

UNIVERSIDAD VERACRUZANA
CENTRO DE INVESTIGACIONES TROPICALES



RIQUEZA Y PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LOS
PTERIDOBIONTES DE LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ,
MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORA EN ECOLOGÍA TROPICAL

PRESENTA

AMPARO ROCÍO ACEBEY DAVALOS

Comité tutorial

Dr. Santiago Mario Vázquez Torres
Dr. Juan Carlos López Acosta
Dr. José Daniel Tejero Díez

XALAPA, VERACRUZ

Abril de 2015

DECLARATORIA

El contenido del trabajo de tesis titulado “Riqueza y patrones de distribución de los pteridobiontes de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México” fue realizado por la M. en C. Amparo Rocío Acebey Dávalos, como parte de sus estudios de doctorado en el Posgrado en Ecología Tropical, del Centro de Investigaciones Tropicales de la Universidad Veracruzana (CITRO-UV), bajo la dirección del Dr. Santiago Mario Vázquez Torres. Para tal efecto contó con el apoyo de una beca otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), mediante su Programa Nacional de Posgrados de Calidad (PNPC), con el número de becario (249766) y CVU (376742).

Los resultados presentados en esta tesis son originales, por lo que no se han utilizado con anterioridad para obtener grado académico alguno, ni deberán ser utilizados en el futuro con este fin.

Candidata

M. en C. Amparo Rocío Acebey Dávalos

Director de tesis

Dr. Santiago Mario Vázquez Torres

Derechos de autor

ACTA DE APROBACIÓN DE TESIS

El presente documento “Riqueza y patrones de distribución de los pteridobiontes de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México” realizado por Amparo Rocío Acebey Dávalos, ha sido aprobado y aceptado como requisito para obtener el grado de Doctor en Ecología Tropical.

COMITÉ TUTORIAL

FIRMA

Dr. Santiago Mario Vázquez Torres

Dr. Juan Carlos López Acosta

Dr. José Daniel Tejero Díez

JURADO

Dr. Gonzalo Castillo Campos

Dr. Klaus Mehlreter

Dr. Odilón Sánchez Sánchez

AGRADECIMIENTOS

A los miembros de mi comité tutorial al Dr. Mario Vázquez, Dr. Juan Carlos Acosta y Dr. Daniel Tejero por su apoyo, su paciencia y sus valiosos comentarios. A los miembros del jurado Dr. Klaus Mehlreter, Dr. Gonzalo Castillo y Dr. Odilón Sanchez por sus comentarios que enriquecieron el documento y su buena disposición por aclarar dudas.

Al personal del Herbario XAL, en especial al Dr. Sergio Avendaño y Carlos Durán por su apoyo institucional para la revisión de las colecciones botánicas. A los especialistas Dr. Alan Smith, Dr. Robbin Moran y Dr. John Mickel por confirmar la identidad de las especies, en especial al Dr. Smith por su generosidad y buena voluntad. Al Dr. Martín Ricker y Rosamond Coates por su apoyo institucional en la Estación de Biología Los Tuxtlas, al ejido Ruiz Cortines especialmente al grupo Los Clarines (especialmente a Don David y Don Nico).

A Samaria Armenta por la elaboración de los mapas, a César Carvajal por sus comentarios y revisiones del manuscrito y a Valeria Guzmán por su ayuda logística. A cada una de las personas que aunque no sean nombradas colaboraron de alguna manera en este proceso.

Este trabajo se lo dedico a mi familia, a mis hijos Ana y Bruno, a mi esposo Thorsten Krömer por su apoyo incesante durante este proceso. A mis padres y hermanos porque siempre senti su aliento y confianza a pesar de la distancia.

Al posgrado CITRO y su personal. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada (# 249766) para la realización de los estudios de doctorado.

