

AVANCES Y PERSPECTIVAS
EN LA INVESTIGACIÓN DE LOS
BOSQUES TROPICALES Y SUS ALREDEDORES:
LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS



Víctor Hugo Reynoso
Rosamond I. Coates
María de Lourdes Vázquez Cruz
(Editores)

**AVANCES Y PERSPECTIVAS
EN LA INVESTIGACIÓN DE LOS
BOSQUES TROPICALES Y SUS ALREDEDORES:
LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS**

**Editores
V́ctor Hugo Reynoso
Rosamond I. Coates
María de Lourdes V́zquez Cruz**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

México, 2017

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Enrique Luis Graue Wiechers

Rector

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

Víctor Manuel Sánchez Cordero y Dávila

Director

Atilano Contreras Ramos

Secretario Académico

Noemí Chávez Castañeda

Secretaria Técnica

Claudia Canela Galván

Secretaria Administrativa

Víctor Hugo Reynoso Rosales

Investigador, Instituto de Biología

Rosamond Ione Coates Lutes

Directora, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas

María de Lourdes Vázquez Cruz

Posgrado, Instituto de Biología

Primera edición: 14 de noviembre 2017

D.R. © (2017). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, C.P. 04510, Ciudad de México

Impreso y hecho en México

ISBN: 978-607-02-9882-0

“Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio sin la autorización escrita del titular de los derechos patrimoniales”

FORMA DE CITAR

Reynoso, V. H., Coates, R. I. y M. L. Vázquez Cruz (eds.). 2017. *Avances y Perspectivas en la Investigación de los Bosques Tropicales y sus Alrededores: la Región de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

CRÉDITOS

Diseño de la portada, Cristian Quinto Castillo y Julio César Montero Rojas

Fotografía, Álvaro Campos Villanueva

CAPÍTULO 26

¿QUÉ PUEDEN APORTAR LOS ACAHUALES Y LAS PLANTACIONES DE CÍTRICOS A LA CONSERVACIÓN DE LAS EPÍFITAS VASCULARES EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ?

Adam Pérez Peña¹ y Thorsten Krömer^{2,3}

1. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Veracruzana, A. P. 177, Peñuela, Amatlán de los Reyes, Veracruz, C. P. 94945, México.

2. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 94, San Andrés Tuxtla, Veracruz, C. P. 95701, México

3. Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana, interior de la ex-hacienda Lucas Martín, Privada de Araucarias s. n., Colonia Periodistas, Xalapa, Veracruz, C. P. 91019, México.

Correspondencia: tkromer@uv.mx

RESUMEN

Se abordó el estudio de la riqueza y de la composición florística de las epífitas vasculares a lo largo de un gradiente con disturbio antrópico en terrenos cercanos a la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, en el sureste de Veracruz, México. Se comparó la diversidad de epífitas en 21 parcelas de 20 x 20 m cada una, seis de ellas en selva alta perennifolia, siete en acahuales de 20 años y ocho en plantaciones de cítricos de 30-40 años. Registramos un total de 83 especies de epífitas vasculares pertenecientes a 14 familias y 50 géneros (13 familias, 40 géneros y 59 especies en selva alta perennifolia; 10 familias, 23 géneros y 42 especies en acahuales; y, 10 familias, 31 géneros y 51 especies en plantaciones de cítricos). Las orquídeas fueron las más afectadas por el disturbio antrópico, mostrando una disminución del 68% en acahuales y 19% en plantaciones de cítricos en comparación con la selva alta perennifolia adyacente. La

riqueza de aráceas, piperáceas y helechos fue similar en los tres tipos de vegetación analizados. Los resultados muestran que los acahuales y las plantaciones de cítricos son importantes para la conservación de parte de la diversidad epífita; sin embargo, no todos los taxa pueden sobrevivir en los tipos de vegetación perturbada. En particular, muchas especies de orquídeas desaparecen con la perturbación de la selva.

Palabras clave: Aráceas, bromeliáceas, orquídeas, selva alta perennifolia, vegetación con influencia antrópica

INTRODUCCIÓN

La gran diversidad de plantas epífitas es una de las características más relevantes de los bosques húmedos tropicales. Las epífitas vasculares, incluyendo orquídeas, aráceas, bromeliáceas y helechos, son un componente importante de la riqueza de especies de diversos ecosistemas (Gentry y Dodson, 1987; Zotz y Andrade, 2002; Krömer et al., 2005b), por su papel en los ciclos de agua y de nutrientes (Nadkarni, 1984; Coxson y Nadkarni, 1995) y en la dinámica de las comunidades que habitan (Hietz, 2010). Además, proporcionan fuentes de alimento y hábitat para otros organismos (Benzing, 1990). Lamentablemente, los bosques húmedos tropicales están desapareciendo rápidamente como resultado de la creciente presión humana para aprovechar sus recursos y la expansión de la agricultura y la ganadería (Laurance, 2006). Se conoce poco sobre el impacto de la deforestación en la diversidad de epífitas en bosques tropicales y existe una preocupante falta de datos sobre su papel ecológico en la vegetación

secundaria y cultivos diversos (e.g. Barthlott et al., 2001; Krömer y Gradstein, 2003; Espejo Serna et al., 2005; Hietz, 2005; Köster et al., 2009). Por esta razón, se planteó como objetivo del presente estudio comparar la diversidad de las epífitas vasculares de la selva alta perennifolia, con la de acahuales y plantaciones de cítricos para determinar el papel que juegan los hábitats con disturbio antrópico en la conservación de la diversidad de las epífitas vasculares.

