taxonómica. Todos los ejemplares fueron cotejados en las colecciones de FEZA y MEXU, y revisadas por un especialista.

Análisis de datos

Para establecer la relación entre la riqueza de especies de orquídeas epífitas y el tamaño de los forofitos, se realizó una regresión lineal simple mediante el programa *Statistical Package for the Social Sciences 17* (SPSS por sus siglas en inglés). En este análisis se utilizó la riqueza como variable dependiente y como variables independientes el DAP y la altura de los forofitos. La falta de homocedasticidad en la riqueza (S) de cada árbol se resolvió mediante su transformación con la fórmula $\sqrt{S + 1}$ (Zar, 1996).

Con la finalidad de ponderar la abundancia de las especies de forofitos, se calculó el valor de importancia (VI) de cada una de ellas (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974), dividiendo la suma del número relativo de individuos y el área basal relativa entre dos. Los valores relativos fueron calculados dividiendo el valor observado de cada especie entre el total de todas las especies (Mori y Boom 1983; Martínez-Mélendez *et al.*, 2008).

Para determinar el tipo de asociación que presentan las orquídeas epífitas con los forofitos, se realizó una prueba de χ^2 mediante el programa XLSTAT. Se construyó una tabla de contingencia de 20 columnas (especies de forofitos) y 23 filas (especies de orquídeas epífitas). Las categorías de la tabla fueron determinadas por el número de individuos observados en cada forofito. El número de individuos en cada uno de los forofitos, fue considerado como la frecuencia observada en el análisis de χ^2 . Cuando el resultado de la tabla de contingencia fue significativo ($p < 0.05$), se aplicó un análisis de residuos estandarizados, con la finalidad de aislar los valores observados que difieren de los esperados (Bernal *et al.*, 2005; Vergara-Torres, 2010). Se consideró que una especie de orquídea tenía preferencia por algún forofito, cuando el valor del residual estandarizado era > 2 , con una abundancia observada de epífitas más alta que la esperada. Un forofito es limitante, si el valor del residual estandarizado fue < -2 , con una abundancia observada de epífitas más baja que la esperada. Un forofito es neutral cuando el valor de los residuales estandarizados es ≤ 2 y ≥ -2 , con una abundancia observada de epífitas igual a la esperada. Tanto en este análisis como en la

preferencia entre las cinco zonas propuestas por Johanson (1974), se usaron especies de orquídeas epífitas con al menos 10 individuos.

Con base en la presencia de las orquídeas epífitas en las cinco zonas, éstas se clasificaron en dos tipos ecológicos (Acebey *et al.*, 2003; Krömer y Kessler, 2006; Krömer *et al.*, 2007): generalistas (presentes en tres o más zonas) y especialistas (presentes sólo en dos zonas, o en tres zonas continuas). Las especialistas se clasificaron en epífitas de dosel, cuando más del 90% de los individuos de cada especie estaban presentes en las zonas III a V, y epífitas de tronco con el mismo porcentaje presentes en las zonas I y II. Para probar cuáles de las especies de orquídeas epífitas se establecen con más frecuencia en las diferentes zonas establecidas, se siguió el mismo procedimiento que en el análisis para la preferencia de forofitos y el mismo comportamiento para los residuales estandarizados de la χ^2 . De este modo, se consideró que una especie de orquídea tenía preferencia por alguna zona, cuando el valor del residual estandarizado era > 2 , con una abundancia observada de epífitas más alta que la esperada. Una zona es limitante cuando presenta valores del residual estandarizado < -2 , con una abundancia observada de epífitas más baja que la esperada. Una zona fue neutral cuando el valor de los residuales estandarizados fue ≤ 2 y ≥ -2 , con una abundancia observada de epífitas similar a la esperada. Las diferencias en la distribución de especies de las orquídeas epífitas en las cinco zonas propuestas por Johansson (1974), fueron cuantificadas mediante un análisis de varianza

(ANOVA) con el programa *Paleontological Statistics* (PAST por sus siglas en inglés) (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

Se registraron 4204 individuos correspondientes a 11 géneros y 23 especies de orquídeas epífitas en ambas localidades de estudio (San Andrés Chicahuaxtla: 2492 individuos y 17 especies; San Martín Peras: 1712 individuos y 17 especies). Las especies más abundantes fueron: *Rhynchostele maculata* (1533 individuos), *Artorima erubescens* (461 individuos), *Maxillaria rhombea* (305 individuos) y *Prosthechea hastata* (273 individuos) (Cuadro 1).

Distribución vertical

En ambas áreas de estudio se inventariaron 356 árboles, pertenecientes a 16 familias, 14 géneros y 18 especies, con un DAP promedio (\pm E.E.) de 62.4 ± 39.2 cm y una altura promedio de 15.3 ± 4.6 m, de los cuales en 234 forofitos se registraron orquídeas epífitas (Cuadro 2). La riqueza de orquídeas epífitas fue diferente entre forofitos ($F = 8.88$; $p < 0.001$). En promedio (\pm E.E.) se registraron 1.2 ± 1.2 especies y 11.7 ± 27 individuos de orquídeas epífitas por forofito. El análisis de regresión lineal múltiple indicó que el DAP y la altura de los forofitos tienen efectos significativos sobre la riqueza de orquídeas epífitas ($F = 21.03$; $p < 0.001$) y se correlacionan positivamente ($r = 0.36$, $p < 0.001$; $r = 0.23$, $p < 0.001$, respectivamente).

Los forofitos *Quercus laurina* (57%) y *Clethra hartwegii* (12%) fueron las especies con mayor valor de importancia, mientras que, *Abies guatemalensis*, *Conostegia xalapensis*, *Clethra mexicana* y *Parathesis melanosticta*, registraron el menor valor de importancia (Cuadro 3).

Se observó a *Rhynchostele candidula* en seis forofitos, mientras que, *Lepanthes nagelii*, *L. brachystele*, *Isochilus bracteatus*, *Oncidium unguiculatum*, *Prosthechea ghiesbreghtiana* y *Stelis sotoarenasii* se registraron sólo en *Quercus laurina*. *Epidendrum camposii* y *Lepanthes greenwoodii* en *Chiranthodendron pentadactylon* y *Lepanthes nagelii* se observó en *Alnus firmifolia* (Cuadro 4).

Se registraron preferencias por más de cinco especies de orquídeas epífitas para *Quercus laurina*, *Chiranthodendron pentadactylon* y *Arbutus xalapensis* (Cuadro 4), mientras que *Clethra mexicana*, *Quercus rugosa*, *Parathesis melanosticta*, *Abies guatemalensis*, *Arbutus xalapensis*, *Oreopanax xalapensis* y *Symplocos sousae*, se consideraron como forofitos limitantes, debido a que la frecuencia observada fue menor que la esperada en 12 especies de orquídeas epífitas. Sin embargo, *Ternstroemia lineata*, *Clethra hartwegii*, *Alnus firmifolia*, *Buddleja cordata*, *Prunus brachybotrya* y *P. rhamnoides*, fueron forofitos preferidos para dos o tres especies de orquídeas (Cuadro 4).

Distribución vertical

La riqueza de especies de orquídeas epífitas fue diferente en cada una de las zonas dentro de los árboles ($F = 4.32$; $p > 0.05$). La mayor riqueza se registró en la

zona II, con 22 especies (56% del total de los individuos inventariados) y en la zona III, 16 especies respectivamente. La menor riqueza ocurrió en las zonas IV, I y V (cuatro, seis y cinco especies, respectivamente) (Figura 2).

Las especies *Acianthera chrysantha*, *Epidendrum camposii*, *Isochilus bracteatus*, *Lepanthes brachystele*, *L. greenwoodii*, *L. nagelii*, *Prosthechea ghiesbreghtiana*, *Rhyncho스테le cervantesii*, *R. maculata*, *Stelis rufobrunnea* y *S. sotoarenasii*, fueron más frecuentes en las zonas I, II y en menor proporción se observaron en la zona III, por lo que se consideran como epífitas de tronco. *Anathallis scariosa*, *Artorima erubescens*, *Epidendrum greenwoodii*, *Maxillaria rhombea*, *Oncidium unguiculatum* y *Prosthechea hastata*, fueron más abundantes entre las ramas primarias y el centro de la copa (Zonas IV-V). Estas especies son epífitas de dosel, debido a que se establecen y desarrollan en las zonas más altas de los forofitos. Mientras que, *Epidendrum eximium* y *Rhyncho스테le maculata* fueron consideradas como generalistas, debido a que se registraron tanto en el tronco como en el dosel (zonas II a IV). *Epidendrum greenwoodii* y *Rhyncho스테le candidula* fueron neutrales (Cuadro 6).

DISCUSIÓN

En este estudio la riqueza de orquídeas epífitas tiene una correlación positiva con el DAP y la altura de los forofitos. Esta relación ha sido documentada en epífitas vasculares por otros autores como Hietz y Hietz-Seifert (1995), Hietz (2005), Flores Palacios y García Franco (2006), Zotz y Schultz (2008), Hirata *et al.* (2009)

y Moorhead *et al.* (2010), mientras que, Zotz y Vollrath (2003) y Köster *et al.* (2009) no observaron efectos significativos entre la riqueza de epífitas y el DAP o la altura de los forofitos. Según Bartels y Chen (2012), a medida que los árboles aumentan su altura y diámetro, se incrementa la superficie para el establecimiento de las plantas epífitas. Árboles con troncos más grandes proveen mayor superficie y micrositios heterogéneos para ser colonizados (Zotz y Vollrath, 2003; Burns y Dawson, 2005). Otros estudios describen que la diversidad de epífitas se incrementa con el tamaño del forofito y que esta tendencia difiere entre especies de forofito, debido a que cada forofito presenta características particulares (tipo de corteza, arquitectura, entre otras) (Callaway *et al.*, 2002; Burns y Dawson, 2005).

Distribución horizontal

En los resultados obtenidos se observa que la distribución de las orquídeas en los forofitos no es uniforme. Doce especies de orquídeas fueron más frecuentes entre tres y seis forofitos, mientras que ocho especies se registraron en un sólo forofito. Estudios previos describen que las epífitas, dependen en algún grado, de los forofitos potenciales y algunas especies de orquídeas están restringidas a forofitos específicos (Frei y Dodson, 1972; Frei, 1973; Migenis y Ackerman, 1993; Tremblay *et al.*, 1998; Laube y Zotz, 2006). Otros estudios señalan que la especificidad de forofito es poco frecuente y las epífitas habitan en más de una especie (ter Steege y Cornelissen, 1989; Zimmerman y Olmsted, 1992; Migenis y Ackerman, 1993; Benzing, 1995; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Tremblay *et al.*, 1998; Callaway *et al.*, 2002; Malizia, 2003; Mehlreter *et al.*, 2005; Hirata *et al.*, 2009).

De las 20 especies de orquídeas epífitas analizadas en este estudio con más de diez individuos, en 12 especies los forofitos son limitantes. Esto sugiere que los árboles de la zona de estudio podrían limitar a la mayor parte de las orquídeas epífitas. Flores-Palacios y García-Franco (2006) indican que los forofitos podrían limitar su establecimiento, ya sea porque se saturan con distintas especies o porque sus cortezas restringen su desarrollo. Frei (1973) señala que ciertos árboles del género *Quercus*, con las mismas características físicas, contienen diferente número de individuos de orquídeas epífitas, debido a que los forofitos de este género producen componentes químicos en la corteza que inhiben la germinación de las semillas de orquídeas.

Según Zotz y Vollrath (2003) e Hirata *et al.* (2009), las epífitas vasculares muestran preferencia por algunas características de los forofitos, entre ellas, la edad, el tamaño, el tipo de corteza y las condiciones microclimáticas asociadas a éstas, las cuales podrían influir en la diversidad de orquídeas epífitas y ser un factor clave en la determinación de la preferencia o limitación de los forofitos (Zotz y Hietz, 2001; Callaway *et al.*, 2002; Laube y Zotz, 2003; Vergara-Torres *et al.*, 2010; Zotz *et al.*, 2010). Las características de la corteza, entre ellas la composición química, la capacidad de retención de agua y la cantidad de nutrimentos, influyen en las poblaciones de las orquídeas epífitas (Callaway *et al.*, 2002; Tupac *et al.*, 2007).

Distribución vertical

Al considerar la distribución vertical de las orquídeas epífitas registradas en este estudio, ninguna se distribuye en las cinco zonas de manera continua. El mayor número de especies se encuentran en las zonas II y III, mientras que, en las zonas I (tronco), IV y V (dosel) se observó la menor riqueza. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Ibsch (1996) y Acebey y Krömer (2001). Sin embargo, ter Steege y Cornelissen (1989), Ek *et al.* (1997) y Freiberg (1996, 1999) y Krömer *et al.* (2007), registraron la mayor riqueza de orquídeas epífitas en las zonas III y IV. Según Johansson (1974), ter Steege y Cornelissen (1989), Jácome *et al.* (2004) y Krömer *et al.* (2007), los patrones de distribución vertical en un forofito están relacionados con la tolerancia a la luz y la humedad, o sus adaptaciones ecofisiológicas. Gradstein *et al.* (2003) y Krömer y Gradstein (2003), describen que las diferencias en la diversidad de epífitas a diferentes alturas de los forofitos, están determinadas por la estructura y altura del dosel, mismas que regulan la intensidad y dirección de la luz recibida, humedad atmosférica, temperatura y disponibilidad de nutrimentos.

Las especies de orquídeas epífitas más abundantes (*Anathallis scariosa*, *Artorima erubescens*, *Maxillaria rhombea*, *Prosthechea hastata* y *Rhynchostele maculata*), se distribuyen en las zonas III, IV y V. Las epífitas generalmente se concentran en las ramas y troncos principales de los forofitos, ya que éstas tienen mayor superficie y contienen más nutrimentos. Además, las ramas principales de los árboles, frecuentemente están ubicadas hacia el centro de los mismos, el

microclima es constante en términos de incidencia lumínica y de humedad atmosférica. En la zona V, donde las condiciones microclimáticas son extremas, son frecuentes *Anathallis scariosa* y *Artorima erubescens*, especies con adaptaciones que les permiten tolerar el estrés hídrico, como pseudobulbos y hojas crasas (Benzing, 1986; 1990). En esta zona, las ramas de los forofitos tienen una longevidad relativamente corta, la variación en la humedad disponible es más alta (principalmente se intensifica la sequía del sustrato) y los nutrimentos son más escasos.

Mehltreter *et al.* (2005) en un BMM del estado de Veracruz, México, registraron alta diversidad de epífitas que se desarrollan en el fuste de los forofitos. Sin embargo, la escasez de orquídeas en la base del tronco (ZI), se relaciona con las condiciones microclimáticas del sotobosque, que sólo favorecen el establecimiento y desarrollo de algunas especies de orquídeas epífitas (ter Steege y Cornelissen 1989). Hágsater *et al.* (2005) señalan que en la base de los fustes y en las ramas gruesas se desarrollan algunas especies de orquídeas epífitas sin pseudobulbos y con hojas alargadas. Johansson (1974) y Parker (1995), describen que en esta zona, la luz disminuye, la humedad aumenta y las condiciones microclimáticas en el tronco son relativamente constantes, factores que podrían permitir el establecimiento y desarrollo de estas especies.

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio muestran que la riqueza, la abundancia y la distribución vertical de orquídeas epífitas, se relacionan con la altura, el DAP y las zonas a diferentes alturas de los forofitos. El efecto positivo del DAP y la altura reflejan estabilidad del hábitat a largo plazo, facilitando el establecimiento y desarrollo de estas plantas. La mayoría de las especies de orquídeas epífitas registradas se establecen en los troncos y en menor proporción habitan el dosel, estos patrones de distribución están relacionados con las diferencias en la tolerancia a las condiciones de luz y humedad, que les permiten establecerse a diferentes alturas en los forofitos. En relación con la distribución horizontal de las orquídeas epífitas, la combinación de distintas características en los forofitos determina la riqueza de éstas.

LITERATURA CITADA

- 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.
- 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.