ÍNDICE

| | |
|---|-----|
| CAPÍTULO I. Introducción general..... | 1 |
| 1. Pteridobiontes..... | 1 |
| 2. Antecedentes..... | 3 |
| 2.1. Patrones de riqueza de especies y factores relacionados..... | 3 |
| 2.2. Listados florísticos y estudios previos locales..... | 4 |
| 2.3. La Sierra de Los Tuxtlas..... | 5 |
| 2.3.1. Características biofísicas..... | 5 |
| 2.3.2. Características de la flora..... | 7 |
| 2.3.3. Conservación y problemática de la región de Los Tuxtlas..... | 9 |
| 3. Justificación..... | 10 |
| 4. Hipótesis..... | 10 |
| 5. Objetivos..... | 11 |
| 6. Literatura citada..... | 11 |
| | |
| CAPÍTULO II. Helechos y Licófitos de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México..... | 16 |
| Resumen..... | 16 |
| Abstract..... | 17 |
| Introducción..... | 17 |
| Materiales y métodos..... | 19 |
| Resultados..... | 24 |
| Discusión..... | 29 |
| Literatura citada..... | 35 |
| | |
| CAPÍTULO III. Riqueza y distribución vertical de helechos y licófitos a lo largo de un gradiente altitudinal en Los Tuxtlas, Veracruz, México..... | 42 |
| Resumen..... | 42 |
| Introducción..... | 43 |
| Materiales y métodos..... | 45 |
| Resultados..... | 49 |
| Discusión..... | 55 |
| Literatura citada..... | 63 |
| | |
| CAPÍTULO IV. Comparación de la riqueza y composición de helechos y licófitos en tres áreas de bosque mesófilo en Los Tuxtlas, Veracruz..... | 68 |
| Resumen..... | 69 |
| Introducción..... | 69 |
| Materiales y métodos..... | 70 |
| Resultados..... | 76 |
| Discusión..... | 84 |
| Literatura citada..... | 93 |
| | |
| CAPÍTULO V. Discusión general..... | 98 |
| Conclusiones generales..... | 105 |
| Literatura citada..... | 106 |

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I.

| | |
|---|---|
| Figura 1. Ubicación geográfica de la región de Los Tuxtlas y la Reserva de la Biosfera..... | 6 |
|---|---|

CAPÍTULO II.

| | |
|--|----|
| Figura 1. Mapa de la región de Los Tuxtlas, ubicado en el sureste del estado de Veracruz, México, resaltando la delimitación de la Reserva de la Biosfera (línea negra), los tres principales volcanes y la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT)..... | 20 |
| Figura 2. Distribución del número de familias, géneros y especies de helechos y licófitos por intervalos altitudinales de 150 m en la Reserva de Biosfera Los Tuxtlas..... | 26 |
| Figura 3. Distribución de las familias de helechos y licófitos por tipo de vegetación..... | 27 |
| Figura 4. Dendrograma de similitud de los tipos de vegetación por presencia de las especies..... | 27 |
| Figura 5. Categorías en relación al sustrato de los helechos y por tipo de vegetación..... | 28 |

CAPÍTULO III.

| | |
|--|----|
| Figura 1. Mapa de la región de Los Tuxtlas mostrando el área de estudio (rectángulo lineado) en la ladera noreste del volcán San Martín Tuxtla, Veracruz, México..... | 46 |
| Figura 2. Curvas de rarefacción y estimadores de riqueza no paramétricos Chao2 e ICE en tres tipos de vegetación..... | 50 |
| Figura 3. Riqueza de especies de helechos y licófitos por familia de acuerdo a la zonación vertical..... | 52 |
| Figura 4. Porcentaje de las especies de helechos y licófitos epífitas de acuerdo a la preferencia de hábitat: generalista (gen-registrado en tres o más zonas), hemiepífitas (hemi), epífitas de tronco (registradas > 80% sobre las zonas del tronco), y epífitas del dosel (registradas > 80% sobre las zonas del dosel) en tres tipos de vegetación en Los Tuxtlas, Veracruz, México..... | 55 |

CAPÍTULO IV.

| | |
|---|----|
| Figura 1. Mapa de la región de Los Tuxtlas mostrando el área de estudio (rectángulos lineados): SME: ladera noreste San Martín Tuxtla y SMS: ladera suroeste Santa Marta, Veracruz, México..... | 72 |
| Figura 2. Curvas de rarefacción para las tres áreas de estudio incluyendo los intervalos de confianza del 95%). SME: ladera noreste San Martín Tuxtla, SMO: ladera suroeste San Martín Tuxtla y SMS: ladera suroeste Santa Marta..... | 78 |
| Figura 3. Índice de Wilson-Shmida (recambio de especies) a lo largo de las tres áreas de estudio en relación al intervalo altitudinal. a) SME: ladera noreste San Martín Tuxtla, b) SMO: ladera suroeste San Martín Tuxtla y c) SMS: ladera suroeste Santa Marta..... | 79 |
| Figura 4. Ordenación de las parcelas en el NMDS proyectado con el primer y | |

| | |
|--|----|
| segundo eje para las tres áreas de estudio..... | 80 |
| Figura 5. Diagrama de Venn del porcentaje de especies compartidas entre áreas. SME: ladera noreste San Martín Tuxtla, SMO: ladera suroeste San Martín Tuxtla y SMS: ladera suroeste Santa Marta..... | 82 |