LOGROS DE LA INVESTIGACIÓN

Además de la referencia de especies epífitas elaboradas para el área de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas y partes de la sierra de Santa Marta como parte de listados florísticos generales (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1997; Ramírez, 1999) y de algunos grupos o familias, como los helechos (Lira y Riba, 1981; Riba y Pérez-García, 1997) y las orquídeas epífitas (Carmona, 1996), los estudios ecológicos de las epífitas vasculares en la región de Los Tuxtlas se limitan principalmente al trabajo de Hietz-Seifert et al. (1996). Ellos compararon la diversidad de las epífitas en árboles remanentes aislados del bosque, un acahual de 28 años con árboles de *Cedrela* sp. y *Citrus* sp. plantados, y dos parcelas de bosque primario.

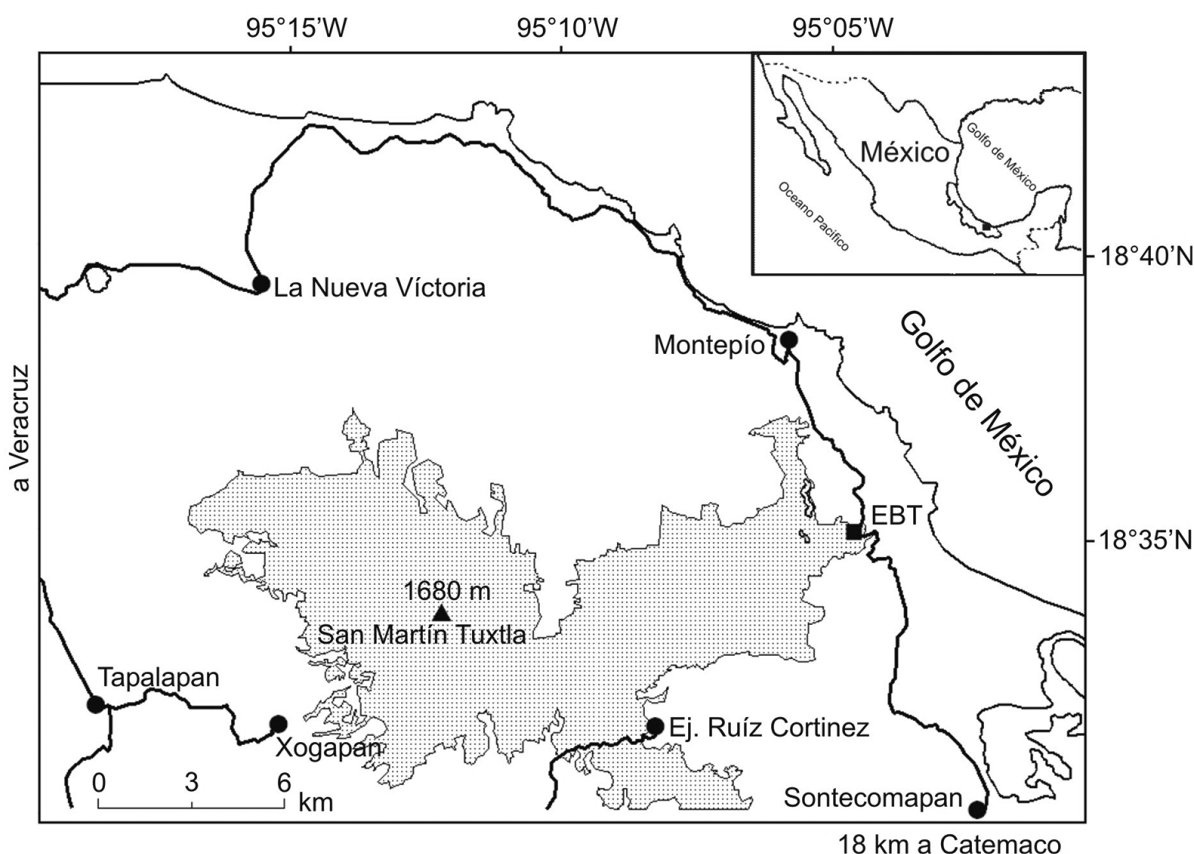
Para cubrir el escaso conocimiento sobre los efectos del disturbio en las comunidades de epífitas, se planteó el presente estudio elaborado como tesis de licenciatura (Pérez-Peña, 2007). La tesis fue realizada en el marco del proyecto posdoctoral de T. Krömer “Estudio de diversidad de grupos selectos de plantas a lo largo de gradientes de altitud y alteración antropogénica en la sierra de Los Tuxtlas, Veracruz” llevado a cabo entre abril del 2005 y marzo del 2007. En este proyecto se analizó cómo varían la diversidad y composición florística de las comunidades de plantas epífitas con la altitud y cuáles son los patrones de riqueza de especies a lo largo de tres transectos altitudinales entre 100-1680 m snm. Se muestrearon 56 parcelas de 400 m² en bosque tropical perennifolio en las faldas del volcán San Martín Tuxtla y 16 parcelas en las faldas del volcán Santa Marta (Krömer et al., 2013a). En total se registraron 204 especies epífitas correspondientes a 109 géneros, incluyendo a

Werauhia noctiflorens, una nueva especie para la ciencia (Krömer et al., 2007b). En otras recolectas se presentaron nuevos registros para México, el estado de Veracruz y la región de Los Tuxtlas (Krömer et al., 2005a; 2007a; Krömer y Acebey, 2007; Acebey y Krömer, 2008; Acebey et al., 2015).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El estudio fue realizado en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, en el sureste del estado de Veracruz, México, dentro y en los alrededores de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT; 18° 33' - 18° 36' N, 95° 04' - 95° 08' W; Fig. 1). El área de estudio presenta una temperatura máxima de 27.3 °C y una temperatura mínima de 21.5 °C en promedio, con una precipitación anual de más de 4,500 mm (Soto y Gama, 1997). La vegetación original dominante en la región era selva tropical, pero el 80-90% de la vegetación primaria había sido destruida para el año de 1990 (Dirzo y García, 1992). Actualmente, las laderas del volcán San Martín Tuxtla están cubiertas en su parte inferior por un mosaico de vegetación formado por pastizales secundarios con algunos árboles aislados, acahuales de diferentes edades y diferentes tipos de cultivos, los cuales rodean a los escasos fragmentos restantes de selva alta perennifolia.