- 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.
- 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.
- Bartels, S. F. y H. Y. H. Chen. 2012. Mechanisms regulating epiphytic plant diversity. *Critical Reviews in Plant Sciences* **31**: 391-400.
- Barthlott, W., V. Schmit-Neurerburg, 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.
- Benzing, D. H. 1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana* **16**: 159-168.
- Benzing, D. H. 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Benzing, D. H. 1986. The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana* **9**: 23-43.
- Benzing D. H. 1978. Germination and early establishment of *Tillandsia circinnata* Schlecht. (Bromeliaceae) on some of its hosts and other supports in Southern Florida. *Selbyana* **5**: 95-106.
- Bernal, R., T. Valverde, y L. Hernández-Rosas. 2005. Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany* **83**: 1238-1247.

- Bøgh, A. 1992. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian Montane Rain Forest. *Selbyana* **13**: 25-34.
- Burns, K. C. y J. W. Dawson. 2005. Patterns in the distribution of epiphytes and vines in a New Zealand forest. *Austral Ecology* **30**: 883-891.
- Bussmann, R. W. 2001. Epiphyte diversity in a tropical Andean forest-Reserva Biológica San Francisco, Zamora-Chinchipe, Ecuador. *Ecotropica* **7**: 43-59.
- Callaway, R., K. Reinhart, G. Moore, D. Moore y S. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia* **132**: 221-230.
- Cardelús, C., R. K. Colwell y J. Watkins. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: Explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* **94**: 144-156.
- Cascante-Marín, A., J. H. D. Wolf, J. G. B. Oostermeijer, J. C. M. den Nijs, O. Sanahuja y A. Durán-Apuy. 2006. Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology* **7**: 520-532.
- Chase, M. W., J. V. Freudenstein, K. M. Cameron y R. L. Barrett. 2003. DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. Págs. 69-89. En: K. W. Dixon, S. P. Kell, R. L. Barrett, and P. J. Cribb (eds.). *Orchid conservation*. Natural History Publications, Kota Kinabalu.
- Ek, R. C., H. Steege ter y K. C. Biesmeijer. 1997. Vertical distribution and associations of vascular epiphytes in four different forest types in the

- Guianas. Págs. 65-89. En: R. C. Ek (ed.). Botanical diversity in the tropical rainforest of Guyana. Tropenbos, Wageningen.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García-Franco. 2006. Relationship between tree size and epiphyte richness: colonization, equilibrium, and extinction rates in epiphyte communities. *Journal of Biogeography* **33**: 323-330.
- 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**: 259-269.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García-Franco. 2001. Sample methods of vascular epiphytic plants: their effects on recording species richness and frequency. *Selbyana* **22**: 181-191.
- Frei, J. K. 1973. Orchid ecology in a cloud forest in the mountains of Oaxaca, Mexico. *American Orchid Society Bulletin* **42**: 307-314.
- Frei, J. K. O. P. y C. H. Dodson. 1972. The chemical effect of certain bark substrates on the germination and early growth of epiphytic orchids. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **99**: 301-307.
- Freiberg, M. 1999. The vascular epiphytes on a *Virola michelii* tree (Myristicaceae) in French Guiana. *Ecotropica* **5**: 78-81.
- Freiberg, M. 1996. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guyana. *Biotropica* **28**: 345-355.
- Gentry, A. H. y C. H. Dodson. 1987. Contribution of non trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* **19**: 149-156.

- Gradstein, S. R., N. M. Nadkarni, T. Krömer, I. Holz, y N. Nöske. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forest. *Selbyana* **24**: 105-111.
- Hágsater, E., M. Á. Soto-Arenas, G. A. Salazar-Chávez, R. Jiménez-Machorro, M. A. López-Rosas y R. L. Dressler. 2005. Las orquídeas de México. Instituto Chinoín, México, D.F.
- Hammer, O., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9 pp. Disponible en: <http://palaeo-electronica.org/2001/1/past/issue101.htm>.
- Hietz, P. 2005. Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conservation Biology* **19**: 391-399.
- 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.
- 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.
- Ibisch, P. 1996. Neotropische Epiphyten diversität-das Beispiel Bolivien. *Archiv naturwissenschaftlicher Dissertationen*. Martina Galunder-Verlag, Wiehl.
- Ingram, S. W., A. Ferrell, K. Ingram y N. M. Nadkarni. 1996. Floristic composition of vascular epiphytes in a neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Selbyana* **17**: 88-103.

- Ingram, S. W. y N. M. Nadkarni. 1993. Composition and distribution of epiphytic organic matter in a neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* **25**: 370-383.
- Jácome, J., G. Galeano, M. Amaya y M. Mora. 2004. Vertical distribution of epiphyte and hemiepiphytic Araceae in a tropical rain forest in Chocó, Colombia. *Selbyana* **23**: 118-123.
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* **59**:1-123.
- Kelly, D.L., G. O'Donovan, J. Feehan, S. Murphy, S. O. Drangeid y L. Marcano-Berti. 2004. The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology* **20**: 643-666.
- Kernan C. y N. Fowler. 1995. Differential substrate use by epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica: a source of guild structure. *Journal of Ecology* **83**: 65-73.
- 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.
- Krömer, T., M. Kessler y S. R. Gradstein. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* **189**: 261-278.
- Krömer, T. y M. Kessler. 2006. Filmy ferns (Hymenophyllaceae) as high-canopy epiphytes. *Ecotropica* **12**: 57-63.

- Krömer, T. y S. R. Gradstein. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* **24**: 190-195.
- Laube, S. y G. Zotz. 2006. Neither host-specific nor random: vascular epiphytes on three tree species in a Panamanian lowland forest. *Annals of Botany* **97**: 1103-1114.
- Laube, S. y G. Zotz. 2003. Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte? *Functional Ecology* **17**: 598-604.
- Malizia, A. 2003. Host tree preference of vascular epiphytes and climbers in a subtropical montane cloud forest of northwest Argentina. *Selbyana* **24**: 196-205.
- Martínez-Meléndez, N., M. A. Pérez-Farrera y A. Flores-Palacios. 2008. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* **56**: 2069-2086.
- Mehlreter, K., A. Flores-Palacios y J. G. García-Franco. 2005. Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **21**: 651-660.
- Migenis, L. E. y J. D. Ackerman. 1993. Orchid-sporophyte relationships in a forest watershed in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* **9**: 231-240.
- Moorhead, L. C., S. M. Philpott y P. Bichier. 2010. Epiphyte biodiversity in the coffee agricultural matrix: canopy stratification and distance from forest fragments. *Conservation Biology* **24**: 737-746.

- Mori, S. y B. Boom. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in a Eastern Brazilian forest. *Biotropica* **15**: 68-70.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley, New York.
- Nieder, J., J. Prosperí y G. Michaloud. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology* **153**: 51-63.
- Nieder, J., S. Engwald, M. Klawun y W. Barthlott. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland Amazonian rain forest (Surumoni crane plot) of Southern Venezuela. *Biotropica* **32**: 385-396.
- Parker, G. G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. Págs. 73-106. En: M. D. Lowman y N. M. Nadkarni (eds.). Forest Canopies. Academic Press, San Diego.
- Prasad-Adhikari, Y., H. Siegfried-Fischer y A. Fischer. 2012. Host tree utilization by epiphytic orchids in different land-use intensities in Kathmandu Valley, Nepal. *Plant Ecology* **213**: 1393-1412.
- Rudolph, D., G. Rauer, J. Nieder y W. Barthlott. 1998. Distributional patterns of epiphytes in the canopy and phorophyte characteristics in a Western Andean rain forest in Western Ecuador. *Selbyana* **19**: 27-33.
- Sanford, W. W. 1968. Distribution of epiphytic orchids in semideciduous tropical forest in Southern Nigeria. *Journal of Ecology* **56**: 697-705.
- Talley, S. M., R. O. Lawton y W. N. Setzer. 1996. Host preference of *Rhus radicans* (Anacardiaceae) in a Southern deciduous hardwood forest. *Ecology* **77**: 1271-1276.

- ter Steege, H., y J. H. C. Cornelissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* **21**: 331-339.
- Théry, M. 2001. Forest light and its influence on habitat selection. *Plant Ecology* **153**: 251-261.
- Tremblay, R. L., J. K. Zimmerman, L. Lebrón, P. Bayman, I. Sastre, F. Axelrod y J. Alers-García. 1998. Host specificity and low reproductive success in the rare endemic Puerto Rican orchid *Lepanthes caritensis*. *Biological Conservation* **85**: 297-304.
- Tupac O. J., S. Aragon y J. D. Ackerman. 2007. Site variation in spatial aggregation and phorophyte preference in *Psychilis monensis* (Orchidaceae). *Biotropica* **39**: 227-231.
- VanDunné, H. J. F. 2002. Effects of the spatial distribution of trees, conspecific epiphytes and geomorphology on the distribution of epiphytic bromeliads in a secondary montane forest (Cordillera Central, Colombia). *Journal of Tropical Ecology* **18**: 193-213.
- 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.
- Zar, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice Hall. Englewood Cliffs.
- Zimmerman, J. K. e I. C. Olmsted. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica* **24**: 402-407.

- Zotz, G., W. Bogusch, P. Hietz y N. Ketteler. 2010. Growth of epiphytic bromeliads in a changing world: The effects of CO₂, water and nutrient supply. *Acta Oecologica* **36**: 659-665.
- 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.
- Zotz, G. y B. Vollrath. 2003. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* - correlations with tree size, tree age, and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 81-90.
- Zotz, G. y J. L. Andrade. 2002. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas. Págs. 271-296. En: M. R. Guariguata y G. H. Kattan (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. San José, 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., P. Bermejo y H. Dietz. 1999. The epiphyte vegetation of *Annona glabra* on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Biogeography* **26**: 761-776.

CUADROS

Cuadro 1. Lista de especies y número de individuos de orquídeas epífitas registradas en 40 transectos (0.4 ha) en un bosque mesófilo de montaña al sur de México.

Especies	Número de individuos		
	San Andrés Chichahuaxtla	San Martín Peras	Total
<i>Acianthera chrysantha</i>	143	4	147
<i>Anathallis scariosa</i>	53	196	249
<i>Artorima erubescens</i>	293	168	461
<i>Epidendrum camposii</i>	21	-	21
<i>E. eximium</i>	133	47	180
<i>E. greenwoodii</i>	53	6	59
<i>E. pastranae</i>	-	1	1
<i>E. tortipetalum</i>	-	6	6
<i>Isochilus bracteatus</i>	11	-	11
<i>Lepanthes nagelii</i>	-	139	139
<i>L. brachystele</i>	20	-	20
<i>L. greenwoodii</i>	38	-	38
<i>Maxillaria rhombea</i>	-	305	305
<i>Oncidium unguiculatum</i>	45	-	45
<i>Prosthechea bicamerata</i>	-	38	38
<i>P. ghiesbreghtiana</i>	168	11	179
<i>P. hastata</i>	152	121	273
<i>P. varicosa</i>	2	4	6
<i>Rhynchostele candidula</i>	-	62	62
<i>R. cervantesii</i>	88	9	97
<i>R. maculata</i>	1169	364	1533
<i>Stelis rufobrunnea</i>	35	231	266
<i>S. sotoarenasii</i>	68	-	68

Cuadro 2. Especies de forofitos y riqueza de orquídeas epífitas observadas en fragmentos de bosque mesófilo de montaña.

Familia	Especie	DAP (cm) Media±E.E.	Altura (m) Media± E.E.	NIF	RO	NIO
Pinaceae	<i>Abies guatemalensis</i>	50 ± 39	18 ± 4	2	2	10
Betulaceae	<i>Alnus firmifolia</i>	62 ± 39	12 ± 4	4	6	327
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i>	64 ± 46	10 ± 4	6	5	11
Buddlejaceae	<i>Buddleja cordata</i>	70 ± 45	15 ± 4	6	4	79
Malvaceae	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	84 ± 26	19 ± 5	7	8	156
Clethraceae	<i>Clethra hartwegii</i>	66 ± 44	16 ± 4	41	6	135
	<i>Clethra mexicana</i>	60 ± 41	16 ± 4	3	2	347
Melastomataceae	<i>Conostegia xalapensis</i>	21 ± 0	12 ± 0	1	1	1
Lauraceae	<i>Litsea glaucescens</i>	97 ± 0	22 ± 0	1	1	9
Araliaceae	<i>Oreopanax xalapensis</i>	38 ± 41	15 ± 4	1	4	33
Myrsinaceae	<i>Parathesis melanosticta</i>	48 ± 34	17 ± 4	5	5	25
Rosaceae	<i>Prunus brachybotrya</i>	101 ± 38	16 ± 4	2	3	14
Rosaceae	<i>P. rhamnoides</i>	84 ± 44	19 ± 4	14	6	211
Fagaceae	<i>Quercus glabrescens</i>	59 ± 34	14 ± 4	19	20	96
	<i>Q. laurina</i>	56 ± 39	15 ± 4	188	21	254
	<i>Q. rugosa</i>	62 ± 46	13 ± 4	21	2	171
Asteraceae	<i>Senecio sinuatus</i>	34 ± 37	9 ± 5	1	1	1
Symplocaceae	<i>Symplocos sousae</i>	59 ± 47	15 ± 4	3	2	11
Styracaceae	<i>Styrax argenteus</i>	31 ± 28	11 ± 4	4	2	8
Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia lineata</i>	46 ± 43	12 ± 4	5	2	15

NIF = Número de individuos de forofitos, RO = Riqueza de orquídeas, NIO = Número de individuos de orquídeas.

Cuadro 3. Valor de importancia de las especies de forofitos en un bosque mesófilo de montaña del sur de México.

Familia	Especie	NI	NR	DAP (cm²)	Abr	Valor de Importancia
Fagaceae	<i>Quercus laurina</i>	188	0.576	73234	0.577	0.577
Clethraceae	<i>Clethra hartwegii</i>	41	0.121	16557	0.13	0.126
Fagaceae	<i>Quercus rugosa</i>	21	0.063	8026	0.063	0.063
Rosaceae	<i>Prunus rhamnoides</i>	14	0.04	6836	0.054	0.047
Malvaceae	<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	7	0.02	3392	0.027	0.023
Fagaceae	<i>Quercus glabrescens</i>	19	0.02	2838	0.022	0.021
Araliaceae	<i>Oreopanax xalapensis</i>	1	0.023	1776	0.014	0.019
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i>	6	0.017	2252	0.018	0.018
Buddlejaceae	<i>Buddleja cordata</i>	6	0.017	2449	0.019	0.018
Myrsinaceae	<i>Parathesis melanosticta</i>	5	0.014	1399	0.011	0.013
Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia lineata</i>	5	0.014	1346	0.011	0.013
Asteraceae	<i>Senecio sinuatus</i>	1	0.014	998	0.008	0.011
Symplocaceae	<i>Symplocos sousae</i>	3	0.014	841	0.007	0.011
Betulaceae	<i>Alnus firmifolia</i>	4	0.009	1103	0.009	0.009
Styracaceae	<i>Styrax argenteus</i>	4	0.009	1039	0.008	0.008
Rosaceae	<i>Prunus brachybotrya</i>	2	0.006	1172	0.009	0.007
Clethraceae	<i>Clethra mexicana</i>	3	0.009	389	0.003	0.006
Pinaceae	<i>Abies guatemalensis</i>	2	0.006	580	0.005	0.005
Lauraceae	<i>Litsea glaucescens</i>	1	0.003	563	0.004	0.004
Melastomataceae	<i>Conostegia xalapensis</i>	1	0.003	122	0.001	0.002

NI = Número de individuos, NR = número relativo de individuos, Abr = área basal relativa.

Cuadro 4. Número de orquídeas epifitas registradas en 20 especies de forofitos en fragmentos de un bosque mesófilo de montaña al sur de México. Acrónimos de las especies de forofitos. Pm = *Parathesis melanosticta*, Ag = *Abies guatemalensis*, Af = *Alnus firmifolia*, Aj = *Arbutus xalapensis*, Bc = *Buddleja cordata*, Cp = *Chiranthodendron pentadactylon*, Ch = *Clethra hartwegii*, Cm = *Clethra mexicana*, Lg = *Litsea glaucescens*, Cx = *Conostegia xalapensis*, Ox = *Oreopanax xalapensis*, Pb = *Prunus brachybotrya*, Pr = *Prunus rhamnoides*, Qg = *Quercus glabrescens*, Ql = *Quercus laurina*, Qr = *Quercus rugosa*, Ss = *Senecio sinuatus*, Sys = *Symplocos sousae*, Sa = *Styrax argenteus*, Tl = *Ternstroemia lineata*.

