

UNIVERSIDAD VERACRUZANA
CENTRO DE INVESTIGACIONES TROPICALES



**RIQUEZA PTERIDOLÓGICA DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA, BAJO
DIFERENTES GRADOS DE PERTURBACIÓN**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN ECOLOGÍA TROPICAL**

PRESENTA

CÉSAR ISIDRO CARVAJAL HERNÁNDEZ

Comité tutorial:

Dr. Mario Vázquez Torres
Dr. Thorsten Krömer
Dra. Angélica Hernández Ramírez

XALAPA, VERACRUZ

OCTUBRE 2011

El trabajo de investigación titulado “Riqueza pteridológica del bosque mesófilo de montaña bajo diferentes grados de perturbación” cuyos resultados se encuentran contenidos en esta tesis, fue realizado por César Isidro Carvajal Hernández como estudiante de la Maestría en Ecología Tropical, en el periodo agosto 2008 y julio 2010 bajo la dirección del Dr. Santiago Mario Vázquez Torres de la Universidad Veracruzana.

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizados para tales fines en el futuro.



César Isidro Carvajal Hernández
Candidato



Dr. Santiago Mario Vázquez Torres
Director

ACTA DE APROBACIÓN DE TESIS

El presente documento: “Riqueza pteridológica del bosque mesófilo de montaña bajo diferentes grados de perturbación” realizado por César Isidro Carvajal Hernández, ha sido aprobado y aceptado como requisito parcial para obtener el grado de Maestro en Ecología Tropical.

COMITÉ TUTORIAL

Dr. Santiago Mario Vázquez Torres



Dr. Thorsten Krömer



Dra. Angélica Hernández Ramírez



JURADO

Dr. Daniel Tejero Diez



Dr. Odilón Sánchez Sánchez



Dr. Juan Carlos López Acosta



RESUMEN

El bosque mesófilo de montaña es considerado como el ecosistema terrestre con mayor biodiversidad por unidad de superficie. Sin embargo, se encuentra en una constante amenaza debido principalmente a las actividades humanas (ganadería, agricultura, asentamientos humanos) que lo impactan negativamente. Por tal razón, resulta necesario el conocer cómo se comportan dichos ecosistemas cuando ocurre un disturbio provocado por la acción humana. Con base en lo anterior, en el presente estudio se planteó como objetivo general el reconocimiento de la riqueza pteridológica en el bosque mesófilo de montaña y las comunidades derivadas de la acción antropogénica, en la localidad de Loma de Santa Rita, municipio de Yecuatla, en la zona centro de Veracruz. Para ello, se establecieron 72 parcelas de muestreo (10 x 10 m cada una) distribuidas en un gradiente de perturbación antrópica (bosque primario, acahual maduro, acahual joven, cafetal con sombra, pastizal con árboles remanentes y plantación de pino). En cada uno de los cuadros muestreados se registraron las especies de pteridobiontes tanto terrestres como epífitos y se aplicaron estimadores de riqueza, similitud y tablas de contingencia (*Fisher's exact test*) para asociar a las especies con diferentes hábitats de origen antrópico (acahual maduro y joven, pastizal, cultivo de pinos y cafetal bajo sombra), así como con el bosque mesófilo de montaña original. En el área de estudio se registraron un total de 81 especies de pteridobiontes y se demostró que a mayor perturbación antrópica existe una mayor pérdida de especies de helechos y licopodios, siendo las más afectadas las especies epífitas. El acahual maduro fue el sistema con mayor número de especies después del bosque primario, mientras que la plantación de pinos fue el sistema más pobre. El acahual maduro y el cafetal bajo sombra compartieron más especies con el bosque primario, mientras que el acahual joven, el pinar cultivado y el pastizal fueron los sistemas con menor cantidad de especies compartidas con el bosque original. Se concluye que las especies de helechos y licopodios son sensibles a los cambios ambientales, situación que los convierte en un buen grupo indicador de la calidad de los ecosistemas.

INDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	9
2. ANTECEDENTES.....	11
2.1 El bosque mesófilo de montaña y su importancia en la diversidad de pteridófitas.....	11
2.2 Generalidades del grupo de las pteridófitas.....	12
2.3 La sierra de Chiconquiaco y la conservación de la biodiversidad.....	14
2.4 Estudios previos realizados en la zona de estudio.....	15
3. ÁREA DE ESTUDIO.....	16
3.1 Características biofísicas.....	16
3.2 Ubicación del sitio de muestreo.....	18
3.3 Vegetación en las áreas seleccionadas de Loma de Santa Rita.....	20
3.3.1 Bosque mesófilo de montaña.....	20
3.3.2 Acahuales.....	21
3.3.3 Plantación de pino.....	22
3.3.4 Pastizal.....	23
3.3.5 Cafetal.....	23
3.4 Características socioeconómicas.....	23
3.5 Problemática ambiental.....	24
4. HIPÓTESIS.....	25
5. OBJETIVOS.....	25
6. MÉTODOS.....	26
6.1 Trabajo de campo.....	26
6.1.1 Selección de los sitios de muestreo.....	26
6.1.2 Diseño del muestreo.....	27
6.2 Análisis de datos.....	28
6.2.1 Comparación de la riqueza específica de los pteridobiontes de acuerdo al sitio de muestreo.....	28
6.2.2 Identificación de las especies de acuerdo a sus preferencias de hábitat.....	30

7. RESULTADOS.....	32
7.1 Comparación de la riqueza de helechos y licopodios entre sitios de muestreo.....	32
7.1.1 Riqueza estimada.....	32
7.1.2 Composición de especies por cada sitio de muestreo.....	35
7.1.3 Similitud florística.....	37
7.1.4 Comparación de especies epífitas y terrestres.....	41
7.2 Identificación de las especies de acuerdo a sus preferencias de hábitat.....	43
7.2.1 Especies generalistas.....	45
7.2.2 Especies clasificadas de acuerdo a la cobertura arbórea del hábitat.....	46
7.2.3 Especies clasificadas de acuerdo al manejo antrópico.....	48
8. DISCUSIÓN.....	50
8.1 Riqueza de helechos en el bosque mesófilo primario.....	50
8.2 Similitud florística.....	53
8.3 Comparación de especies epífitas y terrestres.....	56
8.4 Preferencias de hábitat.....	59
8.4.1 Especies generalistas.....	61
8.4.2 Especies de zonas clasificadas por su estratificación boscosa.....	62
8.4.3 Especies de zonas clasificadas por su manejo antrópico.....	64
8.5 Importancia de los sistemas antropizados para la conservación de las especies.....	65
9. CONCLUSIONES.....	69
10. ANEXOS.....	71
11. REFERENCIAS.....	76

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del polígono correspondiente a la Loma de Santa Rita en el municipio de Yecuatla.....	17
Figura 2. Uso de suelo y vegetación en la sierra de Chiconquiaco.....	18
Figura 3. Imagen satelital de la Loma de Santa Rita, destacándose la fragmentación del paisaje.....	19
Figura 4. Curvas de acumulación de especies de los sitios que no se encuentran sometidos a un manejo antrópico. Se muestran las especies observadas, las estimadas por ICE y Chao 2, así como las especies únicas y duplicadas por cada sitio de muestreo.....	33
Figura 5. Curvas de acumulación de especies de los sitios sometidos a un manejo antrópico, mostrando las especies observadas, las estimadas por ICE y Chao 2, así como las especies únicas y duplicadas por cada sitio de muestreo.....	34
Figura 6. Clasificación de las especies según su frecuencia de aparición en las diferentes parcelas.....	36
Figura 7. Especies compartidas y exclusivas de acuerdo al agrupamiento de los sitios de muestreo según su cobertura arbórea y el manejo antrópico del hábitat. a) sitios sombreados, b) sitios abiertos, c) sitios sin manejo, d) sitios con manejo.....	38
Figura 8. NMDS de especies por parcelas y por sitio de muestreo basado en valores de frecuencia.....	40
Figura 9. Dendrograma de similitud de los sitios de muestreo basado en una matriz de presencia-ausencia.....	41
Figura 10. Porcentaje de registros de especies terrestres y epífitas en los sitios de muestreo.....	42
Figura 11. Especies clasificadas como generalistas debido a la alta frecuencia de registros a) epífitas; b) terrestres.....	45
Figura 12. Especies asociadas a zonas con cobertura arbórea. (a), y las de zonas expuestas (b).....	47
Figura 13. Especies asociadas a zonas sin manejo antrópico. (a), y las de zonas sometidas a un manejo (b).....	48

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Riqueza de especies registradas en cada sitio de estudio así como las estimadas por ICE y Chao 2 y el porcentaje del muestreo alcanzado.....	32
Tabla 2. Número de familias, géneros y especies registrados en los diferentes sitios donde se establecieron parcelas de muestreo.....	35
Tabla 3. Especies exclusivas, encontradas en diferentes parcelas pertenecientes a un solo hábitat.....	37
Tabla 4. Similitud florística expresada con el índice de Sørensen. Los valores con 1 expresan una similitud completa y 0 es completamente diferente.....	39
Tabla 5. Preferencia de hábitat de las especies de acuerdo a la prueba de <i>Fisher exact</i> (>0.05), según sitios con cobertura arbórea (c/s) o sin cobertura (s/s), con manejo antrópico (c/m) y sin manejo (s/m).....	43
Tabla 6. Comparación entre las especies de helechos registradas en diferentes estudios realizados en distintos sitios del centro de Veracruz.....	50
Tabla 7. Similitud florística expresada con el índice de Sørensen, entre diferentes localidades con bosque mesófilo de montaña estudiadas por distintos autores. 1= completamente similar; 0= totalmente distinto.....	52
Tabla 8. Especies con datos estadísticamente significativos clasificadas como sensibles a los cambios drásticos en la cobertura boscosa original.....	60

1. INTRODUCCIÓN

La sierra de Chiconquiaco se encuentra en la región central del estado de Veracruz, enclavada en el Eje Neovolcánico Transversal; está formada por un complejo de cañadas y barrancas con importantes cerros como el Algodón, Maquilquilitlán, San Miguel y Santa Rita (Lascurain *et al.*, 2007). El sitio se caracteriza por su gran complejidad de microambientes y alta biodiversidad como resultado de la corta distancia entre la zona costera y de la sierra (de cero a 2500 m.s.n.m. en 40 km línea recta). Por estas condiciones en municipios como Alto Lucero, Misantla, Yecuatla y Vega de Alatorre, se encuentran ecosistemas determinados hasta por seis tipos de climas diferentes en una superficie territorial de apenas 3,917 km² (INEGI, 2000b).

En el lugar de estudio se encuentran algunos fragmentos de bosque mesófilo de montaña de mayor tamaño en el estado de Veracruz (INEGI, 2000b). De acuerdo a Rzedowski (1996), este ecosistema es muy diverso por unidad de área, destacando el grupo de los helechos y licopodios como uno de los mejor representados en este ambiente en términos del número de especies, y biomasa aérea dentro de la comunidad. Particularmente las pteridofitas dominan la comunidad del sotobosque (helechos terrestres) pero también son frecuentes de encontrar como epífitos del tronco y en las primeras ramificaciones de los árboles (ter Steege y Cornelissen, 1989; Nieder *et al.*, 2000; Krömer *et al.*, 2007a; Zotz, 2007).

Los helechos y licopodios son dos grupos taxonómicos con elevada diversidad y abundancia en los bosques tropicales húmedos de montaña; incluyen las formas de vida herbáceas, terrestres, epífitas, hemiepífitas y arborescentes, las cuales aportan hasta un 19 % a la diversidad local (Gentry y Dodson, 1987; Kessler, 2001a; Kessler *et al.*, 2001). Esta gran riqueza de especies se encuentra representada en su mayoría en un rango altitudinal de 1,000 a 2,000 m.s.n.m. (Kessler, 2001b; Krömer *et al.*, 2005; Kluge *et al.*, 2006; Cardelús *et al.* 2006; Watkins *et al.*, 2006; Tejero-Diez *et al.*, 2011) lo cual coincide con la distribución del bosque mesófilo de montaña o bosque de niebla (Challenger, 1998).

A pesar de su importante biodiversidad, el bosque mesófilo de montaña está amenazado y presenta la tasa de deforestación más alta entre los bosques de tipo tropical, ya que de la superficie reportada en la década de 1970, al 2002 se ha perdido el 27% del área total ocupada por este ecosistema en México, actualmente se encuentra presente en tan solo el 0.44 y 0.49% de la superficie total del país (Williams-Linera *et al.*, 2002; Challenger y Sobreron, 2008; Sánchez-Colón *et al.*, 2009). Son los ecosistemas más perturbados y modificados por las poblaciones humanas, quienes han reemplazado la vegetación original por viviendas, carreteras, y agrosistemas como pastizales, cítricos y cafetales (Challenger, 1998). Además los bosques mesófilos son los ecosistemas con el mayor número de especies amenazadas, raras, en peligro de extinción o sujetas a protección especial. Como muestra de ello, el bosque de niebla es el hábitat de más de 400 de las especies mencionadas en la NOM-059-ECOL-2010 y en comparación, contiene más especies en peligro que la selva alta perennifolia que posee 381 especies (Challenger, 2003).

Los helechos se han utilizado como indicadores de la calidad del ambiente debido a la relativa facilidad de reconocimiento en campo y a la especificidad del grupo para habitar en ambientes muy definidos, es decir, algunas especies que se encuentran en un hábitat determinado, no pueden sobrevivir si se cambian las condiciones ambientales originales (Rodríguez-Romero, 2004; Salovaara *et al.*, 2004; Beukema y van Noordwijk, 2004; Paciencia y Prado, 2005; Duque *et al.*, 2005; Haro-Carrión *et al.*, 2009).

Si se considera la presencia del bosque mesófilo en la zona, y que los helechos y licopodios son componentes conspicuos de este, entonces el área de estudio y el ecosistema que representa, puede ofrecer una oportunidad para conocer la diversidad, distribución y dinámica de sus poblaciones y con ello entender los procesos de sucesión en el ecosistema. Por lo anterior, el objetivo del presente estudio será el de documentar los cambios en la diversidad de especies de helechos y licopodios como resultado de las actividades antrópicas con fines de manejo y/o conservación. La información generada en este trabajo podrá servir de sustento para las futuras las medidas de conservación de estos ecosistemas de montaña.

2. ANTECEDENTES

2.1 El bosque mesófilo de montaña y su importancia en la diversidad de pteridófitas

El bosque mesófilo de montaña o bosque de niebla se encuentra en la zona de transición entre los ecosistemas tropicales de elevada altitud y los ecosistemas templados de baja elevación (Challenger, 1998; Villaseñor, 2010). Estos ambientes presentan especies de afinidades boreales y tropicales, es decir, en el dosel dominan especies caducifolias templadas, mientras que en el sotobosque persisten especies tropicales perennifolias (Rzedowski, 1978; Vázquez-Torres *et al.*, 2006; CONABIO, 2010), propiciando la existencia de una gran diversidad de especies.

En México el bosque mesófilo de montaña se desarrolla en altitudes que van de los 400 a los 2,700 m.s.n.m. Su precipitación media anual es mayor de 1,500 mm; la temperatura media anual va de los 12 a los 23°C; el clima correspondiente es templado húmedo sin estación seca bien definida (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998). Ocupa el 1% del territorio nacional ya que son pocas las zonas del país en que se conjuga la presencia de humedad y temperatura características de estos ambientes (Palacio-Prieto *et al.*, 2000). Su distribución es en fragmentos aislados en donde cada uno de ellos contienen una composición florística particular, la cual varía de acuerdo a los factores abióticos (clima, sustrato, temperatura, humedad) que se presenten en cada lugar (Ponce-Vargas *et al.*, 2006; Villaseñor, 2010).

Se valora que el bosque mesófilo de montaña en México contiene entre 2,500 y 2,800 especies de plantas vasculares que residen de manera exclusiva o preferente en este hábitat (Williams-Linera *et al.*, 2005; Villaseñor, 2010). Tal cantidad representa alrededor de 10% de la riqueza florística calculada para todo el país y significa que este tipo de vegetación es el más diverso por unidad de superficie en México (Rzedowski, 1996). En la flora de estos bosques los pteridobiontes se encuentran muy bien representados, sobre todo las especies de la familia Polypodiaceae (Rzedowski, 1996; Williams-Linera *et al.*, 2005; Ponce-Vargas *et al.*, 2006; Mehlreter, 2008).

2.2 Generalidades del grupo de las pteridófitas

Los helechos y licopodios son plantas vasculares esporógenas a las cuales podemos ubicar en la escala evolutiva en forma intermedia entre los musgos y las plantas con semillas. Han existido diferentes grupos de helechos a lo largo de la historia de la tierra (muchos de ellos ahora extintos), sin embargo la familia existente en la actualidad con el registro fósil más antiguo corresponde a Marattiaceae, con un registro del Carbonífero de hace 340 millones de años aproximadamente (Moran, 2004).

Las divisiones Monilophyta (helechos, *Equisetum* y *Psilotum*) y Lycopodiophyta (*Lycopodium*, *Lycopodiella*, *Huperzia*, *Selaginella* e *Isoetes*) comparten ciclos de vida con fases gametofíticas (fase inconspicua) y esporofíticas (fase conspicua), sin embargo provienen de clados distintos (Moran 2004; Pryer *et al.*, 2004; Smith *et al.*, 2006; Smith *et al.*, 2008 Tejero-Diez *et al.*, 2011).

Presentan un rizoma del cual sobresalen las frondas u hojas. Desarrollan diversas formas de vida como epífitos, palustres, acuáticos, rupícolas y terrestres, que van desde especies muy frágiles como las de la familia Hymenophyllaceae, hasta los majestuosos helechos arborescentes principalmente de la familia Cyatheaceae. Pueden sobrevivir en varios ambientes desde zonas secas a húmedas y tierras bajas hasta elevaciones de más de 3,000 msnm, sin embargo la concentración de la riqueza de especies se encuentra en elevaciones medias (1,000-2,000 msnm) con climas templados y cálidos y temperaturas promedio entre los 12 y 27° C, sobre todo en comunidades con un buen grado de conservación (Kluge *et al.*, 2006; Watkins *et al.*, 2006).

Estas plantas no producen flores, frutos ni semillas. Se reproducen por medio de diminutas esporas y la producción de las mismas es inmensa, ya que cada individuo puede producir entre 100,000-30,000 millones de ellas (Ponce *et al.*, 2002). Por lo tanto, la gran cantidad de esporas producidas y su tamaño microscópico permite que se dispersen fácilmente por el viento y colonicen nuevas áreas favorables para su desarrollo.

Se estima que en el mundo existen entre 10,000 y 13,600 especies de este grupo (Mickel y Smith, 2004; Moran, 2008). Después del sureste asiático, el Neotrópico es el segundo centro de mayor diversidad de helechos en el mundo, con una riqueza estimada en 3,000 especies (Soria-Auza y Kessler, 2007). Entre los países de América que cuentan con mayor diversidad de helechos están Colombia con casi 1,300 spp., Ecuador con 1,298 spp. y Bolivia con 1,163 spp. (Alfonso y Murillo, 2000; Vázquez-Torres *et al.*, 2006; Soria-Auza y Kessler, 2008). En Mesoamérica (sureste mexicano y Centroamérica) están reportadas 1,358 especies ubicadas en 136 géneros (Moran y Riba, 1995).

En México, se encuentran entre 1,000 y 1070 especies de pteridobiontes y 16 variedades o subespecies, agrupadas en 124 géneros (Mickel y Smith, 2004; Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008). Sin embargo, en los últimos años se han publicado nuevas especies y registros para el país (Rojas-Alvarado, 2003; Krömer *et al.*, 2007b; Acebey y Krömer, 2010). Oaxaca es la entidad que mayor riqueza de helechos presenta en el país con 690 especies, seguido de Chiapas con 609 (Mickel y Beitel, 1988; Smith, 1981). En Veracruz, Tejero-Diez y colaboradores (2011), reportan la presencia de 562 *taxa* de pteridofitas, sin embargo existen únicamente 6 especies endémicas al estado y 20 especies de helechos se encuentran enlistadas en la NOM-059-ECOL-2010 en alguna categoría de riesgo.

Por su capacidad de dispersión a través de esporas, la gran adaptación morfológica y su competitividad, algunas especies de pteridofitas (como las del género *Pteridium*) son consideradas como oportunistas o pioneras, adaptándose a la fácil colonización de sitios abiertos ampliamente perturbados (Rodríguez-Romero, 2004; Ramírez-Trejo *et al.*, 2007). Por otro lado, existen especies que únicamente pueden sobrevivir en espacios donde la cobertura vegetal se mantiene en condiciones similares a las que contiene el bosque primario (humedad y sombra), tal es el caso de la mayoría de las especies de la familia Hymenophyllaceae (Johnson *et al.*, 2000; Barthlott *et al.*, 2001; Krömer y Kessler, 2006).

Debido a las características antes mencionadas, los helechos se han utilizado como un grupo útil para tratar de entender los procesos que ocurren en los ecosistemas, principalmente cuando existe una marcada influencia antropogénica que va desde la

perturbación mínima de los bosques, hasta el cambio total del uso del suelo (Beukema y van Noordwijk, 2004; Salovaara *et al.*, 2004; Paciencia y Prado, 2005; Duque *et al.*, 2005; Mehlreter, 2008).

2.3 La sierra de Chiconquiaco y la conservación de la biodiversidad

En la sierra de Chiconquiaco (ver detalles en el capítulo 3), se conjugan las características naturales para la presencia del bosque mesófilo de montaña, por lo que ahí se encuentran fragmentos importantes de dicho ecosistema (INEGI, 2000b). Estos bosques se desarrollan en suelos amarillentos derivados de rocas volcánicas; las especies dominantes son *Liquidambar macrophylla* y *Quercus* spp. (Gómez-Pompa, 1978). A pesar de las presiones antropogénicas a las que el bosque mesófilo de montaña está sometido, las abruptas laderas y cañadas presentes en la zona le han asegurado hasta la fecha una permanencia importante de remanentes de este bosque aunque de manera fragmentada. Esta característica topográfica ha asegurado la existencia de la riqueza vegetal que el bosque de niebla resguarda. Por lo tanto no es de extrañar que en la zona se encuentren representadas una gran cantidad de especies vegetales entre las que destacan los pteridobiontes.

En un inventario bibliográfico preliminar se reporta que para la zona existen registros de cerca de 1,500 especies vegetales de los cuales 39 se consignan en la NOM-059-ECOL-2010 dentro de alguna de las categorías que ahí se manejan (Gómez-Pompa, 1966; Gutiérrez-Báez, 1994; Zamora y Avendaño, 1998; Godínez y López, 2002; Cortés-Flores, 2009; Torres-Cantú, 2009). El estudio realizado por Palacios-Ríos (1992) reporta la ocurrencia de alrededor de 300 especies de helechos y licopodios presentes en los municipios que conforman la sierra de Chiconquiaco; por lo tanto, en un espacio que representa menos del 10% de la superficie estatal, se encuentra más de la mitad de la pteridoflora reportada para el estado y el 32% del total de pteridobiontes presentes en el país.

Dicha situación pone de manifiesto la importancia que tiene el lugar para la conservación del capital natural con que cuenta el estado de Veracruz y la existencia del bosque mesófilo de montaña en la zona, ya que de las especies registradas en el área, más de la mitad se encuentran reportadas en este tipo de vegetación.

