

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO FORESTAL



Ecología de las Familias Bromeliaceae Juss. y Orchidaceae Juss., Epífitas
Vasculares en el Bosque Mesófilo de Montaña en México

Por:

VÍCTOR HUGO PASCUAL TOMÁS

MONOGRAFÍA

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO FORESTAL

Saltillo, Coahuila, México

Noviembre, 2019

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO FORESTAL

Ecología de las Familias Bromeliaceae Juss. y Orchidaceae Juss., Epífitas
Vasculares en el Bosque Mesófilo de Montaña en México.

Por:

VÍCTOR HUGO PASCUAL TOMÁS

MONOGRAFÍA

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO FORESTAL

Aprobada por el Comité de Asesoría.



Dr. Jorge Méndez González

Asesor Principal.



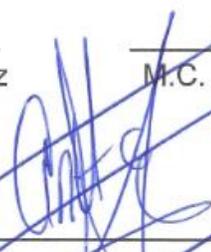
Dr. Juan Antonio Encina Domínguez

Coasesor



M.C. Jorge David Flores Flores

Coasesor



Dr. José Antonio González Fuentes
Coordinador de la División de Agronomía

Saltillo, Coahuila, México

Noviembre, 2019



DEDICATORIA

Este trabajo va dedicado principalmente a mis padres: a mi madre, que estimo mucho por ser una de las mujeres que a pesar de toda la adversidad con las que ha tropezado en el camino se ha levantado y se ha mostrado firme, sobre todo por ser una mujer humilde y amorosa, a mi padre; que siempre me ha mostrado ser valiente y afrontar los retos que se presenten en la vida.

A mis hermanos Viviana, Lourdes, Olimpia, Raquel, Bernabé, Eleazar, Gabriel y Nemias. En especial a mi hermana Josefa y cuñado César al estar muy pendiente de mí, a pesar de las dificultades, ellos siempre han estado presente en cada momento.

A mis sobrinos Josmar, Jared, Abdael, Uciel, Ximena, Jesús y Michelle por su gran cariño y grandes momentos que me han regalado.

“Porque nosotros nacimos de la nube y en ella volveremos”.

AGRADECIMIENTO

A mis padres y hermanos por su amor, amistad y apoyo incondicional.

A los miembros del comité evaluador: Dr. Juan Antonio Encina Domínguez por su gran amistad que me ha brindado y apoyo en la revisión del presente escrito, de igual manera al M.C Jorge David Flores Flores y principalmente al Dr. Jorge González Méndez por sus consejos, amistad, tiempo y las aportaciones en la contribución para llegar al termino de presente trabajo.

A todos los profesores que contribuyeron en mi formación durante mi estancia en la universidad.

Aquellas personas que estuvieron compartiendo grandes momentos conmigo desde una sonrisa, un consejo, un llanto..., y doy gracias a Dios por ponerlos en el sendero que eh transitado para culminar este trabajo.

CONTENIDO

ÍNDICE DE CUADROS	iii
ÍNDICE DE FIGURAS	iv
RESUMEN	v
ABSTRACT	vi
I INTRODUCCIÓN	1
1.1 Importancia del estudio.....	2
II DESCRIPCIÓN DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA.....	3
2.1 Distribución geográfica	4
2.2 Descripción de la flora vascular	5
2.3 Endemismo de la flora vascular.....	5
2.4 Conservación y amenazas	6
III DESCRIPCIÓN DE LAS EPÍFITAS VASCULARES.....	7
3.1 Evolución	7
3.2 Características.....	7
3.3 Diversidad y endemismo	8
3.4 Adaptaciones.....	9
3.5 Amenazas.....	9
IV RIQUEZA DE LA FAMILIA BROMELIACEAE Y ORCHIDACEAE.....	11
4.1 Familia Bromeliaceae	11
4.2 Familia Orchidaceae.....	12
4.3 Riqueza en los “Bosque Mesófilo de Montaña” en México.....	12
4.4 Distribución altitudinal a nivel de ecosistemas.....	13
4.5 Distribución altitudinal en los bosques mesófilos de montaña.....	14
V RESPUESTA AL CAMBIO CLIMÁTICO	16
5.1 Disponibilidad de agua	16
5.2 Estrategias para la captación de agua	17

5.2.1 Plantas CAM	18
5.3 Disponibilidad de humedad	19
5.4 Cambios en la temperatura	19
VI RECOLONIZACIÓN	20
6.1 Riqueza y abundancia respecto al diámetro del árbol	21
6.2 Factores que determinan la preferencia en el árbol por estado sucesional.	21
6.3 Productos efectos de la fragmentación.....	22
6.3.1 Efectos negativos en la extinción	23
6.3.2 Especies probablemente extintos	23
VII RELACIÓN CON LOS FOROFITOS	24
7.1 Gradiente de distribución vertical en el forofito	24
7.2 Características en los hospedantes para tener mayor riqueza y abundancia	26
7.3 EL género <i>Quercus</i> como buen hospedero	27
7.4 Exposición	28
7.5 Limitantes en el forofito.....	28
VIII INTERACCIÓN CON LA FAUNA.....	30
8.1 Principales polinizadores de estas dos familias.....	30
8.1.1 Las abejas y las hormigas y su relación con las orquídeas	31
8.1.2 Los colibríes y los murciélagos en las bromelias	32
8.2 Propagación	33
8.3 Las orquídeas y la relación con los hongos.....	34
8.4 Daños causado por los insectos.....	34
IX ESTRATEGIAS DE CONSERVACIÓN.....	36
X DISCUSIÓN.....	38
XI CONCLUSIÓN.....	41
XII RECOMENDACIONES.....	42
XIII LITERATURA CITADA	43

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Grupos de flora vascular en los bosques mesófilos de montaña en México (Rzedowski, 1996).	5
Cuadro 2. Diversidad taxonómica de las epífitas (Gentry y Dodson, 1987).	8
Cuadro 3. Número de especies de bromelias registrada en la NOM-059-SEMARNAT-2010.	11
Cuadro 4. Número de especies de orquídeas registradas en la NOM-059-SEMARNAT-2010.	12
Cuadro 5. Preferencia de las especies de bromelias por cada condición sucesional de bosque de niebla (Robles-Molina <i>et al.</i> , 2018).	22

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Bosque mesófilo de montaña ubicado en el municipio de San Juan Juquila Vijanos en la Sierra Norte del estado de Oaxaca.	4
Figura 2. Área potencial con presencia de bosque mesófilo de montaña (Ressl y Lara-Morales, 2008).	4
Figura 3. Especie de la familia Orchidaceae sobre su forofito por (Kerner-von Marilaun A J. y Adolf H. 1913).	8
Figura 4. Riqueza de la familia Bromeliaceae y Orchidaceae en el bosque mesófilo de montaña en México estimada en DIVA GIS con un tamaño de celda de 0.7° x 0.7° (Estrada-Sánchez, 2017).	13
Figura 5. Distribución altitudinal de las especies de bromelia y orquídeas endémicas que habitan en bosques mesófilos de montaña en México (Estrada-Sánchez, 2017).	15
Figura 6. Género <i>Werauhia</i> J.R.Grant tipo tanque en el bosque mesófilo de montaña del municipio de San Juan Juquila Vijanos del estado Oaxaca.	18
Figura 7. Riquezas de especies epífitas por intervalos de altura, en los portadores de estrato superior del bosque de Surumoni (Hernández-Rosas, 2000).	25
Figura 8. Esquema de zonificación del forofito propuesto por Johansson (1974) para describir la distribución vertical de epífitas en individuos arbóreos.	26
Figura 9. Árbol del género <i>Quercus</i> hospedando a <i>Stanhopea x spindleriana</i> Kraenzl.	28
Figura 10. Inflorescencia estructural muy llamativo de a) <i>Rhynchosotele cordata</i> (Lindl.) Salazar-Chávez y Soto-Arenas b) <i>Prosthechea radiata</i> (Lindl.) W.E. Higgins.	31
Figura 11. <i>Lonchophylla robusta</i> Miller. Consumiendo el néctar de una bromelia y la inflorescencia de <i>Tillandsia viridiflora</i> (Aguilar-Rodríguez <i>et al.</i> , 2016).	33

RESUMEN

El objetivo de la presente monografía, es documentar las interacciones ecológicas de las familias Orchidaceae y Bromeliaceae, para de esta forma facilitar el conocimiento y apoyar investigaciones futuras, además, de promover su conservación. En México el bosque mesófilo de montaña presenta una disminución de su cobertura vegetal debido a la influencia humana. En la actualidad cuenta con menos del 1 % de superficie a nivel nacional y destacan las epífitas vasculares debido a su gran amplitud ecológica, altos índices de riqueza y gran historia de evolución. Estas plantas son parte de la clase Liliopsida y de acuerdo a sus formas de vidas, en México ocupan el segundo lugar de endemismo con 25. 87 %. Además, supera con más del 30 % de las formas biológicas que se presentan en esta vegetación, de los cuales resaltan la familia Bromeliaceae Juss y Orchidaceae Juss, la primera tiene un registro de 35 especies endémicas y la segunda sobresale con 170. Existe una pérdida drástica de las epífitas vasculares, en especial las orquídeas, de tal manera que las fragmentaciones traen consecuencias ecológicas y evolutivas en deposición de gametos masculino, entre diferentes especies y con ello la generación de híbridos. La mayor diversidad de estas dos familias se ubica entre los 1,700 - 2,000 m s.n.m. Las especies que se distribuyen en zonas de mayor altitud y humedad, son las que serán más afectadas por el cambio climático. La distribución a nivel vertical en su forofito está relacionada con la disponibilidad de luz, agua, humedad y sus adaptaciones ecofisiológicas. Además, el 99 % de estas especies son polinizadas por la fauna silvestre. Para su germinación las orquídeas requieren la asociación con hongos micorrizicos.

Palabras clave: bosque mesófilo de montaña, epífita, forofito, ecología, polinización.

ABSTRACT

The objective of this monograph is to document the ecological interactions of the Orchidaceae and Bromeliaceae families, in order to facilitate knowledge and support future research, in addition, to promote its conservation. In Mexico, the mesophyll mountain forest has a decrease in its plant cover due to human influence. Today it has less than 1% of surface area nationwide and vascular epiphytes stand out due to its large ecological amplitude, high wealth rates and a great history of evolution. These plants are part of the Liliopsida class and according to their ways of life, in Mexico they occupy the second place of endemism with 25.87%. In addition, it exceeds more than 30% of the biological forms that occur in this vegetation, of which the family Bromeliaceae Juss and Orchidaceae Juss stand out, the first has a record of 35 endemic species and the second stands out with 170. There is a drastic loss of vascular epiphytes, especially orchids, in such a way that fragmentations bring ecological and evolutionary consequences in deposition of male gametes, between different species and thus the generation of hybrids. The greatest diversity of these two families is between 1,700 - 2,000 m s.n.m. Species that are distributed in areas of higher altitude and humidity, are the ones that will be most affected by climate change. The vertical distribution in your forofite is related to the availability of light, water, humidity and its ecosiological adaptations. In addition, 99% of these species are pollinated by wildlife. For germination orchids require association with mycorrhizal fungi

Keywords: Tcloud forest, epiphyte, phorophyte, ecology, pollination.

I INTRODUCCIÓN

Dentro de la gran variedad de ecosistemas que se presentan en México, destaca el bosque mesófilo de montaña esto debido a las complejas estructuras que presentan las diferentes comunidades, lo cual los hace únicos (Gual-Díaz y González-Medrano, 2014). Aunado a esto, representa un papel importante en la regulación del ciclo del agua, además de una elevada riqueza de especies que alberga (Scatena *et al.*, 2011). Sin embargo, representa el ecosistema más fragmentado en México (García-Franco y Toledo-Aceves, 2015), en la actualidad presenta una superficie reducida, por ello es más vulnerable a desaparecer. Por lo que son muy frágiles a los disturbios llegando a alterar los patrones de distribución de los seres vivos que en el habitan entre ellos las epífitas vasculares (Foster, 2001). Siendo una de las formas de vidas que más resalta dentro de las especies vegetales por su gran amplitud ecológica, altos índices de riqueza y gran historia de evolución (Aguirre-León, 1992).

Del total de las epífitas que se ubican en el país el 66.6 % se encuentra en alguno de los bosques mesófilos de montaña (Estrada-Sánchez, 2017), esto se debe a la constante precipitación que se presenta (Benzing, 1998), además, la niebla es un factor importante que determina la presencia de estas epífitas (Gentry y Dodson, 1987). Dentro de las vidas epífitas se encuentran bien representadas las familias Orchidaceae y Bromeliaceae (Rzedowski, 1996) las cuales le dan un gran valor y atracción a los bosques mesófilos de montaña por presentar unas de las formas biológicas más llamativas.

Siendo estos atributos que convierte a la Orchidaceae la segunda familia de plantas más amenazada en México (Castillo-Pérez y Carranza-Álvarez, 2019). Por esto mismo, de acuerdo a la SEMARNAT (2010) aproximadamente unas 200 especies de la familia Orchidaceae están bajo algún estatus de acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010 en las categorías de en peligro de extinción, sujeta a

protección especial y amenazada y 21 especies de la familia Bromeliaceae de las cuales la mayoría se encuentra amenazada.