LISTA DE CUADROS

CAPÍTULO II.

| | |
|---|----|
| Cuadro 1. Familias y géneros de helechos y licófitos con mayor riqueza de especies (> 10) en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas..... | 24 |
| Cuadro 2. Comparación de los números de especies de helechos y licófitos y el índice de biodiversidad taxonómica (IB) de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (RBLT) y otras regiones mexicanas y neotropicales..... | 30 |

CAPÍTULO III.

| | |
|---|----|
| Cuadro 1. Riqueza de especies registradas en cada sitio de estudio así como las estimadas por ICE y Chao 2, porcentaje del muestreo alcanzado para (ICE y CHAO 2) y los límites de confianza..... | 51 |
| Cuadro 2. Riqueza y porcentajes de las especies de helechos y licófitos epifíticos (incluyendo hemiepifíticos) por familias registradas en tres tipos de vegetación de Los Tuxtlas, Veracruz, México, presentes en el sotobosque y árboles (u + a), solo en el sotobosque (u), y solo en los árboles (a)..... | 54 |

CAPÍTULO IV.

| | |
|--|----|
| Cuadro 1. Número de taxones registrados en las tres área de muestreo por familia y género..... | 77 |
| Cuadro 2. Riqueza de especies registradas en cada área de estudio así como las estimadas por ICE y Chao 2, Clench y los límites de confianza..... | 77 |
| Cuadro 3. Contrastes en análisis de similitud (ANOSIM) por pares de las tres áreas estudiadas..... | 81 |
| Cuadro 4. Promedio de disimilitud y contribución de las especies que contribuyen al 70% de disimilitud entre áreas..... | 82 |
| Cuadro 5. Promedio de disimilitud y especies que contribuyen al 70% de disimilitud entre áreas. SME: ladera noreste San Martín Tuxtla, SMO: ladera suroeste San Martín Tuxtla y SMS: ladera suroeste Santa Marta. Los valores en negrita resaltan a las especies con valores de porcentaje de contribución más altos..... | 83 |
| Cuadro 6. Comparación de la riqueza y el índice de biodiversidad (IB) para distintas áreas del centro de Veracruz y las tres áreas de estudio..... | 86 |
| Cuadro 7. Comparación florística entre las tres áreas de BMM en la región de Los Tuxtlas y dos fragmentos de BMM conservado de la región central de Veracruz. La similitud florística expresada con el índice de Jaccard en la diagonal superior (1= completamente similar; 0= totalmente distinto) y especies compartidas diagonal inferior. N= indica el número de parcelas muestreadas..... | 91 |

LISTA DE APÉNDICES

CAPÍTULO II.

| | |
|--|-----|
| Apéndice A1. Listado florístico de los helechos y licófitos de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas..... | 110 |
| Apéndice A2. Listado de especies citadas para la región de Los Tuxtlas en (Lira y Riba, 1984; Riba y Pérez-García, 1997, Ramírez, 1999, Tejero-Diéz <i>et al.</i> , 2011) excluidas para este trabajo..... | 132 |
| Apéndice A3. Listado de sinónimos..... | 134 |

CAPÍTULO III.

| | |
|--|-----|
| Apéndice B1. Lista de especies de helechos y licófitos de Los Tuxtlas, Veracruz, México, indicando tipo de vegetación, categoría de acuerdo al sustrato y estratificación vertical..... | 135 |
| Apéndice B2. Cálculo del ajuste del modelo de Clench para parcelas en tres tipos de vegetación SAP: Selva alta perennifolia, TRA: bosque de transición y BMM: Bosque mesófilo y por categoría de sustrato Epi: Epífita y Ter: terrestre, para cada tipo de vegetación..... | 140 |
| Apéndice B3. Lista de especies de helechos y licófitos epífitas de Los Tuxtlas, Veracruz, México, indicando el número de registros por tipo de vegetación, tablas de contingencia y valores de probabilidad mediante la prueba exacta de Fisher, y categorías de tipos ecológico: generalistas, hemiepífitas, epífitas de tronco y epífitas del dosel..... | 156 |