2.4 Estudios previos realizados en la zona de estudio

La sierra de Chiconquiaco ha sido motivo de diferentes exploraciones botánicas. Sin embargo son pocos los estudios enfocados a una comunidad vegetal o a un grupo en particular como lo son las pteridófitas. Los estudios botánicos más sobresalientes en la zona se enlistan a continuación.

En el estudio llevado a cabo en la región de Chiconquiaco-Misantla por Gómez-Pompa (1966) se registran alrededor de 150 especies de plantas leñosas distribuidas en diferentes tipos de vegetación. En el municipio de las Minas, Durán-Espinoza (1992) documenta la presencia de 509 especies de plantas vasculares. Los tipos de vegetación mejor representados en el lugar son bosque de pino-encino y bosque mesófilo de montaña. Existe también pinar, vegetación riparia y vegetación secundaria. Gutiérrez-Báez (1994), elaboró una lista de 122 de plantas útiles del municipio de Chiconquiaco. Zamora y Avendaño (1998), describen la vegetación del municipio de Yecuatla, indicando la presencia de selva alta subperennifolia, bosque mesófilo de montaña, encinar, vegetación riparia y vegetación secundaria derivada de los tres tipos de vegetación presentes. Incluyen un listado florístico con 684 especies de plantas vasculares.

Únicamente se han realizado dos trabajos en la zona en los cuales los helechos y licopodios son los objetos del estudio. El primero de ellos se llevo a cabo en el municipio de Acatlán donde se comparó la riqueza de pteridobiontes del lugar con una zona cercana a la ciudad de Xalapa, Veracruz, se registraron únicamente 29 especies (Hernández-Rojas, 2010). El segundo estudio lo realizó Viccon-Esquivel (2009) en el municipio de Atzalan, el autor comparó la diversidad de epifitas de este lugar con otra área del centro de Veracruz,

destacando los helechos por su elevado número de especies registradas ya que reportó 65 en sus parcelas de muestreo en dicho municipio.

Los trabajos realizados en la sierra de Chiconquiaco, demuestran la importancia para la conservación vegetal de la zona, y para la investigación científica, ya que se han descrito 21 especies vegetales nuevas para la ciencia con base en ejemplares provenientes de esta zona (Gutiérrez-Báez, 1994). Sin embargo, a pesar de que los estudios previos demuestran una gran riqueza de especies de helechos y licopodios, estos han sido poco valorados para estudios específicos con este grupo de plantas.

3. ÁREA DE ESTUDIO

3.1 Características biofísicas

La sierra de Chiconquiaco se encuentra en la zona centro del estado de Veracruz, en la parte final del Eje Neovolcánico Transversal. Predominan las laderas tendidas con cañadas y en las zonas altas como Chiconquiaco abundan sierras de laderas abruptas con cañadas. En menor medida se encuentran los valles con laderas escarpadas. También es posible encontrar la topografía de lomeríos en las zonas cercanas a la costa. La geología está compuesta predominantemente por lutitas y areniscas cuyo origen fue entre el Paleoceno y el Oligoceno, además de que se presenta abundante material volcánico. El suelo que predomina en la zona es de tipo andosol mólico (INEGI, 1987a).

La sierra de Chiconquiaco, también llamada sierra de Misantla, comprende los municipios de Atzalan, Altotonga, Chiconquiaco, Juchique de Ferrer, Landero y Coss, Las Minas, Las Vigas, Miahuatlán, Misantla, Tatatila, Tenochtitlán, Tonayán y Yecuatla (Figura 1). Estos municipios forman las partes altas de las cuencas de los ríos Nautla, Misantla y Colipa, siendo estos ríos los afluentes más importantes de dichas cuencas.

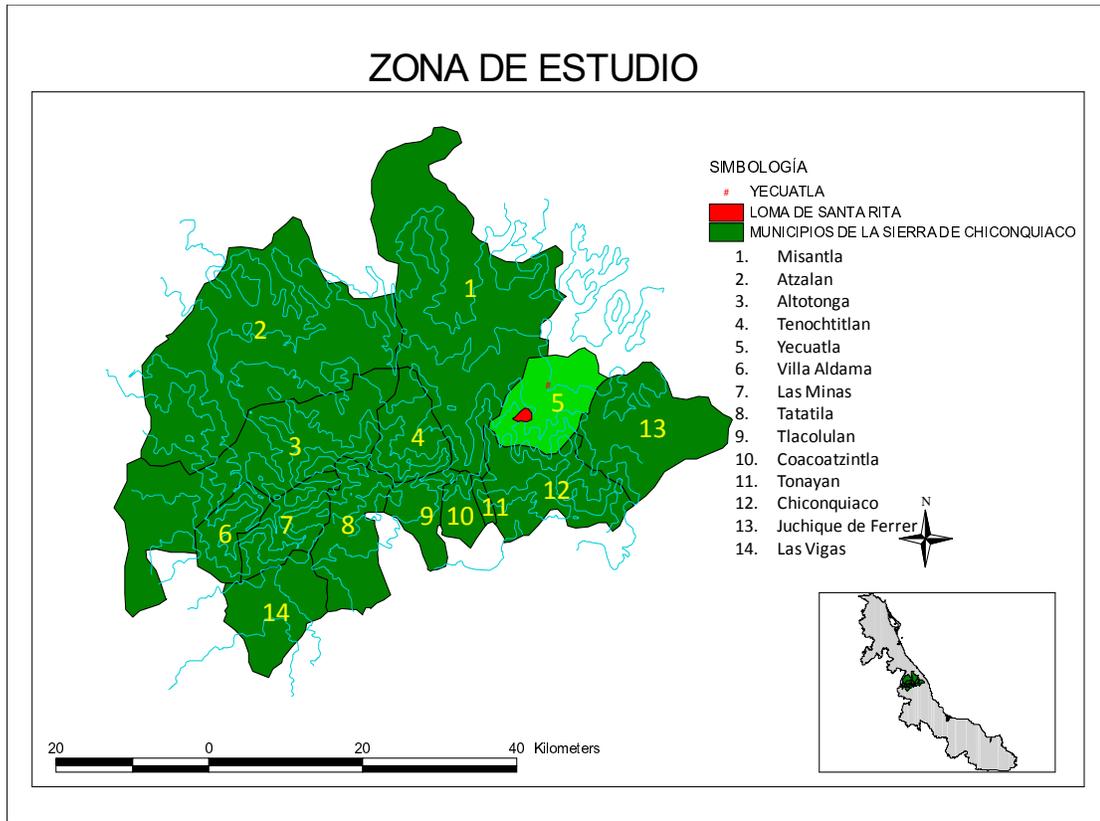


Figura 1. Ubicación del polígono correspondiente a la Loma de Santa Rita en el municipio de Yecuatla (Fuente: INEGI, 2000a).

El clima es templado húmedo con una precipitación media anual que fluctúa entre los 1,500 y 2,000 mm, las lluvias más abundantes corresponden al verano, mientras que la precipitación del mes más seco es menor a 60 mm. La temperatura mínima media anual se encuentra en 12° C, mientras que la máxima media anual es de 26° C. (INEGI, 1987b). Se reporta que a lo largo del año en la zona se presentan entre 30 y 50 días con niebla y en promedio 20 días con tormentas eléctricas (Ruíz-Barradas *et al.*, 2010)

De acuerdo a INEGI (2000), en la zona están presentes nueve tipos de vegetación: en las partes altas (< 1400 m,s.n.m) se encuentran bosque mesófilo de montaña, bosque de pino, bosque de encino y bosque de pino-encino; mientras que en las partes medias y bajas (>1400 m.s.n.m) existe la presencia de selva mediana perennifolia, selva baja caducifolia,

encinares de baja altitud, manglar, popal-tular y vegetación de dunas costeras (Figura 2). En esta región al igual que en todo el estado, existe una transformación del paisaje natural a terrenos agrícolas y ganaderos.

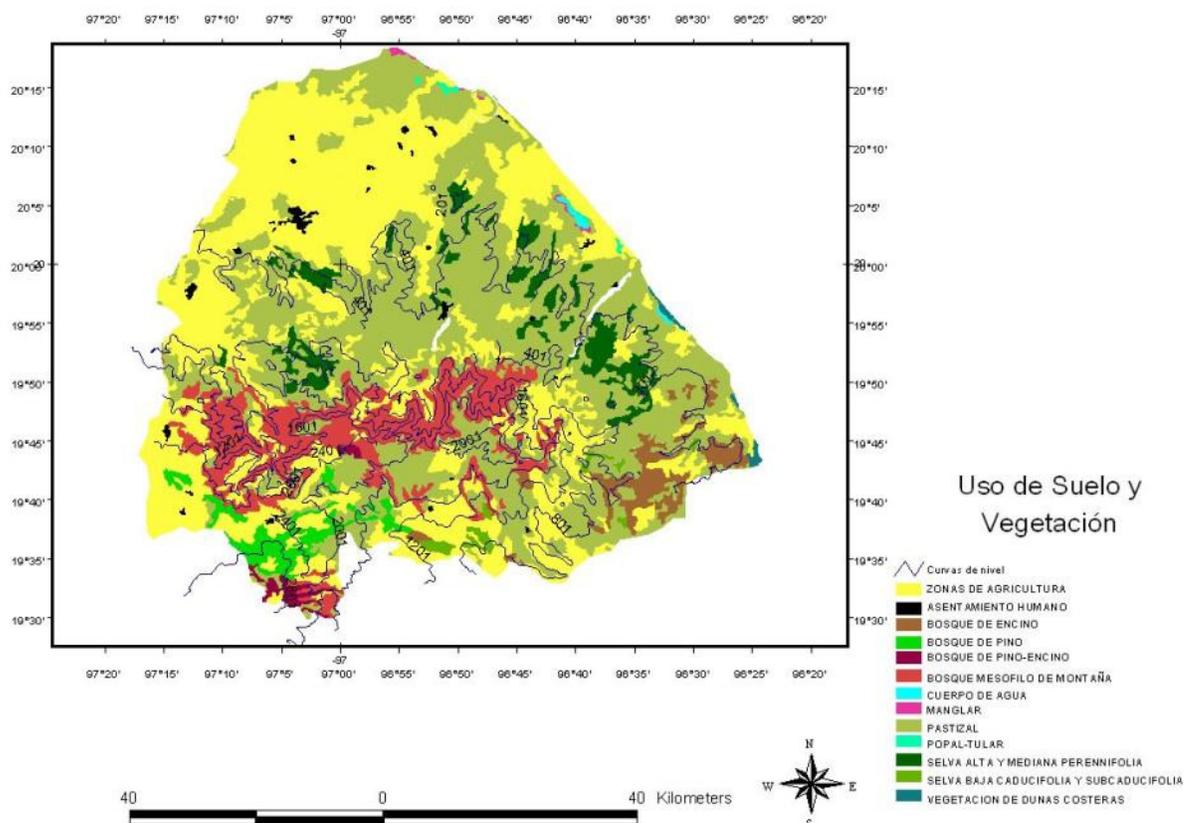


Figura 2. Uso de suelo y vegetación en la sierra de Chiconquiaco (Fuente: CONAFOR, 2000).

3.2 Ubicación del sitio de muestreo

Para la realización de este estudio se eligió la zona conocida localmente como “Loma de Santa Rita”, perteneciente al municipio de Yecuatla (Figura 1). El acceso principal a la parte alta del sitio es por la carretera Xalapa-Misantla, en la comunidad de Santa Rita, cercana a la cabecera municipal de Chiconquiaco. La forma de acceso a la parte baja es por la comunidad de La Unión ubicada a 6 km al suroeste de la cabecera municipal de Yecuatla.

La zona forma parte de la cuenca del río Misantla, en el centro de Veracruz (Figura 1). El punto medio del lugar se ubica en las coordenadas 19° 49' 43'' de latitud norte y 96° 48' 47.16'' de longitud oeste. Se encuentra en un rango altitudinal de 700 a 1,450 msnm, sin embargo el establecimiento de las parcelas de muestreo se realizó entre 1,000 y 1,400 m. Originalmente la zona estaba cubierta por vegetación de bosque mesófilo de montaña en las partes media y alta, a partir de los 900 m hacia la parte baja existe una zona de transición con selva mediana subcaducifolia. Las diferentes actividades antrópicas (cultivo y ganadería) han modificado completamente el paisaje original (Figura 3).

Actualmente, la vegetación de bosque mesófilo en la Loma de Santa Rita se encuentra resguardada únicamente en los lugares con laderas abruptas, en ocasiones con pendientes de más de 80%, en donde la realización de las actividades humanas es prácticamente imposible. En los sitios más accesibles se encuentran diferentes formas de manejo como el cultivo de café en la parte media y baja, así como una plantación de *Pinus patula* en la parte más alta del lugar. Otra forma de manejo en la zona lo representan los espacios convertidos en terrenos ganaderos. Además existen zonas con vegetación secundaria de distintas edades distribuidas en diferentes partes del cerro.

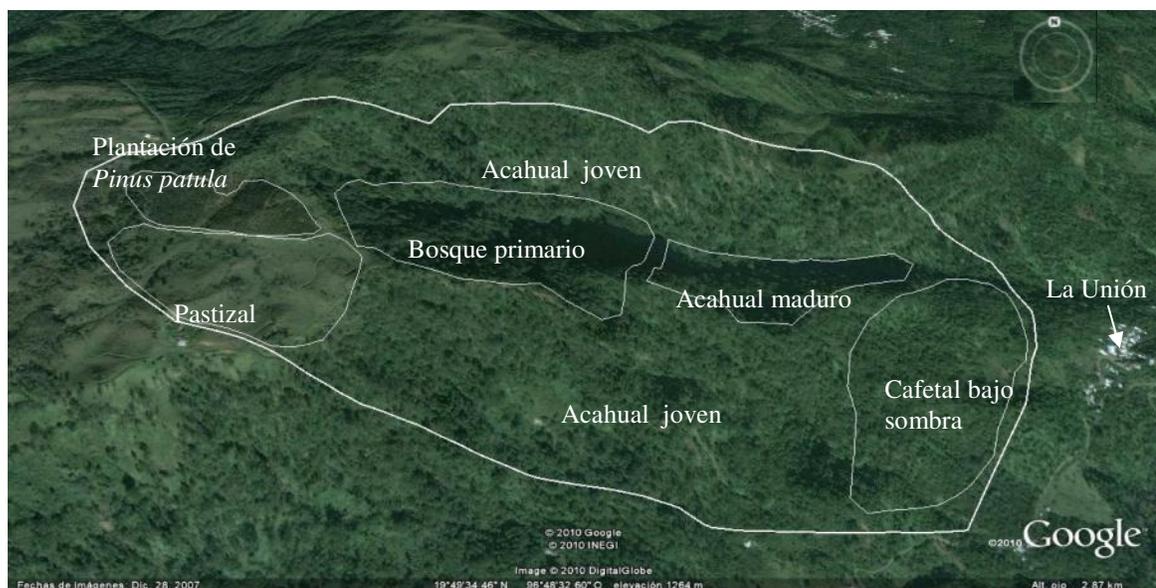


Figura 3. Imagen satelital de la Loma de Santa Rita, se destaca la fragmentación del paisaje (Fuente: Google earth, 2007).

3.3 Vegetación en las áreas seleccionadas de Loma de Santa Rita

3.3.1 Bosque mesófilo de montaña

En la zona de muestreo actualmente se encuentra en la parte media de la montaña entre 1,200 y 1,300 msnm. Se ubica en lo que corresponde a la cara este de la misma, donde recibe la humedad directa del mar, el cual se encuentra a solo 32 km en línea recta. Está resguardado por cañadas de entre 60° y 80° de pendiente en donde es prácticamente imposible el establecimiento de zonas de cultivo o ganadería extensiva. La extensión aproximada es de 12 ha.

El aquí llamado bosque primario de la “Loma de Santa Rita”, a pesar de mantener la estructura y composición arbórea típica de los bosques mesófilos, no se puede considerar como un bosque prístino, ya que al interior se encuentran veredas utilizadas por cazadores de aves y recolectores de orquídeas, bromelias y cactáceas, sin embargo, el impacto de estas actividades no fue evaluado en este estudio.

Mantiene la estructura y composición florística típica de los bosques mesófilos de montaña, en el estrato arbóreo dominan: *Lyquidambar macrophylla*, *Carpinus caroliniana*, *Magnolia schideana*, *Ostrya virginiana*, *Podocarpus matudae*, *Hampea nutricia*, *Quercus spp.* *Oreopanax liebmanii*, *O. echinops*, *O. obtusifolius*, *O. xalapensis*, *Dendropanax arboreus*, *Clethra mexicana*, *Alchornea latifolia*, *Meliosma alba*, *Coccoloba hirtella*, *Saurauia vilosa* y *Oecopetalum mexicanum*. El estrato arbustivo se encuentra dominado por *Psychotria galeottiana*, *Piper auritum*, *Miconia* sp. y algunas especies del género *Senecio*. El estrato herbáceo está compuesto por palmas del género *Chamaedorea* y una gran diversidad de especies de helechos. Las especies epífitas están representadas por orquídeas, helechos, bromelias, piperáceas, aráceas y en menor medida cactáceas.

3.3.2 Acahuales

Los acahuales son comunidades de vegetación secundaria abandonados o en período de descanso; difieren notablemente en su composición y diversidad de especies, dependiendo de: i) la edad de la fase de sucesión, ii) la historia de manejo del sitio; y iii) cercanía de éste con fuentes potenciales de propágulos (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Se encuentran especies secundarias netamente ruderales, cosmopolitas y las propias de la vegetación primaria (Romero *et al.*, 2000). Es precisamente esta heterogeneidad biótica la que les confiere gran importancia para el mantenimiento de la biodiversidad.

Los acahuales se clasifican de acuerdo a su etapa de regeneración en acahuales maduros y jóvenes. Los primeros corresponden a sitios abandonados por un tiempo mayor a cinco años, mientras que los acahuales jóvenes corresponderían a los que tienen un tiempo de abandono menor o igual a cinco años (Castillo-Campos y Laborde, 2004).

De acuerdo a este criterio de clasificación de la vegetación secundaria, en la zona de estudio se pueden encontrar acahuales maduros y jóvenes, a continuación se describe a detalle la composición de cada uno de ellos.

Acahuales jóvenes

Se encuentran distribuidos en diferentes fragmentos en casi toda la superficie de la Loma de Santa Rita, desde 1,000 hasta 1,400 m, en una extensión aproximada de 50 ha. Generalmente en sitios vecinos a potreros y en zonas con pendientes del 40%. El estrato arbóreo no rebasa los 10 m de alto y está dominado por *Alnus jorullensis* llegando a formar poblaciones monoespecíficas; en menor medida se encuentra *Liquidambar macrophylla* en este estrato. El epifitismo es escaso y no se encuentra un estrato arbustivo bien definido y el herbáceo es dominado por elementos del género *Rubus*, y por una gran cantidad de individuos de las especies de helechos *Lophosoria quadripinnata*, *Pteridium aquilinum* y *P. arachnoideum*. En este sistema es común el pastoreo por parte del ganado caprino.

Acahuales maduros

Son relativamente abundantes en la Loma de Santa Rita en sitios con pendientes mayores a 50%, generalmente alejados de las zonas de potrero y cultivos de café y cercanas a los lugares donde se encuentra el bosque primario, situación que los convierte en zonas de amortiguamiento y sistemas de una gran biodiversidad, ya que comparte especies primarias del bosque de niebla y especies propias de la vegetación secundaria. Ocupa una extensión aproximada de 10 ha.

El estrato arbóreo puede superar los 10 m de alto y está compuesto principalmente por *Liquidambar macrophylla*, *Alnus jorullensis*, *Clethra mexicana*, *Dendropanax arboreus* y *Oreopanax xalapensis*. En este sistema ya se puede encontrar un estrato arbustivo compuesto principalmente por *Psychotria galeottiana*, el estrato herbáceo se compone principalmente por helechos y el epifitismo es abundante. Al igual que en los acahuales jóvenes, en estos sitios es común la presencia del ganado caprino, lo que contribuye aún más a la perturbación de estas áreas.

3.3.3 Plantación de pino

Se encuentra en la cara oeste del cerro a 1,400 msnm, está ubicado en la parte más alta de la zona de estudio. Es una plantación básicamente de *Pinus patula* y muy pocos individuos de *Pinus pseudostrabus*. Cubre una superficie de 8 ha que originalmente estaban cubiertas por bosque de niebla, posteriormente fueron taladas y convertidas en pastizales y hace 20 años se estableció dicha plantación.

No se mantiene un estrato arbustivo y la superficie del suelo está cubierta en un 95% por las gramas amargas (*Paspalum* spp.) y las acículas de los pinos, lo cual impide el establecimiento de otras especies herbáceas. Las especies epífitas son muy escasas y se encuentran a menos de 2 m de alto sobre el tronco de los árboles. Está sometido a podas y en ocasiones sujeto a la perturbación del ganado caprino y vacuno.

3.3.4 Pastizal

Se encuentra cercano a la comunidad de Santa Rita en la cara suroeste de la loma del mismo nombre a 1,400 msnm. Ocupa una extensión de más de 12 ha. A pesar de que en la zona es común el ganado caprino, no se introduce en el área de potrero, ya que éste es exclusivo para la alimentación y estancia del ganado vacuno. Por su situación orográfica está constantemente sometido a neblinas vespertinas.

El manejo del pastizal consiste en la permanencia de individuos de árboles remanentes del bosque mesófilo que sirven de sombra para el ganado. Entre las especies se encuentran *Clethra mexicana*, *Lyquidambar macrophylla*, *Alnus jorullensis* y *Quercus* spp.

3.3.5 Cafetal

Se encuentra en la parte media y baja del cerro en la cara sureste, cercano a la comunidad de La Unión y El Clarín a una altitud de 1,000 msnm. Es el sitio más alejado de los fragmentos de bosque en la zona. Esta superficie corresponde a las partes más bajas de la Loma de Santa Rita. Ocupa una extensión aproximada de 10 ha. Se ubica cercano a los límites altitudinales del bosque mesófilo en la zona, ya que en las partes más bajas se encuentran relictos de selva mediana. Es un cafetal bajo sombra y los árboles que sirven para este fin son *Inga vera*, *I. jinicuil*, *Erythrina americana* y en menor medida *Oecopetalum mexicanum*. Se encuentran también algunos árboles de cítricos y plantas de bananos.

3.4 Características socioeconómicas

Las comunidades más cercanas a la zona de estudio son Santa Rita, La Unión, Roca de Oro, El Chorrillo, Dos Caminos, El Porvenir, El Clarín y Leona Vicario, todas pertenecientes al municipio de Yecuatla. El acceso a las mismas es a través de caminos de terracería y en las poblaciones más pequeñas, la forma de acceso es únicamente caminando o con animales de carga.

Según datos obtenidos del conteo de población y vivienda del INEGI (2005) el total de habitantes de estas localidades es de 1,588, siendo Leona Vicario la comunidad con un mayor número de habitantes. Sólo cinco personas hablan alguna lengua indígena. En estas comunidades ha habido poca migración de personas a los Estados Unidos, ya que para el 2005 únicamente se habían registrado 17 emigrantes. Existen 154 personas analfabetas. La principal actividad económica es la ganadería y las actividades relacionadas con la producción de café, en menor medida se presenta la extracción de productos forestales no maderables como el cachichin (*Oecopetalum mexicanum*).