Muestreo. El trabajo de campo se realizó entre los meses de abril del 2005 y agosto del 2006. Durante este periodo se llevaron a cabo inventarios de las especies de epífitas vasculares en un total de 21 parcelas no permanentes de 20 x 20 m con un total de 400 m² cada una. Las parcelas tenían en su mayoría una forma cuadrada ocasionalmente modificadas de acuerdo con las condiciones del terreno. Este tamaño corresponde al área mínima para que las parcelas sean florísticamente representativas y al mismo tiempo suficientemente pequeñas para mantener las parcelas ecológica y fisonómicamente homogéneas (Kessler y Bach, 1999). Las parcelas se ubicaron en un intervalo altitudinal entre los 35 y los 560 m snm y fueron distribuidas de la siguiente manera: seis en selva alta perennifolia, siete en acahuales de 20 años y ocho en plantaciones de cítricos de 30 a 40 años.



< **Figura 1.** Mapa del área de estudio en la región noreste de Los Tuxtlas, Veracruz, México. El área sombreada corresponde al bosque maduro poco intervenido en las laderas del volcán San Martín Tuxtla y de las 640 ha de la Estación de Biológica Tropical Los Tuxtlas (EBT).

En cada parcela de selva alta perennifolia, fue muestreado uno de los árboles del dosel, desde su base hasta la parte superior de la copa, mediante el uso de cuerdas y equipo modificado de alpinismo (*Single Rope Technique*; Perry, 1978). Esta técnica permite realizar un inventario casi completo de la diversidad de epífitas del dosel en el bosque, además de garantizar el ascenso de manera segura y sin dañar al árbol (Flores-Palacios y García-Franco, 2001). Debido a que la flora epifítica del sotobosque es diferente a la de los árboles del dosel, también se muestrearon las epífitas en los arbustos y árboles jóvenes que se encontraban alrededor de cada árbol muestreado en las parcelas (Shaw y Bergstrom, 1997; Gradstein et al., 2003; Krömer et al., 2007c). Los inventarios en los acahuales y las plantaciones de cítricos se realizaron del mismo modo.

En cada caso se anotó la presencia-ausencia de las especies de epífitas vasculares. El primer juego de especímenes recolectados fue depositado en el Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología de la UNAM y los duplicados en el herbario de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas de la UNAM y en el herbario Dr. Jerzy Rzedowski Rotter (CORU) de la Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de Córdoba, Universidad Veracruzana. Para el análisis de los datos se consideraron las familias de epífitas vasculares neotropicales dominantes: Araceae, Bromeliaceae, Orchidaceae y Piperaceae. Las familias Cactaceae, Gesneriaceae y Rubiaceae fueron analizadas como un sólo grupo aquí llamados CGR. Pteridophyta fue tratada al mismo nivel de las demás familias por la similitud ecológica de todos los taxa incluidos.

RESULTADOS

Se registraron un total de 83 especies de epífitas vasculares pertenecientes a 14 familias y 50 géneros (Anexo 1). Las familias mejor representadas fueron Orchidaceae con 26 especies, Pteridophyta con 22, Araceae con 17, Bromeliaceae con nueve, Piperaceae con cinco y CGR con un total de cuatro especies. En las parcelas con vegetación de selva alta perennifolia se registraron un total de 13 familias, 40 géneros y 59 especies, mientras que en los acahuales 10 familias, 23 géneros y 42 especies, y en las plantaciones de cítricos, 10 familias, 31 géneros y 51 especies. Sin embargo, las estimaciones calculadas por el programa *EstimateS* 7.5.1 (Colwell, 2005) mediante el índice ICE muestran que el número de especies podría alcanzar 77, 67 y 67, respectivamente (Fig. 2). Sólo 21 especies de epífitas vasculares estuvieron presentes en los tres tipos de vegetación analizados.

La diversidad de epífitas en las parcelas con acahuales y plantaciones de cítricos mostró una reducción drástica, especialmente en el caso de las familias Orchidaceae e Hymenophyllaceae. Los acahuales presentaron 28% y las plantaciones de cítricos 12% menos especies que las parcelas adyacentes con selva alta perennifolia. Las orquídeas fueron las más afectadas por el disturbio antrópico mostrando una disminución de especies que alcanzó 68% en los acahuales y 19% en las plantaciones de cítricos (Fig. 3). En contraste, la riqueza de especies de aráceas hemiepífitas, de piperáceas y de helechos fue relativamente similar en los tres tipos de vegetación. En el caso de las bromeliáceas, la diversidad se vio aparentemente favorecida por el disturbio, ya que el mayor número de especies se registró en las plantaciones de cítricos con ocho especies (88.8%) en tanto que en la selva sólo se registraron seis (66.6%) y en los acahuales cuatro (44.4%), del total de nueve (Fig. 3; Anexo 1). Otras familias como Cactaceae, Gesneriaceae y Rubiaceae estuvieron representadas por pocas especies de epífitas en los tres tipos de vegetación.