Esto se debe a la extracción de forma ilegal y por ser los bosques mesófilos de montaña uno de los ecosistemas más fragmentados en México, de allí la importancia de conservar a estas dos familias dentro de sus hábitats naturales. De tal manera que es necesario comprender las diferentes estrategias que les permite sobrevivir sin tener contacto con la superficie del suelo y los mecanismos más sorprendentes que han desarrollado para obtener los nutrientes, agua y luz necesario, sin dejar a un lado a los organismo y polinizadores, con los cuales se han asociado en la lucha de los diferentes procesos de competencia por los recursos disponibles en el ambiente, de igual manera la interacción ecológica con sus hospedantes y cuáles son las características que presentan estas, para poder tener mayor individuos de epífitas en su dosel y las partes en el gradiente vertical que principalmente prefieren, de igual manera, la respuestas ante el cambio climático.

El objetivo de la presente monografía es documentar de manera bibliográfica las interacciones ecológicas de las familias Orchidaceae y Bromeliaceae., para facilitar el conocimiento y apoyar investigaciones futuras, además, de la importancia en su conservación.

1.1 Importancia del estudio.

Conocer la ecología de estas dos familias para poder tomar decisiones en las actividades y procesos de conservación y restauración, en los bosques mesófilos de montaña a corto, mediano o largo plazo, de igual, forma documentar los trabajos realizados acerca del tema para apoyar las investigaciones futuras.

II DESCRIPCIÓN DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA

En México el bosque mesófilo de montaña es el ecosistema más diverso en cuanto a superficie se refiere, considerando que ocupa menos del 1 % de la superficie total de vegetación de México (Rzedowski, 1996; Williams-Linera, 2007; Gual-Díaz y Rendón-Correa, 2014). De tal manera que en México este tipo de ecosistema se encuentra disperso a través de pequeñas fracciones “manchones o islotes” en laderas de pendientes pronunciadas o relieves accidentados (Rzedowski, 2006; Jardel-Peláez, 2015).

Hamilton *et al.* (1995) señalan que una de las características principales de este ecosistema es la presencia frecuente o persistente de nube a nivel vegetación (Figura 1), de allí el nombre de bosque de niebla, selva nublada o bosque nebuloso o en inglés como “*cloud forest*”. Dando como resultado precipitaciones con media anual que oscila entre los 1000 a 3000 mm, pero hay lugares que son superiores a estas cifras, tal es el caso de la región de la Sierra Juárez en el estado de Oaxaca, que llega hasta los 6000 mm (Gual-Díaz y González-Medrano, 2014), estos mismos autores mencionan que se ubican en altitudes de 470 a 2,700 m s.n.m. Pero Cruz-Lara *et al.* (2004) mencionan que se tienen registros de 280 m s.n.m. en el estado de Chiapas.

Según Rzedowski (2006) la temperatura media anual oscila entre los 12 a 23 °C el mismo menciona que de acuerdo a la clasificación de Koeppen (1948), el tipo de clima dominante es el de Cf (Templado húmedo con lluvia todo el año).



Figura 1. Bosque mesófilo de montaña ubicado en el municipio de San Juan Juquila Vijanos en la Sierra Norte del estado de Oaxaca.

2.1 Distribución geográfica

Villaseñor (2010), afirma que el bosque mesófilo de montaña se distribuye en 20 de los 32 estados de la República Mexicana de los cuales se encuentra disperso en 309 municipios, siendo la Sierra Norte del estado de Oaxaca donde se presenta la mayor superficie a nivel región en el país (Villaseñor, 2010; Toledo-Aceves *et al.*, 2011).

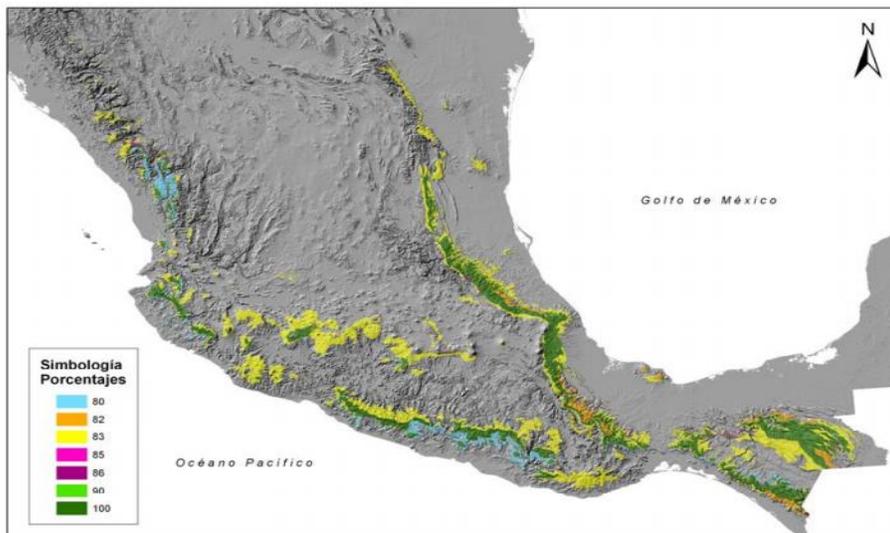


Figura 2. Área potencial con presencia de bosque mesófilo de montaña (Ressl y Lara-Morales, 2008).

2.2 Descripción de la flora vascular

A nivel mundial ocupa una superficie del 0.26 % esto de acuerdo a Villaseñor y Gual-Díaz (2010), mencionan además que la riqueza florística del bosque mesófilo de montaña descrita en México que a nivel mundial representa el 2 %, es uno de los ecosistemas con mayor diversidad en relación a la superficie que ocupa con un total del 10 % al 12 %, de toda la vida vegetal existente para México (Rzedowski 1991, 1996; Williams-Linera, 2007). Esta gran riqueza de especies se debe a un conjunto de factores meridionales y boreales, que de manera significativa en el estrato arbóreo se presentan elementos boreales y en el sotobosque está relacionado con lo meridional (Miranda y Sharp, 1950; Gual-Díaz y González-Medrano, 2014).

2.3 Endemismo de la flora vascular

Rzedowski (1996) evaluó un total de 2,500 especies de plantas vasculares, menciona que a nivel de género no se reflejan datos relevantes de endemismo, por lo contrario, a nivel especie es mayor el grado de endemismo (30 %) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Grupos de flora vascular en los bosques mesófilos de montaña en México (Rzedowski, 1996).

	Familias	Géneros	Especies
Pteridofitas	10	70	500
Gimnospermas	4	5	10
Monocotiledóneas	16	145	700
Dicotiledóneas	114	430	1300
Total	144	650	2510

Pero un estudio más reciente realizado por Villaseñor (2010) estima un total de 20.3 % de endemismo a nivel especie obteniendo un total de 2,822 dato

ligeramente superior al de Rzedowski (1996), considerando que el 34.8 % de la flora total evaluada hasta el momento en el bosque mesófilo de montaña es endémica del país.

Puig *et al.* (1983) mencionan que las comunidades presentan mayor relación florística mientras más cercanas estén entre sí y menor relación cuando se encuentran más alejados.

Estas inferencias que se tiene sobre los registros de la vegetación del bosque mesófilo de montaña se debe a la fisionomía y estructura compleja las cuales están dadas por las variables ambientales como la altitud, tipo de suelo y clima (Ruíz-Jiménez *et al.*, 2012).

2.4 Conservación y amenazas

De acuerdo a los estudios realizados por Ochoa-Ochoa *et al.* (2017), se ha perdido cerca del 26 % de la cobertura vegetal considerando la vegetación secundaria y un 56 % si no se considera, esto con base a la vegetación propuesta por Rzedowski (1990). De igual manera menciona que cerca del 31.56 % se encuentra en algún estatus de conservación.

En la actualidad es uno de los ecosistemas que se caracteriza por la pérdida de cobertura vegetal por actividades antropogénicas como son la tala ilegal, sobrepoblación y cambio y uso de suelo, estos factores llevan a la modificación de su estructura y composición de especie (Toledo-Aceves *et al.*, 2011).

III DESCRIPCIÓN DE LAS EPÍFITAS VASCULARES

3.1 Evolución

La evolución de las epífitas con relación a las plantas vasculares data del *Plioceno-Pleistoceno*, mientras tanto las *Araceae* y otras familias epifitas se habían diferenciado bien en el *Eoceno*, al igual las epífitas provienen de ancestros acuáticos por lo que estuvieron a diferente estrés con respecto a los nutrientes, la luz y disponibilidad de agua (Benzing, 1989).

Tal es el hallazgo realizado en el estado de Chiapas por Palacio-Chávez y Rzedowski (1993), donde encontraron sedimentos de polen de diferentes especies en el bosque mesófilo de montaña que datan del periodo Mioceno Inferior y Medio, tomando en cuenta que gran parte de esta vegetación está compuesta por epífitas vasculares.

3.2 Características

La palabra epifito deriva del griego que significa *epi* (arriba) y *phyton* (planta), las cuales han desarrollado adaptaciones que les permite establecerse sobre los árboles a los que se les denomina forofito (Ceja-Romero *et al.*, 2008)

Para poder sobrevivir obtienen sus nutrientes de las fuentes atmosféricas (Bartels y Chen 2012) y parte de la materia orgánica que provee el hospedero.

Se les confunde comúnmente con plantas parásitas, al contrario, juegan un rol importante en los ecosistemas que habitan, en la dinámica de nutrientes y ciclo del agua (Hofstede *et al.*, 1993).

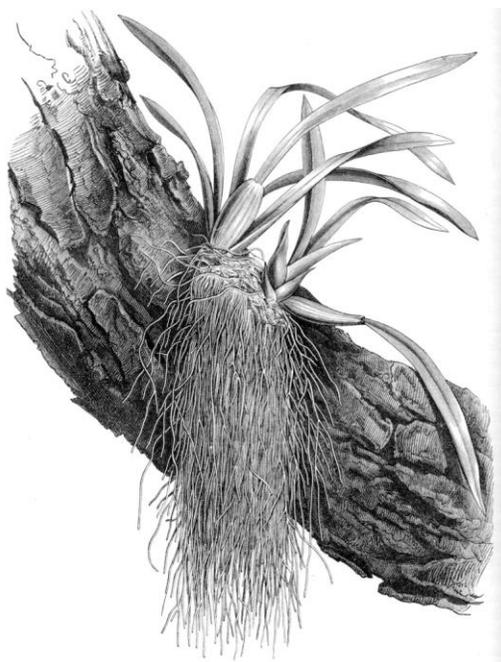


Figura 3. Especie de la familia Orchidaceae sobre su forofito por (Kerner-von Marilaun A J. y Adolf H. 1913).

3.3 Diversidad y endemismo

Las epífitas y hemiepífitas representa cerca del 10 % de la diversidad vegetal del mundo (Cuadro 2) (Gentry y Dodson, 1987; Dickinson *et al.*, 1993).

Cuadro 2. Diversidad taxonómica de las epífitas (Gentry y Dodson, 1987).

	Número de taxa con epífitas vasculares	Porcentaje de epífitas del total de plantas vasculares
Especies	23 466	10%
Géneros	879	7%
Familias	84	19%
Órdenes	44	45%

Un estudio realizado por Aguirre-León (1992), ha estimado para México 1377 especies de epífitas, 28 familias y 217 géneros (de las cuales 191 son

plantas con semillas 26 de helechos), sin considerar el grupo de las pteridofitas en las angiospermas son las monocotiledóneas las que tienen mayor presencia como es el caso de la familia; Orchidaceae, Bromeliaceae y Araceae, el mismo autor menciona que la mayores riquezas de estas familias se encuentra en las selvas y en los bosques tropicales.

Dentro de la clase Liliopsida, de acuerdo a sus formas de vidas biológicas, las epífitas ocupan el segundo lugar de endemismo en México con 25.87 % antes se imponen las geófitas con 26.41 % (Espejo-Serna, 2012).

Claro es el ejemplo que Rzedowski (1996) enfatiza que este grupo supera más del 30 % de las formas biológicas que se presenta en el bosque mesófilo de montaña de México, con un total de 800 especies, representando gran parte de la biomasa de la comunidad.

Esto se debe principalmente a los elementos hidrológicos y ecológicos dan como resultado la gran abundancia de plantas epífitas (Gual-Díaz y González-Medrano, 2014).

3.4 Adaptaciones

Las epífitas presentan menor competencia de luz a comparación con el sotobosque, pero tienen una desventaja a diferencia de las demás especies en cuanto a captación de agua y nutrientes debido a que no se roban nutrientes ni agua a sus hospederos, para esto han desarrollado adaptaciones para asegurar la permanencia dentro los ecosistemas en los que se distribuyen (Granados-Sánchez *et al.*, 2003; Ceja-Romero *et al.*, 2008).