CAPÍTULO IV.

| | |
|--|-----|
| Apéndice C1. Matrices de los índices de Wilson y Schmida entre parcelas para cada área A1: San Martín noreste (SME), A2: San Martín suroeste (SMO) y A3: Santa Marta suroeste (SMS). En negrita valores máximos..... | 159 |
| Apéndice C2. Lista de especies de helechos y licófitos en tres áreas de bosque mesófilo SME: ladera noreste volcán San Martín Tuxtla, SMO: ladera suroeste volcán San Martín Tuxtla y SMS: ladera suroeste del volcán Santa Marta. X = presencia y en paréntesis (Categoría de sustrato) en cada área: T: terrestre, E: epífita, He: hemiepífita, R: rupícola, E/T: epífita-terrestre, T/E: terrestre-epífita, E/R: epífitas-rupícolas)..... | 161 |
| Apéndice C3. Cálculo del ajuste del modelo de Clench para parcelas en áreas de bosque mesófilo SME: San Martín noreste, SMO: San Martín suroeste y SMS: Santa Marta suroeste..... | 164 |
| Apéndice C4. Especies que contribuyen al 70% de la disimilitud de la composición (SIMPER) de especies entre las áreas estudiadas SME: ladera noreste San Martín Tuxtla, SMO: ladera suroeste San Martín Tuxtla y SMS: ladera suroeste Santa Marta..... | 174 |

RESUMEN

Los bosques húmedos tropicales, especialmente los montañosos albergan una alta riqueza de helechos y licófitos, como en la región de Los Tuxtlas, que se extiende desde el nivel del mar hasta los 1,680 m. Aunque esta región fue declarada como Reserva de la Biosfera (155,122 ha) todavía sigue siendo transformada por la deforestación y el cambio de uso del suelo, a los cuales que el grupo de los pteridobiontes son vulnerables. Este estudio tuvo como objetivos: a) elaborar un listado florístico y analizar los aspectos básicos de riqueza y distribución de estas plantas; b) analizar su riqueza y composición en relación a su estratificación vertical en tres tipos de vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal, y c) analizar su riqueza, recambio y composición de especies de los bosques mesófilos de montaña en tres áreas de los volcanes San Martín y Santa Marta. En el muestreo se registraron los pteridobiontes por presencia-ausencia en parcelas 20 x 20 m: para el listado florístico se consideraron 92 parcelas, además de la revisión de material de herbario, bases de datos y literatura; para la distribución vertical fueron 23 parcelas y 23 árboles muestreados desde la base a la copa en un gradiente altitudinal entre 150-1,650 m; para la comparación de la riqueza y composición de bosques mesófilos fueron 35 parcelas en tres áreas de los volcanes principales. En total se registran 245 taxones para la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, que representan el 43 y 24% de la pteridoflora del estado de Veracruz y de México respectivamente. Se encontraron 36 nuevos registros, dos de ellos para el estado de Veracruz (*Elaphoglossum glabellum* y *E. pringlei*). La mayoría de las especies se distribuyen hasta Sudamérica y la distribución altitudinal es mayor entre 760 y 1,200 m. El bosque mesófilo (134) y la selva alta (115) fueron los tipos de vegetación con mayor número de especies. De acuerdo al número de colecciones botánicas registradas el 65% de los taxones son raros o muy raros. La distribución vertical de los pteridobiontes epifitos varía por tipo de vegetación en relación al gradiente altitudinal. En relación a las preferencias, la especies generalistas fueron las más representadas especialmente en los bosques mesófilos y de transición, a diferencia de la selva con especialistas del dosel. El estudio de los bosques mesófilos se realizó en tres áreas de los principales volcanes San Martín y Santa Marta. La riqueza de especies fue similar para las tres áreas, pero la composición de las especies fue diferente entre los dos volcánes. La composición de especies mostró una relación a las características microambientales de cada área.