	Pm	Ag	Af	Aj	Bc	Cp	Ch	Cm	Lg	Cx	Ox	Pb	Pr	Qg	Ql	Qr	Ss	Sys	Sa	Tl
<i>Acianthera chrysantha</i>	0	0	0	0	0	14	0	2	0	0	2	0	0	0	129	0	0	0	0	0
ft	1	0.4	11.6	0.4	2.4	5.5	4.5	12.5	0.3	0.1	1.1	0.5	7.1	3.3	89.4	5.9	0	0.4	0.2	0.5
rs	-1	-0.6	-3.6	-0.6	-1.6	3.8	-2.2	-3.2	-0.5	-0.3	0.8*	-0.7	-2.8	-1.9	6.8	-2.5	-0.2	-0.6	-0.5	-0.7
<i>Anathallis scariosa</i>	0	0	1	0	2	0	20	126	0	0	27	0	20	0	53	0	0	0	0	0
ft	1.6	0.6	19.7	0.7	4.1	9.3	7.6	21.2	0.5	0.2	1.9	0.8	12	5.5	151	10	0.1	0.7	0.4	0.8
rs	-1.3	-0.8	-4.5	-0.8	-1.1*	-3.2	4.7	24.6	-0.7	-0.4	18.7	-0.9	2.4	-2.5	-	-3.3	-0.3	-0.8	-0.6	-0.9
<i>Artorima erubescens</i>	11	0	1	0	23	45	37	1	0	0	0	0	9	18	231	12	0	0	5	6
ft	2.6	1	31.6	1.1	6.6	14.8	12.2	33.9	0.8	0.3	3.1	1.3	19.3	8.9	243	16	0.1	1.1	0.6	1.3
rs	5.5	-1	-6	-1.1	6.7	8.4	7.6	-6.2	-0.9	-0.6	-1.9	-1.2	-2.5	3.3	-1.2	-1.1	-0.3	-1.1	6.1	4.5
<i>Epidendrum camposii</i>	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0
ft	0.1	0.1	1.7	0.1	0.3	0.8	0.6	1.8	0	0	0.2	0.1	1	0.5	12.8	0.8	0	0.1	0	0.1
rs	-0.4	-0.2	-1.3	-0.2	-0.6	6	-0.8	-1.4	-0.2	-0.1	-0.4	-0.3	-1	-0.7	1	-0.9	-0.1	-0.2	-0.2	-0.3
<i>E. eximium</i>	9	5	1	0	0	3	4	0	0	0	0	2	8	11	132	3	0	0	0	2
ft	1.2	0.4	14.3	0.5	3	6.7	5.5	15.3	0.3	0.1	1.4	0.6	8.7	4	109	7.2	0	0.5	0.3	0.6
rs	7.4	7.1	-3.7	-0.7	-1.8	-1.5	-0.7*	-4.2*	-0.6	-0.4	-1.2	1.8*	-0.2*	3.6	3.5	-1.6	-0.2	-0.7	-0.5	2*
<i>E. greenwoodii</i>	0	0	0	1	0	17	0	1	0	0	1	0	0	1	34	0	1	2	1	0
ft	0.4	0.1	4.7	0.2	1	2.2	1.8	5	0.1	0	0.5	0.2	2.8	1.3	35.9	2.4	0	0.2	0.1	0.2
rs	-0.6	-0.4	-2.3	2.1	-1	10.3	-1.4	-1.9	-0.3	-0.2	0.8*	-0.5	-1.7	-0.3	-0.5	-1.6	8.3	4.7	3.2*	-0.4
<i>Isochilus bracteatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0
ft	0.1	0	0.9	0	0.2	0.4	0.3	0.9	0	0	0.1	0	0.5	0.2	6.7	0.4	0	0	0	0
rs	-0.3	-0.2	-1	-0.2	-0.4	-0.7	-0.6	-1	-0.1	-0.1	-0.3	-0.2	-0.7	-0.5	2.7	-0.7	-0.1	-0.2	-0.1	-0.2

Cuadro 5. (Continuación)

	Pm	Ag	Af	Aj	Bc	Cp	Ch	Cm	Lg	Cx	Ox	Pb	Pr	Qg	Ql	Qr	Ss	Sys	Sa	Tl
<i>Lepanthes nagelii</i>	0	0	129	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	1	0	0	0	0
ft	0.9	0.3	11	0.4	2.3	5.2	4.3	11.8	0.3	0.1	1.1	0.5	6.7	3.1	84.5	5.6	0	0.4	0.2	0.4
rs	-1	-0.6	37.7	-0.6	-1.6	-2.4	-2.1	-3.7	-0.5	-0.3	-1.1	-0.7	-2.7	-1.8	-13.3	-2	-0.2	-0.6	-0.5	-0.7
<i>L. brachystele</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0
ft	0.1	0	1.6	0.1	0.3	0.7	0.6	1.7	0	0	0.2	0.1	1	0.4	12.2	0.8	0	0.1	0	0.1
rs	-0.4	-0.2	-1.3	-0.2	-0.6	-0.9	-0.8	-1.4	-0.2	-0.1	-0.4	-0.3	-1	-0.7	3.6	-0.9	-0.1	-0.2	-0.2	-0.3
<i>L. greenwoodii</i>	0	0	0	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0
ft	0.2	0.1	3	0.1	0.6	1.4	1.2	3.2	0.1	0	0.3	0.1	1.8	0.8	23.1	1.5	0	0.1	0.1	0.1
rs	-0.5	-0.3	-1.8	-0.3	-0.8*	24.6	-1.1	-1.9	-0.3	-0.2	-0.5	-0.4	-1.4	-0.9	-5	-1.3	-0.1	-0.3	-0.2	-0.3
<i>Maxillaria rhombea</i>	0	0	17	0	0	0	16	217	8	0	2	0	44	0	0	0	0	0	0	0
ft	2	0.7	24.1	0.8	5.1	11.3	9.3	25.8	0.6	0.2	2.3	1	14.7	6.8	185	12.2	0.1	0.8	0.4	1
rs	-1.5	-0.9	-1.6	-0.9*	-2.4	-3.6	2.3	40.8	10.1	-0.5	-0.2*	-1.1	8.1	-2.7	-22.5	-3.7	-0.3	-0.9	-0.7	-1
<i>Oncidium unguiculatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	45	0	0	0	0	0
ft	0.3	0.1	3.6	0.1	0.7	1.7	1.4	3.8	0.1	0	0.3	0.2	2.2	1	27.4	1.8	0	0.1	0.1	0.1
rs	-0.5	-0.3	-1.8	2.8	-0.8	-1.2	0.8	-1.9	-0.3	-0.2	-0.5	-0.4	-1.4	-0.9	2.3	-1.3	-0.1	-0.3	-0.2	14.2
<i>Prosthechea bicamerata</i>	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	30	0	0	0	0	5
ft	0.2	0.1	3	0.1	0.6	1.4	1.2	3.2	0.1	0	0.3	0.1	1.8	0.8	23.1	1.5	0	0.1	0.1	0.1
rs	-0.5	-0.3	-1.8	2.8	-0.8*	-1.2	0.8	-1.9*	-0.3	-0.2	-0.5	-0.4	-1.4	-0.9	2.3	-1.3	-0.1	-0.3	-0.2	14.2
<i>P. ghiesbreghtiana</i>	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	4	168	4	0	0	0	0
ft	1.2	0.4	14.2	0.5	3	6.7	5.5	15.2	0.3	0.1	1.4	0.6	8.6	4	109	7.2	0	0.5	0.3	0.6
rs	-1.1	-0.7	-4	-0.7	-1.8	-1.5*	-2.4	-4.2	-0.6	-0.4	-1.2	-0.8	-3.1	0	9.3	-1.2	-0.2	-0.7	-0.5	-0.8

Cuadro 5. (Continuación)

	Pm	Ag	Af	Aj	Bc	Cp	Ch	Cm	Lg	Cx	Ox	Pb	Pr	Qg	Ql	Qr	Ss	Sys	Sa	Tl
<i>P. hastata</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	4	0	14	163	85	0	0	0	0
ft	1.8	0.7	21.6	0.7	4.5	10.2	8.4	23.2	0.5	0.2	2.1	0.9	13.2	6.1	166	10.9	0.1	0.7	0.4	0.9
rs	1.7*	-0.8	-5	-0.9	-2.2	-3.4	-3	-5.2	-0.8	6.5	-1.5	3.3	-3.9	3.4	-0.4	23.6	-0.3	-0.9	-0.7	-1
<i>Rhynchostele candidula</i>	2	5	0	2	0	0	0	0	0	0	0	8	0	1	20	24	0	0	0	0
ft	0.4	0.1	4.9	0.2	1	2.3	1.9	5.3	0.1	0	0.5	0.2	3	1.4	37.7	2.5	0	0.2	0.1	0.2
rs	2.5*	12.6	-2.3	4.6	-1	-1.6	-1.4	-2.4	-0.3	-0.2	-0.7	17.2	-1.8	-0.3	-4.6	14	-0.1	-0.4	-0.3	-0.4
<i>R. cervantesii</i>	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	88	3	0	0	0	0
ft	0.6	0.2	7.7	0.3	1.6	3.6	3	8.2	0.2	0.1	0.7	0.3	4.7	2.2	59	3.9	0	0.3	0.1	0.3
rs	-0.8	-0.5	-2.5	7.5	-1.3	-2	-1.8	-3	-0.4	-0.3	-0.9	-0.6	-1.8	-1.5	6.1	-0.5	-0.2	-0.5	-0.4	-0.6
<i>R. maculata</i>	1	0	1	0	41	32	48	5	0	0	0	0	118	19	1226	33	0	9	0	0
ft	10	3.7	121.4	4.1	25.5	57	47	130	3	1.1	11.8	5.2	74	34.1	932	61.5	0.4	4.1	2.2	4.8
rs	-3.6	-2.4	-14.4	-2.5	3.9	-4.3	0.2	-14.5	-2.2	-1.3	-4.4	-2.9	6.6	-3.3	19.4	-4.7	-0.8	3.1	-1.9	-2.8
<i>Stelis rufobrunnea</i>	0	0	177	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	24	62	1	0	0	0	0
ft	1.7	0.6	21.1	0.7	4.4	9.9	8.2	22.6	0.5	0.2	2.1	0.9	12.8	5.9	162	10.7	0.1	0.7	0.4	0.8
rs	-1.4	-0.8	36.6	-0.9	-2.2	-2.6	-3	-5.1	-0.7	-0.5	-1.5	-1	-3.8	7.8	-12.9	-3.1	-0.3	-0.9	-0.6	-0.9
<i>S. sotoarenasii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	68	0	0	0	0	0
ft	0.4	0.2	5.4	0.2	1.1	2.5	2.1	5.8	0.1	0	0.5	0.2	3.3	1.5	41.3	2.7	0	0.2	0.1	0.2
rs	-0.7	-0.4	-2.4	-0.4	-1.1	-1.6	-1.5	-2.5	-0.4	-0.2	-0.7	-0.5	-1.9	-1.3	6.7	-1.7	-0.1	-0.4	-0.3	-0.5

ft = número esperado de individuos de orquídeas epífitas en cada especie de forofito, rs = residual estandarizado.

* $P > 0.05$

Cuadro 6. Distribución vertical de 23 especies de orquídeas epífitas en un bosque mesófilo de montaña del sur de México.

Especie		ZI	ZII	ZIII	ZIV	ZV	Total	TE
<i>Acianthera chrysantha</i>	obs	1	174	21	0	0	196	Et
	esp	2	119	63	15	2		
	rs	-0.7	6.8	-4.5	-3.7	-1.2		
<i>Anathallis scariosa</i>	obs	0	51	76	41	26	194	Ed
	esp	3	111	63	15	2		
	rs	-1.9	-5.5	-0.3	5	17.4		
<i>Artorima erubescens</i>	obs	0	120	259	54	7	440	Ed
	esp	6	253	142	34	4		
	rs	-2.6	-12.5	12	2.7	1.1		
<i>Epidendrum camposii</i>	obs	0	16	5	0	0	21	Et
	esp	1	12	7	2	1		
	rs	-0.5	1.7	-0.7	-1.3	-0.4		
<i>E. eximium</i>	obs	0	126	27	5	0	158	Et
	esp	2	91	51	12	2		
	rs	-1.6	5.5	-4.2	-1.6	-1.3		
<i>E. greenwoodii</i>	obs	1	16	32	1	0	50	Et
	esp	1	29	16	4	1		
	rs	0.2	-2.6	3.7	-1.3	-0.7		
<i>Isochilus bracteatus</i>	obs	0	11	0	0	0	11	Et
	esp	1	6	3	1	1		
	rs	-0.3	2.8	-2.2	-1	-0.3		
<i>Lepanthes nagelii</i>	obs	0	133	6	0	0	139	Et
	esp	2	80	45	11	2		
	rs	-1.4	9.2	-7	-3.6	-1.20		
<i>L. brachystele</i>	obs	0	20	0	0	0	20	Et
	esp	1	1	11	6	2		
	rs	-0.5	3.8	-3	-1.3	-0.4		
<i>L. greenwoodii</i>	obs	0	38	0	0	0	38	Et
	esp	1	3	1	1	1		
	rs	-0.7	5.3	-4.2	-1.8	-0.6		

Cuadro 6. (Continuación)

Especie		ZI	ZII	ZIII	ZIV	ZV	Total	TE
<i>Maxillaria rhombea</i>	obs	0	32	140	111	1	284	Ed
	esp	4	163.5	91.7	22.3	2.5		
	rs	-2.1	-16.9	5.5	22.3	-1.2		
<i>Oncidium unguiculatum</i>	obs	0	0	45	0	0	45	Ed
	esp	1	26	14	3	1		
	rs	-0.7	-7.8	9.9	-2	-0.6		
<i>Prosthechea bicamerata</i>	obs	0	22	16	0	0	38	ed
	esp	1	22	12	3	1		
	rs	0.5	0	1.1	3	0.3		
<i>P. ghiesbreghtiana</i>	obs	17	144	22	0	0	183	et
	esp	3	105	59	14	1		
	rs	9.6	5.6	-5.6	-4.1	-1.3		
<i>P. hastata</i>	obs	0	111	96	28	0	235	ed
	esp	3	135	76	18	2		
	rs	-2	-5.1	4.5	3	-1.7		
<i>Rhynchostele candidula</i>	obs	0	36	21	3	0	60	neutral
	esp	1	34	19	5	1		
	rs	-0.9	0.05	0.3	-0.07	-0.8		
<i>R. cervantesii</i>	obs	0	99	0	0	0	99	et
	esp	1	57	32	8	1		
	rs	-1.1	8.5	-6.7	-3	-1		
<i>R. maculata</i>	obs	13	902	515	72	2	1504	neutral
	esp	21	866	485	118	13		
	rs	-2.1	2.5	2.2	-6.34	-3.3		
<i>Stelis rufobrunnea</i>	obs	25	224	15	0	0	264	et
	esp	4	152	85	20	2		
	rs	11.7	9.2	-9.4	-5.0	-1.6		
<i>S. sotoarenasii</i>	obs	0	68	0	0	0	68	et
	esp	1	39	22	5	1		
	rs	-0.9	7.1	-5.6	-2.5	-0.8		

esp = número esperado de individuos por estrato, rs = residual estandarizado. TE = tipo ecológico: generalista (ge), epífita de dosel (ed) y epífita de tronco (et).