3.5 Amenazas

De acuerdo a los estudios realizados por (Barthlott *et al.*, 2001; Krömer *et al.*, 2014; Susan-Tepetlan *et al.*, 2015) mencionan que existe una pérdida drástica de las epífitas vasculares en la vegetación secundaria, en especial las orquídeas son las más vulnerables a las actividades antropogénicas. Esto se ve reflejado

principalmente en los hábitats boscosos, ya que es allí donde se presenta la mayor riqueza de especies de esta familia (Almeida-Cerino y Bertolini, 2014).

IV RIQUEZA DE LA FAMILIA BROMELIACEAE Y ORCHIDACEAE

4.1 Familia Bromeliaceae

A nivel mundial la riqueza de la familia Bromeliaceae es de 76 géneros y 3,548 especies, de los cuales México cuenta con riqueza invaluable (Gouda *et al.*, continuamente actualizado), siendo el 56 % de hábito epifito (Zotz, 2013). Ocupa el segundo lugar en abundancia, además, de ser exclusivamente del continente americano (Toledo-Aceves, 2016), solo una especie se encuentra en África, la cual es *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms y Mildbr. (Luther, 2006). De acuerdo con Espejo-Serna y López-Ferrari (2018) México cuenta con 19 géneros, 422 especies y 8 taxones infraespecíficos, lo cual da la cifra de 430 taxa, los géneros con mayor riqueza de especies son: *Tillandsia* (230 especies), *Hechtia* (71) y *Pitcairnia* (50), de los 422 el 75.3 % son endémicos. Mientras que Villaseñor (2016) menciona que se cuenta con 426 especies, siendo *Tillandsia* uno de los géneros más diversos y ocupa el tercer lugar a nivel nacional con sus 230 especies. Esta familia no está tan amenazada por la actividad antrópica como las orquídeas (Cuadro 3) (Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007).

Cuadro 3. Número de especies de bromelias registrada en la NOM-059-SEMARNAT-2010.

Categoría de riesgo	Endémica	No endémica	Total
Probablemente extinta en el medio (E)	0	0	0
Peligro de extinción (P)	0	0	0
Amenazadas (A)	10	8	18
Sujetas a protección especial (Pr)	0	3	3
Total	0	11	21

4.2 Familia Orchidaceae

La familia Orchidaceae constituye un grupo de plantas con flores con una alta riqueza dentro de las monocotiledóneas, a nivel mundial se han registrado 25,000 especies (Dressler, 1993, 2005). Atwood (1986) señala que 73 % de las orquídeas son epífitas, mientras que Zotz y Winkler (2013) mencionan que son el 78 %.

En México es una de las familias más diversas, se estiman cerca de 1,263 especies (46.31 % endémicas) con 170 géneros (8 % endémicos) (Espejo-Serna, 2012). Es una de las familias que prosperan en los bosques de niebla, sin olvidar que es un género cosmopolita y las especies que albergan en el bosque mesófilo de montaña pertenecen al continente americano (Rzedowski, 1996) o como lo mencionan Gentry y Dodson (1987) en la región Neotropical donde sobresale la vida epífita.

Actualmente 188 especies están listadas en alguna categoría de riesgo en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (Cuadro 4).

Cuadro 4. Número de especies de orquídeas registradas en la NOM-059-SEMARNAT-2010.

Categoría de riesgo	Endémica	No endémica	Total
Probablemente extinta en el medio (E)	1	0	1
Peligro de extinción (P)	5	10	15
Amenazadas (A)	27	35	62
Sujetas a protección especial (Pr)	42	68	110
Total	75	113	188

4.3 Riqueza en los “Bosque Mesófilo de Montaña” en México.

La familia Bromeliaceae tiene un registro de 35 especies endémicas mientras que Orchidaceae lo supera con 170; en cuanto a mayor presencia de especies es el género *Tillandsia* la más abundante con 27 especies en las

bromelias y *Lepanthes* con un total de 29 especies en las orquídeas (Estrada-Sánchez, 2017). Esto está asociado a precipitaciones continuas que se presentan y los pocos periodos de sequía (Salazar-Chávez y Soto-Arenas, 1996).

Estrada-Sánchez (2017) menciona que los estados con mayor presencia son: Oaxaca (95 especies), Guerrero (53 especies), Jalisco y Veracruz (44 cada uno) y el demás estado con menor presencia (Figura 4).

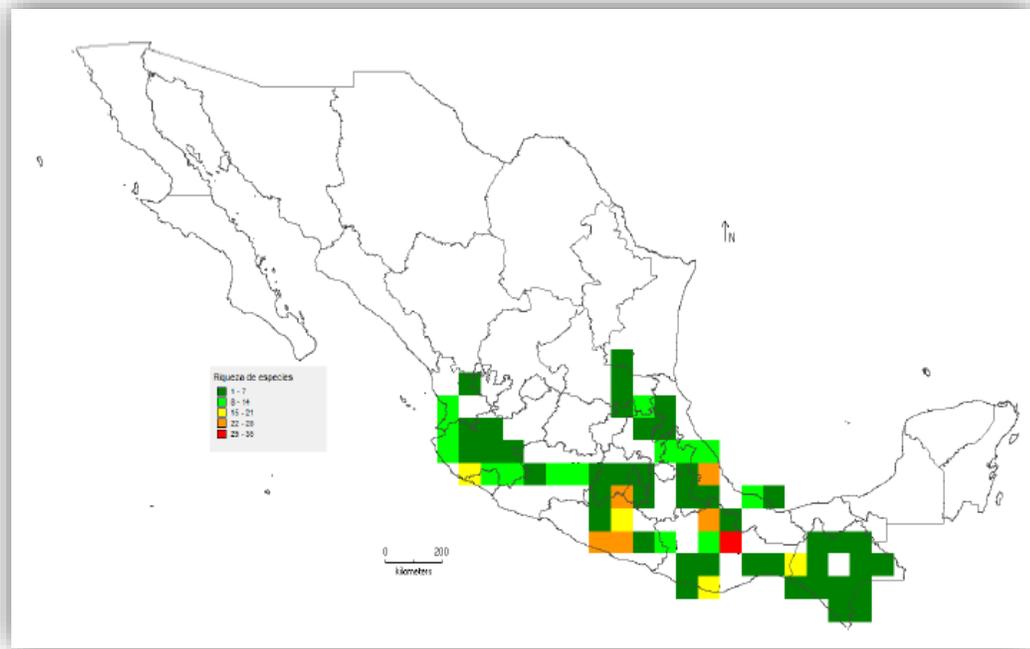


Figura 4. Riqueza de la familia Bromeliaceae y Orchidaceae en el bosque mesófilo de montaña en México estimada en DIVA GIS con un tamaño de celda de 0.7° x 0.7° (Estrada-Sánchez, 2017).

4.4 Distribución altitudinal a nivel de ecosistemas

El rango de altitud establecido para las epífitas en cuanto a diversidad se menciona que tienden a tener mayor diversidad en altitudes de 500 y los 2,000 m s.n.m. (Wolf y Flamenco, 2003; Zotz, 2005). Más reciente Ceja-Romero *et al.* (2010) menciona que la mayor riqueza de especies se encuentra entre los 1,225 - 2,250 m s.n.m.

Considerando que la diversidad florística epífita disminuye a menor altitud un claro ejemplo es un estudio realizado por Hietz y Hietz-Seifert (1995) en donde obtuvieron que en una altitud de 720 m s.n.m. se encontraron 42 especies (entre ellas Bromeliaceas y Orchidaceae) y a una altitud de 1,430 m s.n.m. un total de 53, pero sobrepasando esta altitud 1,980 m s.n.m. decrece la riqueza a un total de 39 especies.

4.5 Distribución altitudinal en los bosques mesófilos de montaña

La riqueza de la familia Bromeliceae y Orchidaceae en los bosque mesófilo de montaña de México, se distribuyen desde los rangos de 800 - 3,000 m s.n.m., y la mayor diversidad se ubica entre los 1,700 - 2,000 m s.n.m., corroborando lo que mencionan Hietz y Hietz-Seifert (1995) que la diversidad disminuye sobrepasando un rango superior de altitud, la menor diversidad se ubican en los 800 a 1,101 m y por arriba de los 2,600 m (Figura 5) (Estrada-Sánchez, 2017). Lo anterior es debido a que a mayor altura disminuye la temperatura y es un factor que limita la presencia de las especies epífitas que son susceptibles al frío y en altitudes menores es la precipitación el factor limitante lo cual disminuye la humedad y por consiguiente menor distribución (Hietz y Hietz-Seifert 1995; Zotz, 2005; Krömer *et al.*, 2005). La presencia de especies endémicas se concentra en las altitudes de 700 - 2,000 m s.n.m. (Estrada-Sánchez, 2017). Mora-Olivo *et al.* (2018) encontró mayor densidad de bromelias a los 1,500 m s.n.m. y orquídeas a 800 m s.n.m.

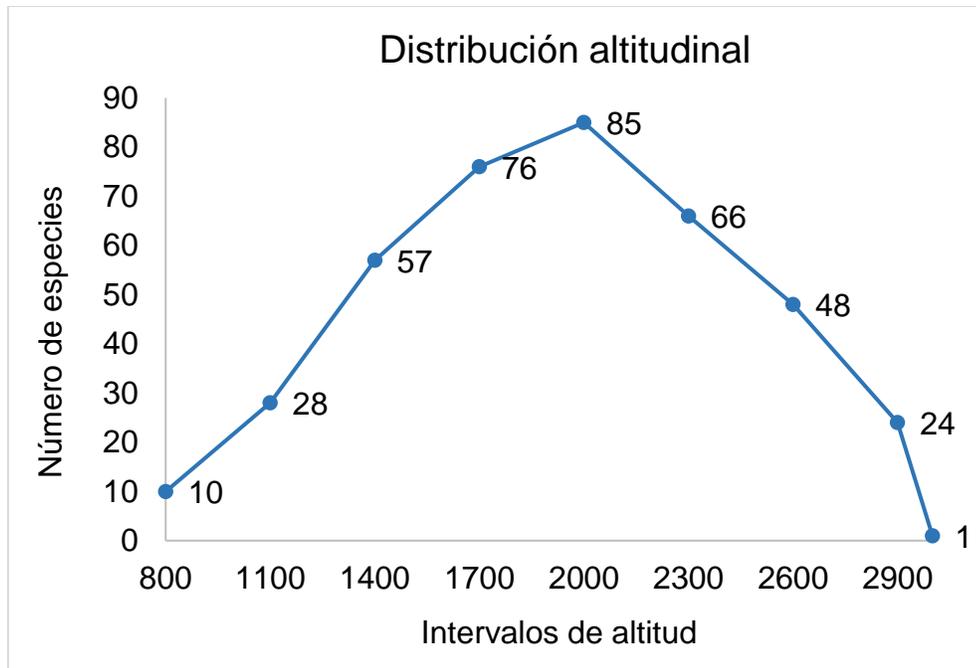


Figura 5. Distribución altitudinal de las especies de bromelia y orquídeas endémicas que habitan en bosques mesófilos de montaña en México (Estrada-Sánchez, 2017).

V RESPUESTA AL CAMBIO CLIMÁTICO

Varios de los recursos de una comunidad están estrechamente en interacción con este grupo de plantas (sitio de refugio, anidación y alimentación) (Cach-Pérez *et al.*, 2014), por consiguiente, el cambio de las condiciones de temperatura y humedad en el aire relacionado con el cambio climático tendrían implicaciones importantes sobre las epífitas que lo llevará a tener menor sobrevivencia y una vez que desaparezcan afectarían los ecosistemas en que habitan, un ejemplo sería los bosques mesófilos de montañas, siendo uno de los ecosistemas con más riquezas de epífitas en México, esto de manera que desaparecerá gran parte de la biomasa de este ecosistema, los nutrimentos que aportan al sistema, así como su fuerte influencia en la fauna silvestre que habita el dosel (Zotz, 2013). Nadkarni y Solano (2002) indican que el efecto del cambio climático no solo se verá reflejado en la mortalidad, lento crecimiento y producción de hojas, además las plantas no se mantendrán sobre los árboles por falta de agua que les proporciona las nubes (Andrade *et al.*, 2007), estando en desventaja al no poder obtener el agua que se acumula en suelo como sus ancestros terrestres.

5.1 Disponibilidad de agua

La disponibilidad de agua es una de las condiciones más importantes para definir la distribución de las epífitas (Andrade *et al.*, 2007; Cach-Pérez *et al.*, 2014). Un claro ejemplo será en los cambios de patrones de precipitación causado por el cambio climático, que conlleva consecuencias como la pérdida de su riqueza y abundancia, desplazamiento geográfico local y hasta la extinción, siendo uno de los grupos más vulnerables (Benzing, 1998).

La baja disponibilidad de agua y alta radiación solar someten a estrés a las plantas, que puede llegar a causar la fotoinhibición, es decir reducción de la fotosíntesis por exceso de luz, como consecuencia un desarrollo y crecimiento lento (Demmig-Adams y Adams, 1992), asimismo, la disminución de la fijación de CO₂ (Cach-Pérez *et al.*, 2014), en contraparte en las épocas secas es cuando la lluvia es más nutritiva que en los periodos de humedad (Granados-Sánchez *et al.*, 2003), teniendo en cuenta periodos normales de sequía. Mientras que en la época de mayor precipitación aumenta la concentración de acidez tisular (Cach-Pérez *et al.*, 2014).