CAPÍTULO I.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL: PTERIDOBIONTES

Los helechos y licófitos se caracterizan por un ciclo de vida con alternancia de generaciones: la esporofítica y la gametofítica. Estas dos fases están compuestas por plantas pluricelulares, cada una con independencia ecológica y diferente morfología, número cromosómico y función reproductora (Moran, 2004). La fase que se observa a simple vista es la fase esporofítica conocida como helecho que produce esporas para su multiplicación, mientras que la gametofítica es inconspicua. Tejero-Díez *et al.* (2011) proponen la denominación Pteridobionte (pteris= helecho + bionte= entidad de vida: organismos con ciclo de vida diplobionte), para englobar a los helechos y licófitos debido a que ambos presentan el ciclo biológico descrito, aunque desde el punto de vista evolutivo pertenezcan a dos líneas divergentes (Moran, 2004). En este sentido, en este trabajo se utilizarán ambas denominaciones de manera alternada.

Mehltreter (2010) menciona que la importancia ecológica de los helechos en términos de su aporte a las floras locales ha sido frecuentemente subestimada, probablemente porque la mayoría de los estudios científicos se realizaron en regiones templadas donde los helechos son usualmente elementos minoritarios de la vegetación natural. Actualmente se sabe que los licófitos y helechos constituyen uno de los grupos más diversos y abundantes en la zona montañosa tropical (Kessler, 2001b; Kessler *et al.*, 2001) y representan en promedio aproximadamente el 4% del total de diferentes floras vasculares del mundo (Sharpe *et al.*, 2010). Incluso su aporte a la diversidad local en bosques tropicales y hábitats montañosos del Neotrópico alcanza un 13-19%, dependiendo principalmente de la heterogeneidad de la topografía y condiciones ambientales relacionadas a la disponibilidad de agua (Kessler, 2001b; Kessler *et al.*, 2001; Kessler, 2010). Las montañas tropicales son claramente los centros de alta riqueza en Pteridobiontes, donde la distribución altitudinal de la misma no es uniforme, gráficamente su patrón de riqueza tiene forma de campana, donde los valores más altos se han encontrado en elevaciones intermedias (Kessler, 2001b y c; Hemp, 2002; Bhattarai *et al.*, 2004; Kluge *et al.*, 2006; Watkins *et al.*, 2006).

Los pteridobiontes son considerados elementos estructurales importantes del dosel arbóreo y del sotobosque (Tejero-Díez *et al.*, 2011), representados en variados sustratos p. ej. cortícolas ó epifítico, terrícolas y rupícolas y formas de crecimiento: arborescente, rastreras, trepadoras. En relación a su importancia ecológica, las especies epífitas tienen un papel destacado en el balance hídrico de los bosques por su capacidad de almacenar material orgánico a manera de histosoles del dosel y agua (retenida en las mismas matas) (Ambrose, 2004), otras especies son colonizadoras y pioneras de hábitats impactados por actividad humana o natural, formando hojarasca y estabilizando laderas (Walker, 1994; Slocum *et al.*, 2004). Varias especies interactúan con hongos parásitos, micorrizas y como plantas hospederas de animales, especialmente insectos herbívoros (Mehltreter, 2010), o bien, han sido usadas como indicadoras de bioclima (Tejero-Díez *et al.*, 2014) y tipos de suelos (Beukema y van Noordwijk, 2004; Bickford y Laffan, 2006).

Los helechos y licófitos son considerados extremadamente vulnerables al cambio del uso del suelo, siendo está la principal causa de extinción por las aceleradas tasas de deforestación y fragmentación de sus hábitats naturales (Padmawathe *et al.*, 2004; Ough y Murphy, 2004; Arcand y Ranker, 2008). Este aspecto es especialmente crítico en Veracruz y específicamente en la región de Los Tuxtlas, donde la deforestación es definitivamente una de las principales amenazas para la flora y fauna, especialmente para este grupo de plantas con nichos ecológicos especializados. Pocas son las especies de pteridobiontes que reaccionan positivamente al disturbio severo: en ambientes húmedos afectados por una tala y transformación agronómica se puede favorecer especies del género *Pteridium* (Walker y Sharpe, 2010; Tejero-Díez *et al.*, 2011). En cuerpos de agua estancadas *Salvinia* es una maleza difícil de erradicar y su presencia se considera un buen indicador en humedales contaminados con residuos nitrogenados y fosfatados, producto de la actividad agronómica (Tejero-Díez *et al.*, 2011).

Dada la importancia ecológica de los helechos y licófitos, este estudio pretende actualizar la información florística de las especies de la región de Los Tuxtlas a fin de analizar aspectos de su riqueza, distribución geográfica y vertical, recambio de especies a lo largo de gradientes altitudinales y similitud de la pteridoflora entre los dos volcanes principales.