FIGURAS

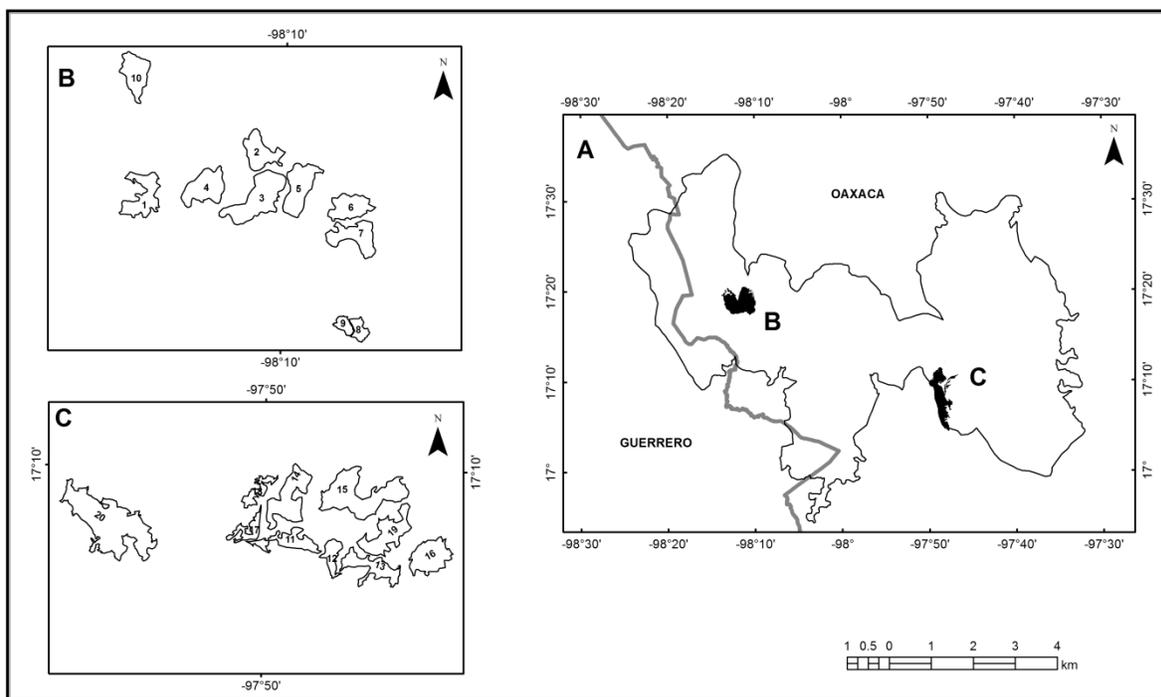


Figura 1. Localización de las Sierras Triqui-Mixteca y ubicación de los fragmentos de bosque mesófilo estudiado: a) San Martín Peras; b) San Andrés Chicahuaxtla, Putla, Oaxaca.

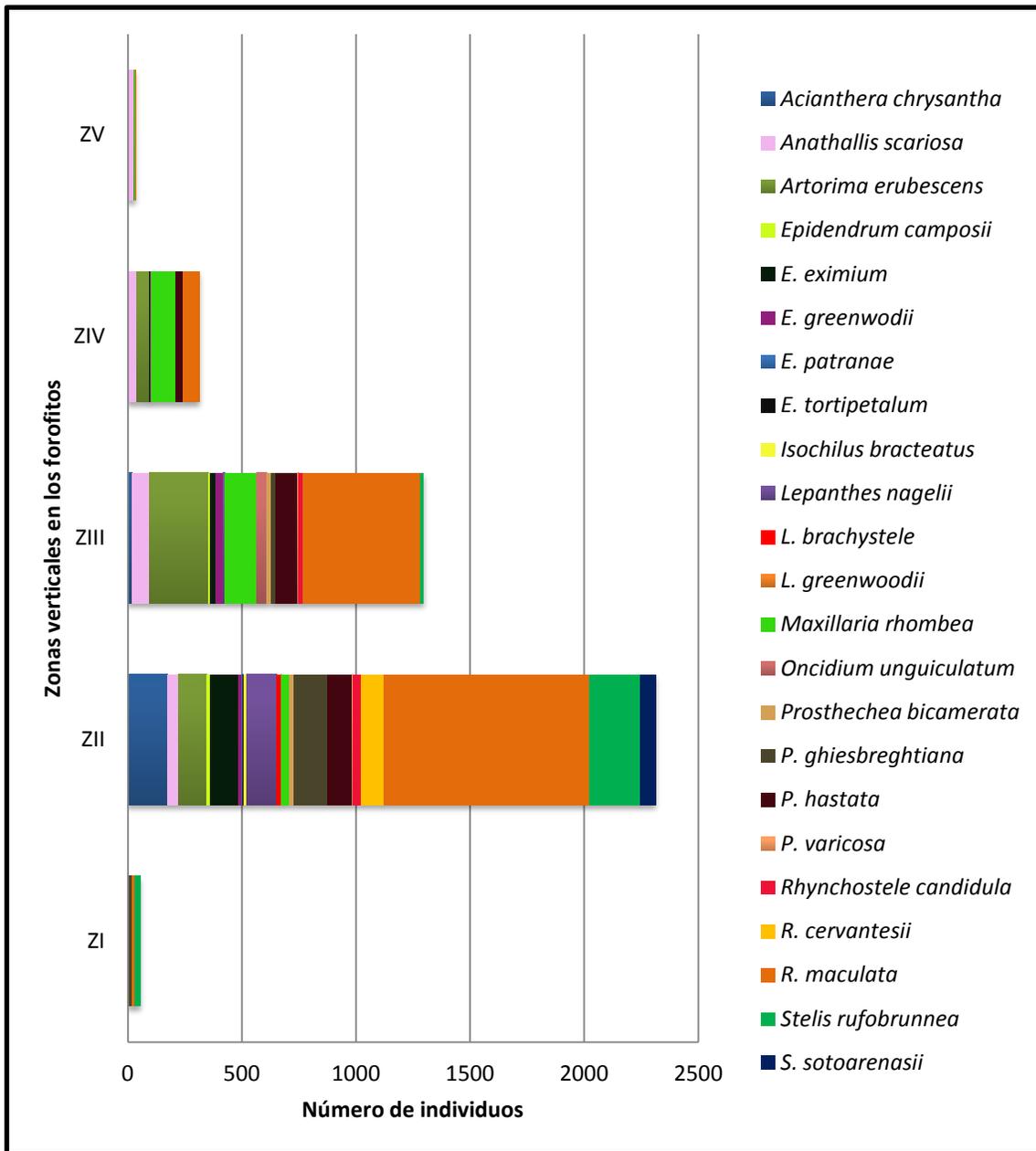


Figura 2. Número de individuos registrados de 23 especies de orquídeas epifitas en cinco zonas verticales (ZI-V) de los forofitos en un bosque mesófilo de montaña del sur de México.

**Effects of habitat fragmentation on epiphytic orchid diversity in
a montane forest in southern Mexico**

ACEPTADO EN JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY

ABSTRACT

Montane forests have a high diversity of epiphytic orchids, but this diversity is affected by forest fragmentation. The effects of fragmentation on alpha and beta diversity of epiphytic orchids were assessed through an analysis of area, interior area, shape, edge density, degree of isolation and contrast index of 20 montane forest patches in the south of Mexico. Two 2 × 50 m sampling transects were established in each patch, and trees with a diameter at breast height ≥ 20 cm were recorded. The orchid species present in each tree were identified and quantified. Alpha diversity of orchids varied among phorophyte individuals and was weakly correlated with tree basal area. Patch area, interior area, edge density and contrast index significantly affected alpha diversity, while patch isolation affected beta diversity. Edge density positively affected the alpha diversity of epiphytic orchids, most likely due to microclimatic changes caused by fragmentation. Drought-tolerant species were common along patch edges, while ombrophiles were common in the inner zones. This pattern likely reflects the wide ecological tolerance of these taxa, which is a critical factor for their growth and survival in fragmented habitats.

INTRODUCTION

Habitat fragmentation is a process that causes discontinuity in the spatial distribution of biotic and abiotic resources in a given area, affecting the occupation, reproduction and survival of species (Franklin *et al.* 2002). The fragmentation process results in vegetation patches that are smaller in size, irregular in shape, and have a higher degree of isolation than undisturbed habitats (Armenteras *et al.* 2003, Fitzsimmons 2003, Cayuela *et al.* 2006, Echeverría *et al.* 2006). The size and configuration of the patches alters population dynamics and leads to the loss of species (Tilman *et al.* 1994, Dobson *et al.* 1997, Barbosa & Marquet 2002, Fahrig 2003). Decreases in patch size heighten the influence of external factors on the biological community. In large patches, the effects may be limited to the edge of the patch, while in small patches the entire community is affected (Saunders *et al.* 1991, Camargo & Kapos 1995). The degree of connectivity of a habitat and its matrix facilitate or limit the dispersion of individuals or their diaspores among patches (Langlois *et al.* 2001). Thus, habitat fragmentation modifies species composition among patches, within patches and along patch edges (Harper *et al.* 2005, Ewers & Didham 2006).

Forest fragmentation affects alpha and beta diversity of epiphytic orchids because some populations of orchids disappear with fragmentation, leading to different assemblages (Benzing 1990, Werner *et al.* 2005, Flores-Palacios & García-Franco 2008). Changes in diversity depend on the type of vegetation and the species tolerance to micro-climatic alterations, population size and habitat preferences (Andrén 1994, Köster *et al.* 2009). Some species of epiphytic orchid are found exclusively in primary forest, while others establish at forest edges or in gaps connecting different patches (Hietz-Seifert *et al.* 1996, Acebey *et al.* 2003, Hietz 2005, Holz & Gradstein 2005). The latter group tolerates forest

fragmentation and benefits from disturbance. This group includes *Epidendrum stamfordianum*, *Myrmecophila grandiflora*, *Nidema boothii*, *Encyclia bractescens* and *Trichocentrum ascendens*. In contrast, species that are less tolerant of edge effects, such as *Epidendrum macroclinium*, *Sobralia fragrans*, *Ornithocephalus bicornis* and *Notylia orbicularis*, mainly live on the trunks of phorophytes and usually decline in abundance with fragmentation (Hågsater *et al.* 2005).

Vascular epiphyte diversity decreases in disturbed habitats and increases in primary forests (Krömer & Gradstein 2003, Werner *et al.* 2005). However, changes in diversity with habitat disturbance vary, depending on the type of vegetation and the intensity of habitat transformation (Köster *et al.* 2009). Studies addressing human impacts on the diversity of vascular epiphytes, including orchids, have compared the diversity of vascular epiphyte species among primary forests, secondary forests, isolated trees in pasturelands and coffee plantations (Dunn 2000, Barthlott *et al.* 2001, Krömer & Gradstein 2003, Flores-Palacios & García-Franco 2004, Hietz 2005, Werner *et al.* 2005, Wolf 2005, Benavides *et al.* 2006, Cascante-Marín *et al.* 2006; Hietz *et al.* 2006, Flores-Palacios & García-Franco 2008, Nöske *et al.* 2008, Larrea & Werner 2010). Köster *et al.* (2009) studied the importance of vegetation patch area and the distance of patches to non-fragmented forests. However, the response of epiphytic orchids to patch shape, edge length and surrounding matrix has not yet been studied.

This study aimed to analyze local alpha and beta diversity of epiphytic orchids in relation to the surface area, shape and degree of isolation of forest patches, patch edge density and the influence of the surrounding matrix. We aimed to answer the following questions: how does diversity vary among phorophytes and individual forest patches? Which spatial characteristics of patches have the greatest effect on epiphytic orchid

diversity? We hypothesized that in smaller fragments, with greater density and edge isolation, alpha and beta diversity will be lower.

METHODS

Study area

The study was conducted at two sites in the state of Oaxaca, Mexico, located in the Priority Terrestrial Region 126, which is designated by the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad as the Sierra Triqui-Mixteca. The first site was located in San Andrés Chicahuaxtla (17°09'40"N, 97°49'52"W; 2290-2730 m asl), and the second site was located in San Martín Peras (17°17'42"N, 98°10'16"W; 2480-2830 m asl) (Figure 1). The study region has a predominantly temperate climate C(w) with mean annual temperatures ranging from 12 to 18°C and mean annual precipitation ranging from 1200 to 1800 mm. The vegetation consists of pine and oak forests and patches of montane cloud forest. The montane cloud forest is distributed at 2300-2700 m asl.

Delimitation of montane cloud forest patches

Montane cloud-forest patches were identified at each site based on aerial photographs (1:75,000 scale) and field trips. For the physical characterization of forest patches, 10 patches were selected at each site from a random selection. Final patch selection was made with the permission of the landowners and the local population.

Fragmentation index

For each patch, we recorded area, edge density, core area, shape (categorical variable), mean distance to the nearest patch and contrast index using FRAGSTATS software Version 3.3 (McGarigal *et al.* 2002).

Patch area (PA) corresponded to a patch's total area. Edge density (ED) was calculated as the sum of the lengths of all edge segments, divided by the total area of the patch and multiplied by 10000. To determine core area (CA), we used an index metric that defined patch edge as an area of variable width surrounding each patch (rather than a line). For our study, this area was 60 m². CA was therefore related to patch size, patch shape complexity and the edge effect (McGarigal & Marx 1995). Patch shape (PS) was used to capture perimeter complexity. Patch shape had a value lower than 1 when the patch shape was regular and a value higher than two when the shape was irregular or amorphous. The isolation index (I) represented the distance between patches with the same vegetation type. The higher the distance, the higher the degree of patch isolation and landscape fragmentation. The contrast index (CON) represented the degree of contrast between the habitat within a patch and the land use surrounding the patch. We used the contrast index scale described by Ochoa-Gaona *et al.* (2004), where a contrast index value of 0.75 represents a patch that is adjacent to human settlements or agricultural and livestock areas; 0.50 is used if the patch is bordered by secondary vegetation; 0.25 is used for patches that are adjacent to other types of vegetation; and 0.0 if a portion of the edge of the fragment is contiguous with one containing the same type of vegetation, but better preserved. CON ranged between 0 and 1, with values closer to 1 representing a higher contrast between the patch and the surrounding area, and vice versa (McGarigal & Marks 1994).

Sampling of epiphytic orchids

In each patch, two 2×50 -m transects running from the outer edge to the inner patch area were used to sample phorophytes and orchids. Phorophytes with a diameter at breast height (DBH) ≥ 20 cm were recorded and identified taxonomically. On each phorophyte, the number of individuals of each species of epiphytic orchid was recorded. Orchid observations were made through a combination of climbing (using a single rope technique) (Barker 1997, Barker & Sutton 1997) and observation from the ground with binoculars (Flores-Palacios & García-Franco 2001). Orchids with sympodial growth and colony-forming vegetative propagation were recorded as individuals according to Sanford (1968) and Johansson (1974). Specimens of orchid species that could not be identified in the field were collected and used for identification in a herbarium. All specimens were identified using the MEXU and FEZA collections and subsequently reviewed by a specialist.

Statistical analysis

Local alpha diversity was estimated for each phorophyte individual by counting the number of orchid species present. Differences in diversity were assessed by an analysis of covariance (ANCOVA) using tree basal area as a covariate. Because the assumption of homoscedasticity was not met for species richness (S) for each tree, the following data transformation was used: $\sqrt{S + 1}$ (Zar 1996).

To quantify beta diversity among phorophyte individuals in each transect, we calculated the dissimilarity between pairs of trees using the reciprocal of the Bray-Curtis similarity index ($1 - \text{Bray-Curtis}$) and the abundance value for each epiphytic orchid species. We used the reciprocal of Bray-Curtis method following Flores-Palacios & García-

Franco (2008) because beta diversity should reflect species turnover. Differences in species composition among phorophytes were assessed by an analysis of similarity (ANOSIM) using PAST software (Hammer *et al.* 2001).