5.2 Estrategias para la captación de agua

El agua la obtiene de la precipitación y escurrimiento de los forofitos (tronco y rama), también de fuentes adicionales, como el rocío y la niebla esto es algo fundamental para las epífitas de la familia Bromeliaceae que absorben agua por las hojas (Andrade, 2003; Graham y Andrade, 2004; Reyes-García *et al.*, 2008, Cach-Pérez *et al.*, 2014). Para esto han desarrollado tricomas especializados para la absorción de agua y nutrientes (Benzing, 2000), de esta manera, estos tricomas influyen en la regulación de la transpiración foliar y en la foto protección (Cach-Pérez *et al.*, 2014).

Por otro lado, las bromelias de tanque como *Werauhia werckleana* (Mez) J.R. Grant capturan la lluvia y humedad con las hojas formando rosetas y no pueden sobrevivir a largos periodos de calor (Figura 6), (Medina 1990; Krömer *et al.*, 2006) es menor la presencia de tricomas en estas bromelias (Lüttge, 2010).



Figura 6. Género *Werauhia* J.R.Grant tipo tanque en el bosque mesófilo de montaña del municipio de San Juan Juquila Vijanos del estado Oaxaca.

Mientras tanto las orquídeas han desarrollado tejidos especializados conocido como velamen, que les ayudan a absorber los nutrientes y agua que en circunstancias cruciales podrían definir la sobrevivencia de la planta (Zotz y Winkler, 2013).

5.2.1 Plantas CAM

Esto tipo de adaptación al estrés lo presentan aquellas plantas con escasa disponibilidad de agua y dióxido de carbono, dentro de las orquídeas cerca del 50 % presenta este tipo de adaptación (Andrade *et al.*, 2007). Algo sorprendente de este tipo de plantas es la fijación o ausencia de dióxido de carbono durante 24 horas (Geydan y Malgarejo, 2005).

Fijando el dióxido de carbono por la noche por medio de las estomas, cuando la demanda atmosférica es menor, mientras que las horas de mayor irradiación las estomas se cierran impidiendo la salida del Oxígeno y del dióxido de carbono (Andrade *et al.*, 2007).

5.3 Disponibilidad de humedad

Sufrirían un fuerte impacto en los cambios de condiciones en algunas regiones, entre la relación de epífitas y la humedad (Reyes-García y Andrade, 2007); esto se debe a su capacidad de distribución al ser menor a las otras plantas, entonces las epífitas que se distribuyen en los bosques de montaña podrían perder gran parte de la población si la disponibilidad de humedad disminuye (Gilmartin, 1973).

El cambio se ve más reflejado en su distribución altitudinal que los cambios latitudinales (Bush, 2002). Por tanto, las especies que se distribuyen en zonas de mayor altitud y humedad, son las especies que se verán más afectadas al cambio climático, por lo tanto, no tendrán la posibilidad de migrar a regiones más elevadas, mientras las que se distribuyen en altitudes menores son las que tendrán las posibilidades de soportar los cambios de clima fisiológicamente menos sensibles a variaciones ambientales y con distribución geográfica amplia (Colwell *et al.*, 2008). Como las Orquídeas que obtienen la humedad de la materia orgánica que retienen sus raíces (De la Rosa-Manzano *et al.*, 2018).

5.4 Cambios en la temperatura

Como se ha mencionado anteriormente la relación de las epífitas con los ecosistemas que habitan están estrechamente relacionado, una proyección realizado por Hsu *et al.* (2012) estimaron que si la temperatura ambiental aumenta entre 3.2 y 4.8 °C de toda las epífitas el 78 % perdería cerca del 45 - 58 % de su área de distribución actual, el desplazamiento en altitud incrementaría en promedio 400 mm.

VI RECOLONIZACIÓN

La recolonización de epífitas tanto en densidad como en diversidad es considerablemente alta, la familia Bromeliaceae en comparación de las otras familias (Piperaceae y Orchidaceae) tiene mayor abundancia en los bosques mesófilos de montaña fragmentados y limita la llegada de otras epífitas (García-Franco y Toledo-Aceves, 2015). Del mismo modo, la diversidad de la familia Bromeliaceae en tres estados de sucesión como bosque maduro, estadio sucesional intermedio y estadio sucesional reciente, se encontró que la mayor diversidad se presenta en el estado sucesional intermedio, pero en cuanto riqueza son similares (Robles-Molina *et al.*, 2018).

En comparación a la familia Orchidaceae, Hietz *et al.* (2006) encontraron que en cuanto a densidad las tres especies (*Jacquiniella teretifolia* (Sw.) Britton y P. Wilson, *Jacquiniella leucomelana* (Rchb. f.) Schltr. y *Lycaste aromatica* (Graham) Lindl.) estudiadas presentan mayor densidad en sitios no perturbados. Sin embargo, Jacquemyn *et al.* (2005) mencionan que los cambios son drásticos en el espacio y tiempo puede llegar a la extinción local de las orquídeas, como consecuencias al cambio que se da en las sitios fragmentados (cambio de las condiciones de nutrientes y el aumento de la competencia y los cambios en las condiciones del agua), lo anterior es debido a que son muy sensibles y esto podría favorecer a otras especies y colonizar áreas antes ocupadas por orquídeas y con ello alteran la composición de la comunidad. Para corroborar esto, en un bosque nublado de Bolivia, afectado por saqueo de madera, después de 15 años de recuperación se encontró que el número de especies de orquídeas había disminuido el 90 % un porcentaje muy drástico a comparación con las otras familias (Krömer, 2007b). Un simple hecho es la mención del 12 % de la tasa de recambio de especies por décadas, ocasionado por el ingreso de especies y la pérdida de las existentes (Gibson-Reinemer *et al.*, 2015).

La reducción de los bosques mesófilos montaña se debe a que se encuentra aislados y poco a poco la superficie va decreciendo lo cual da cambios demográficos y genéticos en las poblaciones, modificando la tasa de germinación, reclutamiento, crecimiento y mortalidad (Benítez-Malvido y Martínez-Ramos, 2003).

6.1 Riqueza y abundancia respecto al diámetro del árbol

En cuanto a riqueza no influye el diámetro, pero en la abundancia aumenta pues entre mayor sea el diámetro del hospedero en las áreas de sucesión, esto podría ser que aun estos árboles no están saturados de especies (Robles-Molina *et al.*, 2018) y se encuentran en pleno desarrollo. Pero de igual manera aquellos que presentan las ramas más gruesas suelen acumular mayor materia orgánica y por lo tanto las epífitas prefieren establecerse en estos árboles (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008).

6.2 Factores que determinan la preferencia en el árbol por estado sucesional

En el bosque secundario las plantas no muestran ramificaciones estables para las orquídeas, además, el dosel está más abierto y por lo tanto mayor es la radiación que se recibe, por ello es menor la abundancia de microhábitats en el dosel (Gradstein, 2008). Esto atribuyéndole a lo que mencionan Flores-Palacios *et al.* (2006) que los árboles remanentes en el bosque mesófilo de montaña se les atribuye más riqueza esto podría ser por la altura máxima llegando a tener más número verticales de microhábitats, siendo colonizado por completo por las epífitas y así el espacio es agotado, de tal manera que las demás especies por su lucha en la sobrevivencia empiezan a poblar nuevos sitios. Contrario a la familia Bromeliaceae, que incluye especies que pueden presentar mayor abundancia en las áreas perturbadas como el género *Catopsis* (GRISEB), estas plantas requieren mayor radiación solar, mientras que el género *Tillandsia* L. prefiere los sitios más conservados (Robles-Molina *et al.*, 2018) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Preferencia de las especies de bromelias por cada condición sucesional de bosque de niebla (Robles-Molina *et al.*, 2018).

Especies de epífitas	Bosque maduro	Estado sucesional intermedio	Estadio sucesional reciente
<i>Tillandsia guatemalensis</i>	596	1083	417
<i>Tillandsia multicaulis</i>	8	0	0
<i>Tillandsia fasciculata</i>	104	242	17
<i>Tillandsia ponderosa</i>	71	9	0
<i>Tillandsia concolor</i>	2	3	5
<i>Catopsis nutans</i>	4	29	41
<i>Catopsis wangerinii</i>	0	5	82
<i>Catopsis sessiliflora</i>	0	3	121
<i>Catopsis berteroniana</i>	0	70	276
<i>Werauhia werckleana</i>	101	121	21
Total	886	1565	980

6.3 Productos efectos de la fragmentación

Las fragmentaciones que ocurren en los bosques mesófilos de montaña pueden tener consecuencias ecológicas y evolutivas en deposición de gametos masculino, entre diferentes especies y con ello la generación de híbridos (García-Franco, 2017). De igual manera existen híbridos que se generan a partir de sistemas naturales (Marques *et al.*, 2014). Un caso particular es un estudio que se realizaron en Oaxaca por Pérez-García y Hágsater (2012) donde encortaron una especie con rasgo diferentes al género *Encyclia* Hook. de las que se encuentran dentro de la zona, después de un análisis concluyeron que se trata de un híbrido entre *E. nizandensis* (Pérez-García, E. A. y Hágsater) y *E. hanburyi* (Lindl.) Schltr. Para reafirmar esto Dressler y Pollard (1974), mencionan que es muy común que se presenten estas cruza en el género *Encyclia*. De acuerdo a (Pérez-García y

Hágsater, 2012) se han descrito al menos 14 híbridos. También *Oncidium* Swartz. tiene potencialidad de crear híbridos (Allen-Ikeson, 2018).

6.3.1 Efectos negativos en la extinción

Los cambios en las epífitas sobre su distribución o extinción local, ocasionaría cambios en el ciclo hidrológico y sobre los nutrientes de la atmósfera, por lo que estas plantas retienen cierta cantidad de materia orgánica y agua en el dosel, una vez que ya no esté presentes pasarían al interior del bosque lo cual modificaría estos ciclos (Benzing, 1998; Cach-Pérez *et al.*, 2014). Aunque la familia Orchidaceae presente uno de los taxones más amplios a nivel mundial la escasez de individuos es una desventaja que presenta (Nieder *et al.*, 1999) en los bosques mesófilos de montaña es un claro ejemplo de que estas especies van desapareciendo.

6.3.2 Especies probablemente extintos

Almeida-Cerino y Bertolini (2014) indica que *Rhynchostele uroskinneri* (Lindl.) Salazar-Chávez y Soto-Arenas es una de las especies que tiene pocos ejemplares, por ello casi está extinta en México a causa de la explotación de los recursos de manera irracional y esto afecta severamente su hábitat llegando a este punto, mientras que *Laelia gouldiana* Rchb. f. que era considerada extinta en el medio, se registró su presencia en el estado de Hidalgo (Halbinger y Soto-Arenas, 1997).

VII RELACIÓN CON LOS FOROFITOS

El estudio realizado en cuatro fragmentos de bosque mesófilo de montaña de Veracruz por Toledo-Aceves y Flores-Palacios (2017) en la reserva de la Biosfera del Cielo, *Quercus germana* fue el forofito con el mayor porcentaje de epífitas (38.08 %), seguido de *Q. sartorii* Cope. (21.61 %) y *Clethra pringlei* S.Watson (13.31 %). Mientras tanto la especie de *Tillandsia bartramii* Elliott prefiere situarse en la especie *Q. sartorii* (Mora-Olivo *et al.*, 2018) de igual manera *Q. sartorii*, muestra la mayor abundancia de bromelias

El trabajo realizado en la Reserva del Triunfo, en el estado de Chiapas, señalan que *Gentlea tacanensis* (Lundell) Lundell es la especie con mayor abundancia de individuos con un total del 22 %, siendo malos hospederos dos especies en el caso de *Ardisia* y *Quercus* la primera especie por presentar corteza exterior lisa y suele tener el fuste recto y presentar pocas ramificaciones y *Quercus* por la poca presencia en el área de estudio (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008). De igual forma Hernández-Pérez *et al.* (2018) observaron una elevada abundancia de orquídeas en *Quercus laurina* Bonpl. esto se atribuye a la gran abundancia de esta especie. El proceso de colonización es lento este depende de la disponibilidad del sustrato proporcionado por el árbol (Catling *et al.*, 1986).

7.1 Gradiente de distribución vertical en el forofito

La altura influye de manera significativa en la densidad, un simple hecho es mencionar que a mayor altura el número de individuos es menor (Figura 7), (Hernández-Rosas, 2000). Kelly (1958) esto es un patrón generalizado de los forofitos tanto en especies como en individuos. De tal manera se dice que las epífitas prefieren la zona intermedia (III y IV) (Hernández-Rosa, 2000; Mora-Olivo, 2018) de acuerdo al esquema de Johansson (1974) (Figura 8) de igual manera,

Krömer *et al.* (2007a) atribuyen que la familia Orchidaceae prefiere esta zona, dentro de un bosque montano de Bolivia.