3.5 Problemática ambiental

En la sierra de Chiconquiaco al igual que en todo el estado, existe una transformación del paisaje natural a terrenos agrícolas y ganaderos. Además del cultivo de maíz, en la zona de la sierra, el café tiene mucha importancia ya que hasta el año 2003 había una superficie de 14,731 has de cafetales. También en el lugar existían 84,776 has de superficie dedicadas a la ganadería (SEDARPA, 2005). Esto indica que el lugar está fuertemente transformado y los remanentes de vegetación se han conservado por encontrarse en zonas con pendientes pronunciadas.

Para el caso concreto de la Loma de Santa Rita, el principal problema lo representa el saqueo ilegal de especies de flora y fauna para su comercialización, principalmente de orquídeas, bromelias, helechos arborescentes y aves canoras. Por lo accidentado del terreno no es posible desarrollar actividades agrícolas o de ganado vacuno en gran parte del terreno, sin embargo, la presencia de cabras en la zona repercute de forma negativa en la conservación del bosque mesófilo de montaña, ya que son forrajeras voraces y pueden impactar la vegetación en zonas de difícil acceso donde se encuentra el bosque primario.

4. HIPÓTESIS

La gran riqueza de pteridobiontes que alberga el bosque mesófilo de montaña se ve disminuida por la perturbación antrópica relacionada principalmente con los cambios en el uso del suelo.

Si la riqueza de helechos y licopodios está relacionada con el grado de conservación del bosque mesófilo de montaña, entonces los sitios con mayor disturbio, tendrán una menor cantidad de especies.

5. OBJETIVOS

General

Reconocer la riqueza pteridológica en el bosque mesófilo de montaña con distintos grados de perturbación antrópica.

Particulares

- Comparar la riqueza específica de los helechos epífitos y terrestres en cada uno de los sitios de estudio.
- Identificar las especies asociadas a zonas con mayor grado de conservación o perturbación.
- Identificar las especies de ambientes perturbados, las de ambientes conservados y las generalistas.
- Reconocer el impacto que tienen sobre la pteridoflora los diferentes grados de perturbación del bosque mesófilo de montaña.

6. MÉTODOS

6.1 Trabajo de campo

6.1.1 Selección de los sitios de muestreo

Se realizó el trabajo de campo en el periodo correspondiente a los meses de febrero del 2009 a marzo del 2010. Una previa clasificación del área de estudio conocida como “Loma de Santa Rita” permitió zonificar el lugar en seis categorías. La clasificación y las características generales se mencionan a continuación¹:

- *Bosque primario (BP)*. Zonas ocupadas con fragmentos de bosque mesófilo de montaña en un buen estado de conservación, manteniendo árboles primarios de más de 10 m de altura. Cabe resaltar que estos sitios se encuentran en las zonas con pendientes muy pronunciadas
- *Acahual maduro (AM)*. Zonas que presentan vegetación secundaria con un estado de madurez de más de siete años. La fisonomía que presenta es parecida a la del bosque primario pero el estrato herbáceo es mucho más denso.
- *Acahual joven (AJ)*. Zonas que presentan vegetación secundaria con un estado de madurez menor a siete años. La cobertura arbórea es poco densa a diferencia de la herbácea.
- *Plantación de Pinus patula (PI)*. Es una plantación bien delimitada, sometida a un manejo de podas, aislada del ganado vacuno y en ocasiones perturbada por la presencia del ganado caprino.
- *Cafetal con sombra (CA)*. Contiene árboles de más de 6 m de altura, además de cítricos y bananos. Está sometido a limpiezas constantes.
- *Pastizal (PA)*. Se mantienen especies arbóreas nativas que sirven de sombra al ganado.

¹ La descripción detallada de cada uno de los sitios se encuentra en el capítulo 3. ÁREA DE ESTUDIO

6.1.2 Diseño del muestreo

En cada uno de los sitios clasificados se establecieron 12 parcelas de 10 X 10 m, de tal forma que en cada zona de muestreo se registró la riqueza de helechos y licopodios contenidos en 1,200 m². En suma, la superficie total muestreada fue de 7,200 m² el equivalente a 0.72 ha. De acuerdo a Kessler y Bach (1999) el área mínima requerida para la comparación de la riqueza pteridológica en bosques del neotrópico es de 400 m² por zona; de tal forma que en este estudio se realizó un mayor esfuerzo de muestreo que el sugerido por dichos autores. Cada una de las parcelas fue establecida, en medida de lo posible, en alguna zona donde se encontró por lo menos un árbol de gran cobertura que brinde un ambiente microclimático propicio para el establecimiento de los helechos. Se tomaron registros de frecuencia de especies (presencia-ausencia), los datos de la pendiente y orientación, el hábito (epífita o terrestre) y estado reproductivo de cada uno de los pteridobiontes encontrados en cada cuadro de muestreo.

El muestreo de las epífitas consistió en lo siguiente: a) observación desde el suelo de las especies presentes en el tronco y dosel de todos los árboles o arbustos presentes en la parcela, con ayuda de binoculares y garrocha; b) ascenso a los árboles con ayuda de cuerdas y equipo modificado de alpinismo (Perry, 1978), para tener la seguridad de no estar omitiendo especies en el registro que desde el suelo no se pueden observar (Barker y Pinard, 2001; Flores-Palacios y García-Franco, 2001; Gradstein *et al.*, 2003). Se registró también el estrato en el cual se encontraba la especie, definiendo dos categorías: sotobosque y dosel. De acuerdo a las zonas de clasificación de Johansson (1974) se consideraron especies del sotobosque a aquellas que se encontraron en la superficie del tronco y en la primera ramificación, mientras que las del dosel fueron aquellas que se encontraron por encima de las primeras ramificaciones del árbol (Nieder y Zotz, 1998). Debido a que los helechos se encuentran principalmente representados en el sotobosque (ter Steege y Cornelissen, 1989; Nieder, *et al.*, 2000; Krömer *et al.*, 2007a; Zotz, 2007), solo fue necesario subir a dos árboles en el bosque primario, un árbol en el acahual maduro y uno en el pastizal. Para el caso del acahual joven y el cafetal, dadas la talla baja y estructura de los árboles el registro se hizo desde el suelo.

Las especies colectadas fueron procesadas y depositadas en el herbario del Instituto de Investigaciones Biológicas (CIB) de la Universidad Veracruzana. Los ejemplares botánicos fueron determinados de acuerdo a la obra de Mickel y Smith (2004); además de la compararon con ejemplares de herbario correctamente curados.

6.2 Análisis de datos

6.2.1 Comparación de la riqueza específica de los pteridobiontes de acuerdo al sitio de muestreo

Para agrupar las especies de acuerdo al número de apariciones a lo largo del muestreo se realizó un histograma de frecuencias con ayuda del paquete estadístico XL-STAT, dicha prueba es útil para representar gráficamente la distribución de los *taxa* de acuerdo a su presencia o ausencia en las parcelas de muestreo. Con base en esto, se agruparon las especies en tres categorías: a) las de frecuencia baja (1 a 5 apariciones), b) de frecuencia media (6 a 10 apariciones) y c) de frecuencia alta (más de 10 apariciones). Por otro lado, como especies generalistas fueron consideradas aquellas que se encontraron en todos o por lo menos en cuatro diferentes sitios de muestreo, además con un número de registros superior a 20.

Para realizar los análisis estadísticos, la información recopilada en el campo fue incluida en una base de datos (matriz presencia/ausencia), que contiene el nombre de la especie, la presencia o ausencia en cada uno de los cuadrantes, el número de individuos por parcela en el caso de los helechos terrestres y para los epífitos el estrato vertical en el que se encontraban sobre el árbol. Posteriormente, se generaron las matrices necesarias para la utilización del paquete estadístico *EstimateS Win8.00* el cual proporciona diferentes estimadores de riqueza potencial de especies (Colwell, 2006). Para el caso de este estudio fueron utilizados los estimadores ICE (*Incidence-based Coverage Estimator*) y Chao 2, que están basados en datos de presencia-ausencia de especies y toman en cuenta las especies raras (únicas y duplicadas); también son considerados los estimadores más confiables por

mantener un crecimiento inicial rápido en la curva y una asíntota bien definida además de presentar un menor sesgo (Villaseñor *et al.*, 2005; López-Gómez y Williams-Linera, 2006; Burgos, 2009).

Una vez obtenidos los estimadores de riqueza por sitio de muestreo se elaboraron las curvas de acumulación de especies que evalúan la representatividad del muestreo en cada una de las diferentes zonas donde se hayan establecido las parcelas; dichas curvas son el sustento que avala el esfuerzo de muestreo realizado (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003; Colwell *et al.*, 2004; Colwell, 2006).

Se elaboraron diagramas de Venn para representar gráficamente los conjuntos de especies exclusivas y compartidas entre sitios (Larson, 1992). Para estimar la similitud entre sitios se utilizó el índice de Sørensen cualitativo, el cual compara la composición florística de diferentes comunidades basado en datos de presencia o ausencia de especies. Este índice presenta una mayor sensibilidad ya que toma en cuenta las especies presentes más que las ausentes (Mostacedo y Fridericksen, 2000; Chao *et al.*, 2005). La representación matemática para obtener dicho índice es la siguiente (Moreno, 2001):

$$I_s = \frac{2c}{a + b}$$

I_s = Índice de Sørensen

A = número de especies encontradas en la comunidad A

B = número de especies encontradas en la comunidad B

C = número de especies comunes en ambas localidades

El rango va de 0 a 1.0, donde 0 significa disimilitud total y 1.0 completamente similares.

Para representar gráficamente la similitud florística entre los sitios de estudio se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no-paramétrico (NMDS), basado en la presencia o ausencia de especies de acuerdo a los *taxa* registrados en cada parcela por sitio de muestreo. Con la misma base de datos utilizada en el modelo anterior, se realizó un análisis

de conglomerados (cluster), con ayuda del paquete estadístico XL-STAT. El NMDS permite observar si existe una similitud en la composición florística estudiada con respecto a los sitios de muestreo y el análisis cluster permite agrupar a las comunidades conforme a su composición florística.

6.2.2 Identificación de las especies de acuerdo a sus preferencias de hábitat

Con la finalidad de identificar qué tan susceptibles son las especies a los cambios estructurales propios del bosque, fue necesario agrupar los diferentes gradientes en cuatro categorías; las dos primeras están en función de su cobertura arbórea y las últimas en función de las actividades propias de manejo del sistema. Con base en ellas se pueden asociar patrones en la distribución de las especies presentes o ausentes en zonas donde las condiciones físicas sean similares a las del bosque primario, o bien sean completamente distintas.

Sitios de acuerdo a su cobertura arbórea

- a) *Sitios sombreados*. Se consideraron en esta categoría a los sitios que presentan una estructura que permite definir los estratos arbóreos, arbustivos y herbáceos, tal es el caso del cafetal bajo sombra, el acahual maduro y el bosque primario. En dichos sistemas se mantiene un ambiente de humedad y sombra parecidos a las condiciones que presenta el bosque original.
- b) *Sitios abiertos*. Se agruparon en esta categoría al acahual joven, el pastizal con árboles remanentes y la plantación de pino. En estas zonas la estructura de la vegetación y el manejo del sistema simplifica la estructura de la vegetación, incrementa la incidencia de luz y disminuye la humedad.

Sitios de acuerdo al manejo antrópico

- c) *Sitios sin manejo antrópico*. En esta sección se agrupan los sitios que no están sometidos a ningún tipo de manejo como son el bosque primario y los acahuales maduros y jóvenes.

d) *Sitios con manejo antrópico*. Se agrupan en este, los sitios que se encuentran en constante manejo, es decir que están sometidos a periódicas podas, limpiezas y deshierbe, los cuales son el cafetal con sombra, plantación de pino y pastizal.

Con base en la clasificación anterior, se realizó la prueba *Fisher exact* para ambos grupos con el fin de determinar si la relación entre la asociación de las especies encontradas respecto al sitio donde fueron registradas es estadísticamente significativa (> 0.05).

7. RESULTADOS

7.1 Comparación de la riqueza de helechos y licopodios entre sitios de muestreo

7.1.1 Riqueza estimada

Con un total de 1,200 m² de superficie muestreada por sitio, se obtuvo entre un 79 y 98% de la riqueza pronosticada por dos diferentes estimadores (Tabla 1). Los valores de especies estimadas por ICE son mayores en comparación con el Chao 2, con un intervalo de confianza del 95%. El muestreo fue del 92% en promedio de las especies estimadas por Chao 2, sin embargo y aunque los valores del ICE son más altos, utilizando este estimador el esfuerzo del muestreo alcanzó en promedio un 90% con lo cual se puede catalogar como un esfuerzo satisfactorio.

Para cada uno de los sistemas muestreados la curva de acumulación de especies alcanzó una asíntota bien definida a partir de los 600 m² de muestreo. El comportamiento de las especies únicas fue con una tendencia a disminuir en la medida en que aumenta la superficie muestreada. Las especies duplicadas tienden a estabilizarse en todos los sitios exceptuando una vez más al pastizal, en el cual la curva tiende a aumentar conforme aumenta el área de muestreo (Figuras 4 y 5).

Tabla 1. Riqueza de especies registradas en cada sitio de estudio así como las estimadas por ICE y Chao 2 y el porcentaje del muestreo alcanzado.

Hábitat	Especies registradas	Especies estimadas		Porcentaje de muestreo	
		ICE	Chao 2 (95%)	ICE	Chao 2 (95%)
Bosque primario	53	55.16	53.06	94	98
Acahual maduro	43	45.19	43.46	95	98
Acahual joven	37	40.22	38.25	92	97
Cafetal	29	31.44	29.69	92	98
Pastizal	23	29.16	26.21	79	89
Plantación de pino	16	17.91	16.69	89	96

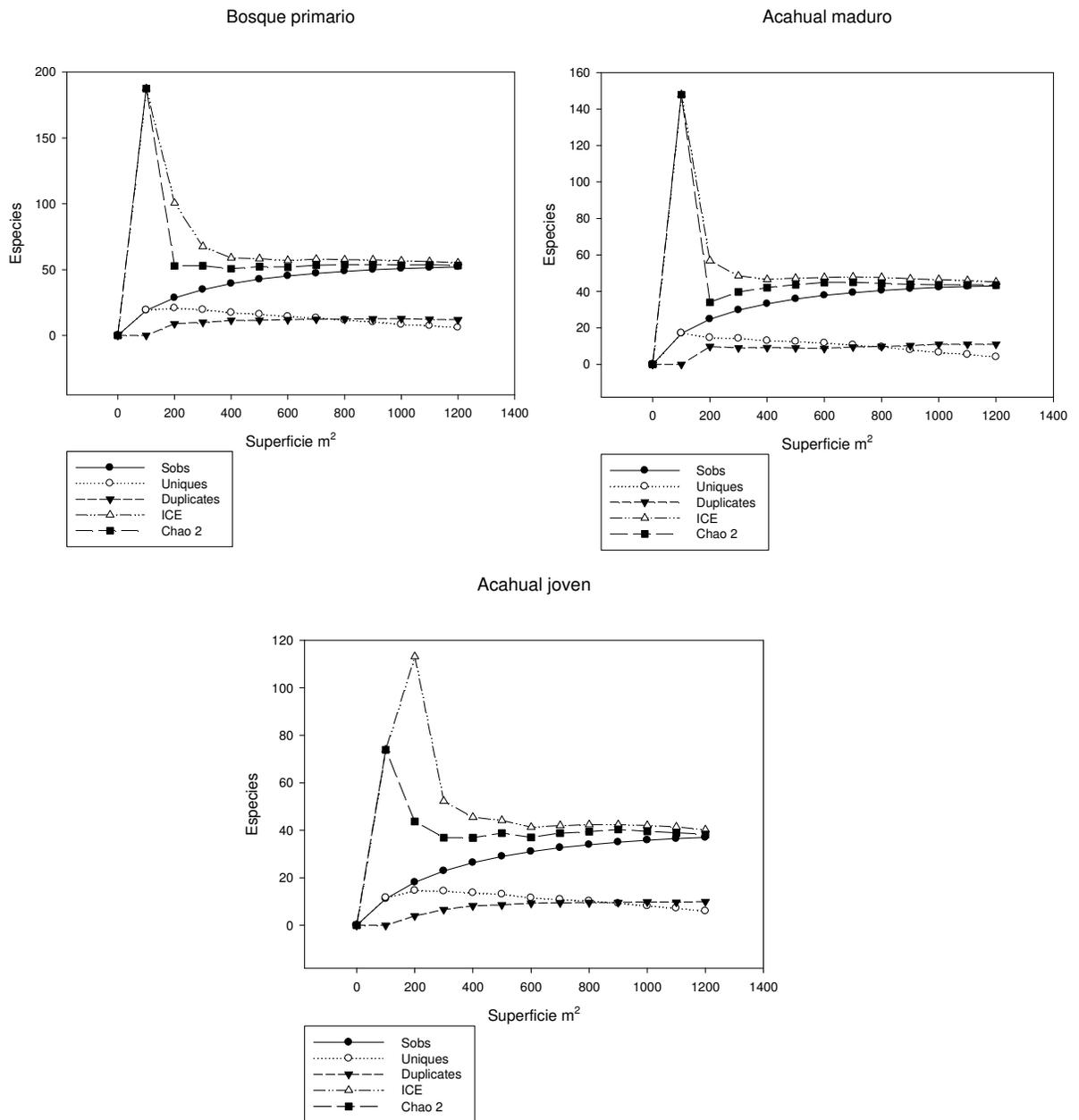


Figura 4. Curvas de acumulación de especies de los sitios que no se encuentran sometidos a un manejo antrópico. Se muestran las especies observadas, las estimadas por ICE y Chao 2, así como las especies únicas y duplicadas por cada sitio de muestreo.

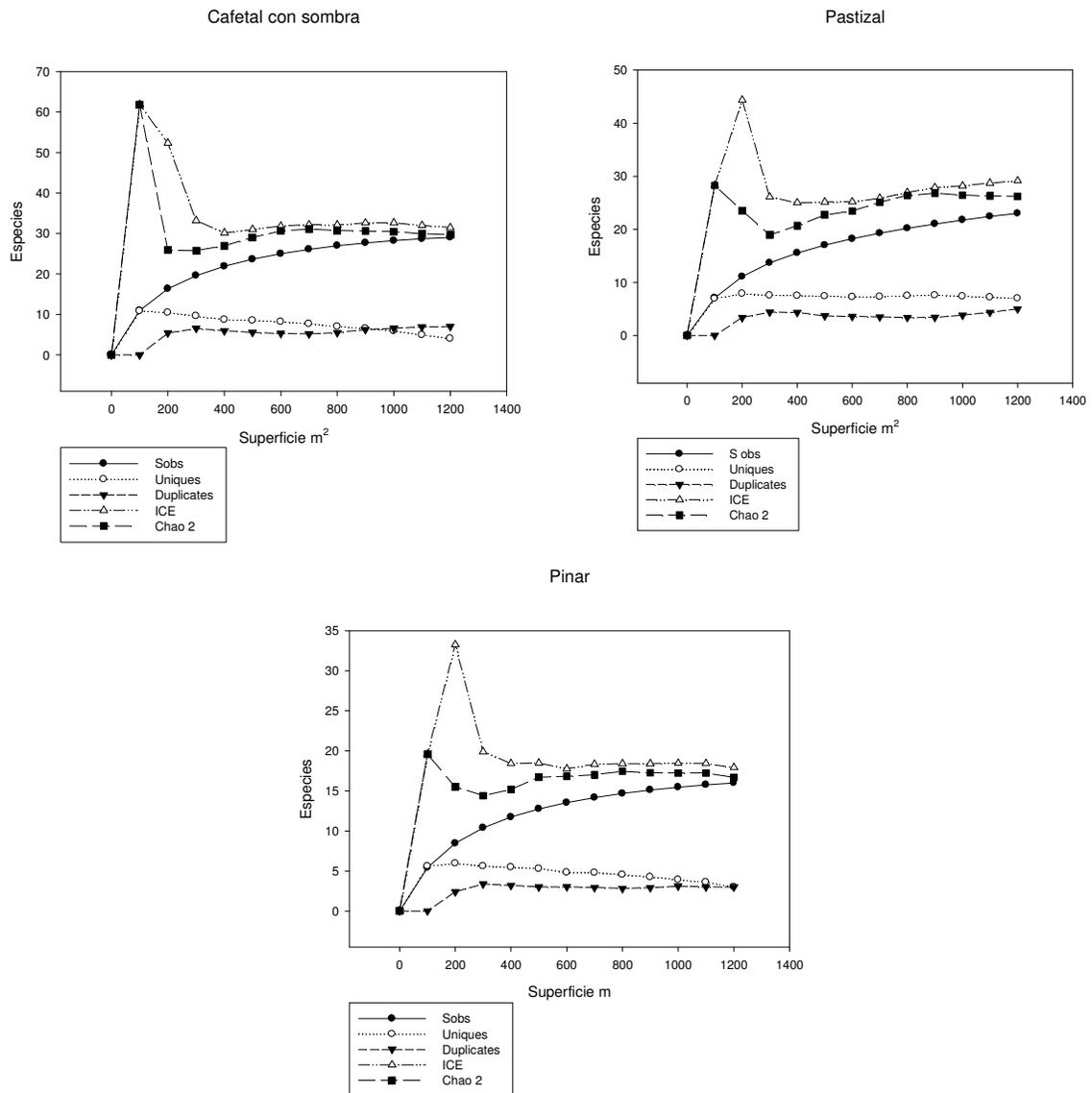


Figura 5. Curvas de acumulación de especies de los sitios sometidos a un manejo antrópico, mostrando las especies observadas, las estimadas por ICE y Chao 2, así como las especies únicas y duplicadas por cada sitio de muestreo.

7.1.2 Composición de especies por cada sitio de muestreo

En un total de 7,200 m² se encontraron 81 especies de pteridofitas, agrupadas en 36 géneros y 17 familias. Únicamente siete especies son representantes de la división Lycopodiophyta (*Huperzia taxifolia*, *Lycopodium clavatum*, *L. thyoides*, *Selaginella martensii*, *S. galeottii*, *S. hoffmannii* y *Selaginella* sp.). Se registraron cinco especies que se encuentran enlistadas en la NOM-059-ECOL-2010, *Alsophila firma*, *Dicksonia sellowiana*, *Cyathea divergens* var. *tuerckheimii*, *Psilotum complanatum* y *Marattia laxa* las primeras tres corresponden a helechos arborescentes. El sitio con mayor riqueza de especies fue el bosque primario (BP), seguido del acahual maduro (AM), acahual joven (AJ), cafetal bajo sombra (CA), pastizal (PA) y por último la plantación de pino (PI) (Tabla 2).

Tabla 2. Número de familias, géneros y especies registrados en los diferentes sitios donde se establecieron parcelas de muestreo.