2. ANTECEDENTES

Los pteridobiontes son plantas muy apropiadas para estudios de diferente índole (Ponce *et al.*, 2002; Kessler, 2010), debido a que son bien conocidos desde el punto de vista taxonómico (Smith, 2006, 2008, 2010); además de tener una distribución geográfica mundial y por su riqueza de especies moderada, que permite muestreos cuantitativos y análisis estadísticos.

2.1. *Patrones de riqueza de especies y factores relacionados*

La mayoría de los estudios de helechos y licófitos en el Neotrópico han reportado patrones de diversidad a lo largo de gradientes altitudinales, donde uno de los principales resultados es la observación de que la distribución de la riqueza de especies es mayor a elevaciones intermedias entre 1,800-2,400 m (Mehltreter, 1995; Hemp, 2001; Kessler, 2001; Bhattarai *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2005; Cardelús *et al.*, 2006; Watkins *et al.*, 2006; Kessler, 2010). Este patrón fue observado en un gradiente altitudinal de la ladera este del volcán San Martín Tuxtla (Krömer *et al.*, 2013), para helechos, peperomias y orquídeas epífitas. En general este paradigma implica a varios otros grupos de plantas y animales, contrario al comportamiento de que gradientes altitudinales reflejaban los patrones latitudinales, donde la riqueza de especies disminuía con la elevación (Rahbek, 1995, 2005). Específicamente para los helechos la mayor riqueza en altitudes medias se relaciona con un máximo de humedad (Kessler, 2001; Hemp, 2002) y/o una combinación óptima de humedad y temperaturas moderadas (Bhattarai *et al.*, 2004; Kluge *et al.*, 2006).

Algunos autores han enfocado sus trabajos en los factores que determinan la riqueza y distribución de los helechos como la variación de características edáficas y el microclima (Young y León, 1989; Lwanga *et al.*, 1998; Tuomisto y Poulsen 1996, 2000; Richard *et al.*, 2000), encontrando una especificidad de ensamblajes de helechos a las diferentes condiciones de suelo. Por lo cual se los considera indicadores de la calidad de hábitat, tipos de uso de suelo y tipos (régimen) de perturbación (Arcand y Ranker, 2008). Otros han estudiado el efecto negativo de la fragmentación de los hábitats sobre la diversidad de helechos del sotobosque (Mukarami *et al.*, 2003; Paciencia y Prado, 2005), concluyendo que existe una disminución de las especies características de los bosques conservados con

relación al grado de perturbación de los mismos (Beukema y van-Noordwijk, 2004; Paciencia y Prado, 2005; Carreño, 2006). El desarrollo de nuevas técnicas de muestreo del dosel han ayudado a caracterizar la repartición de nichos de las especies epífitas de pteridobiontes dentro de sus hospederos, donde se ha observado una diferenciación en la estratificación vertical, relacionado al cambio de las condiciones microclimáticas dentro de un mismo árbol (Krömer *et al.*, 2007), así como en otros que compararon los patrones de distribución y diversidad del componente epifítico contra el terrestre, sugiere diferencias ecológicas bien marcadas donde dichos microambientes no se traslapan (Watkins y Cardelús, 2009).

2.2. Listados florísticos y estudios previos locales

Estudios ecológicos y estrategias de conservación para las especies de pteridobiontes en un área determinada, requieren tener en claro la identidad de las especies y datos confiables de su riqueza y distribución. Mickel y Smith (2004) en “The Pteridophytes of Mexico” se presenta la información más completa a nivel nacional de los pteridobiontes en la cual se incluyen 1,008 especies. Aunque Veracruz tiene una historia rica en cuanto a la recolecta y conocimiento de los pteridobiontes, es Palacios-Ríos (1992) quien compila la primera lista de especies para el estado de Veracruz, donde menciona la presencia de 572 taxa, de las cuales se mencionan varias especies para Los Tuxtlas. Tejero-Díez *et al.* (2011) con base en los dos trabajos anteriores compilan un listado con 562 taxa de pteridobiontes para el estado de Veracruz; además, hacen un análisis de la riqueza de especies a nivel regional dando como resultado que la región montañosa (de la Sierra Madre Oriental + Eje Volcánico Transversal) es la más rica, con 61% de las especies, mientras que en la región montañosa de Los Tuxtlas, solo se encontraron el 17.5% para el estado. Esta cifra es relativamente baja tomando en cuenta que solamente para la región de la sierra de Santa Marta (Lira y Riba, 1984) se registraron 148 taxa y para el área de la Estación de Los Tuxtlas (EBT, 644 has) 80 taxa (Riba y Pérez-García, 1997). Finalmente, a partir de los trabajos anteriormente mencionados, la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP, 2006) presentó una lista de 287 taxa de pteridobiontes para la Reserva de la Biosfera los Tuxtlas, sin embargo, este listado adolece de una actualización taxonómica.