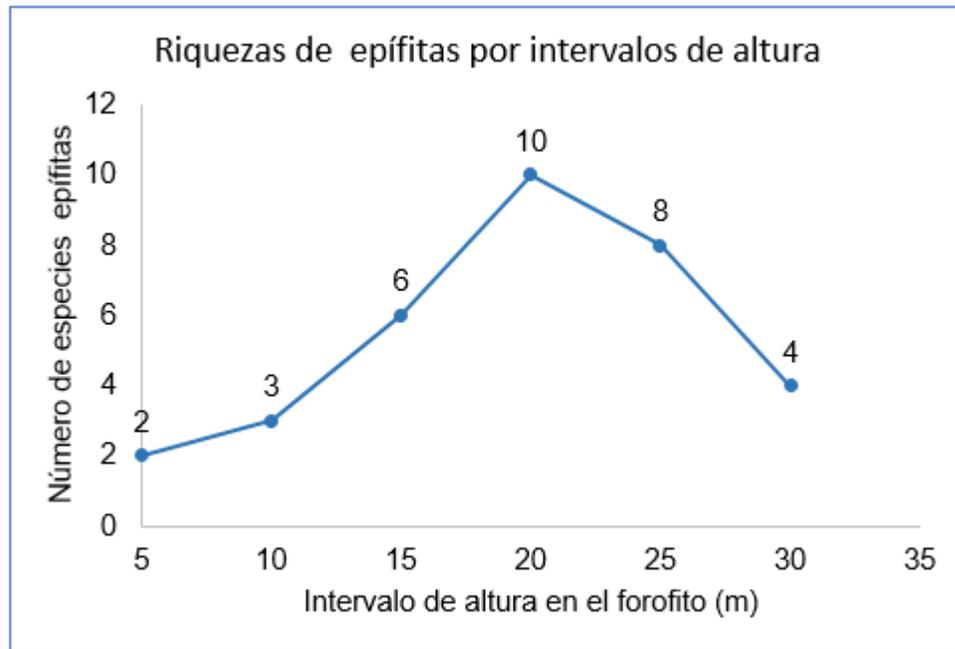
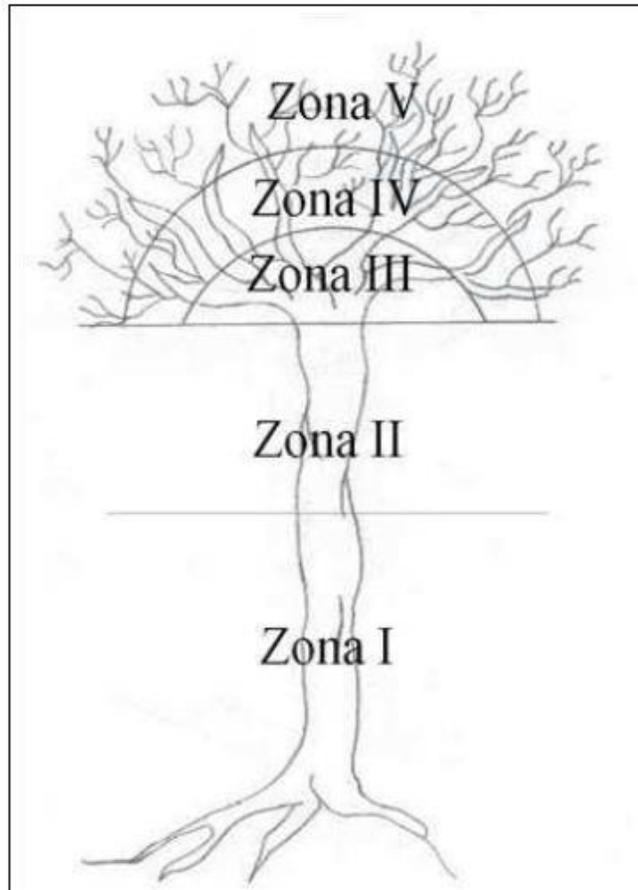


Figura 7. Riquezas de especies epífitas por intervalos de altura, en los portadores de estrato superior del bosque de Surumoni (Hernández-Rosas, 2000).

A nivel de género *Tillandsia* (*Tillandsia guatemalensis* L.B. Sm., *T. ponderosa* L.B. Sm., *T. vicentina* Standl.) y la especie *Werauhia pycnantha* (L.B. Sm.) J.R. Grant prefiere situarse en las zonas V o del III al exterior es decir de III al V (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008).

Es importante señalar que la estructura y arquitectura de árboles hospedantes cambia de acuerdo a la vegetación y de acuerdo a esto la zonificación varía (Figura 8) (Maldonado-Flores, 2006).



Zona 1 = 0.22-3 m a partir del suelo; Zona 2 = 3 m-primeras ramas mayores; Zona 3 = Ramas grandes; Zona 4 = Ramas de talla media y delgadas; Zona 5 = Las ramas más delgadas.

Figura 8. Esquema de zonificación del forofito propuesto por Johansson (1974) para describir la distribución vertical de epífitas en individuos arbóreos.

7.2 Características en los hospedantes para tener mayor riqueza y abundancia

Una de las características que determinan la abundancia y riqueza de las especies epífitas en sus hospederos es el tamaño, forma, altura, textura, arquitectura el follaje de igual manera la alta ramificación y su condición perenne o caducifolia sin olvidar las condiciones ambientales donde se ubica la comunidad forofita (Granado-Sánchez *et al.*, 2003; Morales-Hernández *et al.*, 2016; De la Rosa-Manzano *et al.*, 2017). Sin dejar a un lado, la estabilidad del hábitat a largo

plazo (Laube y Zotz 2003), y esto da como resultado mayor número de musgo y por consiguiente es más la abundancia considerando que las partes bajas del hospedero existe mayor humedad, (Sánchez-González, 2017).

De esta manera los árboles más grandes llegan a colonizarse de epífitas a comparación de los árboles pequeños y jóvenes, asegurando la sobrevivencia (Krömer *et al.*, 2007a).

7.3 EL género *Quercus* como buen hospedero

El género *Quercus* es un buen hospedero para las Orquídeas y epífitas en general (Figura 9) (Morales-Hernández *et al.*, 2016). La preferencia a este hospedero se debe a que gran parte de las especies del género *Quercus* muestran alto grado de ramificación, corteza gruesa, un atributo que ayuda a facilitar el anclaje de semillas y a aumentar la capacidad del sustrato para la retención de humedad (Toledo-Aceves y Flores-Palacios, 2017), como líquenes y musgos donde quedan atrapadas las semillas y esporas (Granado-Sánchez *et al.*, 2003). Mientras que las especies que tienen la corteza lisa la riqueza disminuye. Por lo anterior, las epífitas en general prefieren las cortezas rugosas (Pérez-Márquez y Bonet-Jonet, 2010). Pero en el caso del género *Liquidambar* L. muestran la corteza rugosa, pero tienden a tener el fuste recto y esto es una desventaja en el establecimiento de epífitas en este género (Moral-Olivo *et al.*, 2018). Sin embargo, hay especies que se han especializado en estos tipos de fustes como el caso del género *Werauhia*, por el gran tamaño que presentan las especies de este género.



Figura 9. Árbol del género *Quercus* hospedando a *Stanhopea* x *spindleriana* Kraenzl.

7.4 Exposición

La orientación representa una parte importante debido a que determina la estructura de las plantas (Killeen *et al.*, 1990). Un estudio realizado por Almeida-Cerino y Bertolini (2014) encontraron que las barrancas orientadas hacia el lado este presentan mayor riqueza de orquídeas la cual recibían luz en la mañana, esto tiene que ver con la calidad de los rayos solares que inciden más en las mañanas a comparación a los que estaban orientados hacia el lado oeste que recibían luz en la tarde, pero en estas influyó la continua presencia de nubes, por ende, este tipo de ecosistemas cuentan con una gran riqueza de especies de flora por lo mencionada anteriormente en la orografía que presenta.

7.5 Limitantes en el forofito

De acuerdo con Flores-Palacios y García-Franco (2006) establecen que el exceso de plantas epífitas, limita el espacio para una nueva especie o las condiciones en la corteza que les permite el establecimiento (Martínez-Meléndez

et al., 2008), pero una vez que colonizan al hospedero suele haber sobrepeso afectando con su gran densidad y en raras ocasiones causan la muerte de estos (alcanzando un peso de varios kg por árbol), pero hay especies que cambian de corteza desprendiéndose de las epífitas (Granados-Sánchez *et al.*, 2003).

VIII INTERACCIÓN CON LA FAUNA

Las epífitas sirven de micro hábitat para morfoespecies que viven en el dosel del bosque, un claro ejemplo es la comparación de hábitats entre un cafetal bajo sombra y un bosque mesófilo de montaña en donde se encontró mayor presencia de artrópodos en el cafetal bajo sombra lo mismo que las epífitas, esto se debe a que existe una estrecha relación entre e epífitas -artrópodos, considerando que ambos son indicadores de calidad ambiental (Méndez-Castro, 2014), este mismo autor observo que las arañas establecen sus huevecillos dentro de este grupo de plantas. Otro caso es entre un bosque mesófilo de montaña y un acahual, en tres especies de bromelias (*Tillandsia butzii* Mez, *T. kirchhoffiana* Wittm y *T. multicaulis* Steud.) en dos temporadas los resultados mostraron mayor presencia de morfoespecies en la temporada cálida-húmeda y en el acahual teniendo mayor riqueza *T. multicaulis* esto debido al tanque abierto con gran capacidad de almacenamiento que presenta (Guzmán-Jacob *et al.*, 2013).

De esta misma manera el Jardín de hormigas (himenópteras) como lo denomina Benzing (1998), muestran dependencia con las epífitas (Bromeliaceae y Oechidaceae) que sirven de hogar para estos insectos mientras que las hormigas aportan sustrato.

8.1 Principales polinizadores de estas dos familias

El 99 % de la flora tropical es polinizado por especies de fauna silvestre (Rivera-Meza *et al.*, 2013), las orquídeas cuentan con una gran estructura morfológica floral y estrategias muy ingeniosas para atraer a sus polinizadores (Figura 10) ya que el 97 % necesita de vectores para llevar a cabo la fecundación, principalmente de invertebrados (Renner, 2006). Por lo anterior, la familia

Orchidaceae y Bromeliaceae han perdurado a lo largo de la historia por su forma de obtener algún beneficio de la fauna con la que cohabitan.



Figura 10. Inflorescencia estructural muy llamativo de a) *Rhynchosotele cordata* (Lindl.) Salazar-Chávez y Soto-Arenas b) *Prosthechea radiata* (Lindl.) W.E. Higgins.

Las plantas que se han especializado en la polinización, son los más vulnerables a los daños causados por la fragmentación (Asworth *et al.*, 2004).

8.1.1 Las abejas y las hormigas y su relación con las orquídeas

El 34.6 % de las especies de orquídeas no ofrecen recompensa a sus polinizadores, mientras que el 63.6 % si lo hace en este sentido (Jeksáková *et al.*, 2006). Salzmann *et al.* (2007) mencionan que las orquídeas han desarrollado formas ingeniosas en cuanto a la forma de la flor, color y sobre todo el aroma. Parra-Tabla *et al.* (2009) observaron que en la especie *Myrmecophila christinae* Carnevali y Gómez-Juárez el aroma es mayor en las mañanas cuando las abejas (*Xilocopa* sp.) muestran mayor presencia.

Algo sorprendente sobre la relación de las orquídeas-abejas es un caso en particular en la cual la tribu *Euglossini* (Zimmermann *et al.*, 2006), donde los

machos usan los aromas volátiles como feromonas para atraer a las hembras (Robles-Caycho, 1994; Jersáková *et al.*, 2006; Jonasson, 2015) de los cuales Ramírez *et al.* (2002) han documentado que euglosinas obtiene el 84 % del aroma de las orquídeas en la región neotropical. Mientras que las orquídeas imitan a las hembras en su color, forma y sobre todo en el aroma y estos caen en las trampas tratando de copular llevando a cabo la polinización (Jersáková *et al.*, 2006; Robbirt *et al.*, 2014).

El género *Myrmecophila* R.A. Rolfe. ofrecen hogar a las hormigas en sus pseudobulbos, pero a cambio de esto ayudan a polinizar la planta y existe una simbiosis donde aportan nitrógeno a la planta y la cual les ayuda en el desarrollo biológico, crecimiento y protección antihervibria (Castillo-Pérez y Carranza-Álvarez, 2019).

8.1.2 Los colibríes y los murciélagos en las bromelias

Los colibríes son reconocidos por ser los principales agentes polinizadores de las bromelias epífitas. Un estudio realizado por Ordano y Ornelas (2004) señalan que de las dos especies de bromelias (*T. deppeana* Steud. y *T. multicaulis* Steud.) estudiadas, una vez extraído el néctar, el azúcar y la cantidad de néctar se mantiene estable durante la floración. Un dato interesante en las colibríes es que estas aves prefieren plantas que presentan mayor concentración de sacarosa (Krömer *et al.*, 2008).