Hábitat	Familias	Géneros	Especies observadas
Bosque primario (BP)	13	25	53
Acahual maduro (AM)	15	25	43
Acahual joven (AJ)	14	23	37
Cafetal (CA)	11	17	29
Pastizal (PA)	10	16	23
Plantación de pino (PI)	9	12	16

Los géneros mejor representados fueron *Asplenium* y *Polypodium* con ocho especies cada uno, seguido de *Thelypteris* con seis. Las familias más abundantes en términos de número de especies fueron Dryopteridaceae, Polypodiaceae y Aspleniaceae; las especies de esta última familia, mostraron preferencia por habitar en el bosque primario, ya que únicamente *Asplenium pumilum* no se encontró en el bosque mientras que *A. cuspidatum* y *A. harpeodes* fueron especies exclusivas del ecosistema primario. Caso contrario sucede con la familia Thelypteridaceae, ya que sus especies se encontraron solamente en los cinco sitios perturbados.

Frecuencia de especies

La especie con un mayor número de apariciones fue *Pleopeltis crassinervata*, el cual se encontró en 51 parcelas, tomando este número como el valor máximo, el histograma de frecuencias demostró que 36 especies fueron consideradas como de frecuencia baja, es decir el 44.44 % se encuentra en menos de cinco parcelas. En la categoría de frecuencia media (6 a 10 registros) se encuentran 19 especies lo que representa el 23.45 %. La prueba agrupó las 26 especies restantes en ocho intervalos más, los cuales fueron considerados como de frecuencia alta (< 11 registros), es decir el 33.09 % (Figura 6).

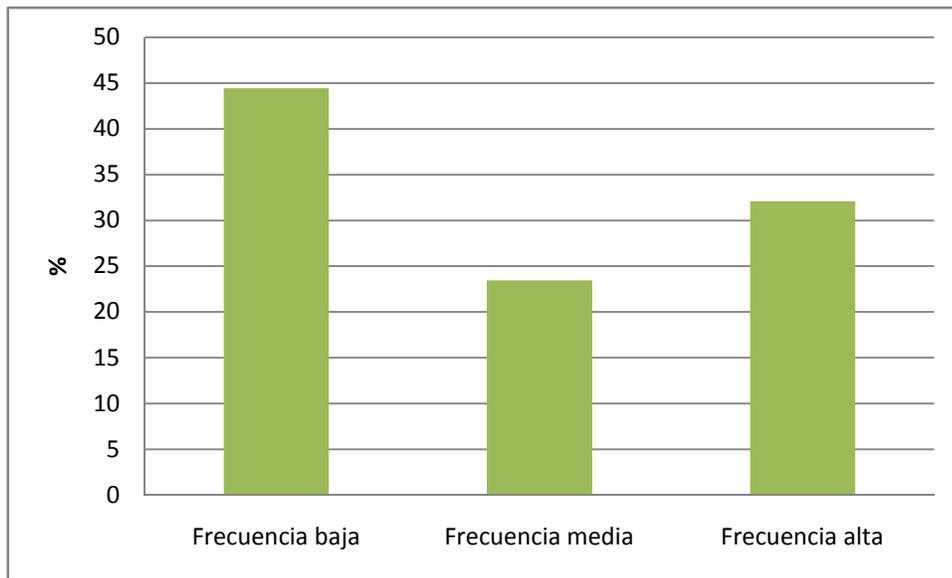


Figura 6. Clasificación de las especies según su frecuencia de aparición en las diferentes parcelas.

7.1.3 Similitud florística

Las especies compartidas en los seis sitios solo fueron dos (*Phlebodium pseudoaureum* y *Polypodium collinsii*), mientras que las especies exclusivas a uno sólo sitio fueron 22. El bosque primario tuvo una mayor cantidad de especies exclusivas ya que se encontraron exclusivamente en él siete *taxa*, el acahual joven y pastizal presentaron cuatro especies exclusivas; el acahual maduro tres y el pastizal y la plantación de pino solo mostraron dos especies (Tabla 3).

Tabla 3. Especies exclusivas, encontradas en diferentes parcelas pertenecientes a un solo hábitat.

Hábitat	Especies
Bosque primario	<i>Asplenium cuspidatum</i> , <i>Asplenium harpeodes</i> , <i>Dicksonia sellowiana</i> , <i>Elaphoglossum</i> sp., <i>Phanerophlebia nobilis</i> , <i>Scoliosorus ensiformis</i> , <i>Trichomanes capillaceum</i>
Acahual maduro	<i>Ctenitis equestris</i> , <i>Polystichum mickelii</i> , <i>Thelypteris</i> sp.
Acahual joven	<i>Polypodium liebmannii</i> , <i>Pteridium arachnoideum</i> , <i>Thelypteris linkiana</i> , <i>Mildella inramarginalis</i>
Cafetal con sombra	<i>Asplenium pumilum</i> , <i>Diplazium striatum</i> , <i>Hemionitis palmata</i> , <i>Thelypteris concinna</i>
Pastizal	<i>Botrychium decompositum</i> , <i>Woodwardia martinezii</i>
Plantación de pino	<i>Lycopodium clavatum</i> , <i>Lycopodium thyoides</i>

Agrupamiento de sitios

Al elaborar el agrupamiento de los sitios de muestreo en cuatro diferentes categorías, se encontró que los conjuntos que mayor diversidad de helechos presentan son los que no están sometidos a ningún manejo y los sitios sombreados con 71 y 70 especies respectivamente. Los sitios con manejo y abiertos son más pobres en cuanto a la riqueza de especies ya que solo presentaron 48 y 46 respectivamente.

El conjunto que no se encuentra sometido a ningún manejo fue el que registró un mayor número de especies compartidas, ya que presenta un 28% de especies distribuidas en los tres sitios que lo conforman. El conjunto que está sometido al manejo humano es el que menor número de especies comparte (únicamente cinco especies), en este mismo grupo destaca el cafetal, en el cual el 39% de sus especies no se encontraron en ningún otro sitio manejado por la población humana local (Figura 7).

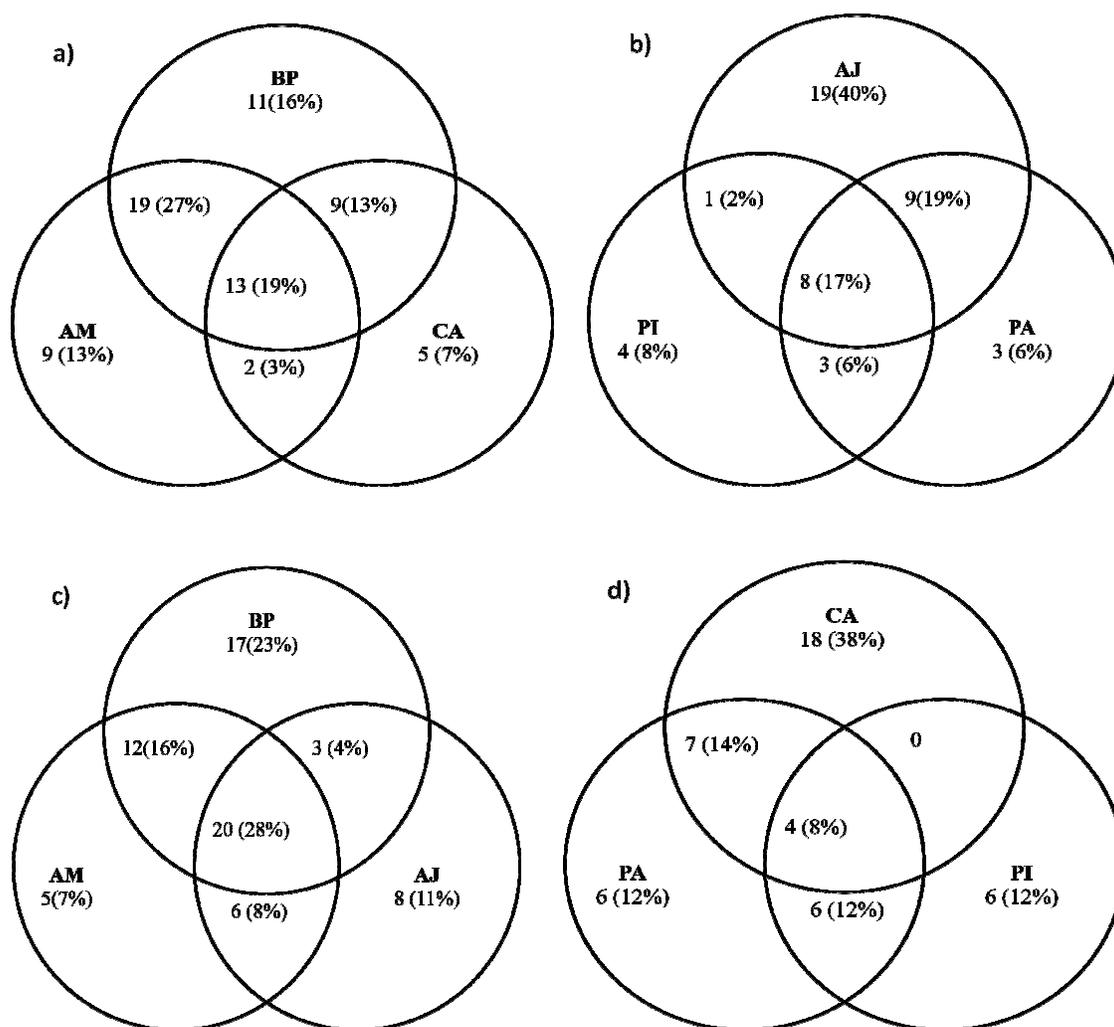


Figura 7. Especies compartidas y exclusivas de acuerdo al agrupamiento de los sitios de muestreo según su cobertura arbórea y el manejo antrópico del hábitat. a) Sitios sombreados, b) sitios abiertos, c) sitios sin manejo, d) sitios con manejo.

Índice de Sørensen

El índice de Sørensen muestra que la similitud florística presentada en el bosque primario es afín con el acahual maduro. El cafetal contiene un mayor porcentaje de especies afines con el bosque a pesar de estar sometido a un manejo constante, el acahual joven a pesar de tener un mayor número de especies es menos semejante florísticamente con el bosque; la plantación de pino es el sitio que menor número de especies comparte con el bosque (Tabla 4).

Tabla 4. Similitud florística expresada con el índice de Sørensen. Los valores con 1 expresan una similitud completa y 0 es completamente diferente.

	<i>BP</i>	<i>AM</i>	<i>AJ</i>	<i>CA</i>	<i>PA</i>	<i>PI</i>
BP	1	----	----	----	----	----
AM	0.68	1	----	----	----	----
AJ	0.51	0.64	1	----	----	----
CA	0.53	0.41	0.39	1	----	----
PA	0.28	0.50	0.56	0.42	1	----
PI	0.14	0.26	0.33	0.22	0.56	1

Al analizar la presencia-ausencia de especies por parcela de muestreo, el NMDS no presentó una aparente similitud florística entre los sitios de muestreo (stress: 20.66002), es decir, existe una gran heterogeneidad en la composición florística en el área de estudio (Figura 8). En general, el NMDS 1 muestra una tendencia a separar la composición florística proveniente de los sitios menos perturbados (BP, AM, CA) a los más perturbados (AJ, PA, PI).

El análisis de cluster mostró una tendencia similar, agrupando los más perturbados perturbados (pino, pastizal y acahual joven). No obstante, diferentes elementos del acahual joven se mezclaron con el acahual viejo, cafetal y bosque primario (Figura 8).

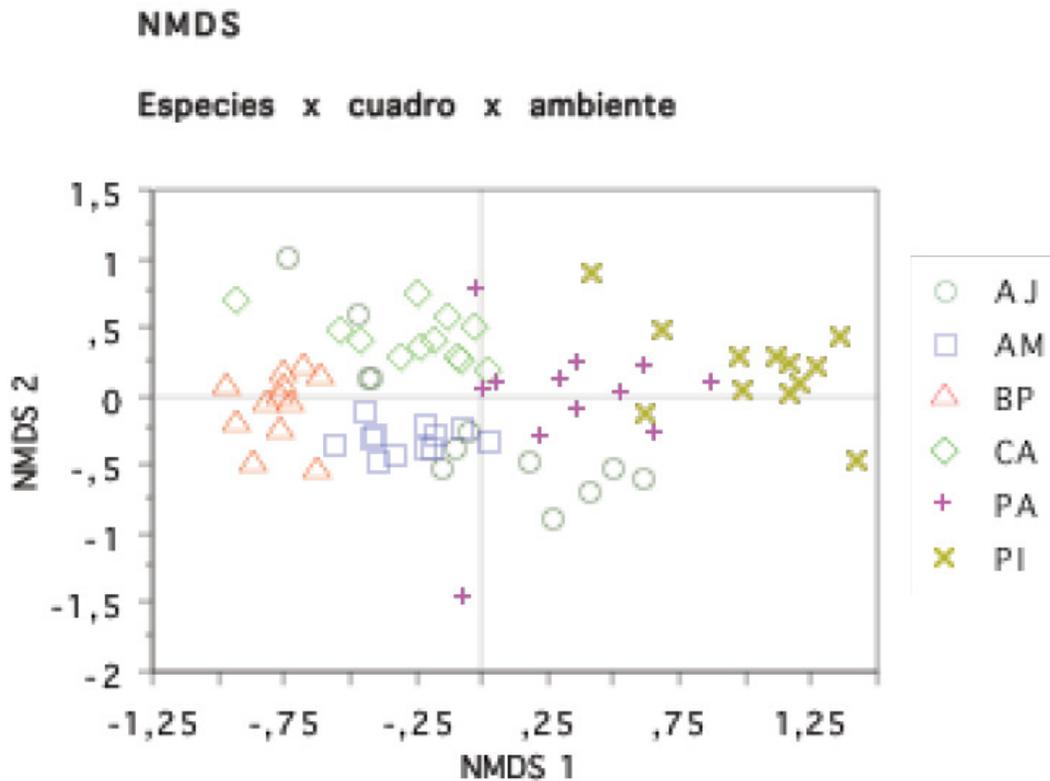


Figura 8. NMDS de especies por parcelas y por sitio de muestreo basado en valores de frecuencia.

El ordenamiento de los sitios con base en el análisis de conglomerados demuestra una tendencia parecida a la observada con el NMDS. En un mismo grupo se encuentran reunidas 9 de las 12 parcelas establecidas en el bosque primario, junto con las 12 parcelas de cafetal, a su vez esto forma parte de una subdivisión de un grupo mayor donde se encuentran todas las parcelas de bosque primario, acahual maduro y cafetal. Por otro lado, en un grupo distinto se encuentran claramente reunidos los sitios de pastizal y la plantación de pino. El acahual joven se encuentra representado tanto en el primer clado como en el segundo, con un 50 % de presencia en un grupo y otro (Figura 9).

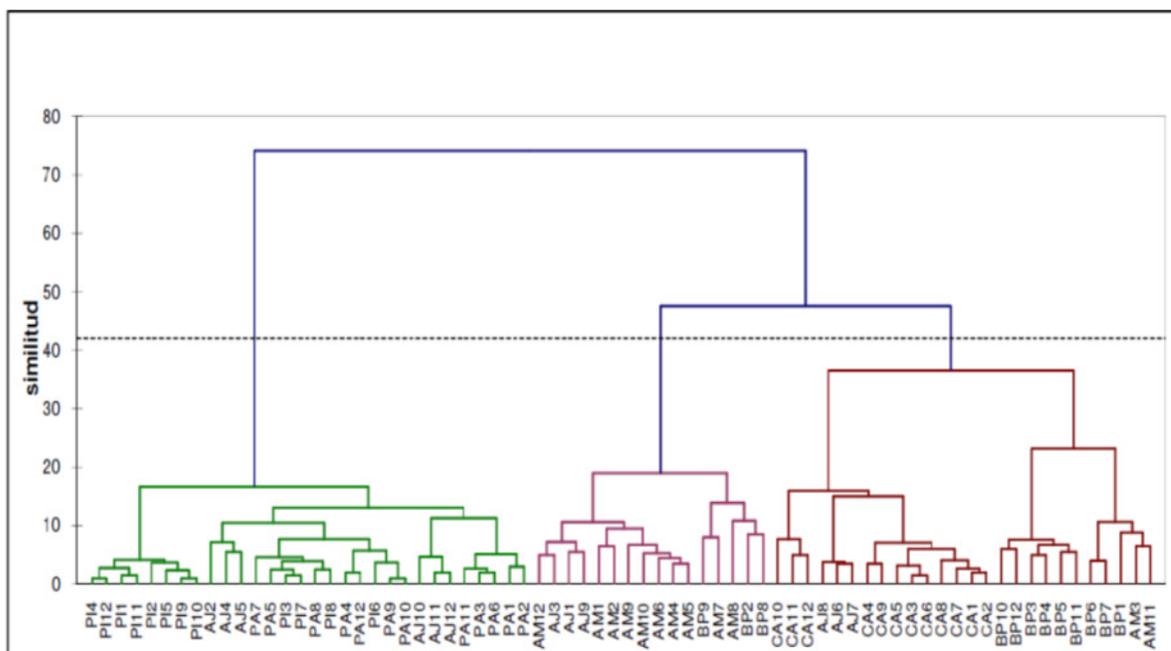


Figura 9. Dendrograma de similitud de los sitios de muestreo basado en una matriz de presencia-ausencia.

7.1.4 Comparación de especies epífitas y terrestres

Del total de especies registradas 53 (65 %) son especies terrestres, 25 (31%) epífitas y solo tres (4%) fueron encontradas tanto de forma epífita como rupícola. El bosque primario presentó 22 especies epífitas y es el que mayor número de éstas registró; en contraste en la plantación de pinos únicamente se observaron dos especies de helechos epífitos (*Polypodium collinsii* y *Phlebodium pseudoaureum*). Se observó que el número de especies terrestres aumenta de forma gradual conforme avanza el nivel de perturbación del sitio (Figura 7). Para el caso concreto del cafetal bajo sombra, el número de especies totales es menor con respecto al acahual joven, esta misma tendencia sucede con el número de epífitas, sin embargo, cuando esto se expresa en porcentaje, el cafetal mantiene más especies epífitas que el acahual joven (Figura 10).

La mayoría de los helechos epífitos fueron encontrados en el sotobosque, únicamente cuatro especies alcanzaron el dosel (*Elaphoglossum sartorii*, *Phlebodium pseudoaureum*, *Pleopeltis crassinervata* y *Polipodium collinsii*). Sin hacer estudios específicos, se observó en campo que las epífitas fueron encontradas con mayor frecuencia en árboles del género *Quercus*, así como *Clethra mexicana* y *Coccoloba hirtella*. Un caso curioso es que a pesar de que el terreno del cafetal está sometido a un deshierbe constante, los cafetos mantienen como epífitas a algunas especies que sólo se encontraron en el bosque primario (*Pleopeltis fallax*, *Polypodium villagranii*, *P. eatonii* y *Vittaria graminifolia*). En el caso de los helechos arborescentes, únicamente *Alsophila firma* mantenía como hospederos en sus tallos a *Trichomanes capillaceum* y *Psilotum complanatum*.

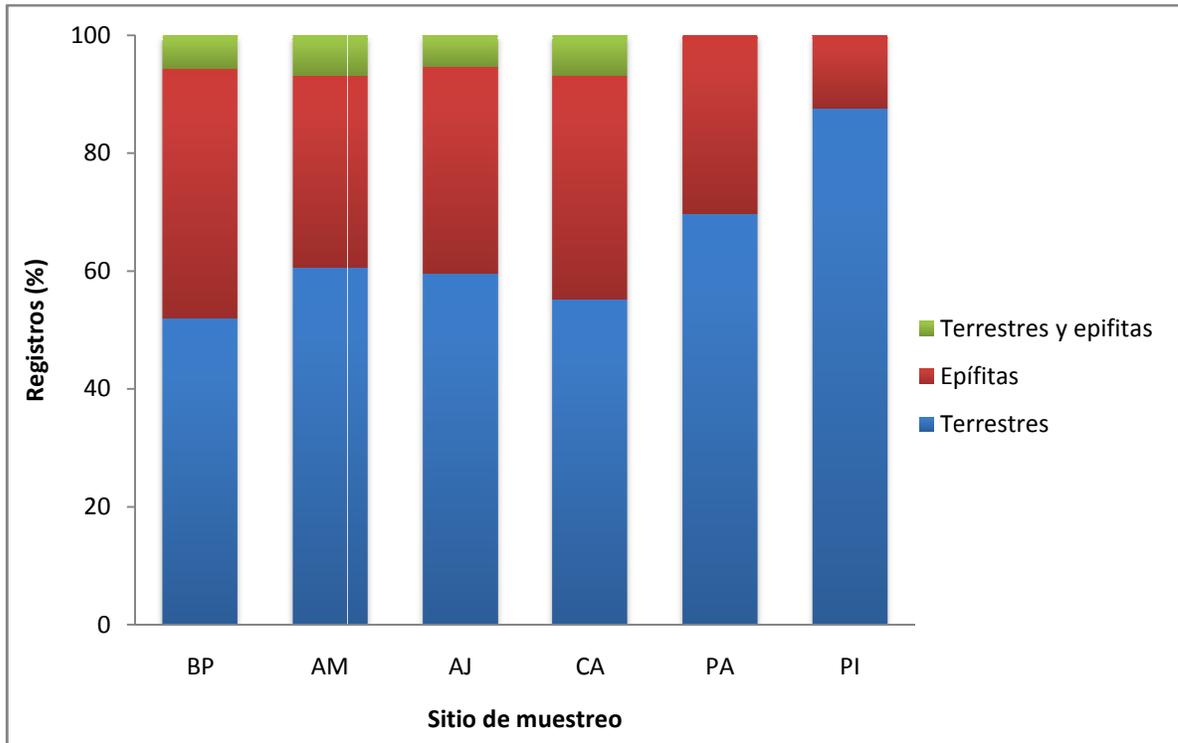


Figura 10. Porcentaje de registros de especies terrestres y epífitas en los sitios de muestreo.

7.2 Identificación de las especies de acuerdo a sus preferencias de hábitat

Del total de especies registradas en toda la zona de estudio, fue necesario segregar las que según la prueba estadística de Fisher no representaban una muestra significativa. Entre ellas se encuentran las que fueron consideradas como especies de frecuencia baja, mismas que presentaban muy pocos registros por lo que la prueba los consideró como no significativos. Por tal razón 32 especies no fueron consideradas mientras que las 49 restantes (60 %), si se consideraron en el análisis (Tabla 5).

Tabla 5. Preferencia de hábitat de las especies de acuerdo a la prueba de *Fisher exact* (>0.05), según sitios con cobertura arbórea (c/s) o sin cobertura (s/s), con manejo antrópico (c/m) y sin manejo (s/m). AC=Asociada a sitios conservados, AP= Asociada a sitios perturbados; G=generalista; NS= No significativo.