Por otra parte, debido a la importancia ecológica de este grupo de plantas es de interés conocer más acerca de cómo se distribuye esta riqueza a nivel regional, en relación a los gradientes altitudinales y los tipos de vegetación, así como las formas de vida predominantes y su estratificación vertical en relación al gradiente altitudinal asociados a los elementos arbóreos dominantes dentro de la sierra de los Tuxtlas.

2.3. *La Sierra de Los Tuxtlas*

2.3.1. Características biofísicas

La región de la Sierra de Los Tuxtlas se ubica al sureste del estado de Veracruz sobre la planicie costera del Golfo de México, entre los 18°30' y 18°40' de latitud norte y los 95°03' y 95°10' longitud oeste, a lo largo de la línea costera sur, a 117 km de la ciudad de Veracruz (Figura 1). Desde el punto de vista fisiográfico pertenece a la provincia costera del Golfo de México y subprovincia de la Sierra de Los Tuxtlas (SEDUVER, 1993). El relieve es variado, con gradientes de altitud desde el nivel del mar hasta los 1,680 m, que le confiere un escenario óptimo para estudios de gradientes. En Los Tuxtlas sobresalen siete grandes volcanes y aproximadamente otros 300 conos volcánicos, con una orientación diagonal en dirección noroeste-sureste, los más altos son el Santa Marta (1680 m), San Martín Tuxtla (1,680 m), y San Martín Pajapan (1,180 m) (González, 1991; Ramírez, 1999). En la depresión que separa a estas dos porciones más altas se encuentra el Lago de Catemaco.

En relación a su geología, la región de Los Tuxtlas se encuentra en la provincia morfotectónica de la planicie costera del Golfo de México y la actividad volcánica que le dio origen, se produjo a fines del Terciario y siguió durante el Plio-Pleistoceno (Ríos Macbeth, 1952). Algunos autores consideran a Los Tuxtlas como el área más oriental del Eje Neovolcánico Transversal (ver Dirzo *et al.*, 1997). Los indicios más recientes de actividad volcánica provienen de la erupción del Volcán San Martín Tuxtla, en 1664, aunque en 1793 y 1829 se menciona la formación de fumarolas y emisiones de cenizas. La sierra es una cordillera volcánica con sustrato de rocas ígneas (basalto y andesitas) mezclado con cenizas volcánicas. Los suelos tienen alto contenido de materia orgánica y presentan perfiles con horizontes poco desarrollados. Campos (2004) reconoce 18 tipos de

suelo en nueve grupos principales: Andosol, Feozem, Luvisol, Acrisol, Vertisol, Cambisol, Nitosol, Regosol y Litosol. Desde el punto de vista hidrológico, es una de las zonas más lluviosas de México, lo que junto a su topografía da lugar a una compleja red hidrológica con numerosos ríos permanentes y temporales, muchos de los cuales se originan en la cima de los volcanes, así como diversos cuerpos de agua dulce ubicados en antiguos cráteres (CONANP, 2006).