Se tienen registros de 13 especies de murciélago ubicados en 8 géneros y todos de la familia *Phyllostomidae* Gray., presente en la polinización de las Bromeliaceae. esto gracias a una inflorescencia larga que permite el libre acceso a los murciélagos (Figura 11) (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2016), mientras que estas especies han evolucionado con sus largas lenguas especializados para este tipo de inflorescencia (Benzing y Bennett, 2000), *Quiropterophilous* prefieren aquellas especies que presentan néctares ricos en hexosas (Krömer *et al.*, 2008, Aguilar-Rodríguez, 2013) esto podría deberse que estos monosacáridos contienen altas concentraciones de energía.



Figura 11. *Lonchophylla robusta* Miller. Consumiendo el néctar de una bromelia y la inflorescencia de *Tillandsia viridiflora* (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2016).

Las flores se abren al anochecer, pero hay especies que presentan la anthesis antes de oscurecer y esto podría ayudar a ser polinizado por otras especies por el largo plazo que presentan (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2016). Como el caso el *Tillandsia heterophylla* y *T. macropetala* que es polinizado por abejas, hormigas, moscas, polillas y comúnmente colibríes en las mañanas, mientras que en la noche por *Anoura geoffroyi* Gray. (murciélago), estos últimos pueden ser que sean atraídos por el color pálido de la planta y el olor del néctar (Aguilar-Rodríguez, 2013)

8.2 Propagación

Dentro de las angiospermas las orquídeas producen las semillas más pequeñas. Sus vainas pueden liberar miles de semillas que miden unas cuantas micras por esto su peso es muy ligero, dispersándose por el viento a grandes distancias y esto les ayuda a ser uno de los grupos más diversos del mundo (Granado-Sánchez *et al.*, 2003).

8.3 Las orquídeas y la relación con los hongos

Gran parte de las orquídeas requieren una asociación de micorrizas para germinar, preferentemente con hongos basidiomicetos como el caso del género *Rhizoctonia* (Bayman *et al.*, 1997), el cual no es considerado patógenos al contrario es un endófito en caso de las orquídeas (Barriuso-Vargas *et al.*, 2014). Las micorrizas ayudan a la aportación de los nutrientes, agua y minerales que carece la semilla de las orquídeas y que es necesarios para la germinación, además de ayudar a acelerar este proceso (Andrade-Torres, 2010; Téllez-Velasco, 2011; Castillo-Pérez y Carranza-Álvarez, 2019).

Como resultado las plantas micorrizadas son más fuertes y resistentes a infecciones a diferencia de aquellas que no realizan este proceso (Téllez-Velasco, 2011). Además de que estos hongos ayudan a que no se establezcan otros hongos, y así no podrían infectar a la planta (Porras-Alfaro y Bayman, 2007). Mientras tanto, *Lasiodiplodia theobromae* (Pat.) Griffon y Maubl., es un hongo que daña a las plantaciones forestales y frutales por enfermedades patógenas, pero todo lo contrario sucede con las orquídeas benéficos en *Stanhopea tigrina* por su parte, el hongo *Trichoderma hamatum* (Bonord) Bainier contribuye a la germinación en ambas especies (Castillo-Pérez y Carranza-Álvarez, 2019). Al igual *Ceratobasidium* de la orquídea epífita *Notylia* sp. pueden servir de biocontralador en el caso de *Rhizoctonia solani* J.G.Kühn. que es un patógenos que ataca el cultivo de arroz (Mosquera-Espinosa, 2010). Mientras que hay especies de orquídeas que muestran más especificidad en sus micorrizas (Otero-Ospina y Bayman, 2009).

8.4 Daños causado por los insectos

La fauna, así como son benéficos de igual manera pueden causar daños a estas plantas, un estudio más específico en orquídeas hospederas de insectos fitófagos, de los 30 ejemplares de *Rhizoctonia plendes* se observó que solamente florecieron 10 plantas, estas consecuencias se atribuyen a los daños causado por

Macrosiphun luteum y *Aphis spiraecola*, esto hace que se vuelven más susceptibles a los patógenos (González-Díaz, *et al.*, 2012). Como el caso de particular de la *Werahuia gladioliflora* donde los botones florales son atacados por *Eurytoma werahuia* (Eurytomidae) que inhibe el periodo de floración y una cuarta parte se perdió, representaron cerca del 70 % de la reducción de frutos (Cascante-Marín *et al.*, 2009).

Benzing (1981) encontró que ninguna de las plántulas *T. pauciflora* había florecido después de 8 años y estimó que esta especie requiere al menos de 8 a 10 años para florecer.

IX ESTRATEGIAS DE CONSERVACIÓN

La familia Orchidaceae presenta flores llamativas y un aroma exquisito, por ello son muy cotizadas, sobre todo de ornamento y comercialización en los mercados ilegales. Los pobladores locales lo hacen de manera de subsistir ante las problemáticas socioeconómicas en el país (Naranjo y Drizo, 2009).

Después de la destrucción de hábitat, la extracción de especies es la segunda causa principal de pérdida de ejemplares silvestres (Thomé-Ortiz *et al.*, 2017), por eso es importante la conservación de estas dos familias a través de las siguientes estrategias:

1. Crear senderos interpretativos, considerando la reforestación como una actividad a realizar en el transecto de estos senderos, por lo que algunas de las especies de orquídeas (*Stanhopea oculata* (G. Lodd.) Lindl. y *Rhynchostele rossii* (Lindl.) Salazar-Chávez y Soto-Arenas) que requieren de condiciones especiales para su desarrollo y se ha observado que sus polinizadores están desapareciendo (Baltazar-Bernal *et al.*, 2014).
2. Establecer Unidades de Manejo Ambiental lo cual puede ser aprovechado de forma legal en las comunidades rurales para generar ingresos (Menchaca *et al.*, 2012).
3. Aprovechar las especies que caen en el suelo, justificando que no sobreviven por mucho tiempo y no reproducen semillas, aproximadamente el 60 % puede ser aprovechado por la población rural para la comercialización (Toledo-Aceves, 2014). En el caso del género *Tillandsia* por ser uno de los géneros más abundantes por el tipo de flor que presenta, es uno de los géneros más afectados por comercio ilegal.

4. Por medio de cultivos *in vitro* permitiendo tener mayor número de ejemplares, por lo que es difícil que estas semillas germinen en sus hábitats, por las condiciones y competencia que se presentan (Pedraza-Santos, 2017).
5. Recursos turísticos, a través de la apreciación de la floración dándole un valor agregado para esto se tiene que incentivar a la conservación y así generar ingresos económicos, siendo la educación ambiental primordial para el cuidado del hábitat de estos ejemplares (Thomé-Ortiz, 2017).
6. Educando a la población local para el aprovechamiento de forma legal y la importancia de su conservación y que pasaría si estas especies dejaran de existir en años futuros tomando en cuenta la estrecha relación entre el ecosistema y la población local.
7. Una política interna con medidas de vigilancia, sanción económica o laboral dentro de las comunidades, aquellas personas que sean sorprendidas con la extracción de estas especies dentro de su hábitat, principalmente las que se encuentran bajo alguna categoría dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010.

X DISCUSIÓN

Estas dos familias prefieren los elementos geográficos meridionales, dado que los bosques mesófilos de montaña están compuestos mayormente por estos elementos (Rzedowski, 1991), de esta manera, se puede decir que las plantas que se distribuyen en este tipo de vegetación, gran parte son propios de este ecosistema teniendo en cuenta la composición estructural y compleja que presenta la comunidad vegetal. La familia Orchidaceae y Bromeliaceae y epífitas en general, son muy vulnerable ante los disturbios siendo estos disturbios que dan como resultados nuevas formas de vida como el caso de los híbridos en las orquídeas (García-Franco, 2017), o como lo mencionan Turner *et al.* (1994) la destrucción y reducción de estos ecosistemas podría afectar más a las epífitas vasculares que otras plantas. Además, existen los cambios en las condiciones climáticas que afectan de manera significativa a estas dos familias, por mencionar un ejemplo; el ciclo del agua es afectado siendo el factor más importante que determina la distribución de estas plantas (Andrade *et al.*, 2007; Cach-Pérez *et al.*, 2014). Entonces, el cambio climático llevará a la adaptación, migración o extinción de estas plantas, esto dependería de la rapidez en la que se presenten estas condiciones (Dawson *et al.*, 2011). Sin olvidar que las plantas epífitas han estado sometidas a estrés con respecto a la disponibilidad de agua y nutrientes (Granados- Sánchez *et al.*, 2003), retomando lo que mencionan Dawson *et al.* (2011), lo más probable es que estas plantas se extingan, debido a la sobrepoblación y la demanda de los recursos en las comunidades donde crecen; siendo las principales actividades que afectan de manera negativa, el cambio en el uso de suelo, la tala ilegal y la extracción de ejemplares (Thomé-Ortiz *et al.*, 2017).

A nivel local de hábitat, estas dos familias tienen patrones específicos en la distribución vertical de su forofito y están relacionadas con la disponibilidad de luz, humedad y sus adaptaciones ecofisiológicas (Krömer, 2007a). También influye la

forma, arquitectura, corteza, textura y ramificación del hospedante, los diferentes estudios realizados, coinciden (Toledo-Aceves y Flores-Palacios, 2017; Mora-Olivo *et al.*, 2018; Hernández-Pérez *et al.*, 2018) en que el género *Quercus* es un buen forofito al presentar todos estos atributos, tomando en cuenta la abundancia de este género en los diferentes fragmentos de los bosques mesófilos de montaña (Mora-Olivo *et al.*, 2018).

Por otra parte que hay estudios que mencionan (Krömer *et al.*, 2007a; Martínez-Meléndez *et al.*, 2008; Mora-Olivo, 2018) que es la parte de la zona intermedia donde preferentemente se establecen de acuerdo al esquema de Johansson (1974) y gran parte de las orquídeas prefieren esta zona (III y IV), por lo que la humedad se retiene mayor tiempo que en la zona superior (V). Al comparar las orquídeas y las bromelias, varios estudios señalan que las orquídeas no pueden estar expuestas a elevada radiación como algunas especies de bromelias del género *Cratopsis* (Robles-Molina *et la*, 2018) por esto las bromelias tienen mayor presencia en los fragmentos de los bosques de niebla perturbados, donde la incidencia de luz es mayor por el dosel abierto, prefiriendo las zonas del III al V, mientras que las orquídeas las zonas intermedias, siempre y cuando considerando que hay especies de árboles que muestran diferentes estructuras. Asimismo, hay especies que prefieren más de un estrato (Meléndez-Martínez *et al.*, 2008).

Una vez establecidos en el hospedante se enfrentan a la competencia que ocurre de forma continua entre plantas, para esto han desarrollado diferentes formas de poder sobrevivir y reproducirse, como el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) en ambas familias, tricomas en las bromelias y presencia de velamen en orquídeas, siendo las orquídeas una de las más expertas en la polinización y el engaño de sus polinizadores. Mientras tanto las bromelias han desarrollado escapes florales que facilite la extracción de néctar y tener reservas continuas tanto en concentraciones de néctar y azúcares.

Las semillas de las orquídeas no cuentan con las nutrientes suficientes para poder germinar, por lo que han optado por tener un aliado que les ayuda a llevar a

cabo este proceso como es el caso de la simbiosis existente entre los hongos micorrícicos.

La familia Orchidaceae cuenta con mayores estrategias para su desarrollo, crecimiento y sobrevivencia por eso es más abundantes en los diferentes continentes que se distribuye.

XI CONCLUSIÓN

Dentro de los bosques mesófilos de montaña que se distribuyen en México, el género *Quercus* es un buen hospedante de estas dos familias, mientras que las zonas en las cuales se manifiestan más es la zona intermedia. Las abejas son las más importantes en la polinización de las orquídeas y los colibríes en las bromelias, sin dejar a un lado que los demás polinizadores son importantes en este proceso, además, de la simbiosis que existe entre los hongos, siendo los estados que más se han estudiado Veracruz, Oaxaca y Chiapas. A lo mejor estos estudios se les atribuye, por ser los estados que presentan mayor superficie de este ecosistema.

XII RECOMENDACIONES

Es necesario la conservación de estas familias relictas y especies de plantas en general, más aquellas que son severamente afectados por las actividades antropogénicas, desde el punto de vista sustentable, considerando el tipo de necesidad que se requieran en estos ecosistemas, siempre y cuando la población rural inmerso en estas actividades, tomando en cuenta el estado actual de conservación de los bosques mesófilos de montaña. En un proyecto ecoturismo donde lo que se requiere es explotar estos recurso de manera sustentable pero a la vez generando ingresos económicos comparando la recolección de las epífitas caídas para la comercialización o reubicar aquellas que tienen poco días de estar haciendo contacto con el mantillo, el impacto en la primera será más severo en lo ecológico pero de igual manera el ingreso económico será mayor y esto conlleva empleos que se generaran mientras que la segunda es menor el impacto ambiental, pero se cumple con el objetivo principal de conservación.

Formar redes de vinculación con los grupos de trabajo o universidades que realicen propagación *in vitro*, a través de la proporción de ejemplares para reintroducirlos a estos ecosistemas, siempre y cuando ambos trabajen de manera mutua o porque no pensar en centros de investigación en las poblaciones aledañas o que se ubican dentro del bosque mesófilo de montaña.