No.	Especie	Registros		P	Registros		P	Preferencia de hábitat
		c/s	s/s		c/m	s/m		
1	<i>Alsophila firma</i>	14	2	0.001	0	16	< 0.001	AC
2	<i>Arachniodes denticulata</i>	5	6	NS	1	10	0.003	NS
3	<i>Asplenium abcissum</i>	6	0	0.013	2	4	NS	NS
4	<i>Asplenium achilleifolium</i>	11	0	0.001	0	11	0.001	AC
5	<i>Asplenium miradoreense</i>	29	4	<0.001	6	27	< 0.005	AC
6	<i>Blechnum appendiculatum</i>	15	8	0.043	12	11	NS	G
7	<i>Blechnum occidentale</i>	18	5	0.009	16	7	0.015	G
8	<i>Blechnum wardiae</i>	6	3	NS	1	8	0.013	NS
9	<i>Campyloneurum angustifolium</i>	8	2	0.035	0	10	< 0.001	AC
10	<i>Campyloneurum xalapense</i>	9	0	0.001	0	9	0.001	AC
11	<i>Ctenitis hemsleyana</i>	8	3	NS	4	11	0.030	NS
12	<i>Cyathea divergens</i>	7	0	0.005	0	7	0.005	AC
13	<i>Dennstaedtia globulifera</i>	6	0	0.012	3	3	NS	NS
14	<i>Diplazium donnell-smithii</i>	13	2	0.001	0	15	< 0.004	AC
15	<i>Elaphoglossum vestitum</i>	5	0	0.026	0	5	0.027	AC
16	<i>Elaphoglossum erinaceum</i>	4	1	NS	0	5	0.027	NS
17	<i>Elaphoglossum sartorii</i>	12	3	0.007	1	14	< 0.001	AC

18	<i>Huperzia taxifolia</i>	12	0	< 0.001	3	9	0.044	AC
19	<i>Hypolepis repens</i>	2	11	0.005	5	8	NS	NS
20	<i>Lophosoria quadripinnata</i>	17	27	0.010	26	18	0.030	G
21	<i>Lycopodium clavatum</i>	0	7	0.005	7	0	0.005	AP
22	<i>Marattia laxa</i>	8	0	0.002	0	8	0.002	AC
23	<i>Mildella intramarginalis</i>	0	5	0.026	0	5	0.027	AP
24	<i>Pecluma sursumcurrens</i>	27	7	< 0.001	12	22	0.012	G
25	<i>Phanerophlebia gastonyi</i>	5	0	0.026	0	5	0.027	AC
26	<i>Phanerophlebia nobilis</i>	6	0	0.012	0	6	0.012	AC
27	<i>Phlebodium areolatum</i>	33	16	< 0.001	20	29	0.015	G
28	<i>Pleopeltis crassinervata</i>	30	21	0.014	19	32	0.007	G
29	<i>Pleopeltis fallax</i>	8	0	0.002	6	2	NS	NS
30	<i>Polypodium liebmannii</i>	0	5	0.026	0	5	0.026	NS
31	<i>Polypodium collinsi</i>	20	15	NS	14	21	0.04	G
32	<i>Polypodium conterminans</i>	9	3	0.043	3	9	0.043	AC
33	<i>Polypodium eatonii</i>	11	0	0.001	1	10	0.003	AC
34	<i>Polypodium plebeium</i>	29	14	0.001	11	32	< 0.003	G
35	<i>Polypodium polypodioides</i>	8	2	0.035	3	7	NS	NS
36	<i>Polypodium rhodopleuron</i>	5	4	NS	0	9	0.001	NS
37	<i>Polystichum distans</i>	0	9	0.001	5	4	NS	AP
38	<i>Polystichum mickelii</i>	6	0	0.012	0	6	0.012	AC
39	<i>Psilotum complanatum</i>	4	1	NS	0	5	0.026	NS
40	<i>Pteridium arachnoideum</i>	0	5	0.026	5	0	0.026	AP
41	<i>Pteris orizabae</i>	18	4	0.001	0	22	< 0.001	AC
42	<i>Selaginella galeottii</i>	11	0	0.001	0	11	0.002	AC
43	<i>Selaginella martensii</i>	14	7	0.041	12	9	NS	G
44	<i>Thelypteris concinna</i>	9	0	0.001	9	0	0.001	AP
45	<i>Thelypteris oligocarpa</i>	5	14	0.012	16	3	0.004	AP
46	<i>Thelypteris pilosohispida</i>	2	14	0.005	14	2	0.001	AP
47	<i>Trichomanes radicans</i>	7	1	0.025	0	8	0.002	AC
48	<i>Vittaria graminifolia</i>	5	0	0.026	2	3	NS	NS
49	<i>Woodwardia semicordata</i>	0	5	0.026	5	0	0.026	AP

7.2.1 Especies generalistas

Se encontraron nueve especies que se distribuyen en toda el área de estudio, de las cuales cinco son epífitas y cuatro son terrestres (Figura 11).

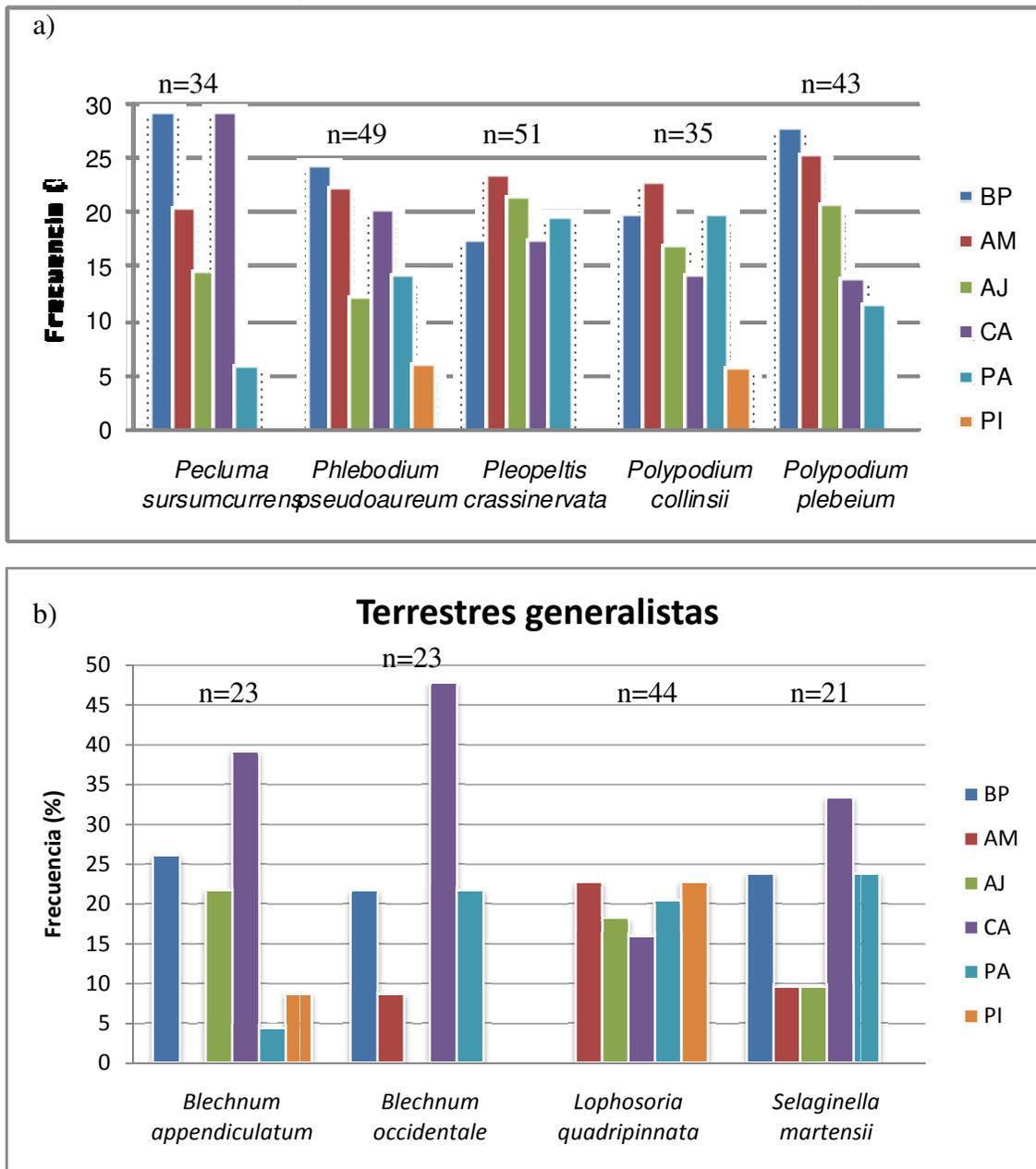


Figura 11. Especies clasificadas como generalistas debido a la alta frecuencia de registros. n= numero de parcelas donde apareció la especie. a) epífitas; b) terrestres.

A pesar de que las especies son clasificadas como generalistas, se puede notar que algunas muestran ciertas preferencias a habitar en zonas de bosque, tal es el caso de *Pecluma sursumcurrens*, *Phlebodium pseudoaureum* y *Polypodium plebeium*, y en general las epífitas generalistas mantienen un alto porcentaje de registros en el ecosistema primario. Caso contrario sucede con la especie terrestre *Lophosoria quadripinnata*, la cual a pesar de estar presente en casi todos los sitios con diferentes grados de perturbación, no se encontró en el bosque primario.

7.2.2 Especies clasificadas de acuerdo a la cobertura arbórea del hábitat

Al agrupar el conjunto de especies que se encontraron en los sitios clasificados como lugares con sombra y abiertos se pudieron observar preferencias de algunas de las especies a habitar algunos sitios específicos. De la lista total de las especies registradas se separaron 42 *taxa* debido a que según la prueba de Fisher son las que presentan una asociación estadísticamente significativa. De acuerdo a esto se obtuvo que 27 especies tienen preferencia a habitar en los sitios protegidos por la cobertura arbórea y donde se conservan las condiciones de humedad y sombra necesarias, solo 10 mostraron una tendencia a habitar en ambientes abiertos (Figura 12).

De las especies que prefieren habitar en las zonas sombreadas, 10 tienen hábitos epífitos y, en los sitios expuestos, solo una epífita fue registrada, aunque es necesario mencionar que en los hábitats agrupados en esta categoría el componente epífita es pobre.

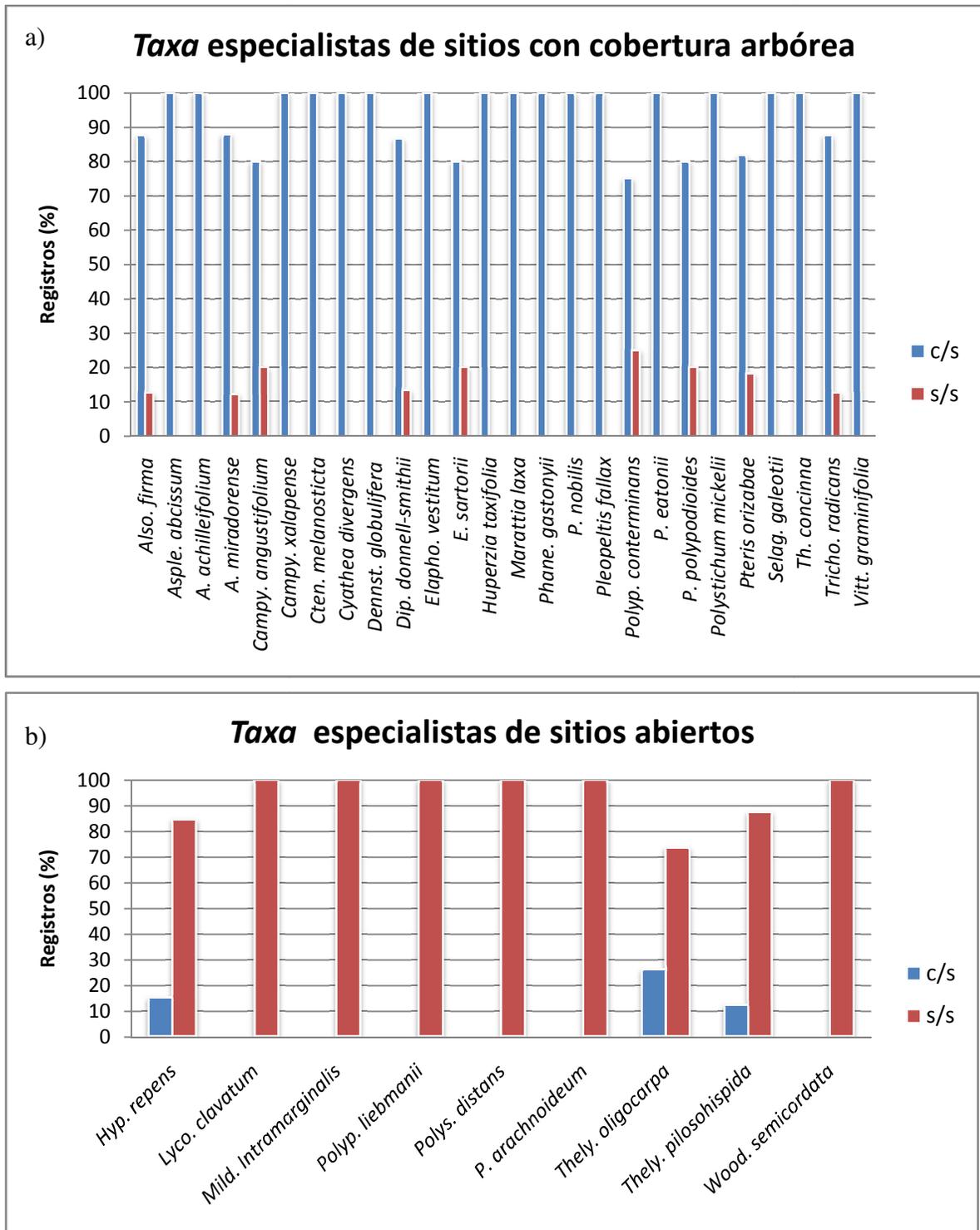


Figura 12. Especies asociadas a zonas con cobertura arbórea (a) y las de zonas expuestas (b).

7.2.3 Especies clasificadas de acuerdo al manejo antrópico

Las especies utilizadas para este análisis fueron 40 debido a que el número de registros en estas es estadísticamente significativo. Las especies que se pueden catalogar como las que prefieren sitios sin un manejo del hombre son 28, mientras que las que tienen una marcada preferencia a habitar en los sitios manejados son únicamente seis y el resto son las consideradas generalistas (Figura 13). De estas especies mencionadas, 14 son epífitas y el mismo número corresponde a las terrestres, mientras que las especies con tendencia a habitar en zonas sometidas al manejo todas son terrestres, sobresaliendo el género *Thelypteris*.

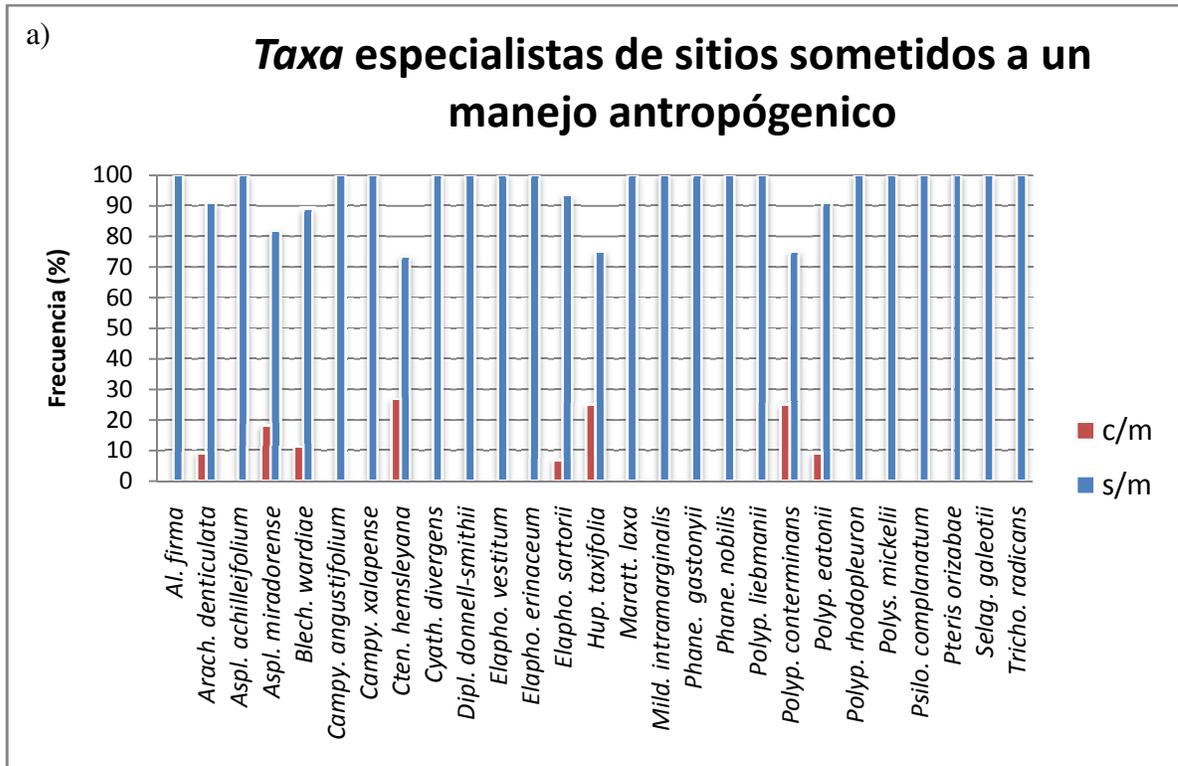




Figura 13. Especies asociadas a zonas sin manejo antrópico (a), y las de zonas sometidas a un manejo (b).

8. DISCUSIÓN

8.1 Riqueza de helechos en el bosque mesófilo primario

Las 81 especies registradas en el total de parcelas en este estudio indican una riqueza de pteridobiontes amplia, si se compara con otros estudios del centro de Veracruz, así lo demuestra el índice de biodiversidad taxonómica, que es el resultado de la división del número de especies registradas entre el logaritmo natural de la superficie (Ponce *et al.*, 2002; Tejero-Diez *et al.*, 2011) (Tabla 6). Las especies reportadas en el estado de Veracruz oscilan entre 550-560 pteridofitas (Palacios-Ríos, 1992; Mickel y Smith, 2004; Tejero-Diez *et al.*, 2011), por lo tanto, la zona representa un resguardo de aproximadamente un 14 % de los helechos de Veracruz y esto en una superficie de menos de una hectárea.

Tabla 6. Comparación entre las especies de helechos registradas en diferentes estudios realizados en distintos sitios del centro de Veracruz. IB= Índice de biodiversidad taxonómica.

Autor	Municipio	Especies	Superficie (ha)	IB
Carreño-Rocabado (2006)	Teocelo	24	0.15	7.55
Carreño-Rocabado (2006)	Xalapa	16	0.15	5.03
Carreño-Rocabado (2006)	Huatusco	24	0.15	7.55
Carreño-Rocabado (2006)	Coatepec	27	0.15	8.51
Viccon-Esquivel (2009)	Zongolica	50	0.32	14.26
Viccon-Esquivel (2009)	Atzalan	65	0.32	18.54
Hernández-Rojas (2010)	Tlalnahuayocan	60	0.2	18.17
Hernández-Rojas (2010)	Actalán	29	0.2	8.78
Gómez-Díaz (2010)	Tlalnahuayocan	55	0.32	14.45
Carvajal-Hernández (2011)	Yecuatla	53	0.12	17.21

De los estudios mencionados en la tabla 6, se extrajeron únicamente los datos de las especies encontradas en el bosque primario en las diferentes zonas. En los municipios de

Acatlán y Tlalnahuayocan existen 29 y 60 especies de helechos y licopodios respectivamente, en una superficie de 2,000 m² (Hernández-Rojas, 2010). Otro estudio en este último municipio registra un total de 55 especies en 3,200m² (Gómez-Díaz, 2010), mientras que en la misma superficie se registraron 65 y 50 especies en Atzalan y Zongolica, respectivamente (Viccon-Esquivel, 2009). Entre la zona de Coatepec, Huatusco, Xalapa y Teocelo se registraron un total de 38 especies en 2,000 m² distribuidos en estas cuatro áreas (Carreño-Rocabado, 2006). En las parcelas establecidas en el bosque primario en este estudio, que cubrieron una superficie de 1,200 m², se encontraron 53 especies de pteridobiontes, cifra que indica una diversidad alta, sobre todo considerando el menor tamaño de muestra. Por tal razón se comprueba que al menos en diversidad alfa de helechos, la zona de Santa Rita representa un reservorio de gran importancia para la conservación de este grupo de plantas.

El número elevado de especies observadas en este trabajo puede relacionarse con la heterogeneidad ambiental del sitio, así como el hecho de incluir la variedad de ambientes presentes en el sitio de estudio (estructura de soporte arbórea para especies epífitas, así como diferentes condiciones de humedad y exposición al sol), por lo que fue posible la presencia de especies secundarias, primarias, de frecuencia baja y generalistas.

Todos los bosques mesófilos de montaña son diferentes en cuanto a composición de especies (Villaseñor, 2010), dicha aseveración se pudo comprobar al comparar los listados obtenidos en los estudios realizados en diferentes zonas del centro de Veracruz. Uno de ellos es en el municipio de Zongolica (Viccon-Esquivel, 2009) en donde se encontraron 50 especies de helechos, de las cuales únicamente 26 fueron registradas en Santa Rita, además algunas consideradas como frecuentes en Zongolica (*Niphidium crassifolium* y *Pleopeltis angusta*) no fueron encontradas en el presente estudio. Para el caso de lo reportado en San Andrés Tlalnahuayocan (Gómez-Díaz, 2010), sólo 25 especies de helechos fueron compartidas con Santa Rita (cerca del 50%). En el municipio de Atzalan de 65 especies totales se compartieron 29 (Viccon-Esquivel, 2009); mientras que de las reportadas en Acatlán (Hernández-Rojas, 2010) 27 fueron compartidas con la Loma de Santa Rita. Los

datos anteriores corresponden únicamente a los helechos reportados por los autores en parcelas establecidas en bosque de niebla primario (Tabla 7).

Tabla 7. Similitud florística expresada con el Índice de Sørensen, entre diferentes localidades con bosque mesófilo de montaña estudiadas por distintos autores. 1= completamente similar; 0= totalmente distinto.

Localidad	Autor	Índice de Sørensen
Coatepec	Carreño-Rocabado (2006)	0.19
Huatusco	Carreño-Rocabado (2006)	0.14
Teocelo	Carreño-Rocabado (2006)	0.13
Xalapa	Carreño-Rocabado (2006)	0.16
Atzalan	Viccon-Esquivel (2009)	0.25
Zongolica	Viccon-Esquivel (2009)	0.18
Tlalnelhuayocan	Gómez-Díaz (2010)	0.21
Acatlán	Hernández-Rojas (2010)	0.21
Tlalnelhuayocan	Hernández-Rojas (2010)	0.18

En la tabla 7, se comparan únicamente las especies presentes en el bosque primario y se refuerza el argumento de que el bosque mesófilo de montaña es distinto en su composición florística y varía de acuerdo a las condiciones microclimáticas abióticas. Se observa que el bosque que mayor similitud presenta con Santa Rita es Atzalan, debido probablemente a que ambos pertenecen a un mismo complejo montañoso, sin embargo y a pesar de la cercanía relativa, los valores de similitud en general son muy bajos.