DISCUSIÓN

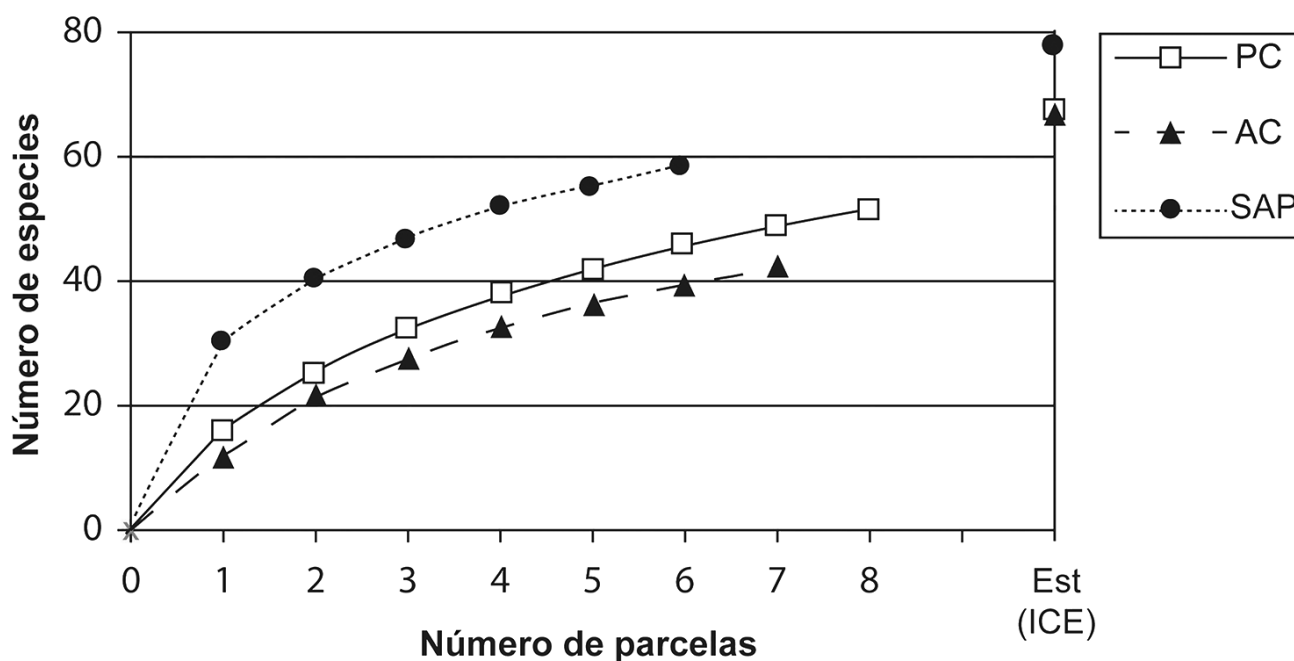
El número de especies de epífitas vasculares registradas en este estudio fue relativamente alto (83 especies en 8.40 ha), en comparación con las 83 especies registradas

por Hietz-Seifert et al. (1996) para la misma localidad pero en un área de 16.18 ha y con las 163 especies registradas para las 640 ha de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, por Ibarra-Manríquez y Sinaca (1997). Las familias más ricas en especies epífitas fueron Orchidaceae (31%), seguida por las Pteridophytas (27%), las Araceae (21%), las Bromeliaceae (11%), las Piperaceae (6%) y las CGR (4%). Esto concuerda con lo reportado por otros autores para bosques tropicales de tierras bajas (Engwald, 1999; Acebey y Krömer, 2001; Krömer y Gradstein, 2003; Kreft et al., 2004).

Los valores estimados por el índice ICE mostraron que en el caso de la selva alta perennifolia, el número de especies podría ser mayor en un 25%. La diferencia de especies entre el valor estimado y el valor observado podría explicarse por problemas en el muestreo, ya que los taxa que viven preferentemente en las ramas de los árboles grandes, en su mayoría orquídeas, en ocasiones pasan desapercibidas. El valor estimado por ICE para acahuales y plantaciones de cítricos puede reflejar el caso de las especies de distribución restringida y que no aparecieron en el muestreo.

El número de especies de epífitas vasculares comparado con la selva alta perennifolia disminuyó 28% en los acahuales y 12% en las plantaciones de cítricos. Se sabe que las plantas epífitas son particularmente afectadas por el disturbio de la vegetación primaria donde habitan (Turner et al., 1994; Hietz-Seifert et al., 1996; Barthlott et al., 2001; Krömer y Gradstein, 2003; Flores-Palacios, 2003; Werner et al., 2005; Haro-Carrión et al., 2009; Köster et al., 2009). Por ejemplo, Barthlott et al. (2001), observaron una disminución de especies del 55% en tres tipos de vegetación expuestos a diferentes niveles de disturbio antrópico comparándolos con un bosque primario en Venezuela; asimismo, Krömer y Gradstein (2003) en dos diferentes localidades en Bolivia observaron que los acahuales de 15 años adyacentes al bosque natural muestran una disminución del 60 a 70% de epífitas.

En el caso de los cultivos de café en México, Espejo Serna et al. (2005) mostraron que de las 1,150 especies de orquídeas registradas para el país, menos del 20%, esto es, 213 especies de las cuales 180 (84.1%) crecen como epífitas y están presentes en las zonas cafetaleras. Hietz



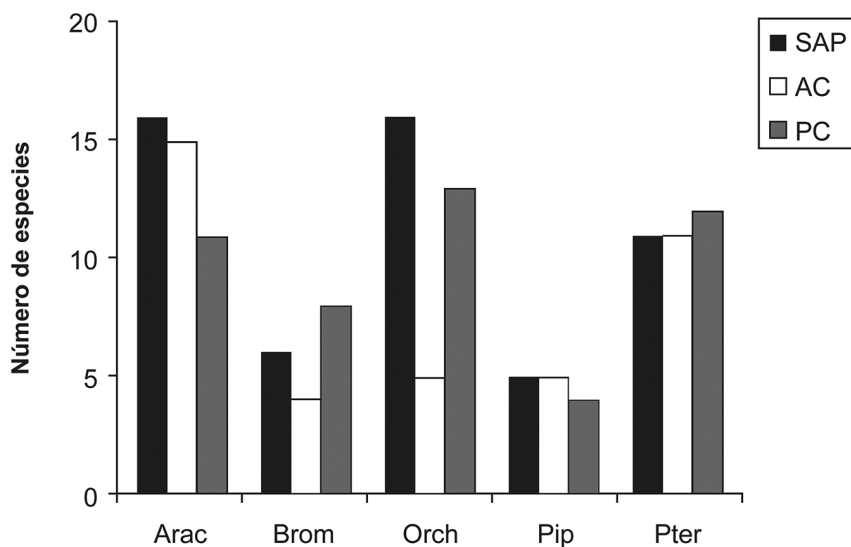
< **Figura 2.** Curvas de acumulación de especies y riqueza de especies estimada (Est) para los tres tipos de vegetación (SAP: selva alta perennifolia; AC: acahuales; PC: plantaciones de cítricos).