XIII LITERATURA CITADA

- Aguilar-Rodríguez P. A. 2013. Biología floral y reproductiva de *Tillandsia heterophylla* y *Tillandsia macropetala* (Bromeliaceae), en el municipio de San Andrés Tlalnelhuayocan, en la región central de Veracruz, México. Tesis de Maestría en Ecología Tropical. Universidad Veracruzana centro de Investigaciones Tropicales. 100 p.
- Aguilar-Rodríguez P. A, MacSwiney-González M. C., Krömer T., García-Franco J. G. y Tschapka M. 2016. Polinización por murciélagos en Bromeliaceae: enfoque en las adaptaciones florales. XX Congreso Mexicano de Botánica.
- Aguirre-León E. 1992. Vascular epiphytes of México: a preliminary inventory. *Selbyana*, 13: 72–76.
- Allen-Ikeson J. 2016. *Oncidium fuscatum* y sus híbridos pp 8-15. En: Dalström S. 2018 International Odontoglossum Alliance Boletín Informativo.
- Almeida-Cerino C. M. y Bertolini V. 2014. Orquídeas como indicadores de conservación de bosque mesófilo de montaña del Soconusco, Chiapas, México. Tesis Maestría en Ciencias. Recursos Naturales y Desarrollo Rural-El Colegio de la Frontera Sur. 58 p.
- Andrade J. L. 2003. Dew deposition on epiphytic bromeliad leaves: an important event in a Mexican tropical dry deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19(5): 479-488.
- Andrade J. L., De la Barrera E., Reyes-García C., Ricalde M. F., Vargas-Soto G. y Cervera J. C. 2007. El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad,

fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81: 37-50.

Andrade-Torres A. 2010. Micorrizas: antigua interacción entre plantas y hongos. *Revista Ciencias*, pp. 84-90.

Asworth L., Aguilar R., Galetto L y Aizen M. 2014. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology*, 92: 717-719.

Atwood J. T. 1986. The size of the Orchidaceae and the systematic distribution of epiphytic orchids. *Selbyana*, 9: 86-171.

Baltazar-Bernal O., Zavala- Ruíz J., Zanotelli S., Yarumi F., Pérez-Sato J. A. y Sánchez-Eugenio O. 2014. Sendero interpretativo de orquídeas y bromelias en Tepexilotla, Chocamán, Veracruz. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 5: 1687-1699.

Barriuso-Vargas J. J., Martín-Santafé M., Solís-Hidalgo K. y Sánchez-Duran S. 2014. Las micorrizas en los sistemas agro-forestales. *Agricultura*, pp. 618–622.

Bartels S. F. y Chen H. Y. 2012. Mechanisms regulating epiphytic plant diversity. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 31(5): 391-400.

Barthlott W., Schmit-Neuerburg V., Nieder J. y 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 (2): 145-156.

- Bayman P., Lebrón L., Tremblay R. y Lodge J. 1997. Variation in endophytic fungi from roots and leaves of *Lepanthes* (Orchidaceae). *New Phytologist*, 135: 143-149.
- Benítez-Malvido J. y Martínez-Ramos M. 2003. Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest fragments¹. *Biotropica*, 35: 530-541.
- Benzing D. H. y Bennett B. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press.
- Benzing D. H. 1989. The evolution of epiphytism. In: Lüttge U. (eds) Vascular plants as epiphytes: Evolution and ecophysiology. Springer-Verlag Berlin 76: 15-41.
- Benzing, D. H. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climate change*, 39: 519-5440.
- Bush M.B. 2002. Distributional change and conservation on the Andean flank: a palaeoecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 11(6): 463-473.
- Cach-Pérez M. J., Andrade J. L. y Reyes-García C. 2014. La susceptibilidad de las bromeliáceas epífitas al cambio climático. *Botanic Science*, 92(2): 157-168.
- Cascante-Marín A., Wolf J. H. y Oostermeijer J. G. B. 2009. Wasp florivory decreases reproductive success in an epiphytic bromeliad. *Plant Ecology*, 203: 149-153.
- Castillo-Pérez L. y Carranza-Álvarez C. 2019. ¿Cómo crecen y se relacionan las orquídeas? *Universitarios Potosinos*, pp. 18-23.

- Catling P. M., Brownell V. R. y Lefkovitch L. P. 1986. Epiphytic orchids in a Belizean grapefruit orchard: distribution, colonization, and association. *Lindleyana*, 1: 194-202.
- Ceja-Romero J., Mendoza-Ruíz A., López-Ferrari A. R., Espejo-Serna A., Pérez-García B. y García-Cruz J. 2010. Las epífitas vasculares del estado de Hidalgo, México: Diversidad y distribución. *Acta Botánica Mexicana*, 93: 1-39.
- Ceja-Romero R. J., Espejo-Serna A., López-Ferrari A. R., García C. J., Mendoza R. A. y Pérez G. B. 2008. Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias*, 91(1): 34-41.
- Colwell R. K, Brehm G., Cardelús C. L., Gilman A. C. y Longino J. T. 2008. Global warming, elevational range of shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, 322: 258-261.
- Cruz-Lara L. E., Lorenzo C., Soto-Pinto L., Naranjo E. y Ramírez-Marcial N. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20(1): 63-81.
- Dawson T. P., Jackson S. T., House J. I., Prentice I. C. y Mace G. M. 2011. Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. *Science*, 332: 53-58.
- De la Rosa-Manzano E. A., Guerra-Pérez A., Mendieta-Leiva A., Mora-Olivo A, Martínez-Ávalos J. G. y Arellano-Méndez L. U. 2017. Vascular epiphyte diversity in two forest types of the “El Cielo” Biosphere Reserve, Mexico. *Botany*, 95(6): 599–610.

- Demmig-Adams B. y Adams III. W. W. 1992. Photoprotection and other responses to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 43(1): 599-626.
- Dickinson K. J. M., Mark A. F. y Dawkins B. 1993. Ecology of lianoid/epiphytic communities in coastal podocarp rain forest, haast ecological district, New Zealand. *Journal of Biogeography*, 20(6): 687-705.
- Dressler R. L. y Pollard G. E. 1974. The genus *Encyclia* in Mexico. Mexico, Asociacion Mexicana de: Orquideologia.
- Dressler R. L. 1993. Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides Press, Portland, Oregon. USA. pp. 8-9.
- Dressler R. L. 2005. How many orchis species? *Selbyana*, 26: 155-158. epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance
- Espejo-Serna A. 2012. El endemismo en las Liliopsida mexicanas. *Acta botánica mexicana*, 100: 195-257.
- Espejo-Serna A. y López-Ferrari A. R. 2018. La familia Bromeliaceae en México. *Botanical Sciences*, 96(3): 533-554.
- Estrada-Sánchez. I. 2017. Patrones de distribución de las bromelias y orquídeas epífitas de los bosques mesófilos de montaña en México y sus relaciones biogeográficas. Tesis de Maestría. División de ciencias biológicas y de salud. Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, México 109 p.

- Flores-Palacio A. y Valencia-Díaz S. 2007. El comercio ilegal local revela una diversidad desconocida e implica una alta riqueza de especies de epífitas vasculares silvestres. *Conservación biológica*, 136(3): 372-387.
- Flores-Palacios A. y García-Franco J. G. 2006. The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography*, 33: 323-330.
- Foster P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*, 55: 73–106.
- García-Franco J. G. 2017. La fragmentación del bosque de niebla y su efecto en la comunidad de orquídeas (Orchidaceae). *Agroproductividad*, 10(6): 13-18.
- García-Franco J. G. y Toledo-Aceves T. 2015. Manejo de bromelias epífitas en bosque mesófilo de montaña en el Centro de Veracruz. Instituto de Ecología A.C. Informe final Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, proyecto No. HQ001, México D. F.
- Gentry A. H. y Dadson C. H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annal Missouri Botanical Garden*, 74: 205-233.
- Geydan T. D. y Melgarejo L. M. 2005. Metabolismo ácido de las crasuláceas. *Acta Biológica Colombiana*, 10(2): 3-15.
- Gibson R. D., Sheldon K. y Rahel F. 2015. Climate change creates rapid species turnover in montane communities. *Ecology and Evolution*, 5(12): 2340-2347.
- Gilmartin A. J. 1973. Transandean distributions of bromeliaceae in Ecuador. *Ecology*, 54(6): 1389-1393.

- González-Díaz S., Rivera-Cervantes L. E., Cuevas-Guzmán R., Solís-Magallanes J. A. y Santana-Michel F. J. 2012. Incidencia de insectos depredadores sobre las orquídeas de la estación científica las joyas, Jalisco, México. pp 330-339.
- Gouda E. J., Butcher D. y Gouda C. S. (actualizado continuamente). Encyclopaedia of Bromeliads, version 3. Botanic Gardens, Utrecht. [Consultado el 8 de septiembre, 2019]. Disponible en: <http://encyclopaedia.florapix.nl/University>
- Gradstein S. R. 2008. Epiphytes of tropical montane forests – impact of deforestation and climate change. 2: 51-65 (in) Gradstein S. R. Gansert D. and Homeier J. (eds). The tropical mountain forest – patterns and processes in a biodiversity hotspot. University of Göttingen Press, Göttingen.
- Graham E. A. y Andrade J .L. 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany*, 91(5): 699-706.
- Granados-Sánchez D., López-Ríos G. F., Hernández-García M. A. y Sánchez-Gonzales A. 2003. Ecología de las plantas epífitas. *Revista Chapingo: Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 9(2): 101-111.
- Gual-Díaz M. y González-Medrano F. 2014. Los bosques mesófilos de montaña en México. en: Gual-Díaz M. y Rendón-Correa A. (Comps.). Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Instituto de Ecología. México, D. F. pp. 27-68.

- Gual-Díaz M. y Rendón-Correa A. 2014. Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad ecológica y manejo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 352 p.
- Guzmán-Jacob V., Krömer T., López-Acosta J. y García-Franco J. 2013. Artrópodos asociados a tres especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) en fragmentos de bosque mesófilo conservado y acahual del centro de Veracruz. IV Congreso Mexicano de Ecología. Villahermosa, Tabasco.
- Halbinger F. y Soto-Arenas M. A. 1997. "Laelias of México". *Orquídea* (Mexico City) 15: 1-160.
- Hamilton, L.S., Juvik, J.O., Scatena, F.N. 1995. Tropical Montane Cloud Forests. Ecological Studies Springer, Nueva York. pp. 110:407.
- Hernández-Pérez E., Solano E. y Ríos-Gómez R. 2018. Host affinity and vertical distribution of epiphytic orchids in a montane cloud forest in southern Mexico. *Botanical Sciences*, 96: 200-217.
- Hernández-Rosas J. L. 2000. Patrones de distribución de las epífitas vasculares y arquitectura de los forofitos de un bosque húmedo tropical del Alto Orinco, edo. Amazonas, Venezuela. *Acta biológica Venezuelica*, 20(3): 43-60.
- Hietz P. y Hietz-Seifert U. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 6: 719-728.
- Hietz P., Buchberger G. y Winkler M. 2006. Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. *Ecotropica*, 12: 103-112.

- Hofstede R. G. M., Wolf J. H. D. y Benzing D. H. 1993. Epiphytic biomass and nutrient status of a Colombian Upper Montane Rain forest. *Selbyana*, 14: 37-45.
- Hsu R. C. C., Tamis W. L. M., Raes N., de Snoo G. R., Wolf J. H. D., Oostermeijer G. y Lin S.H. 2012. Simulating climate change impacts on forest and associated vascular epiphytes in a subtropical island of East Asia. *Diversity and Distributions*, 18: 334-347.
- Jacquemyn H., Brys R., Hermy M. y Willems J. H. 2005. Does nectar reward affect rarity and extinction probabilities of orchid species? An assessment using historical records from Belgium and the Netherlands. *Biological Conservation*, 121: 257-263.
- Jardel-Peláez E. J. 2015. Guía para la Caracterización y Clasificación de Hábitats Forestales; Comisión Nacional Forestal: Zapopan, Jalisco, México. 118 p. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
- Jeksáková J., Johnson S. D. y Kindlmann P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*, 81: 219–23.
- Johansson D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forests. *Acta Phytogeografica Suecica*, 59: 1-129.
- Jonasson S. 2015. Las orquídeas: engañosas joyas de nuestra flora. In: Llibre Verd de Protecció d'Espècies a les Balears. Ed. Govern de les Illes Balears. Conselleria d'Agricultura Medi Ambient i Territori - *Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 20: 49-58.