Comparando la riqueza de especies registrada en diferentes estudios realizados en el centro de Veracruz, se observa que la cantidad de especies de pteridófitas en términos generales es parecida de acuerdo a la superficie muestreada. Sin embargo se han realizado estudios en distintas partes del mundo con diferentes condiciones ambientales y con diversas superficies de muestreo que demuestran las diferencias en cuanto a la riqueza de pteridófitas de cada zona biogeográfica. Como ejemplo de lo anterior Banaticla y Buot

(2005) reportan en una región de Filipinas un total de 93 especies de helechos en un gradiente altitudinal que va de 700 a 1,875 m, la superficie muestreada fue de 0.84 ha. En la Amazonia peruana Cárdenas y colaboradores (2007) reportaron 130 especies en 12.7 ha; la cantidad de especies es alta, sin embargo el tamaño de muestra es muy grande. Tuomisto y colaboradores (2002) registran 140 especies en 7.7 ha en la región de Yasuní en Ecuador. Watkins y colaboradores (2006) en un gradiente altitudinal en Costa Rica reportan 93 especies en 800 m² en una elevación de 1,000 m y 69 especies en 1,600 m en la misma superficie. Los números de especies registrados en los diferentes estudios antes mencionados, reflejan que la riqueza de helechos es mayor con el aumento de unidad de muestreo en países tropicales de Centro y Sudamérica. También se demuestra que la riqueza específica de helechos y lycopodios es mayor por unidad de superficie en aquellos países si se compara con los datos obtenidos en este estudio y los realizados en el centro del estado.

8.2 Similitud florística

Los datos obtenidos por este trabajo muestran que entre mayor perturbación exista, menor es la riqueza de pteridofitas. Lo anterior es compatible con otros trabajos similares, por ejemplo, en el estudio realizado por Paciencia y Prado (2005), en un gradiente de perturbación antrópica que incluye sistemas de cultivo en la Amazonia de Brasil, se observó la misma tendencia, ya que los sistemas con un alto grado de disturbio presentaban una disminución notable de especies de helechos, de esta forma los sitios mayormente perturbados perdieron entre 40 y 70% de los *taxa* registrados en el ecosistema primario.

El recambio de especies que existe entre los sistemas de sucesión secundaria y el bosque primario, permitió la presencia en acahuales maduros de *taxa* típicos del bosque original como: *Alsophila firma*, *Asplenium achilleifolium*, *Asplenium auriculatum*, *Campyloneurum angustifolium*, *C. xalapense*, *Ctenitis hemsleyana*, *Cyathea divergens* var. *tuerckheimii*, *Diplazium donell-smithii*, *Elaphoglossum vestitum*, *E. erinaceum*, *Marattia laxa*, *Phanerophlebia gastonyii*, *P. nobilis*, *Psilotum complanatum*, *Selaginella hoffmannii*, *S. galeottii* y *Trichomanes radicans*. Pero además estuvieron presentes especies relacionadas

con los ambientes completamente transformados como: *Hypolepis repens*, *Lophosoria quadripinnata*, *Pteridium arachnoideum*, *P. aquilinum* *P. caudatum*, *Thelypteris oligocarpa*, *T. pilosohispida*, *T. linkiana* y *Thelypteris* spp.

Los sitios florísticamente más parecidos son el bosque primario y el acahual maduro, lo cual se entiende debido a que los acahuales viejos presentan una composición de especies que incluyen tanto las de hábitos ruderales, cosmopolitas, hasta las propias de vegetación primaria (Romero, 2000). En la zona se demuestra lo anterior con las especies de helechos, ya que ambos sitios comparten 23 especies, es decir, el 43 % del total de las especies que se observaron en todas las parcelas del bosque original. Del total de especies compartidas, existen 10 exclusivas de estos dos sitios: *Asplenium achilleifolium*, *Campyloneurum xalapense*, *Cyathea divergens*, *Elaphoglossum vestitum*, *Marattia laxa*, *Phanerophlebia gastonyi*, *P. remotispora*, *Selaginella hoffmannii*, *S. galeottii* y *Trichomanes radicans*.

De acuerdo a los valores expresados por el índice de Sørensen, el acahual joven tiene una mayor afinidad florística con el acahual maduro que con el bosque original. Por otro lado, los cafetales bajo sombra evaluados mantienen una gran importancia como reservorios de la diversidad de flora y fauna presente, lo cual muestra compatibilidad con trabajos previos (Hietz 2005; Carreño-Rocabado, 2006; Mehltreter, 2008; Leyequien y Toledo, 2009; Moorhead *et al.*, 2010). En este trabajo se demuestra que de las 29 especies que se observaron en el cafetal, el 76% son compartidas con el bosque primario, en cambio el acahual joven comparte solo el 62% con el ecosistema primario. Por lo tanto, se puede afirmar que los acahuales jóvenes conservan una mayor diversidad de especies, sin embargo, mantienen una afinidad importante de típicas de ambientes ruderales por lo que su composición florística es diferente al bosque original. Por otro lado el cafetal alberga un número menor de especies totales debido probablemente al deshierbe propio del manejo del sistema, sin embargo, comparte un mayor porcentaje de especies con el bosque primario, debido tal vez a las condiciones microclimáticas al interior comparables con las del bosque. Las especies exclusivamente compartidas entre en el bosque y el cafetal fueron: *Asplenium abscissum*, *A. monanthes*, *Pleopeltis fallax*, *Polypodium villagranii*, *Tectaria heracleifolia* y *Vittaria graminifolia*.

Los helechos son plantas que prefieren vivir en zonas templadas de montaña en buen estado de conservación, ya que la mayoría de las especies están relacionadas con condiciones de humedad y sombra muy específicas (Mickel, 1979; Kessler, 2001a; Kluge *et al.*, 2006; Watkins *et al.*, 2006). Por lo tanto, el bosque primario, cafetal bajo sombra y acahual maduro comparten una similitud mayor en la composición de especies de helechos, debido a que presentan la estratificación vegetal necesaria para mantener las condiciones microclimáticas que favorecen la presencia de una gran cantidad de especies.

El pastizal y la plantación de pino son los sitios más pobres en diversidad de helechos y ambos comparten una similitud alta. El valor expresado por el índice de Sørensen para ambos sistemas, contempla la similitud con base en la gran cantidad de especies generalistas y las asociadas a sitios abiertos y sin la estratificación boscosa bien definida.

Los resultados obtenidos con el análisis de escalamiento multidimensional (NMDS) demuestran que la heterogeneidad de los ambientes estudiados no permite una agrupación bien marcada de los sitios con respecto a la similitud de las especies presentes. Los sitios que tuvieron una mayor agrupación y afinidad entre sí son los denominados en este estudio como zonas sombreadas. Por otro lado los sitios considerados en la categoría de sitios sin sombra, mostraron una tendencia a desagruparse, esto se debe probablemente a la menor cantidad de especies presentadas en dichos sitios y además la presencia de helechos tanto de zonas conservadas como perturbadas. Esto se refleja con mayor fuerza en el acahual joven, el cual se observa completamente desagrupado, situación que coincide con el hecho de que fue el sitio que presentó mayor mezcla de especies primarias y secundarias. Las dos categorías (sitios con sombra y sin sombra), mostraron una disimilitud de especies notoria. Los datos del NMDS coinciden con los obtenidos con el índice de Sørensen y con lo observado en campo, ya que se observó esta disimilitud desde el momento de trazar las parcelas de muestreo.

8.3 Comparación de especies epífitas y terrestres

La baja diversidad de especies de helechos epífitos reportada en este estudio, se debe a que estas se ven sensiblemente afectadas por los disturbios y por lo tanto la vegetación secundaria es pobre en especies epífitas, ya sean helechos o plantas con flores (Barthlott *et al.*, 2001; Hietz *et al.* 2006; Köster *et al.*, 2009). Esto se puede entender si se toma en cuenta el total de especies registradas en este trabajo ya que por la naturaleza del mismo, se incluyen especies de sitios totalmente transformados. Se demostró lo sugerido en anteriores trabajos que indican que a mayor perturbación, menor es la cantidad de epífitas (Wolf 2005; Cascante-Marin *et al.*, 2006; Krömer *et. al.*, 2007c; Haro-Carrión *et al.*, 2009). Tal situación se pudo exponer en este estudio, ya que en los helechos epífitos, la diversidad disminuye conforme los sitios presentan una influencia antropogénica más intensa.

La acción antrópica puede provocar cambios ambientales muy importantes en los fragmentos remanentes, así como en las relaciones ecológicas entre especies que son necesarias para que estas puedan coexistir, dichos cambios afectan la composición de especies y las frecuencias de las mismas (Halffter y Moreno, 2005, Köster *et al.*, 2009). Para el caso de las plantas epífitas, la disminución de especies se presenta de forma inmediata al haber una intervención humana ya que al talar árboles maduros, en un bosque perturbado o achual se reduce la posibilidad del epifitismo y ocurre una mayor incidencia de luz que incrementa la temperatura y disminuye la humedad ambiental, alterandose por completo la dinámica de los ecosistemas (Hietz-Seifert *et al.*, 1996; Barthlott *et al.*, 2001; Flores-Palacios, 2003; Flores-Palacios y García-Franco, 2004; Krömer *et. al.*, 2007c, Zotz y Bader, 2009).

Las poblaciones de helechos epífitos se ven disminuidas en ambientes transformados ya que además de la falta de forofitos adecuados, se ha demostrado que sufren un gran stress hídrico al enfrentarse a las condiciones de sequía y exposición al sol que ocurren cuando hay un cambio en el ambiente del bosque original (Andrade y Nobel, 1997). Sin embargo el estudio realizado por Hietz y Briones (1998), demuestra que existen otras especies de helechos (en menor número) adaptadas a las condiciones de sequia, algunos de los *taxa*

mencionados en dicho trabajo son de los considerados en el presente estudio como generalistas (*Polypodium plebeium* y *Phlebodium pseudoaureum*).

Las especies de helechos epífitos encontradas en el bosque primario fueron 22 de las 53 observadas (41%). A pesar de ser el sitio que mayor cantidad de especies presentó, se considera con un contenido epifítico bajo, de acuerdo con estudios realizados en otros fragmentos de bosques mesófilos conservados de la zona montañosa de Veracruz. En el municipio de Tlalnahuayocan se encontraron 35 especies de helechos epífitos en 3,200 m² lo que representó el 67 % del total de los observados (Gómez-Díaz, 2010). Viccon-Esquivel (2009) en una superficie de 0.32 ha en Zongolica registra 39 especies de pteridófitas, el 71% corresponden a helechos epífitos, en una igual superficie de muestreo en Atzalan el mismo autor registra 52 especies de pteridofitas, de las cuales el 90% son epífitas.

Las especies de la familia Hymenophyllaceae son consideradas como indicadoras de una humedad ambiental alta (Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Gehrig-Downie *et al.*, en prensa), de igual forma, las plantas epífitas en general también están relacionadas con ambientes húmedos (Hietz y Briones, 1998; Hietz, 2005). En este estudio únicamente se encontraron dos especies de himenofiláceos de frecuencia rara (*Trichomanes capillaceum* y *T. radicans*), son pocas especies si se compara con otros trabajos realizados en el centro del estado. Gómez-Díaz (2010) registró cuatro especies de himenofiláceos de frecuencia regular en Tlalnahuayocan; además en un estudio realizado en Atzalan se registraron ocho especies de himenofiláceos, mientras que en Zongolica se encontraron únicamente dos pero ambas fueron de frecuencia regular (Viccon-Esquivel, 2009).

En los tres sitios de estudio mencionados, se registró un mayor número de especies epífitas que en el presente trabajo. Por lo tanto, si se considera al grupo de los himenofiláceos y a las epífitas en general como grupos bioindicadores de la humedad ambiental, entonces la poca presencia de estos en el presente estudio puede indicar que la zona de Santa Rita a pesar de ser un bosque mesófilo de montaña con las especies arbóreas típicas, tiene condiciones microclimáticas más secas que otros bosques de niebla del centro de Veracruz. Como argumenta Hietz (2010), el término de bosque mesófilo de montaña empleado en

México para definir a un tipo de vegetación relacionado con el “cloud forest” de otras partes del mundo, en muchas ocasiones no mantiene una niebla constante durante el año y eso propicia una humedad menor y por lo tanto una variación entre la riqueza específica de plantas epífitas. Dichas variaciones en el microclima de cada lugar, hacen posible que florísticamente el ecosistema que llamamos bosque mesófilo de montaña, no contenga el mismo componente de especies epífitas (incluyendo a los helechos) entre una y otra zona, ya que dependerá sus condiciones climáticas particulares.

Además de lo anterior, las epífitas ornamentales como orquídeas, bromelias y cactáceas de la zona se encuentran sometidas a una constante extracción realizada por la gente local con fines comerciales. Aunque los helechos no son comercializados sí se ven afectados en sus poblaciones ya que al recolectar las otras plantas, en ocasiones los helechos también son desarraigados del árbol y tirados para morir en el suelo del bosque, dicha situación también contribuye a la falta de helechos epífitos. Un impacto negativo similar de la influencia antrópica sobre la riqueza y abundancia de plantas epífitas fue observado en el bosque de La Martinica en Banderilla por Krömer *et al.* (en prensa).

Sin hacer estudios que comprueben la preferencia de los helechos a sobrevivir en un forofito específico, se notó en campo que las especies del género *Quercus* y *Clethra mexicana* en la zona representan excelentes hospederos para las epífitas en general y particularmente para los helechos. Viccon-Esquivel (2009), documenta que los árboles del género *Quercus* son excelentes hospederos de plantas epífitas debido a que presentan ramas gruesas que aumentan la superficie y con ello la posibilidad de colonización, además de presentar cortezas rugosas. El autor menciona que *Clethra mexicana* no es tan buen hospedero como las especies de *Quercus* sin embargo si mantiene una buena cantidad de especies como sucedió en el presente trabajo. Monge (2010), demuestra en su estudio que la especie *Liquidambar macrophylla* por las características de rugosidad de su tronco es un buen hospedero de plantas epífitas, sin embargo en este trabajo se observó que dicha especie de árbol fue precisamente uno de los peores hospederos comparando con los del género *Quercus*.

Los helechos epífitos se encuentran en su mayoría en los troncos y en las primeras ramificaciones de los árboles (ter Steege y Cornelissen 1989; Nieder, *et al.*, 2000; Krömer *et al.*, 2007a; Zotz, 2007). En este estudio se cumplió dicha aseveración, ya que en el dosel se encontraron únicamente las especies generalistas (*Phlebodium pseudoaureum*, *Pleopeltis crassinervata*, *Polypodium collinsii* y con menos frecuencia *Polypodium plebeium*). Por tal razón más del 90% de las especies observadas pudieron documentarse desde la base del tronco. Únicamente *Vittaria graminifolia* y *Scoliosorus ensiformis* no fueron percibidos desde el suelo.

8.4 Preferencias de hábitat

Los helechos y licopodios han sido utilizados para tratar de explicar algunos procesos ecológicos ya sea para entender los patrones de distribución de las especies a lo largo de gradientes altitudinales (Kessler 2001b; Banaticla y Buot, 2005; Kluge *et al.*, 2006; Watkins *et al.*, 2006) y edáficos (Tuomisto *et al.*, 2002) o bien como indicadores ambientales de los efectos antropogénicos (Beukema y van Noordwijk, 2004; Salovaara *et al.*, 2004; Rodríguez-Romero, *et al.* 2008; Duque *et al.*, 2005; Ramírez-Trejo *et al.*, 2007).

Los grados de perturbación donde se establecieron las parcelas fueron agrupados de acuerdo a la estructura de su estratificación vertical y de acuerdo al manejo antrópico al que están sometidos, para tratar de identificar las especies con una mayor sensibilidad a los cambios ambientales sufridos por los disturbios causados por el hombre.

Las especies de frecuencia baja registradas, se encontraron en su mayoría en el bosque primario, lo que puede indicar que la poca representatividad de estas, pudiera estar relacionada con el grado de conservación del bosque, ya que especies como *Asplenium harpeodes*, *A. cuspidatum*, *Dicksonia sellowiana*, *Elaphoglossum* sp. *Scoliosorus ensiformis* y *Trichomanes capillaceum*, se encontraron exclusivamente en el bosque. La rareza de estos *taxa* coincide con lo reportado en otros trabajos con excepción de *A. cuspidatum*, el cual fue registrado en el trabajo de Viccon-Esquivel (2009) como una

especie frecuente, mientras que *Trichomanes capillaceum* tuvo mayor número de registros en otros estudios (Viccon-Esquivel, 2009; Gómez-Díaz, 2010).

De las que resultaron estadísticamente significativas, se clasificaron 18 especies como las que presentan una mayor sensibilidad a los cambios ocasionados por las actividades humanas, esto significa que el 24 % de las especies encontradas (sin contar las de frecuencia baja) son sensibles a los cambios drásticos ocurridos en el bosque, siete son epífitas y el resto terrestres. Todas estas especies enlistadas sobreviven únicamente en sitios con estructura arbórea bien definida y en zonas que no están sometidas a intervención humana constante (tabla 8).

Tabla 8. Especies con datos estadísticamente significativos clasificadas como sensibles a los cambios drásticos en la cobertura boscosa original. T=terrestre; E= epífito.

Familia	Especie	Habito
Cyatheaceae	<i>Alsophila firma</i>	T
Aspleniaceae	<i>Asplenium achilleifolium</i>	T
Aspleniaceae	<i>Asplenium miradoreense</i>	T
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum angustifolium</i>	E
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum xalapense</i>	E
Cyatheaceae	<i>Cyathea divergens</i> var. <i>tuerkheimii</i>	T
Athyriaceae	<i>Diplazium donnell-smithii</i>	T
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum vestitum</i>	E
Dryopteridaceae	<i>Elaphoglossum sartorii</i>	E
Lycopodiaceae	<i>Huperzia taxifolia</i>	E
Marattiaceae	<i>Marattia laxa</i>	T
Dryopteridaceae	<i>Phanerophlebia gastonyii</i>	T
Dryopteridaceae	<i>Phanerophlebia nobilis</i>	T
Polypodiaceae	<i>Polypodium eatonii</i>	E
Dryopteridaceae	<i>Polystichum mickelii</i>	T
Pteridaceae	<i>Pteris orizabae</i>	T
Selaginellaceae	<i>Selaginella galeottii</i>	T
Hymenophyllaceae	<i>Trichomanes radicans</i>	E

De las especies enlistadas en la tabla anterior, cuatro se encuentran en la NOM-059-ECOL-2010 en la categoría de sujetas a protección especial, las cuales son: *Alsophila firma*, *Cyathea divergens* var. *tuerkheimii*, *Marattia laxa* y *Psilotum complanatum*. Las tres primeras especies demostraron sobrevivir aún en condiciones de una mayor intensidad lumínica y menor humedad como es el caso del acahual joven, sin embargo no se encontró ni un solo individuo de estas especies en los sitios sometidos a manejo. Tal situación se debe probablemente a que dos de ellas son arborescentes y la otra es un helecho de gran tamaño y con la constante presencia de la gente, han sido extraídos del medio para ser utilizados con fines ornamentales o simplemente cortados por su tamaño, en cambio en los sitios donde el acceso de la gente es casual, los individuos de estas especies sobreviven.

En el trabajo realizado por Carreño-Rocabado (2006) se presenta un situación similar con las especies *Alsophila firma* y *Marattia laxa*, ya que la autora reporta que no se encontraron al interior de los cafetales que ella analizó, sin embargo, no ocurre lo mismo con *Cyathea divergens*, la cual sí estuvo presente en los cafetales estudiados. El caso de *Psilotum complanatum*, es una especie sensible ya que se registró únicamente en los sitios que no están sometidos a ningún manejo, además, al ser una epífita asociada a los troncos de *Alsophila firma* (Monge, 2010; Gómez-Díaz, 2010), depende en gran medida de la presencia de su hospedero.

8.4.1 Especies generalistas

Las nueve especies consideradas como generalistas en este estudio son reportadas en otros trabajos del centro de Veracruz como *taxa* frecuentes tanto en bosque primario como en vegetación secundaria (Carreño-Rocabado, 2006; Viccon-Esquivel, 2009; Gómez-Díaz, 2010). Las especies consideradas en este rubro se encontraron en por lo menos cuatro sitios de muestreo. De estos *taxa* únicamente *Phlebodium pseudoaureum* y *Polypodium collinsii*, se encontraron en todos los sitios.

En un estudio realizado por Hietz y Briones (1998), se demuestra que las especies epífitas de algunos helechos considerados aquí como generalistas, presentan adaptaciones como la

textura coriácea de las hojas, la succulencia del rizoma y la presencia de escamas que los hacen resistentes a la desecación. Con esta explicación se entiende porque estas especies pueden sobrevivir sin mayores problemas en todos los sitios muestreados.

Las especies generalistas terrestres también presentan adaptaciones a la desecación. Según el trabajo de Kessler y Siorak (2007), los helechos terrestres tienen una alta variedad de formas adaptativas a las condiciones de desecación entre poikilohidria y xerimorfismo, lo que indica que pueden resistir a las condiciones de perturbación extrema donde la cantidad de humedad es mínima y la exposición a la luz es mayor.

La especie terrestre *Lophosoria quadripinnata* fue considerada para este estudio como una especie generalista debido al número elevado de registros que presentó, además de estar distribuida en cinco de los seis sitios de muestreo, únicamente no estuvo presente en el bosque primario. Curiosamente la abundancia con la que se encuentra en la zona no se repite en otros sitios de acuerdo a estudios previos realizados en diferentes puntos del centro de Veracruz (Carreño-Rocabado 2006; Viccon-Esquivel, 2009; Flores-Méndez, 2009; Gómez-Díaz, 2010; Hernández-Rojas, 2010). Pudo observarse en el trabajo de campo que *L. quadripinnata* sirve como nodriza para el establecimiento de otras especies de árboles primarios, ya que bajo la cobertura de esta crecían plántulas de *Quercus* sp., *Clethra mexicana* y *Meliosma alba*. Según estudios realizados con especies de comportamiento similar a *Lophosoria* (*Dennstaedtia punctilobula*, *Thelypteris noveboracensis*), estas inhiben el crecimiento de especies arbóreas nativas (Hill y Silander 2001; de la Cretaz y Kelty, 2002). Sin embargo, hace falta realizar estudios que profundicen en ese sentido.

8.4.2 Especies de zonas clasificadas por su estratificación boscosa

Como era de esperarse, son más las especies que se desarrollan en sitios con una mayor cantidad de humedad y sombra. Se demuestra que la mayoría de los helechos ocurren en zonas que mantienen los estratos arbóreo, arbustivo y herbáceo bien definidos.

De los géneros con mayor representatividad en cuanto a número de especies totales de este estudio (*Polypodium*, *Asplenium* y *Thelypteris*). Se destaca la presencia del género *Asplenium* con una clara tendencia a habitar en los sitios que guardan una estructura parecida al bosque, dicha situación coincide con un estudio realizado en el estado de México, donde encontraron que *Asplenium monanthes* fue una especie abundante en los bosques sin perturbación, asociado a condiciones de mucha humedad, poca luz y pH adecuado para el establecimiento y reproducción de los gametofitos hasta formar el esporofito (Rodríguez-Romero, 2004). Dicha situación podría explicar en parte el comportamiento de esa especie, sin embargo hacen falta mayores estudios con otros *taxa* para profundizar en ese sentido.

El comportamiento de las especies del género *Thelypteris* en la zona demuestra la afinidad de sus especies por sobrevivir en sitios que se encuentran en un estado de perturbación marcado, ya que las zonas donde se encontraron con mayor frecuencia fueron los sitios sin la cobertura arbórea bien definida como lo son el acahual joven, pastizal y plantación de pino, únicamente *Thelypteris concinna* fue registrado en el cafetal bajo sombra.