(2005) reportó 89 especies de epífitas en plantaciones de café del centro de Veracruz que contrastan con las 104 registradas en bosques primarios. Cabe señalar que los cafetales con árboles de sombra pequeños y sombra rara tuvieron menos epífitas que los policultivos tradicionales y las comunidades de epífitas fueron, además, más homogéneas.

En nuestro caso, la comparación de los porcentajes de especies mostró patrones diferentes para cada grupo de epífitas: Orchidaceae fue el grupo más afectado por la perturbación, Araceae y Piperaceae parecen mantenerse estables o poco afectadas por el disturbio, mientras que Bromeliaceae y Pteridophytas incluso aumentaron su representación en las plantaciones de cítricos. El aumento o el descenso en los porcentajes de representación de los grupos, en los diferentes ecosistemas podría deberse a los requerimientos ecofisiológicos de los mismos (Zotz y Andrade, 2002; Susan-Tepetlan et al., 2015). Por ejemplo, en acahuales y plantaciones de cítricos o café bajo sombra es más común observar especies resistentes a la sequía

y a la radiación solar alta, como algunas bromeliáceas y algunas polypodiáceas (Pteridophytas), mientras que especies vulnerables a condiciones de humedad reducida son raras (Krömer et al., en prensa).

La reducción del número de especies de epífitas vasculares en acahuales y en plantaciones de cítricos se debe a las condiciones climáticas menos favorables presentes en ambos, ya que cuentan con un microclima más seco y están más expuestos a la radiación solar (Krömer y Gradstein, 2003). Se ha establecido que las epífitas disminuyen su diversidad y causan cambios en la composición de sus comunidades en ambientes más secos (Gentry y Dodson, 1987; Köster et al., 2009; Larrea y Werner, 2010). Otros factores que podrían explicar la reducción del número de epífitas en estos tipos de vegetación son la arquitectura uniforme de los árboles, la corteza lisa de los mismos y el dosel poco ramificado y con ramas inclinadas que afectan los patrones de escorrentía de agua y de acumulación de materia orgánica (Krömer y Gradstein, 2003). En cambio, la selva alta



< **Figura 3.** Número de especies de epífitas vasculares por familia (Arac: Araceae; Brom: Bromeliaceae; Orch: Orchidaceae; Pip: Piperaceae; Pter: Pteridophyta) en los tres tipos de vegetación (SAP: selva alta perennifolia; AC: acahual; PC: plantaciones de cítricos).

perennifolia con árboles viejos y copas bien desarrolladas proporciona un mosaico complejo de microhábitats que favorecen el desarrollo de comunidades ricas en epífitas (Benzing, 1990).

La falta de cojines de musgo, sobre todo en los árboles jóvenes de acahual, también reduce el establecimiento de epífitas vasculares ya que estos cojines favorecen la germinación y el establecimiento de plantas (Córdova y del Castillo, 2001; Krömer y Gradstein, 2003). La colonización de los forófitos por parte de las epífitas es un proceso relativamente lento que se expresa en una fuerte correlación entre el número de especies epífitas y el tamaño (\approx edad) del árbol (Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Zotz et al., 1999). Otro factor importante que determina la diversidad de especies en acahual y plantaciones de cítricos es su distancia con el bosque primario (Hietz-Seifert et al., 1996).

CONCLUSIONES

Las epífitas vasculares presentan una mayor diversidad en la selva alta perennifolia que en los acahual y las plantaciones de cítricos debido a una mejor disponibilidad de recursos (sustrato, humedad) y a la mayor edad del ecosistema. Además, la estructura compleja de los árboles del dosel en la selva con copas bien desarrolladas, heterogeneidad de microhábitats y microclimas, favorece el establecimiento y la reproducción de las epífitas

vasculares. Contradictoriamente, los acahual y las plantaciones de cítricos poseen un microclima más seco y árboles con una ramificación menos compleja, lo que propicia que especies con adaptaciones a estos factores (e.g. helechos xerotolerantes, aráceas hemiepífitas, bromeliáceas adaptadas con tricomas y fotosíntesis CAM) puedan poblar y sobrevivir estos dos tipos de vegetación.

Los datos del presente estudio muestran que los acahual de 20 años y las plantaciones de cítricos de 30-40 años mantienen cierta diversidad de epífitas vasculares que cuentan con adaptaciones ecofisiológicas para vivir en estos ecosistemas, con una mayor radiación solar y con una humedad ambiental reducida. Las adaptaciones ecofisiológicas de muchas epífitas vasculares de tierras bajas les proporcionan cierta resiliencia a las condiciones microclimáticas causadas por el disturbio antrópico en la vegetación. Sin embargo, muchas otras especies, en su mayoría orquídeas, con requerimientos más específicos, se ven afectadas y desaparecen con la transformación rápida de la selva alta perennifolia.