- Kelly D. 1985. Epiphytes y climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. *Journal of Biogeography*, 12(3): 223-241
- Killeen T. J., Louman B. T. y Grimwood T. 1990. La ecología paisajística de la región de Concepción y Lomerío en la Provincia de “Nuflo de Chávez” Santa Cruz, Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 16: 1-45.
- Kerner-von Marilaun A. J. y and Adolf H. Pflanzenleben: Erster Band: Der Bau und die Eigenschaften der Pflanzen. Kurt Stu“ber, 1913 [Consultado el 6 de septiembre, 2019]. Disponible en: https://es.wikipedia.org/wiki/Planta_ep%C3%ADfita#/media/Archivo:Orkid%C3%A9_med_luftr%C3%B6tter,_Nordisk_familjebok.png.
- Koeppen W. 1948. Climatología. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 478 p.
- Krömer T., García-Franco J. G. y Toledo-Aceves T. 2014. Epífitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental. pp 605-623.
- Krömer T., Gradstein S. R. y Acebey A. 2007b. Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y Secundarios de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 42: 23-33.
- Krömer T., Kessler M. y Herzog S. K. 2006. Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica*, 38(2): 183-195.
- Krömer T., Kessler M., Gradstein S. R. y Acebey A. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevation gradient in the Andes. *Journal of Biogeography*, 32: 1799-1809.

- Krömer T., Kessler M., Lohaus G. y Schmidt-Lebuhn A. N. 2008. Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. *Plant Biology*, 10: 502-511.
- Krömer, T., M. Kessler y S. R. Gradstein. 2007a. 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 Zotz G. 2003. ¿Qué factores abióticos limitan el crecimiento vegetativo en un epífitas vasculares? *Revista Funcional Ecología*, 17: 598-604.
- Luther H. E. 2006. An alphabetical list of Bromeliad binomials. Sarasota. *Bromeliad Society International*, 119 p.
- Lüttge U. 2010. Ability of crassulacean acid metabolism plants to overcoming interacting stresses on tropical environments. *AoB Plants*.
- Maldonado-Flores C. 2006. Patrón de distribución espacial y dinámica de *Oncidium crista galli*, una especie de orquídea epífita de Chiapas. Tesis de Maestría. Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales. Instituto Politécnico Nacional. Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca. México. 50 p.
- Marques I., Draper D., Riofrío L. y Naranjo C. 2014. Multiple hybridization events, polyploidy and low postmating isolation entangle the evolution of neotropical species of *Epidendrum* (Orchidaceae). *BMC Evolutionary Biology*, 14: 20.
- Martínez-Meléndez N., Pérez-Farrera M. A. y Flores-Palacios A. 2008. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares

de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 56: 2069-2086.

Menchaca-García R. A., Lozano-Rodríguez M. A. y Sánchez-Morales L. 2012. Estrategias para el aprovechamiento sustentable de las orquídeas de México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 3(13): 9-16.

Medina, E. 1990. Eco-fisiología y evolución de las Bromeliaceae. *Boletín de La Academia Nacional de Ciencias, Córdoba*, 59(2): 71-100.

Méndez-Castro F. E. y Rao D. 2014. Spider diversity in epiphytes: can shade coffee plantations promote the conservation of cloud forest assemblages? *Biodiversity Conservation*, 23: 2561-2577.

Miranda F. y Sharp A. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology*, 31: 313-333.

Morales-Hernández J. L., González-Razo F. D. J., y Pérez-Chávez M. A. 2016. Caracterización de las orquídeas epífitas y sus forofitos en el parque ecológico universitario “José Mariano Mociño” de la Universidad Autónoma del Estado de México. *Polibotánica*, 42: 103-119.

Mora-Olivo A., Estrada-Castillón E., Pando-Moreno M., De la Rosa-Manzano E. y Jurado E. 2018. Distribución vertical de epífitas y su filogenia en un bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 9(50): 74-93.

Mosquera-Espinosa A. T. 2010. Evaluación del efecto biocontrolador de *Rhizoctonia* de orquídeas sobre *Rhizoctonia solani* Kühn patógeno del suelo en arroz (*Oryza sativa*). Tesis de Maestría, doctorado, Facultad de Ciencias Agropecuarias-Universidad Nacional, Palmira, Colombia. 140 p.

- Nadkarni N. M. y Solano R. 2002. Potential effects of climate change on canopy communities in a tropical cloud forest: an experimental approach. *Oecología*, 131(4): 580-586.
- Naranjo E. y Dirzo R. 2009. Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna. En: Capital natural de México, vol. II: Estado de Conservación y Tendencias de Cambio. CONABIO. México. pp. 247-276.
- Nieder, J. S., Engwald y W. Barthlott. 1999. Patterns of Neotropical epiphyte diversity. *Selbyana*, 20: 66-75.
- Ochoa-Ochoa L. M., Mejía-Domínguez N. R. y Bezaury-Creel, J. 2017. Priorización para la conservación de los bosques de niebla en México. *Ecosistemas*, 26(2): 27-37.
- Ordano M. y Ornelas J. F. 2004. Generous-like flowers: Nectar production in two epiphytic bromeliads and a meta-analysis of removal effects. *Oecologia*, 140: 495-505.
- Otero-Ospina J. T. y Bayman P. 2009. Germinación simbiótica y asimbiótica en semillas de orquídeas epífitas. *Acta Agronómica*, 58(4): 270-276.
- Palacios-Chávez R. y Rzedowski J. 1993. Estudio palinológico de floras fósiles del Mioceno Inferior y principios del Mioceno Medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana*, 24: 1-96.
- Parra-Tabla V., Abdala-Roberts L., Rojas J., Navarro J. y Salinas-Peba L. 2009. Floral longevity and scent respond to pollen manipulation and resource

status in the tropical orchid *Myrmecophila christinae*. *Plant Systematics and Evolution*, 282: 1-11.

Pedraza-Santos M. E. 2007. La propagación masiva de orquídeas (Orchidaceae); una alternativa de conservación de especies silvestres, Universidad Michoacana de San Nicolas Hidalgo, Morelia, Michoacán, México. *Agroproductividad*, 10(6): 31-36

Pérez-García E. A. y Hágsater E. 2012. *Encycliax nizanburyi* (Orchidaceae) un nuevo híbrido natural del Istmo de Tehuantepec, México. *Lankesteriana*, 12: 1-8.

Pérez-Márquez R y Bonet-Jonet A. 2010. Efectos de algunos factores ecológicos en la distribución de las orquídeas epífitas en cuatro montañas de la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario, Pinar del Río, Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 30: 53-62.

Pérez-Martínez B. A. y Castañeda-Garzón S. L. 2016. Propagación in vitro de orquídeas nativas como una contribución para la conservación ex situ. *Bioteconología Vegetal*, 16(3): 43-151.

Porras-Alfaro A. y Bayman P. 2007. Mycorrhizal fungi of Vanilla: diversity, specificity, and effects on seed germination and plant growth. *Mycología*, 99: 510-525.

Puig H., Bracho R. y Sosa V. 1983. Composición florística y estructura del bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Biótica*, 8: 339-359.

Ramírez S., Dressler R. L. y Ospina M. 2002 Abejas euglosinas (Hymenoptera: Apidae) de la Región Neotropical: Listado de especies con notas sobre su biología. *Biota Colombiana*, 3: 7-118.

- Renner S. S. 2006. Rewardless flowers in the Angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. Pp. 123-144. in: Waser N. M., Olerton J. (Eds.) Plant pollinator interactions: From specialization to generalization. University of Chicago Press, Chicago.
- Reyes-García C. y Andrade J. L. 2007. Los isótopos estables del hidrógeno y el oxígeno en los estudios ecofisiológicos de plantas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80: 19-28.
- Ressl R. y Lara-Morales. L. 2008. Sistema de información sobre Bosque Mesófilo de Montaña de México para apoyo en programas de restauración (Fase 1). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. EQ007. México D. F
- Reyes-García C., Griffiths H., Rincón E. y Huante P. 2008. Niche differentiation in tank and atmospheric bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica*, 40(2): 168-175
- Rivera-Meza V. A., Krömer T. y Linares-Márquez P. 2013. Importancia de las bromelias para la fauna. Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.
- Robbirt K. M., Roberts D. L., Hutchings M. J. y Davy A. J. 2014. Potential disruption of pollination in a sexually deceptive orchid by climatic change. *Current Biology*, 24: 2845-2849
- Robles-Caycho J. 1994. Comunicación química. *Revista de Química*, 8(2): 163-175.

- Robles-Molina M., Martínez-Camilo R., Martínez-Meléndez N. y Pérez-Farrera M. 2018. Diversidad y distribución vertical de bromeliáceas epífitas en un bosque de niebla en Chiapas, México. 12: 7-18.
- Ruíz-Jiménez C. A., Téllez-Valdés O. y Luna-Vega I. 2012. Clasificación de los bosques mesófilos de montaña de México: afinidades de la flora. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(4): 1110-1144.
- Rzedowski J. 1990. Vegetación potencial. IV. 8.2. Atlas Nacional de México. vol III. México, D. F.: Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, 35: 25-44.
- Rzedowski J. 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 504 p.
- Salazar- Chávez G. A. y Soto-Arenas. M. 1996. El género *Lepanthes* Sw. En México. *Orquídea (México D.F)*, 14: 1-231
- Salzmann C. C., Cozzolino S. y Schiest, F. P. 2007. Floral scent in food-deceptive orchids: species specificity and sources of variability. *Plant Biology*, 9(6): 720-729.
- Sánchez-González J. 2017. Abundancia de tres especies de orquídeas con relación a la humedad ambiental y a la humedad del hospedero en un bosque andino. *Orquideología*, 61 p.
- Scatena F. N., Bruijnzeel L. A., Bubb P. y Das S. 2011. Setting the stage. In: Bruijnzeel L. A., Scatena F. N., Hamilton L. S. (Eds.), *Tropical Montane*

Cloud Forests Science for Conservation and Management. Cambridge University Press, Reino Unido. pp. 38-63.

SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental– Especies nativas de México de flora y fauna silvestres– Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio– Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 30 diciembre, 2010.

Susan-Tepetlan T. M., Velázquez-Rosas N. y Krömer T. 2015. Cambios en las características funcionales de epífitas vasculares de bosque mesófilo de montaña y vegetación secundaria en la región central de Veracruz, México. *Botanical Sciences*, 93(1): 153-163

Téllez-Mazzocco D. y Casanova-Pérez L. 2014. El cultivo de tejidos vegetales; herramienta para la conservación de orquídeas amenazadas. *Biodiversitas*, 13-16 p.

Téllez-Velasco M. A. A. 2011. Diagnóstico de la familia Orchidaceae en México. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Edo. de México.

Thomé-Ortiz H., Tejeda-Sarotius O., Téllez-Velasco M. A. A. y Torres-Rivera J. A. 2017. Las orquídeas (Orchidaceae) como recurso turístico: propuesta de senderos interpretativos como herramienta de gestión forestal sustentable. *Agroproductividad*, 10(6): 54-61

Toledo-Aceves T. 2014. Lluvia de bromelias en el bosque de niebla. *Biodiversitas* 117: 1–6.

Toledo-Aceves T. 2016. Las bromelias epífitas. Ciencias, pp. 86-89, [Consultado el 17 de octubre, 2019]. Disponible en:

<https://www.revistaciencias.unam.mx/pt/202-revistas/revista-ciencias-120-121/2014-las-bromelias-ep%C3%ADfitas.html>

Toledo-Aceves T., García-Franco J. G. y Flores-Palacios A. 2017. Do cloud forest tree species differ in their suitability as a substrate for epiphytic bromeliads? *Plant Ecology*, 218: 541-546.

Toledo-Aceves T., García-Franco J. G., Williams-Linera G., MacMillan K. y Gallardo-Hernández C. 2014. Significance of remnant cloud forest fragments as reservoirs of tree and epiphytic bromeliad diversity. *Tropical Conservation Science*, 7(2): 230-243.

Toledo-Aceves T., Meave J. A., González-Espinosa M. y Ramírez-Marcial N. 2011. Tropical montane cloud forests: current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of Environmental Management*, 92(3): 974-981.

Turner I. M., Tan H. T. W., Wee Y. C., Ibrahim A. B., Chew P. T. y Corlett R. T. 1994. A study of plant species extinction in Singapore: lessons for the conservation of tropical biodiversity. *Conservation Biology*, 8(3): 705-712.

Villaseñor J. L. 2010. El bosque húmedo de montaña de México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico. Universidad Nacional Autónoma de México- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Instituto de Ecología. México, D. F. 38 p.

Villaseñor J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87: 559-902.

Villaseñor J. L. y Gual-Díaz M. 2014. El bosque mesófilo de montaña en México y sus plantas con flor. En: Gual-Díaz M. y Rendón-Correa A. (Comps.).

Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo. CONABIO México, D. F. pp. 221-236.

Williams-Linera G. 2007. El Bosque de Niebla del Centro de Veracruz: Ecología, Historia y Destino en Tiempos de Fragmentación y Cambio Climático. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Instituto de Ecología, A. C. Xalapa. 208 p.

Wolf J. H. D. y Flamenco A. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, México. *Journal of Biogeography*, 30: 1689-1707.

Zimmermann Y., Roubik D. y Eltz T. 2006. Species-specific attraction to pheromonal analogues in orchid bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 833-843.

Zotz G. 2005. Vascular epiphytes in the temperate zones a review. *Plant Ecology*, 176: 173-183.

Zotz G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes– a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(3): 453-481.

Zotz G. y Winkler U. 2013. Aerial roots of epiphytic orchids: the velamen radicum and its role in water and nutrient uptake. *Oecologia*, 171(3): 733-741.