El género *Polypodium* se comportó con características más generalistas, ya que puede tener especies tanto de sitios sombreados como de sitios expuestos. Un género que no fue tan abundante por su reducido número de registros pero que mostró preferencia a habitar en las zonas sombreadas fue *Phanerophlebia*, ya que ninguna de sus especies fue encontrada en sitios abiertos, por el contrario, sólo fue registrada del bosque primario y el acahual maduro; al respecto, Hernández-Rojas (2010) también registró la especie *Phanerophlebia nobilis* asociada a los bosques conservados con diferentes dominancias arbóreas, solo que con una abundancia alta.

De las especies que se encontraron siempre en sitios expuestos, destaca *Polystichum distans* que se encontró dominando la plantación de pino, lo mismo que *Lycopodium clavatum* y *Woodwardia semicordata*. Las especies del género *Pteridium* conocidas por ser de las plantas invasoras más exitosas del mundo por presentar una red de rizomas subterráneos que se ramifican indefinidamente, efectiva actividad química que le sirve de defensa y un

alto potencial reproductivo (Ramírez-Trejo *et al.*, 2007). Como era de suponerse, las especies de dicho género mostraron una clara presencia únicamente en zonas expuestas, principalmente en la plantación de pino y en acahual joven, en el pastizal se encontraron en menor medida debido al disturbio antropogénico y la presencia del ganado que impide el avance hacia otras áreas del potrero.

8.4.3 Especies de zonas clasificadas por su manejo antrópico

En general los helechos demuestran sensibilidad a perturbaciones en las condiciones del hábitat (cambios en la humedad ambiental, exposición al sol y estratificación arbórea) producto del manejo antrópico. Se puede asegurar debido a que únicamente seis presentaron preferencia a habitar en dichos lugares, de las cuales todas son terrestres. Se destaca la presencia de tres especies del género *Thelypteris*, lo que indica que estas son resistentes a las constantes presiones antropogénicas determinadas por el deshierbe constante y la ganadería. Otra especie común en estos sitios es *Pteridium arachnoideum* cuya situación ya fue discutida.

Se destaca la frecuencia con que fueron encontradas las especies *Lycopodium clavatum* y *L. thyoides* en los sitios sometidos al manejo principalmente en la plantación de pino. Caso contrario sucede con la otra especie de Lycopodiaceae (*Huperzia taxifolia*) que es considerada en este estudio como especie sensible, ya que su presencia se restringe a las zona sombreadas y alejadas de las actividades humanas.

A la luz de los resultados obtenidos, se puede observar que la mayoría de las especies consideradas para este análisis son sensibles a la perturbación constante. Aún en los casos de *taxa* que sobreviven a sitios abiertos, no se encontraron en los sitios sometidos al manejo. Esta situación no significa que dichas especies no sean capaces de sobrevivir en estos lugares, lo que sucede es que debido al manejo constante los terrenos son deshierbados y muchas especies son eliminadas.

8.5 Importancia de los sistemas antropizados para la conservación de las especies

En la actualidad, los ecosistemas originales se encuentran sometidos a una fragmentación que es producto de las actividades productivas, principalmente el cambio en el uso del suelo para terrenos ganaderos y agrícolas (Challenger, 1998; Challenger y Dirzo, 2009). Estas modificaciones al paisaje han provocado entre otras cosas la erosión de la biodiversidad al reducir los hábitats necesarios para el mantenimiento de una gran variedad de especies tanto de flora como de fauna (Challenger y Dirzo, 2009). Sin embargo, no todas las actividades antrópicas impactan a las especies con la misma intensidad, ya que existen sistemas que son importantes reservorios de la biodiversidad como por ejemplo los cafetales bajo sombra y algunos tipos de vegetación secundaria (Haro-Carrión *et al.*, 2009; Hietz, 2005; Hietz-Seifert *et al.* 1996; Köster *et al.*, 2009; López-Gómez y Williams-Linera, 2006; Mehlreter, 2008 y Werner *et al.* 2005).

De acuerdo a lo anterior, en este estudio se encontró que la vegetación secundaria mantiene una buena representación de la flora original, tal como lo mencionan otros autores (Williams-Linera *et al.*, 1998; Romero *et al.*, 2000). Se encontró que los pteridobiontes que mantiene el acahual joven, de acuerdo al NMDS y al dendrograma, se están compartiendo en 50% de su similitud con los sitios que conservan la estructura del bosque y la otra mitad con los sitios completamente transformados, lo que evidencia la mezcla de *taxa* que contiene este ambiente. Además, en los acahuales maduros se observó una mayor riqueza de especies primarias que las presentes en el acahual joven, lo que demuestra que poco a poco se establecen las especies originales, aunque esto dependerá del tamaño del fragmento y su aislamiento con respecto al bosque original (Köster *et al.*, 2009).

Los acahuales fueron, después del bosque mesófilo primario, los sitios con mayor riqueza de especies. La cantidad de *taxa* encontrados en estos sitios de vegetación secundaria, pone de manifiesto la importancia de dichos ambientes para la conservación de la biodiversidad, ya que además de las especies secundarias arraigadas sobre los sitios sometidos a las nuevas condiciones ambientales, también se observa que poco a poco se establecen las especies típicas de la vegetación original.

Un agroecosistema valorado por su papel en la conservación de especies es el cafetal bajo sombra, el cual a pesar de que es un sitio sometido a deshierbes periódicos, mantiene una riqueza de especies cercana en número al acahual joven y superior al pastizal y la plantación de pino. La estructura de los árboles maduros utilizados para la sombra del café, permite que las condiciones de sombra y humedad sean propicias para el establecimiento de muchos helechos tanto epífitos como terrestres, aunque en la mayoría de los primeros corresponden a especies xerotolerantes como algunas especies del género *Polypodium* (Hietz y Briones, 1998). Dicha situación confirma que estos agrosistemas son importantes reservorios de la biota local, tanto de especies leñosas (López-Gómez y Williams-Linera, 2006) como de helechos, orquídeas y plantas epífitas en general (Williams-Linera *et al.*, 1995; Espejo-Serna *et al.*, 2005; Hietz, 2005; Mehlreter, 2008; Köster *et al.*, 2009).

Sin embargo y a pesar de representar un reservorio importante de especies -si se compara con otros agrosistemas- la riqueza específica del cafetal con respecto a la vegetación original es menor. Por cuanto a epífitas, Krömer *et al.* (en prensa) encontraron que un cafetal bajo sombra en Coatepec sólo mantiene entre 40 y 50% del total de las especies que se encuentran en fragmentos de bosque primario cercanos. Por lo tanto, este ecosistema solo puede mantener una diversidad limitada y ser un refugio para especies que cuentan con adaptaciones morfo- y ecofisiológicas para vivir con una mayor radiación solar y con una humedad ambiental reducida. Sin embargo, muchas otras especies con requerimientos de alta humedad y más específicos de microhábitat, se ven afectadas y desaparecen con la transformación rápida del bosque mesófilo.

En este estudio, en el cafetal se reportó una pérdida de especies con respecto a las presentes en el bosque primario de 46 %, sin embargo, de las especies que aún mantiene, el 76% son compartidas con el ecosistema original. Un hecho que vale la pena destacar es que de acuerdo a las pruebas realizadas, el cafetal mantiene una alta similitud de especies con el bosque primario, aunque este agrosistema no comparte zonas adyacentes con el bosque ya que se encuentra en el sitio más alejado del mismo. Con esto se confirma que a pesar de que las esporas de helechos viajan por grandes distancias, solo necesitan encontrar las

condiciones adecuadas para su establecimiento y el cafetal es el agrosistema que en este estudio mantiene dichas condiciones que permiten la presencia de helechos principalmente los xerotolerantes, que viajan desde el bosque al cafetal.

Aún cuando hay una pérdida considerable de especies en el proceso de transformación del ambiente original al agrosistema, el cafetal resulta ser un buen reservorio para la conservación de helechos y licopodios. Las preferencias de hábitat de las especies asociadas a sitios conservados y que se registraron en el cafetal, está indicando que el mantenimiento de humedad y sombra del sitio, producto del manejo del mismo, es importante para el establecimiento de las especies.

El agrosistema del pastizal a pesar de que mantiene muy pocos árboles remanentes, estos son importantes para la conservación de algunos *taxa*. Un solo individuo de *Quercus* sp., *Clethra mexicana* o *Liquidambar macrophylla* (que se mantienen en los potreros de la zona), es capaz de mantener varias especies de helechos, ya sea como hospedero de epífitas o como sombra para algunas terrestres. Tal es el caso de *Botrychium decompositum* y *Woodwardia martinezii*, los cuales únicamente se encontraron bajo la sombra de los árboles contenidos en el pastizal y en ningún otro sitio donde se establecieron las parcelas de muestreo.

Es claro que un árbol aislado en un potrero no puede mantener la misma diversidad de especies que un conjunto de árboles al interior del bosque, debido a que se reduce al mínimo la unidad del hábitat para ciertas especies, además de que el árbol expuesto recibe una mayor radiación y ocurre un aumento en la evaporación, dichas condiciones cambian radicalmente el microclima y afectan directamente a las plantas epífitas (Williams-Linera *et al.*, 1995; Hietz-Seifert *et al.* 1996; Flores-Palacios y García-Franco, 2004; Werner *et al.* 2005). No obstante, es importante la presencia de los árboles, ya que además de brindar sombra y en ocasiones alimento al ganado, contribuyen con el mantenimiento de la biota local (Guevara *et al.*, 2005). Los árboles remanentes contribuyen a la conservación de la biodiversidad, lo cual se demuestra al comparar que las especies registradas bajo la sombra

de un solo árbol en el pastizal, son similares en número con respecto al total de especies reportadas en la plantación de pinos.

La historia del pinar indica que el sitio sufrió una transformación completa; se estableció primero un pastizal que después de 15 años fue abandonado, luego deshierbado y finalmente establecida la plantación en un sitio ajeno a las condiciones ambientales propias. En dicho sitio se encontraron únicamente especies generalistas o asociadas a condiciones de perturbación, debido a que los contantes claros en el dosel, propios del manejo silvícola de la plantación, permiten una filtración de la energía solar que permea directamente hasta el suelo al no haber un estrato medio que lo impida, lo que ocasiona una pérdida de humedad mayor que en los otros ambientes estudiados. Además solo se registraron dos especies de helechos epífitos debido a que los pinos son inadecuados hospederos, ya que morfológicamente la especie presente en la plantación (*Pinus patula*) carece de ramas gruesas que sirvan de sostén a las epifitas, además de que las cortezas de los pinos liberan una menor cantidad de agua por lo que restringe la presencia de epifitas (Castro-Hernández, *et al.*, 1999).

9. CONCLUSIONES

- Los cambios totales en la estructura del bosque mesófilo de montaña, afectan a la riqueza de helechos. Se comprobó que a medida que el ecosistema se va transformando por las actividades humanas, la presencia de especies se ve disminuida. Sin embargo y a pesar de esta condición, la zona aún conserva una importante presencia de especies de pteridobiontes.
- Las especies de helechos epífitos se ven notablemente afectadas por la falta de hospederos y cambios en el microclima producto de la influencia antrópica, por tal razón, en este estudio se tuvo una mayor representatividad de helechos terrestres.
- Los helechos por sus características adaptativas y por tener una buena representación en cuanto a número de especies en la flora local, resultan ser un grupo importante para explicar algunos factores de la dinámica de las comunidades. Por lo tanto, son excelentes indicadores de la calidad de los ecosistemas, debido a que sus especies responden de formas diferentes a los cambios ambientales provocados por los impactos antrópicos.
- Si bien es cierto que el bosque primario mantiene una mayor diversidad de helechos, los sistemas antropizados también juegan un papel importante en la conservación de la biota local. Como ejemplo de ello, los acahuales representan una mezcla de especies que van desde las que son típicas del bosque original y las relacionadas con ambientes completamente transformados.
- El cafetal bajo sombra por contener una estructura en la vegetación parecida a la que guarda el bosque primario y a pesar de estar sometido al disturbio constante ocasionado por el manejo del hombre, mantiene las condiciones para la presencia de especies que son típicas del bosque mesófilo original.
- Es importante la presencia de árboles remanentes en los potreros, ya que además de brindar sombra y refugio al ganado, mantiene una buena representación de especies de helechos epífitos y brinda condiciones microclimáticas mínimas para el asentamiento de especies terrestres en la base de sus troncos.

- Es difícil agrupar las características bióticas y abióticas que describan el término “bosque mesófilo de montaña”. Como se corroboró, existe mucha variación en la diversidad florística y climática de este tipo de vegetación. Por esta razón, hacen falta más estudios que demuestren las relaciones que existen entre la composición de especies y las variables ambientales como la temperatura y humedad, ya que estos factores son determinantes para la presencia o ausencia de especies o de grupos biológicos.

10. ANEXOS

1. Relación total de las especies registradas en el estudio según la clasificación de Mickel y Smith (2004). Se muestra el número de registros por sitio, y los valores de significancia de la Prueba *Fisher's exact* de acuerdo al grado de cobertura arbórea y al manejo antrópico.

	Hábito	BP	AM	AJ	CA	PA	PI	Frecuencia	<i>P Fisher</i>	
									Grado de cobertura	Manejo antrópico
ASPLENIACEAE										
<i>Asplenium abscissum</i> Willd.	T	4	0	0	2	0	0	6	0.012	<i>NS</i>
<i>Asplenium achilleifolium</i> (M. Martens & Galeotti) Liebm.*	T	8	3	0	0	0	0	11	< 0.001	< 0.001
<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	T y E	2	1	1	2	0	0	6	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Asplenium cuspidatum</i> Lam.	E	3	0	0	0	0	0	3	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Asplenium harpeodes</i> Kunze	E	3	0	0	0	0	0	3	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Asplenium miradorensis</i> Liebm.*	T	11	12	4	6	0	0	33	< 0.001	< 0.005
<i>Asplenium monanthes</i> L.	T	2	0	0	2	0	0	4	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Asplenium pumilum</i> Sw.	T	0	0	0	4	0	0	4	<i>NS</i>	<i>NS</i>
ATHYRIACEAE										
<i>Diplazium donnell-smithii</i> Christ *	T	3	10	2	2	0	0	17	0.001	< 0.004
<i>Diplazium drepanolobium</i> A.R. Sm.	T	3	0	1	0	0	0	4	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Diplazium striatum</i> (L.) C. Presl	T	0	0	0	2	0	0	2	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Diplazium ternatum</i> Liebm.	T	3	6	3	0	3	1	16	<i>NS</i>	<i>NS</i>
BLECHNACEAE										
<i>Blechnum appendiculatum</i> Willd.	T	6	0	5	9	1	2	23	0.043	<i>NS</i>

<i>Blechnum occidentale</i> L.	T	5	2	0	11	5	0	23	0.008	0.015
<i>Blechnum schiedeanaum</i> (Schltdl. ex C. Presl) Hieron.	T	0	8	4	0	4	5	21	<i>N S</i>	<i>N S</i>
<i>Blechnum wardiae</i> Mickel & Beitel	T	0	6	2	0	1	0	9	<i>N S</i>	<i>N S</i>
<i>Woodwardia martinezii</i> Maxon ex Weath.	T	0	0	0	0	1	0	1	<i>N S</i>	<i>N S</i>
<i>Woodwardia semicordata</i> Mickel & Beitel	T	0	0	0	0	2	3	5	0.027	0.026
CYATHEAEAE										
<i>Alsophila firma</i> (Baker) D.S. Conant *	T	5	9	2	0	0	0	16	< 0.005	< 0.001
<i>Cyathea divergens</i> var. <i>tuerckheimii</i> (Maxon) R.M. Tryon*	T	2	5	0	0	0	0	7	0.005	0.005
<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook.	T	1	0	0	0	0	0	1	<i>N S</i>	<i>N S</i>
DENNSTAEDTIACEAE										
<i>Dennstaedtia bipinnata</i> (Cav.) Maxon	T	3	0	0	3	0	0	6	<i>N S</i>	<i>N S</i>
<i>Hypolepis repens</i> (L.) C. Presl	T	0	2	6	0	0	5	13	0.005	<i>N S</i>
<i>Pteridium caudatum</i> (L.) Maxon	T	0	1	3	0	2	0	6	<i>N S</i>	<i>N S</i>
<i>Pteridium aquilinum</i> var. <i>feei</i> (W. Schaffn. ex Fée) Maxon	T	0	0	3	0	0	0	3	<i>N S</i>	<i>N S</i>
<i>Pteridium arachnoideum</i> (Kaulf.) Maxon	T	0	0	0	0	0	5	5	0.026	0.026
DRYOPTERIDACEAE										
<i>Arachniodes denticulata</i> (Sw.) Ching	T	0	5	5	0	1	0	11	<i>N S</i>	0.003
<i>Ctenitis equestris</i> (Kunze) Ching	T	0	2	0	0	0	0	2	<i>N S</i>	<i>N S</i>
<i>Ctenitis hemsleyana</i> (Baker) Copel.	T	5	3	3	0	0	0	11	<i>N S</i>	0.030
<i>Ctenitis melanosticta</i> (Kunze) Copel.	T	4	0	0	4	0	0	8	<i>N S</i>	<i>N S</i>
<i>Elaphoglossum</i> sp.	E	1	0	0	0	0	0	1	<i>N S</i>	<i>N S</i>
<i>Elaphoglossum vestitum</i> (Schltdl. & Cham.) T. Moore*	E	3	2	0	0	0	0	5	0.026	0.026
<i>Elaphoglossum erinaceum</i> (Fée) T. Moore	E	4	0	1	0	0	0	5	<i>N S</i>	0.026
<i>Elaphoglossum sartorii</i> (Liebm.) Mickel*	E	5	7	2	0	1	0	15	0.007	< 0.001
<i>Phanerophlebia gastonyi</i> Yatsk.*	T	3	2	0	0	0	0	5	0.026	0.026

<i>Phanerophlebia nobilis</i> (Schldl. & Cham.) C. Presl*	T	6	0	0	0	0	0	6	0.012	0.012
<i>Phanerophlebia remotispora</i> E. Fourn.	T	2	1	0	0	0	0	3	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Polystichum distans</i> E. Fourn.	T	0	0	4	0	2	3	9	0.001	<i>NS</i>
<i>Polystichum hartwegii</i> (Klotzsch) Hieron.	T	2	0	0	0	0	1	3	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Polystichum mickelii</i> A.R. Sm.*	T	0	6	0	0	0	0	6	0.012	0.012
<i>Tectaria heracleifolia</i> (Willd.) Underw.	T	2	0	0	1	0	0	3	<i>NS</i>	<i>NS</i>
GLEICHENIACEAE										
<i>Sticherus palmatus</i> (W. Schaffn. ex E. Fourn.) Copel.	T	0	0	2	0	1	1	4	<i>NS</i>	<i>NS</i>
HYMENOPHYLLACEAE										
<i>Trichomanes capillaceum</i> L.	E	2	0	0	0	0	0	2	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Trichomanes radicans</i> Sw.*	E	2	5	1	0	0	0	8	0.025	0.002
LOPHOSORIAACEAE										
<i>Lophosoria quadripinnata</i> (J.F. Gmel.) C. Chr.	T	0	10	8	7	9	10	44	0.010	0.030
LYCOPODIACEAE										
<i>Huperzia taxifolia</i> (Sw.) Trevis.*	T	5	4	0	3	0	0	12	< 0.008	0.043
<i>Lycopodium clavatum</i> L.	T	0	0	0	0	0	7	7	0.005	0.005
<i>Lycopodium thyoides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	T	0	0	0	0	0	2	2	<i>NS</i>	<i>NS</i>
MARATTIACEAE										
<i>Marattia laxa</i> Kunze*	T	2	6	0	0	0	0	8	0.002	0.002
OPHIGLOSSACEAE										
<i>Botrychium decompositum</i> M. Martens & Galeotti	T	0	0	0	0	2	0	2	<i>NS</i>	<i>NS</i>
POLYPODIACEAE										
<i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée *	E	5	3	2	0	0	0	10	0.035	< 0.004
<i>Campyloneurum xalapense</i> Fée *	E	7	2	0	0	0	0	9	0.001	0.001
<i>Pecluma sursumcurrens</i> (Copel.) M.G. Price	E	10	7	5	10	2	0	34	< 0.001	0.011
<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger	E	12	11	6	10	7	3	49	< 0.001	0.015
<i>Pleopeltis crassinervata</i> (Fée) T. Moore	E	9	12	11	9	10	0	51	0.014	< 0.006

<i>Pleopeltis fallax</i> (Schltdl. & Cham.) Mickel & Beitel	E	2	0	0	6	0	0	8	0.002	<i>NS</i>
<i>Polypodium collinsii</i> Maxon	E	7	8	6	5	7	2	35	0.094	0.049
<i>Polypodium conterminans</i> Liebm.	T y E	3	4	2	2	1	0	12	0.043	0.043
<i>Polypodium eatonii</i> Baker*	E	7	3	0	1	0	0	11	< 0.001	0.003
<i>Polypodium liebmannii</i> C. Chr.	E	0	0	5	0	0	0	5	0.026	0.026
<i>Polypodium plebeium</i> Schltdl. & Cham.	E	12	11	9	6	5	0	43	< 0.002	< 0.003
<i>Polypodium polypodioides</i> (L.) Watt	E	3	2	2	3	0	0	10	0.035	<i>NS</i>
<i>Polypodium rhodopleuron</i> Kunze	E	2	3	4	0	0	0	9	<i>NS</i>	0.001
<i>Polypodium villagranii</i> Copel.	E	1	0	0	1	0	0	2	0.246	<i>NS</i>
PSILOACEAE										
<i>Psilotum complanatum</i> Sw.	E	1	3	1	0	0	0	5	<i>NS</i>	0.026
PTERIDACEAE										
<i>Hemionitis palmata</i> L.	T	0	0	0	3	0	0	3	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Mildella intramarginalis</i> (Kaulf. ex Link) Trevis.	T	0	0	5	0	0	0	5	0.026	0.026
<i>Pteris orizabae</i> M. Martens & Galeotti*	T	11	7	4	0	0	0	22	< 0.003	< 0.002
<i>Pteris quadriaurita</i> Retz.	T	0	0	1	1	0	0	2	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Scoliosorus ensiformis</i> (Hook.) T. Moore	E	2	0	0	0	0	0	2	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.	E	3	0	0	2	0	0	5	0.026	<i>NS</i>
SELAGINELLACEAE										
<i>Selaginella</i> sp.	T	1	0	0	0	0	0	1	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Selaginella hoffmannii</i> Hieron.	T	1	2	0	0	0	0	3	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Selaginella galeottii</i> Spring*	T	9	2	0	0	0	0	11	< 0.001	< 0.001
<i>Selaginella martensii</i> Spring	T	5	2	2	7	5	0	21	0.041	<i>NS</i>
THELYPTERIDACEAE										
<i>Thelypteris linkiana</i> (C. Presl) R.M. Tryon	T	0	0	3	0	0	0	3	<i>NS</i>	<i>NS</i>
<i>Thelypteris concinna</i> (Willd.) Ching	T	0	0	0	9	0	0	9	0.001	0.001
<i>Thelypteris oligocarpa</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Ching	T	0	3	0	2	6	8	19	0.012	< 0.004

<i>Thelypteris pilosohispida</i> (Hook.) Alston	T	0	2	0	0	7	7	16	< 0.005	< 0.005
<i>Thelypteris</i> sp. 1	T	0	1	0	0	0	0	1	NS	NS
<i>Thelypteris</i> sp. 2	T	0	0	2	0	0	0	2	NS	NS

* Especies consideradas como sensibles a los cambios drásticos en el ecosistema de acuerdo al análisis realizado. NS datos estadísticamente no significativos.