PERSPECTIVAS EN LA INVESTIGACIÓN

Los resultados obtenidos en el presente estudio y el proyecto posdoctoral de T. Krömer muestran la alta diversidad de las epífitas vasculares en el bosque tropical de Los Tuxtlas, pero también revelan que todavía hay muchas deficiencias en el conocimiento de su distribu-

ción y ecología. Muchas de las especies fueron encontradas por primera vez para esta área y otras fueron sólo registradas una o dos veces, indicando una probable rareza. En general, esto documenta la gran necesidad de realizar más inventarios florísticos en toda la región de Los Tuxtlas, sobre todo a elevaciones mayores y en localidades menos exploradas. Por esta razón, las futuras actividades de recolecta de epífitas deberían llevarse a cabo principalmente en lugares de difícil acceso, cubierto por bosque primario en las vertientes de los volcanes Santa Marta, San Martín Tuxtla y San Martín Pajapan. El estudio detallado de las epífitas, generalmente poco representadas en colecciones de herbario, es fundamental para conocer más acerca de su diversidad y su estado de conservación. Esto es muy importante, considerando que muchas especies de epífitas, sobre todo las orquídeas y algunos grupos de Pteridophytas, son de distribución restringida y se encuentran amenazadas o en peligro de extinción por la destrucción de sus hábitats naturales y la recolecta ilegal (Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007; Krömer et al., 2013b; Armenta-Montero et al., 2015). Muchas especies, asimismo se encuentran incluidas en la Norma Oficial Mexicana NOM-059 (SEMARNAT, 2010).

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a Amparo Acebey por su ayuda en el trabajo de campo, la identificación de las especies y sus valiosos comentarios, a Adolfo Espejo-Serna y Ana Rosa López-Ferrari por la revisión del manuscrito, y a los directores de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Rosamond Coates y Martin Ricker, por su apoyo en general. Este estudio fue financiado con una beca posdoctoral de la Universidad Nacional Autónoma de México otorgada a T. Krömer.

REFERENCIAS

Acebey, A. y T. Krömer. 2001. Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del campamento río Eslabón y de la laguna Chalalán, Parque Nacional Madidi, Dpto. La Paz, Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica*, 3: 104–123.

Acebey, A. y T. Krömer. 2008. Diversidad y distribución de Araceae de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas,

Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79: 465–471.

Acebey, A. R., T. Krömer, M. Vázquez-Torres y J. D. Tejero-Díez. 2015. Helechos y licófitos de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Botanical Sciences*, 93(2): 1–32.

Armenta-Montero, S., C. I. Carvajal-Hernández, E. A. Ellis y T. Krömer. 2015. Distribution and conservation status of *Phlegmariurus* (Lycopodiaceae) in the state of Veracruz, Mexico. *Tropical Conservation Science* 8:114–137.

Barthlott, W., V. Schmit-Neuerburg, J. Nieder y S. Engwald. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, 152: 145–156.

Benzing, D. H. 1990. *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge University Press, Cambridge, 354 p.

Carmona, D. G. 1996. *Las orquídeas del parque de flora y fauna silvestre tropical, Catemaco, Veracruz, México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa.

Colwell, R. K. 2005. *Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 7.5.1. User's guide and application*. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. [Persistent URL: <http://purl.oclc.org/estimates>].

Córdova, J. y R. del Castillo. 2001. Changes in epiphyte cover in three chronosequences in a tropical montane cloud forest in Mexico. Págs. 79–94, en, Gottsberger, G. y G. S. Liede (eds.), *Life forms and dynamics in tropical forests*. *Dissertationes Botanicae*, 346. J. Cramer, Berlin.

Coxson, D. y N. M. Nadkarni. 1995. Ecological roles of epiphytes in nutrient cycles of forest ecosystems. Págs. 495–546, en, Lowman, M. y N. M. Nadkarni (eds.), *Forest canopies*. Academic Press, San Diego.

Dirzo, R. y M. C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology*, 6: 84–90.

Engwald, S. 1999. *Diversität und Ökologie der vasculären Epiphyten eines Berg- und eines Tieflandregenwaldes in Venezuela*. *Books on Demand*, Hamburg, 390 p.

- Espejo Serna, A., A. R. López-Ferrari, R. Jiménez Machorro y L. Sánchez Saldaña.** 2005. Las orquídeas de los cafetales en México: una opción para el uso sostenible de ecosistemas tropicales. *Revista de Biología Tropical*, 53: 73–84.
- Flores-Palacios, A.** 2003. El efecto de la fragmentación del bosque mesófilo en la comunidad de plantas epífitas vasculares. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa.
- Flores-Palacios, A. y J. G. García.** 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana*, 22: 181–191.
- Flores-Palacios, A. y S. Valencia-Díaz.** 2007. Local illegal trade reveals unknown diversity and involves a high species richness of wild vascular epiphytes. *Biological Conservation*, 136: 372–387.
- Gentry, A. y C. Dodson.** 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74: 205–233.
- Gradstein, S. R., N. M. Nadkarni, T. Krömer, I. Holz y N. Nöske.** 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana*, 24: 105–111.
- Haro-Carrión, X., T. Lozada, H. Navarrete y G. H. J. de Koning.** 2009. Conservation of vascular epiphyte diversity in shade cacao plantations in the Chocó Region of Ecuador. *Biotropica*, 41: 520–529.
- Hietz, P.** 2005. Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conservation Biology*, 19: 391–399.
- Hietz, P.** 2010. Ecology and ecophysiology of epiphytes in tropical montane cloud forests. Págs. 67–76, en, Bruijnzeel, L. A., F. N. Scatena y L. S. Hamilton (eds.), *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hietz, P. y U. Hietz-Seifert.** 1995. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 6: 487–498.
- Hietz-Seifert, U., P. Hietz y S. Guevara.** 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 75: 103–111.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca-Colín.** 1997. Fanerógamas. Págs. 162–174, en, González-Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, CONABIO. México, D.F.
- Kessler, M. y K. Bach.** 1999. Using indicator families for vegetation classification in species-rich Neotropical forests. *Phytocoenologia*, 29: 485–502.
- Köster, N., K. Friedrich, J. Nieder y W. Barthlott.** 2009. Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology*, 23: 911–919.
- Kreft, H., N. Köster, W. Küper, J. Nieder y W. Barthlott.** 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in western Amazonia, Yúsuni, Ecuador. *Journal of Biogeography*, 31: 1463–1476.
- Krömer, T. y S. R. Gradstein.** 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana*, 24: 190–195.
- Krömer, T., A. Espejo, A. R. López-Ferrari y A. Acebey.** 2005a. The presence of *Werauhia nutans* in Mexico. *Journal of the Bromeliad Society*, 55: 280–284.
- Krömer, T., M. Kessler, S. R. Gradstein y A. Acebey.** 2005b. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography*, 32: 1799–1809.
- Krömer, T. y A. Acebey.** 2007. The bromeliad flora of the San Martín Tuxtla volcano, Veracruz, Mexico. *Journal of the Bromeliad Society*, 57: 62–69.
- Krömer, T., A. Acebey y A. R. Smith.** 2007a. *Thelypteris tuxtlenensis* (Thelypteridaceae), a new species in subgenus *Goniopteris* from Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *American Fern Journal*, 97: 136–139.
- Krömer, T., A. Espejo, A. R. López-Ferrari y A. Acebey.** 2007b. *Werauhia noctiflorens* (Bromeliaceae), una nueva especie del Sureste de México y Belice. *Novon*, 17: 336–340.
- Krömer, T., Kessler, M. y S. R. Gradstein.** 2007c. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the impor-