Alpha diversity was calculated as total the number of epiphytic orchids found on the phorophytes in each patch, while beta diversity referred to species turnover. Observed and estimated richness, calculated according to the Clench species accumulation function (Michleis-Menten richness estimator), were compared to evaluate differences in alpha diversity among patches. The order of entry of the units of sampling effort (number of phorophytes per patch) and the number of observed species were randomized 500 times at 95% confidence intervals using EstimateS 6.0 (Colwell 2000). The parameters a and b were adjusted for each patch, where a is the accumulation rate of new species at the beginning of the inventory and b is the slope of the species accumulation curve. These parameters were adjusted to a non-linear model using the Quasi-Newton algorithm in Statistica 7.0. The asymptote of the curve, i.e. the total number of predicted species, was calculated as a/b in the Clench model. The sampling effort was quantified by calculating the slope at the end of the curve as $Nq = q/(b(1-q))$, where Nq is the sampling effort (number of units sampled) and q is the number of observed species.

Beta diversity among patches was analyzed by building a dissimilarity matrix ($1 - IJ$) and generating an ordination of the patches using non-metric multidimensional scaling (NMDS, Gauch 1982). The number of axes was selected according to the lowest stress level using PAST (Hammer *et al.* 2001). Interpretation of the axes was performed by an analysis of correlation between the fragmentation indices and the size of the NMDS using MINITAB 15.

The effect of the fragmentation indices on alpha diversity was assessed through multiple linear regression using SPSS 17 (Statistical Package for the Social Sciences). Alpha diversity was the dependent variable, and the fragmentation index were the independent variables. The data for all variables were log-transformed prior to the analysis. A principal components analysis (PCA) was used to explore the influence of the fragmentation indices on the distribution of epiphytic orchid species (McGarigal *et al.* 2000). Communality values were calculated in *STATISTICA* to select the variables that best explained the model. The communality values ranges from 0 to 1, where 1 indicates that the variable can be fully defined by the factors in the model. In contrast, a value of 0 indicates that the variable cannot be predicted using any of the factors.

RESULTS

Patch characteristics

The 20 patches of montane cloud forest analyzed in this study had an area ranging from 3 to 48 ha (mean \pm SD; 30.3 ± 26.2). The patches were located in matrices contrast medium between 38% and 70% ($49.8\% \pm 11.2\%$). The isolation index ranged from 13 to 1756 m (217 ± 140 m). Patch shape index values were between 1 and 2.2 (1.6 ± 0.52). Edge density ranged from 3 to 11.6 m (5.8 ± 2.8). The patches had a core area that ranged from 1 to 77 ha in size (22.3 ± 22.6). The mean patch elevation was 2629 ± 129.7 m asl, and the mean slope was $26\% \pm 10.4\%$ (Table 1).

Local alpha diversity

A total of 356 tree species were recorded, with a mean DBH of 62.4 ± 39.2 cm and a mean height of 15.3 ± 4.6 m. The trees with the highest DBH were found in Patches 1 and 20

(116 and 109 cm, respectively), and the trees with the lowest DBH were in Patches 14 and 19 (27.0 and 38.4 cm, respectively). A total of 234 phorophytes from 16 families, 14 genera and 18 species were recorded (Table 1), and 4204 epiphytic orchids from 11 genera and 23 species were found (Table 2).

Local alpha and beta diversity

Local alpha diversity was significantly different among phorophytes ($F = 4.93$, $P < 0.0001$) and was positively correlated with phorophyte DBH ($r = 0.306$, $P < 0.001$). The mean species turnover among phorophytes was 0.70 ± 0.08 . Local beta diversity also differed significantly among phorophytes ($R = 0.62$, $P < 0.0001$).

Alpha and beta diversity

The phorophytes from Patches 13, 7 and 15 showed the highest orchid richness, while the lowest orchid richness was observed in Patches 5, 9, 19 and 17. According to the Clench model, between 50% and 90% of the estimated species present were recorded (Table 3), except for in Patch 20.

Based on the NMDS ordination, two axes explained the majority of the variation in montane cloud forest patches (Stress = 0.22, $R^2 = 0.80$). Axes 1 and 2 grouped the patches that were similar in orchid species composition, which was also related to the degree of isolation of each patch. The strongest clustering effect was observed for patches in close proximity to each other, while more distant patches showed the largest differences in terms of species richness and composition (Figure 2).

A Pearson's correlation analysis was used to visualize the correlations between the fragmentation indices and the ordination axes from the NMDS (Figure 2). Axis 1 was not

correlated with patch size, core area, isolation, edge density and the contrast index. Axis 2 was negatively correlated with patch isolation and was not correlated with patch size, core area, edge density or the contrast index (Table 4).

Fragmentation indices and alpha diversity of epiphytic orchids

According to the multiple linear regression analysis, the fragmentation indices had a significant effect on alpha diversity ($F = 4.48$, $P < 0.05$, $R^2 = 0.67$). The isolation index and patch shape were not significant ($p > 0.05$) and were not included in the model.

Principal component analysis showed that the distribution of epiphytic orchids in montane cloud forest fragments studied relates four of six fragmentation indices analyzed in this study and that two principal components explained 89.5% of the total variance. The first component explained 67.7% of the total variance and was positively correlated with patch area and core area. The second component (21.8% of the variance) was positively correlated with edge density and the contrast index. The first component represented patch area, and the second component represented the edge effect (Table 5).

Four groups were identified when relating epiphytic orchid richness to patch size and the edge effect. Group I species (*Artorima erubescens* (Lindl.) Dressler & G.E. Pollard, *Lepanthes nagelii* Salazar & Soto Arenas, *Oncidium unguiculatum* Lindl., *Prosthechea bicamerata* (Rchb. f.) W.E. Higgins, *P. hastata* (Lindl.) W.E. Higgins, *Rhynchostele candidula* (Rchb. f.) Soto Arenas & Salazar, *R. maculata* (Lex.) Soto Arenas & Salazar, *Stelis rufobrunnea* (Lindl.) L.O. William and *S. sotoarenasii* Solano) were related to positive values of patch area (PA) and the edge density (ED) (Figure 3a). These species tended to occur in large patches with a low edge density. Group II (*Epidendrum pastranae*

Hágsater, *E. tortipetalum* Scheeren, *Prosthechea varicosa* (Bateman ex Lindl.) W.E. Higgins and *Rhynchostele cervantesii* (La Llave & Lex.) Soto Arenas & Salazar) was related to positive values of PA and negative values of ED (Figure 3B). The species in this group were found in patches with a large core area and a low edge density. Group III (*Acianthera chrysantha* (Lindl.) Pridgeon & M.W. Chase, *Epidendrum camposii* Hágsater, *E. greenwoodii* Hágsater, *Isochilus bracteatus* (La Llave & Lex.) Salazar & Soto Arenas ex Espejo & López-Ferrari, *Lepanthes brachystele* Salazar & Soto Arenas and *L. greenwoodii* Salazar & Soto Arenas) was related to negative values of PA and ED (Figure 3C), i.e., small patches with a low edge density. Group IV (*Anathallis scariosa* (La Llave & Lex.) Pridgeon & M.W.Chase, *Epidendrum eximium* L.O. Williams, *Maxillaria rhombea* Lindl. and *Prosthechea ghiesbreghtiana* (A. Rich. & Galeotti) W.E. Higgins) was related to negative values of PA and positive values of ED (Figure 3D), i.e. small patches with a high edge density. Overall, edge density and patch size were the main determinants of the distribution of epiphytic orchids recorded in this study.

DISCUSSION

Local alpha and beta diversity

The results of our analyses suggest that local alpha and beta diversity were related to microhabitat complexity, either spatial (associated with transect exposure) or biological (associated with characteristics of the phorophytes). Alpha and beta diversity formed a gradient that decreased from the edge to the centre of the fragments, suggesting that phorophytes help determine environmental heterogeneity (moisture is a key factor for the establishment and development of epiphytic communities). Some studies have reported that

forest edges are a favourable habitat for the establishment and survival of opportunistic epiphytes that tolerate wide environmental gradients (Hietz-Seifert *et al.* 1996, Acebey *et al.* 2003, Hietz 2005, Holz & Gradstein 2005). Other studies suggest that the structural characteristics of phorophytes generate distinct micro-environments that favour or limit the establishment of epiphytes (Nadkarni 1984, Parker 1995, Walsh 1996, Freiberg & Freiberg 2000, Gradstein *et al.* 2003, Krömer & Gradstein 2003, Cardelús & Chazdon 2005).

In this study, we found a positive correlation between DBH and local alpha diversity. Gradstein *et al.* (2003), Krömer & Gradstein (2003), Malizia (2003) and Flores-Palacios & García-Franco (2006) obtained similar results, suggesting that the size and architecture of phorophytes, among other characteristics, generate a variety of micro-environments that favour or limit orchid colonization. According to Salazar (1996), phorophyte features are crucial to the survival of epiphytic orchids because these features affect the establishment and development of the orchids, especially for species with a high climatic specificity.

Fragmentation effects on alpha diversity

The results of this study suggest that variation in alpha diversity is related to patch area and the edge effect. Similar findings have been previously reported by Barthlott *et al.* (2001), Krömer & Gradstein (2003), Flores-Palacios & García-Franco (2008), in montane forests. Alpha diversity increased along the first 30 m from the patch edge and then decreased deeper within the patch. However, Werner *et al.* (2005) and Werner & Gradstein (2008) suggest that vascular epiphyte diversity is lower in phorophytes exposed to edge effects because these trees are preferentially colonized by xeric taxa. Köster *et al.* (2009) described this species turnover as coming from the opening of the fragments, and some hygrophilous

epiphytes may persist in their edges that species turnover reflects the penetration of light into the patches and that certain hygrophilous epiphytes are sometimes able to persist along patch edges.

Some epiphytic orchids from the genera *Prosthechea* and *Rhynchostele* were observed in this study to be flourishing along the edges of patches. Similar results were previously reported by Barthlott *et al.* (2001) in a montane forest in Venezuela. *Rhynchostele maculata* was abundant in the montane cloud-forest patches examined in this study, with hundreds of individuals observed on a single phorophyte, which is consistent with the observations of Hågsater *et al.* (2005). According to Salazar-Chávez & Soto-Arenas (1996), the genera *Lepanthes* and *Stelis* show a wide ecological tolerance. However, in this study, we observed a low diversity of these genera, most likely related to the effect of fragmentation on their population size. *Artorima erubescens* and *Maxillaria rhombea* were also abundant along the edges of fragments and in the upper parts of the canopy, where there was greater fluctuation in microclimate. Krömer *et al.* (2007) suggested that epiphytic orchids with pseudobulbs have strong preferences for the canopy of phorophytes and can thrive in disturbed sites. According to Krömer & Gradstein (2003), Flores-Palacios & García-Franco (2008) and Nöske *et al.* (2008), microclimatic changes in the canopy could explain why drought-tolerant epiphytic orchid species are found in fragmented landscapes.

In this study, we observed that the epiphytic orchids found in lower abundances along patch edges were species without pseudobulbs, such as *Acianthera chrysantha*, *Epidendrum pastranae*, *E. tortipetalum*, *E. camposii*, *E. greenwoodii* and *Isochilus bracteatus*, which grow on the trunks and primary branches of phorophytes. These results

are consistent with those reported by ter Steege & Cornilisen (1989) and Krömer *et al.* (2007) in studies of epiphytic vascular plant diversity in South American cloud forests. However, Johansson (1974) and Parker (1995) describe edge habitats as being characterized by light attenuation, increased moisture and relatively constant microclimates on trunks. These factors could allow the establishment and development of trunk- and branch-occupying orchids in fragmented habitats. Mehltreter *et al.* (2005) reported a high diversity of epiphytes in the trunks of phorophytes in montane cloud forest in Veracruz (Mexico). These distribution patterns are related to the general ability of epiphytes to tolerate light and moisture fluctuation and the ecophysiological adaptations found in this group of plants (ter Steege & Cornilisen 1989, Jácome *et al.* 2004, Krömer *et al.* 2007).

Based on our results, it is possible to conclude that drought-tolerant taxa are not drastically affected by fragmentation and can successfully colonize fragments edges. According to Tremblay & Salguero-Farías (2001), a patch edge provides an environment that promotes fruit and seed production of some orchid species, such as *Lepanthes woodburyana*. However, in other taxa, such as *Oncidium ascendens* and *Catasetum viridiflavum*, edge habitats negatively affect reproductive success and decrease pollination efficiency (Parra-Tabla *et al.* 2000, Murren 2003).

Fragmentation effects on beta diversity

Beta diversity was related to the distance between patches, with species turnover decreasing as between-patch distance increased. For vascular epiphytes, fragmentation can increase or decrease beta diversity (Wolf 2005, Werner *et al.* 2005, Nöske *et al.* 2008, Köster *et al.* 2009). According to Flores-Palacios & García-Franco (2008), habitat fragmentation and

isolation reduce local beta diversity, mainly due to micro-climatic differences among phorophytes. In contrast, Köster *et al.* (2009) reported that the distance between primary forest patches does not affect beta diversity and there is a stochastic distribution of floristic heterogeneity. However, between-patch distance has a greater effect in secondary forests because the species turnover is related to the distance between phorophytes during ecological succession. However, Werner & Gradstein (2008) reported that the aerial diaspore rain decreases as the distances among patches and phorophytes increase. In this regard, the effects of fragmentation on beta diversity depend on the dispersal ability of the epiphytic orchids, population size and isolation time (Ackerman *et al.* 2006, Cascante-Marín *et al.* 2009, Köster *et al.* 2009).

Our results also suggest that a greater distance between montane cloud-forest fragments results in changes in the distribution patterns of species between patches. This is most likely because seed dispersal by epiphytic orchids is spatially limited, as these orchids tend to germinate and establish in the same phorophyte or neighboring trees (Cascante-Marín *et al.* 2006, Laube & Zotz 2006).

CONCLUSIONS

In this study, we found that local alpha and beta diversity could be used to describe the local distribution patterns of epiphytic orchids in a montane forest. The observed changes in diversity within and among patches were most likely related to microclimate and nutrient availability. Fragmentation modifies these characteristics of forest habitats, affecting both local alpha and beta diversity.

The patch characteristics that had the greatest effect on alpha and beta diversity of epiphytic orchids in our study area were patch size and edge density. In the montane cloud forest analyzed, there was a decline in species richness and abundance towards the core areas of the patches. These areas were dominated by orchid species without pseudobulbs, which were mainly established on the trunks of the phorophytes. In larger patches, the micro-climatic conditions necessary for the establishment and development of these species were maintained. Therefore, it is likely that hygrophilous taxa tended to disappear at the edges of the patches.

The species that best tolerate edge effects are xerophilous taxa that grow in the canopy within larger patches with a high edge density. In the current landscape in our study, the remaining montane cloud forest fragments and edge habitats were the environments in which these epiphytic orchids were surviving. The broad ecological tolerance of the orchids recorded in the montane cloud forest in this study was a key factor for their establishment, growth and permanence in fragmented habitats, although the degree of adaptation to modified microclimates differed between species.

The degree of isolation of the remaining forest patches determined species turnover among patches. Turnover rate declined with habitat isolation and reduction. The process of seed dispersal between patches likely helps drive the abundance, diversity and species composition of epiphytic orchid communities at the landscape scale. However, the phorophytes in the montane cloud forest in this study provided a variety of microhabitats at different heights and in different areas where characteristic epiphytic orchid communities were established, thereby increasing local beta diversity.

Identifying and explaining the ecological factors affected by fragmentation is challenging due to a lack of ecological data from primary forests. Information about

primary forest habitats is essential for understanding differences in the diversity of epiphytic orchids before and after forest fragmentation.

ACKNOWLEDGEMENTS

T.P. Feria Arroyo and José García Franco revised the manuscript and made important comments for improving it. Irma Trejo Vázquez provided methodological recommendations during the study. Gerardo Salazar Chávez performed the identification of orchid species, and Ramiro Ríos Gómez assisted with fieldwork. This project was funded by the Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México-PAPIIT (IN225210-3 convention). The first author wishes to thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for a postgraduate fellowship (Fellow Number: 165051) and the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM for the training he received.