2. Anexo Fotográfico



Panorámica de la zona de estudio



Vista parcial del bosque primario



Scoliosorus ensiformis es una especie epífita exclusiva del bosque primario



Vittaria graminifolia, especie registrada únicamente en el cafetal y el bosque primario



Abundancia de *Pteridium* sp. en la plantación de pino



**Dominancia de *Lophosoria quadripinnata* en las zonas limítrofes entre los sitios
sombreados y expuestos**



Vista de los límites entre el potrero con árboles remanentes y la plantación de pinos



La venta de especies extraídas del bosque es una actividad común en la zona

11. REFERENCIAS

Acebey A. y Krömer T. 2010. *Asplenium peruvianum*. En: A. Gómez-Pompa, T. Krömer & R. Castro-Cortés (coords.). Atlas de la flora de Veracruz: Un patrimonio natural en peligro. Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana. Pp. 399-400.

Alfonso M. R. A. y Murillo J. 2000. Pteridófitos de Colombia III. Los Pteridófitos de la Región de Araracuara (Amazonía Colombiana). *Biota Colombiana* 1(2):217–223.

Andrade J. S. y Nobel P. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* 29(3):261-270.

Barker M. G. y Pinard A. 2001. Forest canopy research: sampling problems, and some solutions. *Plant Ecology* 153:23–38.

Banaticla M. C. y Buot I. E. 2005. Altitudinal zonation of pteridophytes on Mt. Banahaw de Lucban, Luzon Island, Philippines. *Plant Ecology* 180:135–151.

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* 152:145–156.

Beukema H. y van Noordwijk M. 2004. Terrestrial pteridophytes as indicators of a forest-like environment in rubber production systems in the lowlands of Jambi, Sumatra. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 104:63-73.

Burgos H. M. 2009. Flora vascular con características potenciales para el aprovechamiento y conservación de los fragmentos de selva en el municipio de Atzalan, Veracruz. Instituto de Ecología A.C. Tesis de Maestría. Xalapa, México. 144 p.

Cardelús C. L., Colwell R. K. y Watkins J. E. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* 94:144–156.

Cárdenas G., Halme K. J. y Tuomisto H. 2007. Riqueza y Distribución Ecológica de Especies de Pteridofitas en la Zona del Río Yavarí-Mirín, Amazonía Peruana. *Biotropica* 39(5):637–646.

Carreño-Rocabado I. 2006. Evaluación de los cafetales bajo sombra y fragmentos de bosque adyacentes como hábitats para conservar la diversidad de los helechos en el estado de Veracruz, México. Instituto de Ecología. Tesis de Maestría. Xalapa. Veracruz. 120 p.

Cascante-Marin A., Wolf J. H., Oostermeijer J. G., den Nijs J.C., Sanahuja O. y Duran-Apuy A. 2006. Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology* 7:520-532.

Castillo-Campos G. y Laborde J. 2004. La vegetación. En: Guevara S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos G. (eds). Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Veracruz. 288 p.

Castro-Hernández J. C., Wolf J. H., García-Franco J. y González-Espinosa, M. 1999. The influence of humidity, nutrients and light on the establishment of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the highlands of Chiapas, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 47:763-773.

Challenger A. 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México: pasado, presente y futuro. CONABIO-UNAM. México. 847 p.

Challenger A. 2003. Conceptos generales acerca de los ecosistemas templados de montaña de México y su estado de conservación. En: Sánchez O., Vega E., Peters E. y Monroy-Vilchis O. (eds). Conservación de ecosistemas templados de montaña en México. INE-SEMARNAT. México. 315 p.

Challenger A. y Soberón J. 2008. Los ecosistemas terrestres de México. En: Capital Natural de México Vol. 1: conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio. México. Pp. 87-108.

Challenger A. y Dirzo R. 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México. Pp. 37-73.

Chao A., Chazdon R. L., Colwell R. K. y Shen T. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8:148–159.

Colwell R. K., Mao C. X. y Chang J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.

Colwell R.K. 2006. EstimateS 8.0 *User's Guide*. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. Fecha de consulta julio de 2006.

Comisión Nacional Forestal (Conafor). 2000. Cartografía de uso del suelo y vegetación. 1:250 000.

CONABIO. 2010. El Bosque Mesófilo de Montaña en México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F. 197 p.

Cortés-Flores I. 2009. Las bromeliáceas en relictos de vegetación en la propuesta para el establecimiento de una reserva de la biosfera cuencas de los ríos Nautla, Misantla y Colipa, Veracruz. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. Tesis de Licenciatura. 152 p.

de la Cretaz A. y Kelty M. 2002. Development of tree regeneration in fern-dominated forest understories after reduction of deer browsing. *Restoration Ecology* 10(2):416–426.

Durán-Espinoza C. M. 1992. La vegetación de la barranca de Las Minas, Veracruz, México. Universidad Veracruzana. Facultad de Biología. Xalapa. Veracruz. Tesis de Licenciatura. 61 p.

Duque A. J., Duivenvoorden J. F., Cavelier J, Sánchez M., Polanía C. y Leon A. 2005. Ferns and Melastomataceae as indicators of vascular plant composition in rain forests of Colombian Amazonia. *Plant Ecology* 178:1–13.

Espejo Serna A., López-Ferrari A. R., Jiménez-Machorro R. y Sánchez-Saldaña L. 2005. Las orquídeas de los cafetales en México: una opción para el uso sostenible de ecosistemas tropicales. *Revista de Biología Tropical* 53(1-2):73-84.

Flores-Mendez H. 2009. Epífitas vasculares del bosque mesófilo de montaña de la comunidad La Quinta Zongolica Ver. Facultad de Ciencias Biológicas y agropecuarias. Córdoba. Universidad Veracruzana. Tesis de licenciatura. 135 p.

Flores-Palacios A. 2003. El efecto de la fragmentación del bosque mesófilo en la comunidad de plantas epífitas vasculares. Instituto de Ecología A. C. Tesis Doctoral Xalapa. México. 157 p.

Flores-Palacios A. y García-Franco J. G. 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana* 22(2):181-191.

Flores-Palacios A. y García-Franco J. G. 2004. Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphyte communities. *Plant Ecology* 173:259–269.

Gehrig-Downie C, Marquardt J, Obregón A., Bendix J y Gradstein R. En prensa. Diversity and vertical distribution of filmy ferns as a tool for identifying the novel forest type “tropical lowland cloud forest”. *Ecotopica*.

Gentry A. H. y Dodson C. H. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74:205-233.

Godínez I. O. y López M. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva, mediana subperenifolia. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica* 73(2):283-314.

Gómez-Díaz J. A. 2010. Comparación florística de epífitas vasculares entre un bosque mesófilo de montaña y un acahual en el municipio de Tlalnelhuayocan, Ver. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. Tesis de Licenciatura. 117 p.

Gómez-Pompa A. 1966. Estudios botánicos en la región de Misantla, Veracruz. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, A.C. Mexico, D. F. 173 p.

Gómez-Pompa A. 1978. Ecología de la vegetación del Estado de Veracruz. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos A. C. Editorial Continental. 91 p.

Google earth. 2007. Imagen consultada en diciembre del 2010. Disponible en: <http://earth.google.es/>

Gradstein S.R., Nadkarni N. M., Krömer T., Holz I. y Nöske N. 2003. A protocol for rapid a representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forest. *Selbyana* 24:105-111.

Guevara S., Laborde J. y Sánchez R. G. 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia* 30 (10): 595-601.

Gutiérrez Báez C. 1994. Plantas útiles de Yecuatla, Veracruz. *La Ciencia y el Hombre* 16:59-75.

Halffter G. y Moreno C. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. En Halffter, G., Soberón J., Koleff, P. y A. Melic (eds.). *Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades $\alpha\beta\gamma$, alfa, beta y gamma.* m3m- Monografías 3er Milenio. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS y CONACYT, Zaragoza. Pp. 5-18.

Haro-Carrión X., Lozada T., Navarrete H. y de Koning C. H. J. 2009. Conservation of vascular epiphyte diversity in shade cacao plantations in the Chocó Región of Ecuador. *Bitropica* 41(4):520–529.

Hernández-Rojas A. C. 2010. Diversidad de helechos en bosques mesófilos con diferente dominancia arbórea en el centro de Veracruz, México. Instituto de Ecología. Tesis de Maestría. Xalapa. Veracruz. 84 p.

Hill, J. D. y Silander Jr. J. A. 2001. Distribution and Dynamics of Two Ferns: *Dennstaedtia punctilobula* (Dennstaedtiaceae) and *Thelypteris noveboracensis* (Thelypteridaceae) in a Northeast Mixed Hardwoods-Hemlock Forest. *American Journal of Botany* 88:894-902.

Hietz P. 2005. Conservation of vascular epiphyte diversity in mexican coffee plantations. *Conservation Biology* 19(2):391–399.

Hietz. P. 2010. Ecology an ecophysiology of epiphytes in tropical montane cloud forest. En. Bruijnzeel L.A., Scatena F.N. y Hamilton L. S. (Eds.) *Tropical montane cloud forest.* Crambridge University Press. UK. 740 p.

Hietz, P. y Hietz-Seifert U. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a 17 cloud forest in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6: 719-728.

Hietz P. y Briones O. 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia* 114:305-316.

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.

Hietz-Seifert U., Hietz P. y Guevara S. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, México. *Biological Conservation* 75:103-111.

Ibarra-Manrínquez, G., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R. y Nuñez-Farfan J. 1997. La vegetación. En: González-Soriano, E., Dirzo R. y Vogt R. (eds). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México. 1° Ed. 647 p.

Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). 2000a. Datos vectoriales. Escala 1:50 000.

Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). 2000b. Conjunto de datos vectoriales de la serie topográfica y de recursos naturales escala. 1:1 000 000.

Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). 1987a. Carta estatal de regionalización fisiográfica. 1:1 000,000.

Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). 1987b. Carta estatal de climas. 1:1 000,000.

Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). 2005. Principales resultados por localidad 2005. <http://www.inegi.org.mx/inegi/default.aspx?s=est&c=10215>. Consultado en septiembre de 2009.

Jiménez-Valverde A. y Hortal J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológico. *Revista Ibérica de Aracnología* 8:151-161.

Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in a West African rainforest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59:1-29.

Johnson G. N., Rumsey F. J., Headley A. D. y Sheffield E. 2000. Adaptations to extreme low light in the fern *Trichomanes speciosum*. *New Phytologist* 148:423-431.

Kessler M. y Bach K. 1999. Using indicator groups for vegetation classification in species-rich Neotropical forests. *Phytocoenologia* 29:485-502.

Kessler, M. 2001a. Pteridophyte species richness in Andean forest in Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 10:1473-1495.

Kessler M. 2001b. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* 10:1897-1921.

Kessler M., Parris B. S. y Kessler E. 2001. A comparison of the tropical montane pteridophyte floras of mount Kinabalu, Borneo, and Parque Nacional Carrasco, Bolivia. *Journal of Biogeography* 28:611-622.

Kessler M. y Siorak Y. 2007. Desiccation and rehydration experiments on leaves of 43 pteridophyte species. *American Fern Journal* 97(4):175–185.

Kluge J., Kessler M. y Dunn R. 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography* 15:358–371.

Köster N., Friedrich K., Nieder J. y Barthlott W. 2009. Conservation of epiphyte diversity in an andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology* 23(4):911–919.

Krömer T., Kessler M., Gradstein S. R. y Acebey A. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32:1799–1809.

Krömer T. y Kessler M. 2006. Filmy ferns (Hymenophyllaceae) as high-canopy epiphytes. *Ecotropica* 12:57–63.

Krömer T., Kessler M. y Gradstein S. R. 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.

Krömer T., Acebey A. y Smith A. R. 2007b. *Thelypteris tuxtlenensis* (Thelypteridaceae), a new species in subgenus *Goniopteris* from Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *American Fern Journal* 97:136-139.

Krömer T., Gradstein S. R. y Acebey A. 2007c. Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 42(1):23-33.

Krömer, T., Viccon Esquivel, J. y Gómez Díaz J. A. En prensa. Efectos antrópicos sobre la diversidad de epífitas vasculares y orquídeas en el centro de Veracruz. En: Asociación para la Conservación de Orquídeas Silvestres (eds.). *Orquídeas de Veracruz*. Gobierno del Estado de Veracruz.

Larson H. 1992. Teoría de probabilidades e inferencia estadística. Limusa. México. 267 p.

Lascurain M., Angeles-Alvarez G., Ortega E. F., Ordoñez V. R., Ambrosio M. y Avendaño S. 2007. Características anatómicas y propiedades mecánicas de la madera de *Oecopetalum mexicanum* Greenm. & C.H. Thomps. (Icacinaceae) de la sierra de Misantla, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 13(2):83-95.

Leyequien E. y Toledo V. M. 2009. Floras y aves de cafetales: ensambles de biodiversidad en paisajes humanizados. *Biodiversitas* 83:7-10.

Llorente-Bousquets, J. y Ocegueda S. 2008. Estado del conocimiento de la biota. En *Capital Natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio. México. Pp. 283-322.

López-Gómez A. M. y Williams-Linera G. 2006. Evaluación de métodos no paramétricos para la estimación de riqueza de especies de plantas leñosas en cafetales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78:7-15.

Mehlreter K. 2008. Helechos. En: Manson R., Hernández-Ortiz V., Gallina S. y Mehlreter K. (eds). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto de Ecología A. C., Instituto Nacional de Ecología. México. 348 p.

Mickel J. 1979. *Ferns*. The Ridge Press. New York. USA. 256 p.

Mickel J. y Beitel J. 1988. *Pteridophyte Flora of Oaxaca, Mexico*. The New York Botanical Garden. New York. USA. 568 p.

Mickel J. y Smith A. 2004. *The Pteridophytes of Mexico*. *Memoirs of The New York Botanical Garden*. Nueva York. USA. 1054 p.

Monge G. L. 2010. Especificidad de helechos epífitos sobre diferentes hospederos. Instituto de Ecología. Tesis de Maestría. Xalapa, Veracruz. 80 p.

Moorhead L. G., Philpott S. M. y Bichier P. 2010. Epiphyte biodiversity in the coffee agricultural matrix: canopy stratification and distance from forest fragments. *Conservation Biology* 24(3):737–746.

Moran R. y Riba R. (eds.). 1995. *Flora Mesoamericana*. Volumen 1: “Psilotaceae a Salviniaceae”. Universidad Nacional Autónoma de México-Missouri Botanical Garden-The Natural History Museum (London). México. 470 p.

Moran R. 2004. *An Natural history of ferns*. Timber Press. Portland. 301 p.

Moran R. 2008. Diversity, biogeography, and floristics. En: Ranker T. y Haufler C. (eds). *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge Press. U.K. Pp. 367-394.

Moreno N. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *M&T–Manuales y Tesis SEA*, vol. 1. CYTED. ORCYD-UNESCO. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza. España. 83 p.

Mostacedo B. y Friedericksen T. S. 2000. *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. BOLFOR. Bolivia. 87 p.

Nieder J., Engwald S., Klawun M. y Barthlott W. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland Amazonian Rain Forest (Surumoni Crane Plot) of Southern Venezuela. *Biotropica* 32(3):385–396.

Nieder J. y Zotz G. 1998. Methods of analyzing the structure and dynamics of vascular epiphyte communities. *Ecotropica* 4:33-39.

Paciencia M. L. B. y Prado J. 2005. Effects of forest fragmentation on pteridophyte diversity in a tropical rain forest in Brazil. *Plant Ecology* 180:87–104.

Palacio-Prieto J. L., Bocco G., Velásquez A., Mas J., Takaki-Takaki F., Victoria A., Luna-González L., Gómez-Rodríguez G., López-García J., Palma M. J., Trejo-Vázquez I. Peralta H. A., Prado-Molina J., Rodríguez-Aguilar A., Mayorga-Saucedo R. y González M. F. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. *Boletín del Instituto de Geografía* 43:183-203.

Palacios-Ríos M. 1992. Las pteridofitas del Estado de Veracruz. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de Maestría. México. 364 p.

Perry D. R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10:155-157.

Ponce M., Mehlreter K. y De la Sota R. 2002. Análisis biogeográfico de la diversidad pteridofítica en Argentina y Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:703-717.

Ponce-Vargas A., Luna-Vega I., Alcántara-Ayala O. y Ruiz-Jiménez C. 2006. Florística del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande, Lolotla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77:177-190.

Pryer K. M., Schuettpelz E., Wolf P. G., Schneider H., Smith A. R. y Cranfill R. 2004. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany* 91:1582-1598.

Ramírez-Trejo M., Pérez-García B. y Orozco A. 2007. Helechos invasores y sucesión secundaria post-fuego. *Ciencias* 85:19:25.

Rodríguez-Romero M. L. 2004. Estudio de pteridofitas como indicadoras de deterioro ambiental en el bosque de San Jerónimo Amanalco, Texcoco, Edo. De México. Universidad Autonoma Metropolitana. Tesis de Maestría. México. 116 p.

Rodríguez-Romero M. L., Pacheco L. y Zavala H. J. 2008. Pteridofitas indicadoras de alteración ambiental en el bosque templado de San Jerónimo Amanalco, Texcoco, México. *Revista de Biología Tropical* 56(2):641-656.

Romero-Romero M., Castillo S., Meave J. y van der Wal H. 2000. Análisis florístico de la vegetación secundaria derivada de selva húmeda de montaña de Santa Cruz Tepetotutla, (Oaxaca), México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 67:89-106.

Rojas-Alvarado A. F. 2003. New taxa, records and redefined concepts in the Elaphoglossum sect. Elaphoglossum subsect. Pachyglossa (Lomariopsidaceae) from Mexico and Central America. Revista de Biología Tropical 51(1):1-32.

Ruíz-Barradas A., Tejeda-Martínez A., Miranda-Alonso S. y Flores-Zamudio R. H. 2010. Climatología. Pp. 65-84. En Benitez-Badillo y Welsh C. (Coords). Atlas del Patrimonio Natural, Histórico y Cultural de Veracruz. Tomo I Patrimonio Natural. Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y de la Revolución Mexicana. Xalapa, Veracruz. 280 p.

Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. LIMUSA. México. 432 p.

Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. Acta Botánica Mexicana 35:25-44.

Salovaara K. J., Cárdenas G. y Tuomisto H. 2004. Forest classification in an Amazonian rainforest landscape using pteridophytes as indicator species. Ecography 27:689-700.

Sánchez Colón S., Flores Martínez A., Cruz-Leyva I.A. y Velázquez A. 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. En Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio. México. Pp. 75-129.

Secretaría de Desarrollo Agropecuario Rural Pesca y Alimentación (SEDARPA). 2005. Anuario 2003, por municipios. Sector Agropecuario, Forestal y Pesquero de la Oficina Estatal de Información para el Desarrollo sustentable (OEDRUS). Gobierno del Estado de Veracruz.

SEMARNAT, 2011. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-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 de diciembre 2010.

Smith A. 1981. Flora of Chiapas. The California Academy of Sciences. USA. 370 p.

Smith A. R., Pryer K. M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H. y Wolf P. G. 2006. A classification for extant ferns. Taxon 55 (3):705-731.

Smith A. R., Pryer K. M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H. y Wolf P. G. 2008. Fern classification. En Ranker T. y Haufler C. (eds). Biology and evolution of ferns and lycophytes. Cambridge University Press. U.K. Pp. 367-394.

- Soria-Auza R. W. y Kessler M. 2007.** Estado del conocimiento y conservación de los helechos y plantas afines en Bolivia. *Ecología en Bolivia* 42(2):136-147.
- Soria-Auza R. W. y Kessler M. 2008.** The influence of sampling intensity on the perception of the spatial distribution of tropical diversity and endemism: a case study of ferns from Bolivia. *Diversity and Distributions* 14:123–130.
- Tejero-Diez D., Torres-Díaz A., Mickel J. T., Mehltreter K. y Krömer T. 2011.** Helechos y licopodios. En: Conabio (ed.): *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México. Pp. 97-115.
- ter Steege H. y Cornelissen J. H. C. 1989.** Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21(4):331-339.
- Torres-Cantú G. 2009.** Orquídeas (Epidendroideae y Vandoideae) presentes en los remanentes de vegetación original de la zona propuesta como Reserva de la Biosfera de las cuencas de los ríos Nautla, Misantla y Colipa. Veracruz. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. 382 p.
- Tuomisto H., Ruokolainen K., Poulsen D. A., Moran R. C., Quintana C., Cañas G. y Celi J. 2002.** Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuní National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica* 34(4):516–533.
- Vázquez-Torres M., Campos-Jiménez J. y Cruz-Pérez A. 2006.** Los helechos y plantas afines del bosque mesófilo de montaña de Banderilla, Veracruz, México. *Polibotánica* 22:63-79.
- Viccon-Esquivel J. 2009.** Riqueza y composición florística de las epífitas vasculares del Bosque Mesófilo de Montaña de las localidades de Atzalan y Zongolica, Veracruz. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. Tesis de licenciatura. 92 p.
- Villaseñor J. L. 2010.** El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico taxonómico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Universidad Nacional Autónoma de México. 40 p.
- Villaseñor J. L., Maeda P., Colin L. J. y Ortiz E. 2005.** Estimación de la riqueza de especies de Asteraceae mediante extrapolación a partir de datos de presencia-ausencia. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76:5-18.
- Watkins J. E., Cardelus C., Colwell R. y Moran R. 2006.** Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* 93(1):73–83.

Werner F., Homeier J. y Gradstein R. 2005. Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of Southern Ecuador. *Ecotropica* 11:21–40.

Williams-Linera G., Sosa V. y Platas T. 1995. The fate of epiphytic orchids after fragmentation of a Mexican cloud forest. *Selbyana* 16(1):36-40.

Williams-Linera G., Domínguez-Gastelú V. y García-Zurita M. E. 1998. Microenvironment and floristics of different edges a fragmented tropical rain forest. *Conservation biology* 12(5):1091-1102.

Williams-Linera G., Manson R. e Isunza V. E. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8(1):73-89.

Williams-Linera G., Palacios-Ríos M. y Hernández-Gómez R. 2005. Fern richness, tree species surrogacy, and fragment complementarity in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation* 14:119–133.

Wolf J. H. 2005. The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 212:376–393.

Zamora P. y Avendaño S. 1998. La vegetación del municipio de Yecuatla, Veracruz, México. *La Ciencia y El Hombre* 28:27-65.

Zotz G. 2007. Johansson revisited: the spatial structure of epiphyte assemblages. *Journal of Vegetation Science* 18:123-130.

Zotz G. y Bader M. Y. 2009. Epiphytic plants in a changing world-global: change effects on vascular and non-vascular epiphytes. En: Lüttge U., Burkhard W. B. y Francis D. (eds). *Progress in Botany* 70:147-170 p.