- tance of the understory. *Plant Ecology*, 189: 261–278.
- Krömer, T., A. R. Acebey, J. Kluge y M. Kessler.** 2013a. Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: a case study from Los Tuxtlas, México. *Flora*, 208: 197–210.
- Krömer, T., A. Acebey y A. R. Smith.** 2013b. Taxonomic update, distribution and conservation status of grammitid ferns (Polypodiaceae, Polypodiopsida) in Veracruz State, México. *Phytotaxa*, 82: 29–44.
- Krömer, T., J. G. García-Franco y T. Toledo-Aceves.** 2014. Epífitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. Págs. 597–615, en, González-Zuarth, C-A., A. Vallarino, J.C. Pérez-Jimenez y A.M. Low-Pfeng (eds.), *Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental*. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC) – El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), México, D. F. y Campeche.
- Larrea, M. L. y F. Werner.** 2010. Response of vascular epiphyte diversity to different land-use intensities in a neotropical montane wet forest. *Forest Ecology and Management*, 260: 1950–1955.
- Laurance, W.F.**, 2006. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 65–70.
- Lira, S. R. y R. Riba.** 1980. Aspectos fitogeográficos y ecológicos de la flora pteridológica de la sierra de Santa Marta, Veracruz, México. *Biótica*, 9: 451–467.
- Nadkarni, N. M.** 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica*, 16: 249–256.
- Pérez-Pena, A.** 2007. Composición florística y diversidad de epífitas vasculares en tres tipos de vegetación en terrenos cercanos a la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Veracruzana, Córdoba.
- Perry, D. R.** 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica*, 10: 155–157.
- Ramírez, F.** 1999. Flora y vegetación de la sierra de Santa Marta, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Riba, R. y B. Pérez-García.** 1997. Lista florística de Los Tuxtlas. Pteridofitas. Págs. 175–181, en, González-Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, CONABIO. México, D.F.
- SEMARNAT.** 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación (Segunda Sección), Jueves 30 de diciembre 2010, 1–78.
- Shaw, D. S. y D. M. Bergstrom.** 1997. A rapid assessment technique of vascular epiphyte diversity at forest and regional levels. *Selbyana*, 18: 195–199.
- Soto, M. y L. Gama.** 1997. Climas. Págs. 7–23, en, González-Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, CONABIO. México, D.F.
- Susan-Tepetlan, T. M., N. Velázquez-Rosas y T. Krömer.** 2015. Cambios en las características funcionales de epífitas vasculares de bosque mesófilo de montaña y vegetación secundaria en la región central de Veracruz, México. *Botanical Sciences*.
- Turner, I. M., H. T. W. Tan, Y. C. Wee, A. B. Ibrahim, P. T. Chew y R. T. Corlett.** 1994. A study of plant species extinction in Singapore: lessons for the conservation of tropical biodiversity. *Conservation Biology*, 8: 705–712.
- Werner, F., J. Homeier y S. R. Gradstein.** 2005. Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. *Ecotropica*, 11: 21–40.
- Zotz, G., P. Bermejo y H. Dietz.** 1999. The epiphyte vegetation of *Annona glabra* on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Biogeography*, 26: 761–776.
- Zotz, G. y J. L. Andrade.** 2002. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas. Págs. 271–296, en, Guariguata, M. R. y G. H. Catan (eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Libro Universitario Regional, Costa Rica.

Anexo 1

Presencia (*) y ausencia (-) de especies en selva alta perennifolia (SAP), acahuales (AC) y plantaciones de cítricos (PC).

Familia / Especie	SAP	AC	PC
ANGIOSPERMAE			
Araceae			
<i>Anthurium flexile</i> ssp. <i>flexile</i> Schott	*	*	-
<i>Anthurium pentaphyllum</i> var. <i>bombacifolium</i> (Schott) Madison	*	*	-
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	*	-	*
<i>Anthurium schlechtendalii</i> Kunth	*	*	*
<i>Monstera acuminata</i> C. Koch	*	*	*
<i>Monstera egregia</i> Schott	*	*	-
<i>Monstera tuberculata</i> Lundell	*	*	*
<i>Philodendron bederaceum</i> (Willd.) Schott & Endl.	*	*	*
<i>Philodendron inaequilaterum</i> Liebm.	*	*	-
<i>Philodendron radiatum</i> Schott	*	-	*
<i>Philodendron sagittifolium</i> Liebm.	*	*	*
<i>Philodendron seguine</i> ssp. <i>lingua-bovis</i> Grayum	*	*	*
<i>Philodendron tripartitum</i> (Jacq.) Schott	*	*	*
<i>Rhodospatha wendlandii</i> Schott	*	*	-
<i>Syngonium</i> cf. <i>angustatum</i> Schott	-	*	*
<i>Syngonium chiapense</i> Matuda	*	*	-
<i>Syngonium podophyllum</i> Schott	*	*	*
Bromeliaceae			
<i>Aechmea bracteata</i> (Sw.) Griseb.	*	*	*
<i>Aechmea lueddemanniana</i> (K. Koch) Brongn. ex Mez	*	-	*
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	*	*	*
<i>Catopsis sessiliflora</i> (Ruiz & Pav.) Mez	*	*	*
<i>Tillandsia limbata</i> Schltdl.	*	-	*
<i>Tillandsia schiedeana</i> Steud.	-	*	*
<i>Tillandsia variabilis</i> Schltdl.	-	-	*
<i>Vriesea heliconioides</i> (Kunth) Hook. ex Walp.	-	-	*
<i>Werauhia gladioliflora</i> (H. Wendl.) J.R. Grant	*	-	-
Cactaceae			
<i>Epiphyllum</i> sp.	*	-	*
<i>Rhipsalis baccifera</i> (Sol.) Stearn	*	*	*
Gesneriaciae			
<i>Columnnea purpusii</i> Standl.	*	*	*