LITERATURE CITED

- ACEBEY, A., GRADSTEIN, S. R. & KRÖMER, T. 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., SABAT, A. & ZIMMERMAN, J. K. 1996. Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation. *Oecologia* 106:192–198.
- ANDRÉN, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportion of suitable habitat: a review. *Oikos* 71:340–346.
- ARMENTERAS, D., GAST, F. & VILLAREAL, H. 2003. Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, *Colombian Biology Conservation* 113:245–256.
- BARBOSA, O. & MARQUET, P. A. 2002. Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forests of Fray Jorge, Chile. *Oecologia* 132:296-306.
- BARRENO, E. & PÉREZ-ORTEGA, S. 2003. *Líquenes de la Reserva Natural Integral de Muniellos, Asturias*. KRK editions, Asturias.
- BARTHLOTT, W., SCHMIT-NEURERBURG, V., NIEDER, J. & ENGWALD, S. 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.
- 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., & SUTTON, S. L. 1997. Low-tech methods for forest canopy access. *Biotropica* 29:243-247.
- BENAVIDES, A. M., WOLF, J. H. D. & DUIVENVOORDEN, J. F. 2006. Recovery and succession of epiphytes in upper Amazonian fallows. *Journal of Tropical Ecology* 22:705–717.
- BENZING, D. H. 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CAMARGO, J. L. C. & KAPOS, V. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11:205–221.
- CASCANTE-MARÍN, A., WOLF, J. H. D., OOSTERMEIJER, J. G. B., DEN NIJS, J. C. M., SANAHUJA, O. & DURÁN-APUY, A. 2006. Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology* 7:520–532.
- CASCANTE-MARÍN, A., VON MEIJENFELDT, N., DE LEEUW, H. M. H., WOLF, J. H. D., OOSTERMEIJER, J. G. B. & DEN NIJS, J. C. M. 2009. Dispersal limitation in epiphytic bromeliad communities in a Costa Rican fragmented montane landscape. *Journal of Tropical Ecology* 25:63–73.
- CAYUELA, L., REY BENAYAS, J. M. & ECHEVERRÍA, C. 2006. Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico (1975–2000). *Forest Ecology and Management* 226:208–218.
- CARDELÚS, C. L. & CHAZDON, R. L. 2005. Inner-crown microenvironments of two emergent tree species in a lowland wet forest. *Biotropica* 37:238–244.
- COLWELL, R. K. 2000. EstimateS 6.0b1: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Department of Ecology and Evolutionary Biology,

University of Connecticut, Storrs. Available from:
<http://viceroy.eeb.uconn.edu/stimates>.

- DOBSON, A. P., BRADSHAW, A. D. & BAKER, A. J. M. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science* 277:515–522.
- DUNN, R. R. 2000. Bromeliad communities in isolated trees and three sucesional stages of an Andean cloud forest in Ecuador. *Selbyana* 21:137–143.
- ECHEVERRÍA, C., COOMES, D., SALAS, J., REY-BENAYAS, J. M., LARA, A. & NEWTON, A. 2006. Rapid deforestation and fragmentation of Chilean Temperate *Forest Ecology and Management* 130:481–494.
- EWERS, R. M. & DIDHAM, R. K. 2006. Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology* 43:527–536.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34:487-515.
- FITZSIMMONS, M. 2003. Effects of deforestation and reforestation on landscape spatial structure in boreal Saskatchewan, Canada. *Forest Ecology and Management* 174:577–592.
- FLORES-PALACIOS, A. & GARCÍA-FRANCO, J. G. 2001. Sample methods of vascular epiphytic plants: their effects on recording species richness and frequency. *Selbyana* 22:181–191.
- FLORES-PALACIOS, A. & GARCÍA-FRANCO, J. G. 2004. Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphyte communities. *Plant Ecology* 173:259–269.

- FLORES-PALACIOS, A. & GARCÍA-FRANCO, J. G. 2006. Relationship between tree size and epiphyte richness: colonization, equilibrium, and extinction rates in epiphyte communities. *Journal of Biogeography* 33: 323–330.
- FLORES-PALACIOS, A. & GARCÍA-FRANCO, J. G. 2008. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 17:191–207.
- FRANKLIN, A. B., NOON, B. R. & GEORGE, T. L. 2002. What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology* 25:20–29.
- FREIBERG, M. & FREIBERG, E. 2000. Epiphyte diversity and biomass in the canopy of lowland and montane forests in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 16:673–688.
- GAUCH, H. J. J. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GRADSTEIN, S. R., NADKARNI, N. M., KRÖMER, T., HOLZ, I. & NÖSKE, N. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forest. *Selbyana* 24:105–111.
- HARPER, K. A., MACDONALD, S. E., BURTON, P. J., CHEN, J., BROSOFSKE, K. D., SAUNDERS, S. C., EUSKIRCHEN, E. S., ROBERTS, D., JAITEH, M. S. & ESSEEN, P. A. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes *Conservation Biology* 19:768–782.
- HÁGSATER, E., SOTO ARENAS, M. Á., SALAZAR CHÁVEZ, G. A., JIMÉNEZ MACHORRO, R., LÓPEZ ROSAS, M. A. & DRESSLER, R. L. 2005. *Las orquídeas de México*. Instituto Chinoín México, D.F. 000 pp.

- HAMMER, O., HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1-9. Available from: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- HIETZ, P. 2005. Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conservation Biology* 19:391–399.
- HIETZ, P., BUCHBERGER, G., & WINKLER, M. 2006. Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. *Ecotropica* 12:103-112.
- HIETZ-SEIFERT, U., HIETZ, P., & GUEVARA, S. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz. *Biological Conservation* 75:103–111.
- HOLZ, I. & GRADSTEIN, R. S. 2005. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica - species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology* 178:89–109.
- JÁCOME, J., GALEANO, G., AMAYA, M. & MORA, M. 2004. Vertical distribution of epiphyte and hemiepiphytic Araceae in a tropical rain forest in Chocó, Colombia. *Selbyana* 23:118–123.
- JOHANSSON, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59:1–123.
- KÖSTER, N., FRIEDRICH, K., NIEDER, N. & BARTHLOTT, W. 2009. Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology* 25:911–919.
- KRÖMER, T. & GRADSTEIN, S. R. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* 24:190–195.

- KRÖMER, T. M., KESSLER, M. & GRADSTEIN, S. R. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* 189:261–278.
- LANGLOIS, J. P., FAHRIG, L., MERRIAM, G. & ARTSOB, H. 2001. Landscape structure influences continental distribution of hantavirus in deer mice. *Landscape Ecology* 16:255–266.
- LARREA, M. L. & WERNER, F. A. 2010. Response of vascular epiphyte diversity to different land use intensities in a Neotropical montane wet forest. *Forest Ecology and Management* 260:1950–1955.
- LAUBE, S. & ZOTZ, G. 2006. Neither host-specific nor random: vascular epiphytes on three tree species in a Panamanian lowland forest. *Annals of Botany* 97:1103–1114.
- MALIZIA, A. 2003. Host tree preference of vascular epiphytes and climbers in a subtropical montane cloud forest of northwest Argentina. *Selbyana* 24:196–205.
- MCGARIGAL, K., & MARKS, B. J. 1995: FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. General Technical Report PNW-GTR-351, Portland.
- MCGARIGAL, K., CUSHMAN, S. A. & STAFFORD, S. 2000. *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. Springer Verlag, New York.
- MCGARIGAL, K., CUSHMAN, S. A., NEEL, M. C., & ENE, E. 2002. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for categorical maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available from: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats.html>

- MEHLTRETER, K., FLORES-PALACIOS, A. & GARCÍA-FRANCO, J. G. 2005. Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 21:651–660.
- MURREN, C. J. 2003. Spatial and demographic population genetic structure in *Catasetum viridiflavum* across a human-disturbed habitat. *Journal of Evolutionary Biology* 16:333–342.
- NADKARNI, N. M. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a Neotropical Elfin forest. *Biotropica* 16:249–256.
- NÖSKE, N. M., HILT, N., WERNER, F. A., BREHM, G., FIEDLER, K., SIPMAN, H. J. M. & GRADSTEIN, S. R. 2008. Disturbance effects on epiphytes and moths in a montane forest in Ecuador. *Basic and Applied Ecology* 9:4–12.
- OCHOA-GAONA, S., GONZÁLEZ-ESPINOSA, M., MEAVE, J. A., & SORANI-DALBON, V. 2004. Effect of forest fragmentation on the woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13:867-884.
- PARKER G. G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. Pp. 73-106 in Lowman, M. D. & Nadkarni, N. M. (eds.). *Forest canopies*. Academic Press, San Diego.
- PARRA-TABLA, V., VARGAS, C. F., MAGAÑA-RUEDA, S. & NAVARRO, J. 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* Lindley (Orchidaceae) in two contrasting habitat patches: Forest vs. agricultural field. *Biological Conservation* 94:335–340.
- SALAZAR, G. A. 1996. Conservation threats. Pp. 6-10 in Hágsater, E. & Dumont, V. (eds.). *Orchids. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Orchid Specialist Group. I, Gland Switzerland and Cambridge.

- SALAZAR-CHÁVEZ, G. A. & SOTO-ARENAS, M. A. 1996. El género *Lepanthes* Sw. en México. *Orquidea (México)* 14:1-231.
- SANFORD, W. W. 1968. Distribution of epiphytic orchids in semideciduous tropical forest in southern Nigeria. *Journal of Ecology* 56:697–705.
- SAUNDERS, D. A., HOBBSY, R. J. & MARGULES, C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18–32.
- TER STEEGE, H. & CORNELISSEN, J. H. C. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21:331–339.
- TILMAN, D. R., MAY, M., LEHMAN, C. L. & NOWAK, M. A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371:65–66.
- TREMBLAY, R. L. & SALGUERO-FARÍA, J. A. 2001. The unkindest cut: the fate of *Lepanthes woodburyana*, a small Neotropical orchid. *Lindleyana* 16:38–42.
- WERNER, F. A. & GRADSTEIN, S. R. 2008. Seedling establishment of vascular epiphytes on isolated and enclosed forest trees in an Andean landscape, Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 17:3195–3207.
- WERNER, F. A., HOMEIER, J. & GRADSTEIN, S. R. 2005. Diversity of vascular epiphytes on isolated trees in the mountain belt of southern Ecuador. *Ecotropica* 11:21–40.
- WOLF, J. H. D. 2005. The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 212:376–393.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.

TABLES

Table 1. Characteristics of could forest fragments analyzed. NP = patch number, PA = patch area, PS = patch shape, CA = core area, II = isolation index, ED = edge density, CON = contrast index. A = altitude (m asl), S = slope (degrees), C = Climate; TS = temperate subhumid; AT = mean annual temperature (°C), PP = mean annual precipitation (mm).

NP	PA	PS	CA	II	ED	CON	A	S	C	AT	PP
1	56.0	2.0	40.0	561	11.6	70	2717	18	TS	16	1200
2	48.5	1.0	37.0	84.6	8.0	59	2807	29	TS	18	1200
3	92.0	1.0	77.0	171.2	10.6	42	2770	22	TS	16	1200
4	60.0	1.0	50.2	183.1	7.7	41	2688	22	TS	16	1200
5	64.0	1.0	53.0	231.9	8.0	59	2812	18	TS	18	1200
6	47.1	1.5	37.0	99.8	6.0	40	2720	32	TS	18	1200
7	54.0	1.9	42.6	96.8	9.0	52	2609	32	TS	18	1200
8	16.0	1.6	10.7	27.3	4.0	57	2579	33	TS	16	1200
9	12.0	1.4	8.6	30.9	3.0	65	2504	33	TS	16	1200
10	49.7	1.5	40.0	1757	3.0	19	2690	23	TS	16	1200
11	6.0	2.0	1.7	29.3	5.0	50	2540	46	TS	16	1500
12	4.0	1.8	1.0	30.1	2.0	38	2700	35	TS	16	1500
13	8.0	2.0	2.0	60.5	5.0	40	2714	50	TS	16	1500
14	12.8	2.0	6.2	52.6	4.0	47.5	2515	12	TS	16	1200
15	20.0	2.2	12.0	47.1	6.0	58	2513	27	TS	16	1200
16	10.0	1.0	6.0	90	3.3	49	2760	12	TS	16	1200
17	3.0	3.0	0.3	13.8	3.0	55	2530	24	TS	16	1500
18	3.4	2.0	0.2	75	3.0	55	2507	12	TS	16	1200
19	10.0	2.0	4.0	41.6	5.0	52.5	2590	18	TS	16	1200
20	30.0	2.0	18.0	674.3	9.0	47.5	2308	23	TS	16	1500

Table 2. Phorophyte species and epiphytic orchid richness observed in 20 MCF patches.

Number of individuals (phorophytes) = NIF, Orchid richness = OR, Number of individuals

(epiphytic orchids) = NIOE

Species	DBH (cm) Mean±SD	Height (m) Mean±SD	NIF	OR	NIOE
<i>Abies guatemalensis</i> Rehder	50 ± 39.28	18 ± 4.6	2	2	10
<i>Alnus firmifolia</i> Fernald	62.5 ± 39.2	12 ± 4.7	4	6	324
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	64.6 ± 46.3	10 ± 4.3	6	5	11
<i>Buddleja cordata</i> Kunth	70.3 ± 45.9	15 ± 4.7	6	4	69
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larreat.	84 ± 26.4	19.4 ± 5.5	7	8	184
<i>Clethra kenoyeri</i> Lundell	66.5 ± 44.6	16.4 ± 4.6	29	6	127
<i>C. mexicana</i> DC.	60.3 ± 41.6	16.1 ± 4.4	3	2	352
<i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don	21 ± 0	12 ± 0	1	1	1
<i>Litsea glaucescens</i> Kunth	97 ± 0	22 ± 0	1	1	8
<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. & Planch.	38.5 ± 41.7	15 ± 4.3	1	4	32
<i>Parathesis melanosticta</i> (Schltdl.) Hemsl.	48.2 ± 34.1	17.2 ± 4.6	5	5	25
<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	101 ± 38.7	16.5 ± 4.1	2	3	15
<i>P. rhamnoides</i> Koehne	84.1 ± 44.1	19.5 ± 4.5	14	6	202
<i>Quercus glabrescens</i> Benth.	59 ± 34	14.4 ± 4.6	93	20	1484
<i>Q. laurina</i> Bonpl.	56 ± 39.3	15.6 ± 4.7	114	21	1151
<i>Q. rugosa</i> Née	62 ± 46.6	13.6 ± 4.5	21	2	168
<i>Senecio sinuatus</i> Gilib.	34.4 ± 37	9.6 ± 5.2	1	1	1
<i>Symplocos sousae</i> Almeda	59.6 ± 47	15.3 ± 4.8	3	2	11
<i>Styrax argenteus</i> C. Presl	31.2 ± 38	11.5 ± 4.2	4	2	3
<i>Ternstroemia lineata</i> DC.	46.4 ± 43	12 ± 4.2	5	2	15

Table 3. Data matrix showing the frequency of observation of epiphytic orchid species in 20 montane cloud-forest patches in southern Mexico. P = patch.

Species	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10	P11	P12	P13	P14	P15	P16	P17	P18	P19	P20
<i>Acianthera chrysantha</i>	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	51	7	19	21	8	0	37	0	0	0
<i>Anathallis scariosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	62	134	0	0	0	0	47	6	0	0	0	0	0
<i>Artorima erubescens</i>	14	25	16	5	58	38	12	0	0	0	22	180	46	12	7	22	0	0	4	0
<i>Epidendrum camposii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>E. eximium</i>	7	7	15	0	0	7	11	0	0	0	37	15	8	0	4	26	25	18	0	0
<i>E. greenwoodii</i>	0	0	0	2	0	0	1	3	0	0	3	24	12	11	3	0	0	0	0	0
<i>E. pastranae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. tortipetalum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Isochilus bracteatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	8
<i>Lepanthes brachystele</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. greenwoodii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	37	0	0	0	0	0	0	1
<i>L. nagelii</i>	0	0	0	0	0	33	106	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Maxillaria rhombea</i>	0	0	0	0	0	0	0	24	281	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oncidium unguiculatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	45
<i>Prosthechea bicamerata</i>	35	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. ghiesbreghtiana</i>	0	0	3	0	0	4	4	0	0	0	8	4	2	0	0	0	0	14	0	140
<i>P. hastata</i>	13	0	2	0	0	14	0	0	0	92	0	0	21	0	7	105	0	0	19	0
<i>P. varicosa</i>	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchostele candidula</i>	20	0	13	1	0	0	25	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>R. cervantesii</i>	0	0	0	0	0	1	7	0	0	1	0	0	27	0	0	0	0	61	0	0
<i>R. maculata</i>	35	71	9	9	41	181	16	0	0	2	197	85	43	31	71	20	239	455	0	28
<i>Stelis rufobrunnea</i>	0	0	0	0	0	30	201	0	0	0	0	0	2	0	30	0	0	0	0	3
<i>S. sotoarenasii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	68

Table 4. Observed and estimated alpha diversity of epiphytic orchids in 20 montane cloud forest patches in southern Mexico according to the Clench model. Number of sampled trees = NST (DBH \geq 20), diameter at breast height = DBH, slope exposure = SE.

Fragment	NST	SE	DBH (cm)		Alpha diversity	
			Mean \pm SD	Observed	Estimated	Estimated proportion (%)
1	16	South	108 \pm 77	6	8	80.2
2	14	South-west	99 \pm 53	3	4	86.0
3	19	South	60 \pm 38	6	7	91.0
4	20	Southeast	55 \pm 24	5	8	60.5
5	18	Northeast	69 \pm 45	2	2	91.3
6	19	Southeast	59 \pm 20	8	10	78.2
7	17	Southeast	67 \pm 23	10	13	75.7
8	20	West	54 \pm 34	4	5	84.2
9	16	Northwest	85 \pm 38	2	2	93.8
10	19	Southeast	59 \pm 39	7	13	53.5
11	18	South	56 \pm 26	6	7	88.4
12	22	South	45 \pm 28	7	9	79.4
13	13	Southeast	51 \pm 24	13	20	63.6
14	15	South	27 \pm 9	5	6	82.7
15	16	Southeast	56 \pm 30	9	16	53.8
16	19	Southwest	44 \pm 26	4	5	83.7
17	21	Northwest	60 \pm 25	3	5	91.8
18	20	Northwest	53 \pm 27	4	5	83.7
19	18	West	38 \pm 17	2	3	82.2
20	17	Southeast	116 \pm 47	7	14	47.6

Table 5. Pearson correlation for fragmentation indices and NMDS axis.

	Axis 1	Axis 2
Patch shape (PS)	-0.13	0.15
Core area (CA)	-0.05	-0.31
Isolation index (II)	-0.02	-0.57
Edge density (DB)	-0.28	-0.33
Contrast index (CON)	-0.04	0.15
Patch area (PA)	-0.10	-0.40

Table 6. Principal components analysis of the four fragmentation indices and epiphytic orchid species abundance. Patch area (PA), core area (CA), edge density (ED) ad contrast index (CON).

Fragmentation index	Principal component 1	Principal component 2
PA	0.592	0.101
CA	0.580	0.048
ED	0.475	0.388
CON	-0.298	0.915
Percentage of variance explained	67.7	21.8
Cumulative percentage	67.7	89.5

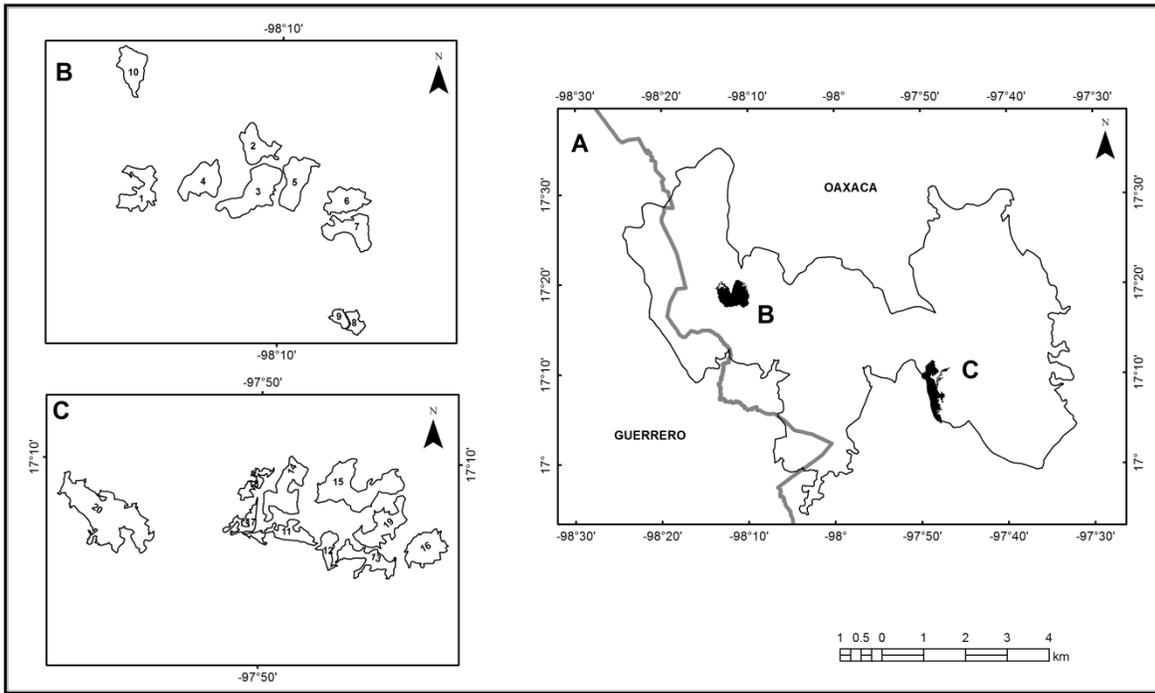


Figure 1. a) Location of the Sierra Triqui-Mixteca and sampled cloud forest fragments: b) San Martín Peras c) San Andrés Chicahuaxtla.

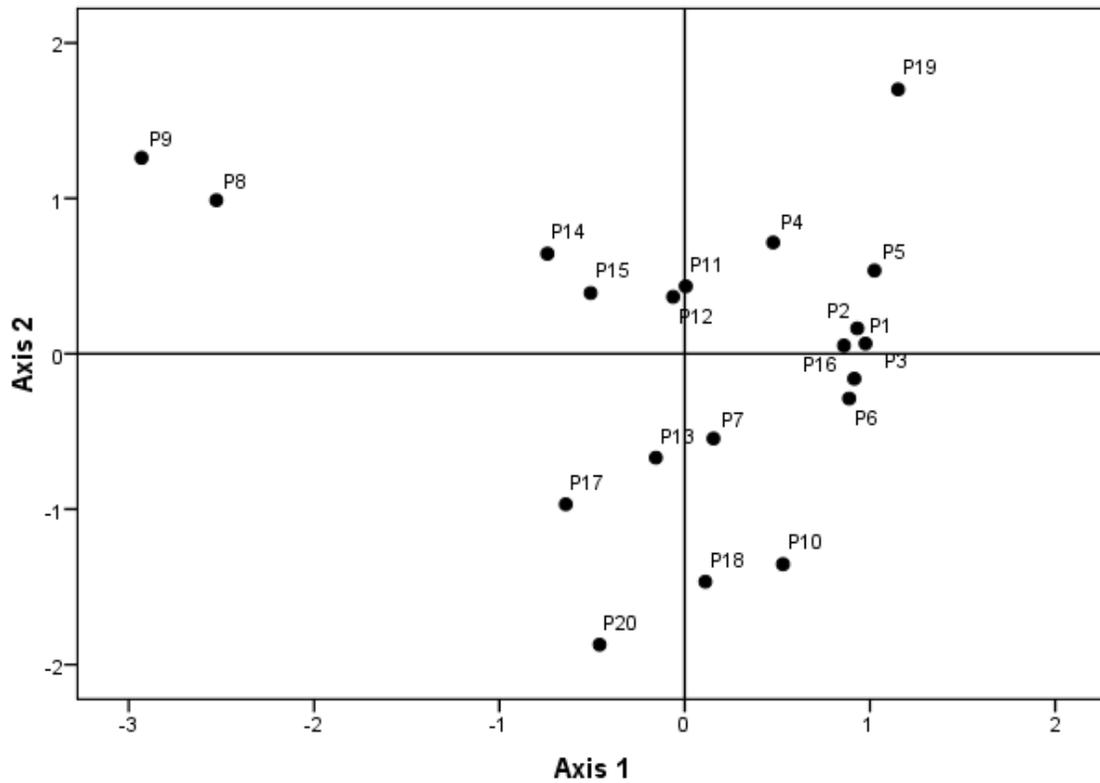


Figure 2. Ordination of 20 montane cloud forest patches in southern Mexico according to dissimilarity of epiphytic orchid assemblages.

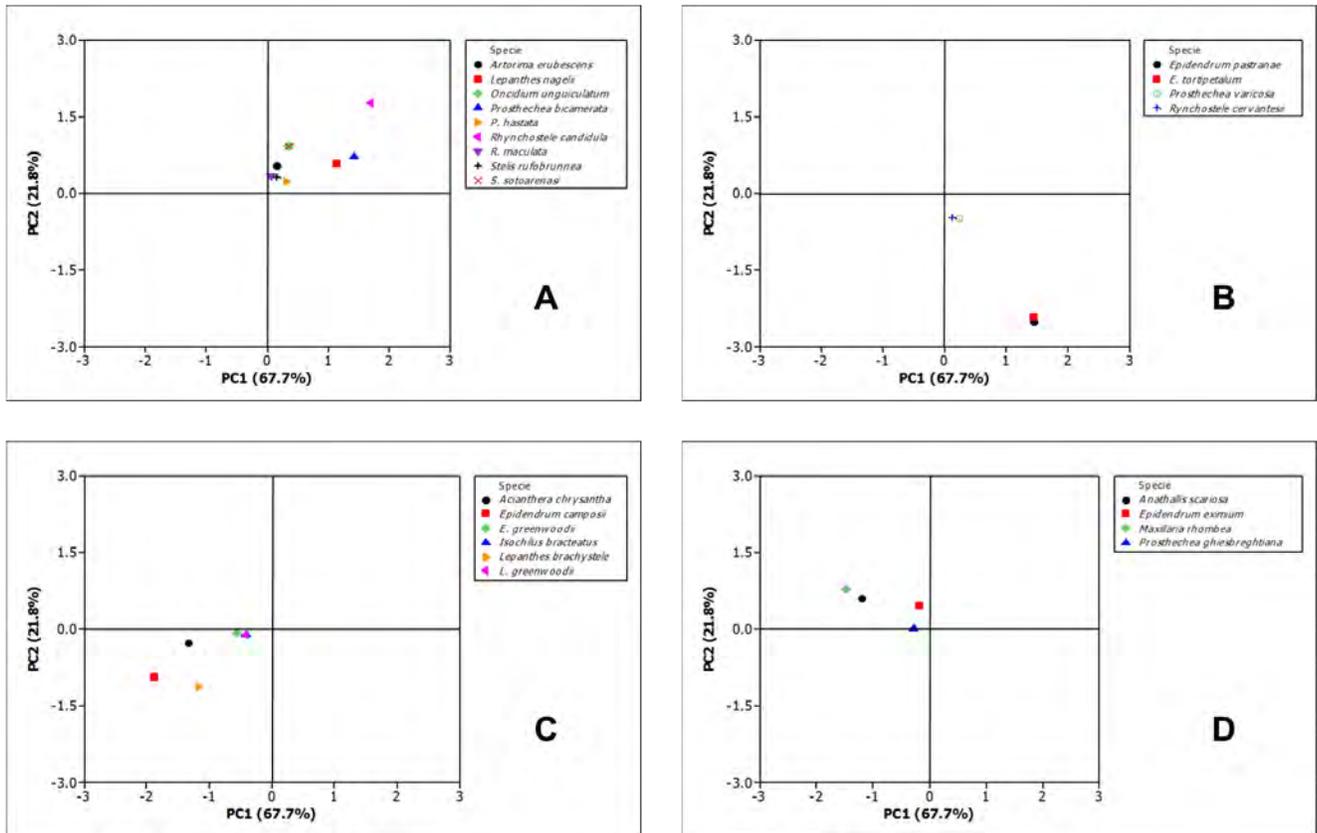


Figure 3. Distribution of epiphytic orchid species in space for the first two components of the PCA. A) *Artorima erubescens*, *Lepanthes nagelii*, *Oncidium unguiculatum*, *Prosthechea bicamerata*, *P. hastata*, *Rhynchostele candidula*, *R. maculata*, *Stelis rufobrunnea* y *S. sotoarenasii*. B) *Epidendrum pastranae*, *E. tortipetalum*, *Prosthechea varicosa* and *Rhynchostele cervantesii*. C) *Acianthera chrysantha*, *Epidendrum camposii*, *E. greenwoodii*, *Isochilus bracteatus*, *Lepanthes brachystele* and *L. greenwoodii*. D) *Anathallis scariosa*, *Epidendrum eximium*, *Maxillaria rhombea* and *Prosthechea ghiesbreghtiana*.

DISCUSIÓN GENERAL

Los fragmentos de vegetación remanentes de la zona de estudio, particularmente los bosques de encino y mesófilo de montaña, se encuentran sometidos a un fuerte proceso de fragmentación, debido a que han sido modificados por distintas actividades antrópicas. Según Fahrig (2003), entre las características de la estructura del paisaje que cambian con la pérdida y fragmentación del hábitat son el tamaño de los fragmentos y el área interior. Los dos principales efectos causados por esta alteración son: cambios en el microclima al interior de los fragmentos remanentes y el asilamiento de los mismos. La disminución del área interior en los fragmentos de vegetación analizados podrían incrementar los efectos de borde, ocasionando cambios microclimáticos que podrían afectar negativamente la estructura de las comunidades, incluyendo la riqueza de especies y la dispersión de organismos (Saunders *et al.*, 1991; Fahrig, 2003).

Los resultados del capítulo II sugieren que la fragmentación del bosque mesófilo de montaña (BMM) modifica la composición y diversidad de especies de plantas leñosas en el gradiente borde-interior. Se registró mayor riqueza de especies en los bordes de los fragmentos de bosque mesófilo de montaña analizados. Los bordes presentan alteraciones microclimáticas, que se relacionan con un incremento en la diversidad y abundancia de árboles jóvenes, hierbas, arbustos sucesionalmente tempranas, que modifican la composición de especies del borde hacia el interior de los fragmentos. Estas áreas son colonizadas por especies intolerantes a las sombras, las cuales generalmente tienen la estrategia de formar bancos de semillas latentes en el suelo esperando una gran apertura

del dosel para germinar (Fox *et al.*, 1997; Williams-Linera *et al.*, 1998; Tabarelli *et al.*, 1999; Oosterhoorn y Kapelle, 2000; Köhler *et al.*, 2003; Harper *et al.*, 2005; Santiago-Pérez *et al.*, 2009). Algunas de estas requieren de insolación durante toda su vida; otras son parcialmente tolerantes a la sombra y son capaces de regenerarse tanto en el borde como al interior de los fragmentos.

Los resultados de este estudio muestran que en el borde e interior de los fragmentos de BMM analizados, pueden coexistir distintas especies leñosas, aunque en combinaciones y estructuras de edades heterogéneas. Se registró mayor número de individuos de diámetros pequeños en los bordes y mayor frecuencia de árboles de menor altura, lo cual puede explicarse por la regeneración de plantas del sotobosque como se ha observado en otros estudios (Williams-Linera, 1993; Williams-Linera *et al.*, 1998; Gehlhausen *et al.*, 2000; Oosterhoorn y Kappelle, 2000). Este patrón sugiere que en la zona de estudio las perturbaciones son relativamente recientes y favorecen el establecimiento de especies sucesionalmente (Saldaña-Acosta, 2001; Muñiz-Castro *et al.*, 2006). En los bordes donde el disturbio es particularmente severo la recuperación es lenta debido a una baja tasa de crecimiento de algunas especies dominantes como los encinos (Ewel, 1980, Aide *et al.*, 1996, Kappelle *et al.* 1996). Según Harper *et al.* (2005), la primer respuesta a la creación del borde es el daño a los árboles y otros tipos de vegetación, con un incremento de los flujos de radiación, viento y evapotranspiración. Estos procesos son los mecanismos responsables de los cambios en la estructura de los bosques, incluyendo la cobertura del dosel, densidad de árboles y biomasa vegetal. Posteriormente, en las respuestas

secundarias se presenta regeneración, crecimiento, reproducción y cambios en la estructura y composición de especies.