Familia / Especie	SAP	AC	PC
Orchidaceae			
<i>Campylocentrum micranthum</i> (Lindl.) Rolfe	-	-	*
<i>Catasetum cf. integerrimum</i> Hook.	*	-	*
<i>Dichaea muricatoides</i> Hamer & Garay	-	-	*
<i>Encyclia pygmaea</i> (Hook.) Dressler	*	-	*
<i>Epidendrum</i> sp.	*	-	-
<i>Epidendrum aff. rigidum</i> Jacq.	*	-	-
<i>Epidendrum ramosum</i> Jacq.	-	-	*
<i>Gongora</i> sp.	-	*	-
<i>Gongora leucochila</i> Lem.	-	-	*
<i>Gongora truncata</i> Lindl.	*	-	-
<i>Jacqiniella equitantifolia</i> (Ames) Dressler	*	-	-
<i>Lycaste cf. consobrina</i> Rchb. f.	*	-	-
<i>Mormodes</i> sp.	*	-	-
<i>Nidema boothii</i> (Lindl.) Schltr.	*	*	*
<i>Notylia barkeri</i> Lindl.	-	-	*
<i>Oncidium sphacelatum</i> Lindl.	-	-	*
<i>Ornithocephalus inflexus</i> Lindl.	-	*	*
<i>Polystachya cerea</i> Lindl.	*	-	-
<i>Prosthechea cochleata</i> (L.) W.E. Higgins	*	-	-
<i>Scaphyglottis fasciculata</i> Hook.	*	*	-
<i>Scaphyglottis lindeniana</i> (A. Rich. & Galeotti) L.O. Williams	-	-	*
<i>Specklinia pisinna</i> (Luer) Solano & Soto Arenas	*	-	-
<i>Trichocentrum ascendens</i> (Lindl.) M.W. Chase & N.H. Williams	*	-	*
<i>Trichocentrum luridum</i> (Lindl.) M.W. Chase & N.H. Williams	-	-	*
<i>Trigonidium egertonianum</i> Bateman ex Lindl.	*	-	-
<i>Vanilla</i> sp.	*	*	-
Piperaceae			
<i>Peperomia glabella</i> (Sw.) A. Dietr.	*	*	*
<i>Peperomia deppeana</i> Schldl. & Cham.	*	*	*
<i>Peperomia granulosa</i> Trel.	*	*	-
<i>Peperomia obtusifolia</i> (L.) A. Dietr.	*	*	*
<i>Peperomia rotundifolia</i> (L.) Kunth	*	*	*
Rubiaceae			
<i>Hillia tetrandra</i> Sw.	*	-	-

Familia / Especie	SAP	AC	PC
PTERIDOPHYTA			
Aspleniaceae			
<i>Asplenium cuspidatum</i> Lam.	*	-	*
Dryopteridaceae			
<i>Bolbitis bernoullii</i> (Kuhn ex Christ.) Ching	*	*	-
Hymenophyllaceae			
<i>Didymoglossum ovale</i> E. Fourn.	*	-	-
<i>Vandenboschia collariata</i> (Bosch) Ebihara & K. Iwats.	*	-	-
Lomariopsidaceae			
<i>Lomariopsis recurvata</i> Fée	*	-	-
Lycopodiaceae			
<i>Phlegmariurus dichotomus</i> (Jacq.) W. H. Wegner	*	-	-
Lygodiaceae			
<i>Lygodium heterodoxum</i> Kunze	-	*	*
Polypodiaceae			
<i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée	*	*	*
<i>Campyloneurum phyllitidis</i> (L.) C. Presl	-	-	*
<i>Microgramma nitida</i> (J. S.) A. R. Sm.	-	-	*
<i>Pecluma</i> cf. <i>sursumcurrens</i> (Copel.) M.G. Prince	-	-	*
<i>Pleopeltis angusta</i> var. <i>stenoloma</i> (Fée) Farw.	-	-	*
<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E. Fourn.	*	*	*
<i>Pleopeltis crassinervata</i> (Fée) T. Moore	-	-	*
<i>Pleopeltis fallax</i> (Schltdl. & Cham.) Mickel & Beitel	-	*	-
<i>Pleopeltis furfuracea</i> (Schltdl. & Cham.) A.R. Sm. & Tejero	-	*	*
<i>Pleopeltis plebeia</i> (Schltdl. & Cham.) A.R. Sm. & Tejero	-	*	-
<i>Pleopeltis polypodioides</i> (L.) E. G. Andrews & Windham	*	*	*
<i>Polypodium rhachipterygium</i> Liebm.	-	*	-
<i>Serpocaulon triseriale</i> (Sw.) A.R. Sm.	*	*	-
Pteridaceae			
<i>Vittaria flavicosta</i> Mickel & Beitel	-	-	*
<i>Polytaenium feei</i> (W. Schaffn. ex Fée) Maxon	*	*	-