Las condiciones de borde son favorables para algunas especies, muchas de éstas, colonizadoras o pioneras, tales como *Fuchsia tacanensis*, *Eupatorium enixum*, *Crataegus pubescens*, *Salvia racemosa*, *Salvia atropaenulata* y *Senecio bracteatus*, mientras que, en el interior de los fragmentos se establecen árboles como *Styrax ramirezii*, *Saurauia villosa* y *Clethra lanata*, típicos de los BMM mexicanos (Alcántara y Luna, 2001). Las especies con mayor valor de importancia tanto en el borde como en el interior de los fragmentos de ambas localidades fue *Quercus laurina* y en los bordes *Clethra mexicana* y *Clethra kenoyeri*. Arriaga (2000) señala que los árboles estructuralmente dominantes de los bordes de los BMM, son especies de afinidad Neotropical. En cambio, la mayoría de especies dominantes del interior de los fragmentos son de afinidad Neártica. Parece ser que las especies tropicales, a diferencia de las templadas, presentan una mayor capacidad de respuesta a los efectos de borde, ya que debido a su menor estacionalidad tienen mayores oportunidades de colonizar un claro durante un lapso de tiempo mayor a lo largo del año (Runkle, 1989).

La distribución del tamaño de los forofitos indica que ha ocurrido reclutamiento y que hay árboles remanentes, algunos de ellos como los encinos, son colonizadores de los sitios abiertos. Según Ochoa-Gaona *et al.* (2004), los árboles del dosel no muestran una respuesta a las características de los fragmentos. Esto puede deberse a que en los bosques montanos, el dosel de los bosques está dominado por especies del género *Quercus* y que este género es

tolerante a la insolación lo que facilita su germinación y supervivencia, tanto en el borde como al interior de los fragmentos (González-Espinosa *et al.*, 1991). Mientras que las especies del dosel puedan dispersarse, germinar y establecerse, la fragmentación de los bosques tendrá poco efecto sobre éstas (Myster y Pickett, 1992).

Los resultados obtenidos en el capítulo III indican que la riqueza de orquídeas epífitas tiene una correlación positiva con el DAP y la altura de los forofitos. La relación lineal positiva muestra que los forofitos pueden recibir a nuevas especies de orquídeas constantemente. Sin embargo, es posible que después de alcanzar un tamaño determinado, los árboles no generen nuevos microhábitats para ser colonizados y el tamaño y la edad de las ramas son más importantes (Flores-Palacios y García-Franco, 2006). Según Bartels y Chen (2012), a medida que los árboles aumentan su altura y diámetro, se incrementa la superficie para el establecimiento de las plantas epífitas. Otros estudios describen que la diversidad de epífitas se incrementa con el tamaño del forofito y que esta tendencia difiere entre especies de forofito (Callaway *et al.*, 2002; Burns y Dawson, 2005).

Las especies de orquídeas epífitas registradas en este estudio tienen preferencia por algunos forofitos, otras están limitadas en cuanto a su establecimiento y en ningún caso se observó especificidad por alguna especie de forofito en particular. Estos patrones de distribución podrían estar relacionados con la disponibilidad de sustrato, los síndromes de dispersión, la arquitectura del forofito y las características morfológicas y químicas de la corteza, las cuales

podrían ser un factor clave en la determinación de la preferencia o limitación de los forofitos (Zotz *et al.* 1999, Barthlott *et al.* 2001; Callaway *et al.*, 2002; VanDunné, 2002; Zotz y Vollrath, 2003; Cardelús *et al.*, 2006; Cascante-Marín *et al.*, 2006; Hirata *et al.*, 2009).

Al analizar la distribución vertical de las orquídeas epífitas registradas en este estudio, se observó que éstas se distribuyen en distintas zonas del forofito. Las especies de orquídeas epífitas más abundantes, se distribuyen en las zonas II y III, donde se localiza el tronco y las ramas primarias de los forofitos. Según Krömer *et al.* (2007), la preferencia por estas zonas se debe a que éstas son las superficies más grandes y con mayores cantidades de nutrientes. Además, frecuentemente las ramas principales de los árboles están ubicadas hacia el centro de los mismos, el microclima es constante en términos de incidencia lumínica y de humedad atmosférica. La escasez de orquídeas en la base del tronco (ZI), se relaciona con las condiciones microclimáticas del sotobosque, que sólo favorecen el establecimiento y desarrollo de algunas especies de orquídeas epífitas (ter Steege y Cornelissen 1989). En la zona del dosel las condiciones microclimáticas son extremas, la variación en la humedad es más alta (principalmente se intensifica la sequía del sustrato) y los nutrientes son más escasos, bajo estas condiciones se establecen principalmente especies con adaptaciones que les permiten tolerar el estrés hídrico, como pseudobulbos y hojas crasas (Benzing, 1986; 1990). Según Johansson (1974), ter Steege y Cornelissen (1989), Jácome *et al.* (2004) y Krömer *et al.* (2007), los patrones de distribución vertical en un forofito están relacionados con la tolerancia a la luz y la

humedad, o sus adaptaciones ecofisiológicas. Esta distribución microclimática permite el desarrollo de ensambles particulares de epífitas a diferentes alturas del forofito (Migenis y Ackerman, 1993; Ingram y Nadkarni, 1993; Hietz y Hietz-Seifert, 1995).

Las características de los fragmentos que modifican las diversidades alfa y beta de orquídeas epífitas en la zona de estudio, son el área interior, la densidad de borde y el aislamiento de los fragmentos. Según Saunders *et al.* (1991), los principales efectos de la fragmentación en la vegetación remanente son las alteraciones microclimáticas al interior de los fragmentos y el aislamiento de los mismos, con el consecuente aislamiento de sus poblaciones e incremento del efecto de borde. En los BMM analizados se registró un menor número de individuos al interior de los fragmentos, donde se distribuyen principalmente orquídeas sin pseudobulbos que se establecen en los fustes y en las ramas primarias de los forofitos. En estas zonas, la luz disminuye, la humedad aumenta y las condiciones microclimáticas en el tronco son relativamente constantes (Johansson, 1974; Parker, 1995). Estos factores podrían permitir el establecimiento y desarrollo de este tipo de plantas en hábitats fragmentados. En este sentido, fragmentos con mayor superficie podrían mantener las condiciones microclimáticas para el establecimiento y desarrollo de estas especies, por lo tanto, se podría suponer que los taxones higrófilos tiendan a desaparecer en los bordes de los fragmentos.

Las especies tolerantes a los efectos de la fragmentación son taxones xerófilos que se desarrollan en el dosel, en fragmentos de menor tamaño con más

densidad de borde. En la zona de estudio los remanentes de BMM y los bordes de los fragmentos, podrían ser ambientes donde las orquídeas epífitas superviven, donde la amplitud ecológica de las orquídeas epífitas es determinante para su establecimiento, desarrollo y permanencia en este tipo de hábitats, aunque el grado de adaptación a condiciones microclimáticas modificadas por la fragmentación depende de la especie de orquídea epífita (Hágsater *et al.*, 2005).

En los fragmentos estudiados la diversidad beta de las orquídeas epífitas se relaciona con su aislamiento, al aumentar éste, disminuye el recambio de especies. Según Saunders *et al.* (1991), la capacidad de las especies para colonizar los fragmentos remanentes depende de la distancia de otras áreas de vegetación nativa, dicha capacidad está relacionada con el modo de dispersión. Probablemente el bajo recambio de especies de orquídeas epífitas, entre fragmentos, se debe a que la dispersión de las semillas de las orquídeas epífitas es limitada, germinan y se establecen en el mismo forofito o en árboles vecinos aislados, tal como lo han observado Cascante-Marín *et al.* (2006) y Laube y Zotz (2006).

CONCLUSIÓN GENERAL

Los resultados del análisis de la fragmentación en la zona de estudio, señalan una tendencia hacia la homogenización del paisaje, en el que las áreas de desarrollo y la vegetación secundaria están ocupando superficies cada vez más extensas. El aumento de las áreas para la agricultura tiende a reducir la diversidad del hábitat natural, favoreciendo a las especies generalistas a expensas del restablecimiento de especies nativas. En los fragmentos de BMM analizados existe una variación en la composición de especies de plantas leñosas en el interior y el borde. En estas zonas se observan dos grupos de especies, los cuales se diferencian ecológicamente entre las que son tolerantes a la sombra y las que son demandantes de luz o pioneras, lo cual incrementa la riqueza de especies en los bordes. Los encinos son las especies arbóreas dominantes tanto en el borde como al interior de los fragmentos, debido a que son tolerantes a la insolación, lo que facilita su germinación y supervivencia.

La riqueza de orquídeas epífitas se relaciona positivamente con el tamaño de los forofitos. El efecto positivo del DAP y la altura reflejan estabilidad del hábitat a largo plazo, facilitando el establecimiento y desarrollo de estas plantas. Los patrones de distribución vertical y horizontal de las orquídeas epífitas en los forofitos están relacionados con las diferencias en la tolerancia a las condiciones de luz y humedad, y la combinación de distintas características de los forofitos que afectan el establecimiento, permanencia y desarrollo de este grupo de plantas.

El área, la densidad de borde, la matriz y el aislamiento de los fragmentos de BMM tienen un efecto significativo sobre las diversidades alfa y beta de las orquídeas epífitas. En los BMM analizados se registró un menor número de especies e individuos al interior de los fragmentos, en estas áreas se distribuyen principalmente orquídeas sin pseudobulbos. Fragmentos con mayor superficie mantienen las condiciones microclimáticas para el establecimiento y desarrollo de estas especies. Por lo tanto, las especies poco tolerantes a las alteraciones microclimáticas tienden a desaparecer en los bordes de los fragmentos. Las especies mejor adaptadas a los efectos dichas alteraciones son taxones xerófilos que se desarrollan en el dosel. Los remanentes de BMM y los hábitats de borde son ambientes donde las orquídeas epífitas mejor adaptadas a los efectos de borde superviven.

Analizar y explicar el papel de los factores ecológicos que se modifican durante la fragmentación, es una tarea compleja, pues generalmente se carece de la información ecológica del bosque primario. Esta información es indispensable para realizar un análisis apropiado que permita establecer las diferencias en la diversidad de orquídeas epífitas, antes y después de la fragmentación.

LITERATURA CITADA

- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, M. Rosario, H. Marciano. 1996. Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. *Biotropica* **28**: 537-548.
- Alcántara, O. e I. Luna. 2001. Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Botanica Mexicana* **54**: 51-87.
- Arriaga, L. 2000. Types and causes of tree mortality in a tropical montane cloud forest of Tamaulipas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 623-636.
- Bartels, S. F. y H. Y. H. Chen. 2012. Mechanisms regulating epiphytic plant diversity. *Critical Reviews in Plant Sciences* **31**: 391-400.
- Barthlott, W., V. Schmit-Neurerburg, 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.
- Benzing, D. H. 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Benzing, D. H. 1986. The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana* **9**: 23-43.
- Burns, K. C. y J. W. Dawson. 2005. Patterns in the distribution of epiphytes and vines in a New Zealand forest. *Austral Ecology* **30**: 883-891.

- Callaway, R., K. Reinhart, G. Moore, D. Moore y S. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia* **132**: 221-230.
- Cardelús, C., R. K. Colwell y J. Watkins. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: Explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* **94**: 144-156.
- Cascante-Marín, A., J. H. D. Wolf, J. G. B. Oostermeijer, J. C. M. den Nijs, O. Sanahuja y A. Durán-Apuy. 2006. Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology* **7**: 520-532.
- Ewel, J. 1980. Tropical succession. *Biotropica*, **12**: 1-95.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**: 487-515.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García-Franco. 2006. Relationship between tree size and epiphyte richness: colonization, equilibrium, and extinction rates in epiphyte communities. *Journal of Biogeography* **33**: 323-330.
- Fox, B. J., J. E. Taylor, M. D. Fox y C. Williams. 1997. Vegetation changes across edges of rainforest remnants. *Biological Conservation* **82**: 1-13.
- Gehlhausen, S. M., M. W. Schwartz y C. K. Augspurger. 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* **147**: 21-35.
- González-Espinosa, M., P. F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán, 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus*

- forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, **2**: 351-360.
- Hágsater, E., M. Á. Soto-Arenas, G. A. Salazar-Chávez, R. Jiménez-Machorro, M. A. López-Rosas y R. L. Dressler. 2005. Las orquídeas de México. Instituto Chinoín México, D.F.
- Harper, K. A., S. E. MacDonald, P. J. Burton, J. Chen, K. D. Brosnoff, S. C. Saunders, E. S. Euskirchen, D. Roberts, M. S. Jaiteh y P. A. Esseen. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes *Conservation Biology* **19**: 768-782.
- 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.
- 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.
- Ingram, S. W. y N. M. Nadkarni. 1993. Composition and distribution of epiphytic organic matter in a neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* **25**: 370-383.
- Jácome, J., G. Galeano, M. Amaya y M. Mora. 2004. Vertical distribution of epiphyte and hemiepiphytic Araceae in a tropical rain forest in Chocó, Colombia. *Selbyana* **23**: 118-123.
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* **59**: 1-123.

- Kappelle, M., T. Geuze, M. E. Leal y A. M. Cleef. 1996. Successional age and forest structure in a Costa Rican upper montane Quercus forest. *Journal of tropical ecology* **12**: 681-698.
- Krömer, T., M. Kessler y S. R. Gradstein. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* **189**: 261-278.
- Laube, S. y G. Zotz. 2006. Neither host-specific nor random: vascular epiphytes on three tree species in a Panamanian lowland forest. *Annals of Botany* **97**: 1103-1114.
- Migenis, L. E. y J. D. Ackerman. 1993. Orchid-sporophyte relationships in a forest watershed in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* **9**: 231-240.
- Muñiz-Castro M. A., G. Williams-Linera y J. M. Rey-Benayas. 2006. Distance effect from cloud forest fragments on plant community structure in abandoned pastures in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 431-440.
- Myster, R. W. y S: T. A. Pickett. 1992. Effects of palatability and dispersal mode on spatial patterns of trees in old fields. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **119**: 145-151.
- Ochoa-Gaona, S., M. González-Espinosa, J. A. Meave, y V. Sorani. 2004. Effect of forest fragmentation on the woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **13**: 867-884.
- Oosterhoorn, M. y M. Kappelle. 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management* **126**: 291-307.

- Parker, G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. Págs. 73-106. En: M. D. Lowman y N. M. Nadkarni (eds.). *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego.
- Runkle, J. R. 1989. Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity. *Ecology*, **70**: 546-547.
- Saldaña-Acosta, M. A. 2001. Dinámica y patrones de establecimiento de especies de bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Tesis de Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 87 pp.
- Santiago-Pérez, A. L., E. J. Jardel-Peláez, R. Cuevas-Guzmán y F. M. Huerta-Martínez. 2009. Vegetación de bordes en un bosque mesófilo de montaña del Occidente de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **85**: 31-49.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* **5**: 18-32.
- Tabarelli, M., W. Mantovani y C. A. Peres. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* **91**: 119-127.
- ter Steege, H., y J. H. C. Cornelissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* **21**: 331-339.
- VanDunné, H. J. F. 2002. Effects of the spatial distribution of trees, conspecific epiphytes and geomorphology on the distribution of epiphytic bromeliads in

- a secondary montane forest (Cordillera Central, Colombia). *Journal of Tropical Ecology* **18**: 193-213.
- Williams-Linera, G., V. Domínguez-Gastelu y M. E. García-Zurita. 1998. Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented tropical rainforest. *Conservation Biology* **12**: 1091-1102.
- Williams-Linera, G. 1993. Vegetación de bordes de un bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* **41**: 443-453.
- Zotz, G., P. Bermejo y H. Dietz. 1999. The epiphyte vegetation of *Annona glabra* on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Biogeography* **26**: 761-776.