Sierra de Los Tuxtlas

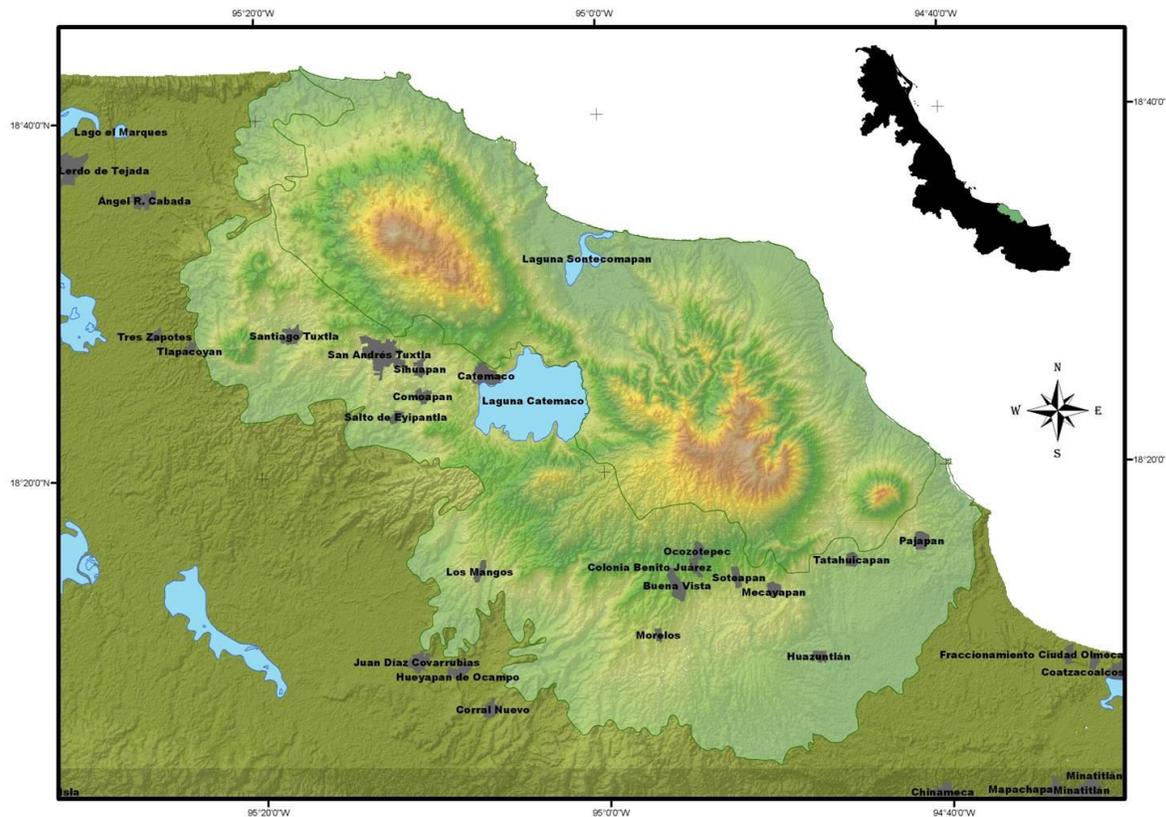


Figura 1. Ubicación geográfica de la región de Los Tuxtlas y la Reserva de la Biosfera, el lineado verde (interno) delimita la reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Fuente: Vázquez *et al.* (2010).

El clima de la región de Los Tuxtlas es tropical y principalmente bajo la influencia de los vientos alisios del hemisferio norte que traen la precipitación durante la estación de verano. Tormentas tropicales y huracanes amplían la estación lluviosa. En la estación de invierno, las invasiones de masas de aire fríos del norte ("nortes") disminuye la temperatura y causan precipitación. Hay dos tipos de clima diferentes según la clasificación climática de Köppen

y adaptados a esta región: climas cálidos y húmedos Am(f) y Af(m) en elevaciones bajas con temperaturas media anuales entre 24-26 °C, condición térmica predominante de la región, que en elevaciones medias baja a 22 °C. Mientras que los climas semi-cálidos y templado muy húmedos en elevaciones altas (A)C(fm) tienen temperaturas medias anuales superiores a 18 °C o inferior a 18 °C en C (fm) (Soto, 2004). Se dan dos picos máximos de temperatura al año: el primero y más alto de marzo a mayo; y el segundo, atenuado por la presencia de las lluvias, de septiembre a octubre. Entre marzo y mayo se presenta una época relativamente seca (precipitación promedio de 112 mm por mes) y una época de lluvias entre junio y febrero (con más de 400 mm por mes). Gutiérrez-García y Ricker (2011) a base de 11 estaciones meteorológicas en la región establecen una media de temperatura anual entre 24.1 y 27.2 °C, y la precipitación media anual de 1,272 a 4,201 mm, durante el período de 30 años 1977-2006; aunque hay registros adicionales de estos autores referidos a localidades que presentan precipitaciones medias anuales de más de 7,000 mm a elevaciones más altas, estarían entre las más altas registradas para México.

Gran parte de esta zona fue decretada en 1998 como Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (RBLT), y tiene una extensión de 155,122 hectáreas, divididas en 125,403 ha de zona de amortiguamiento que envuelve a las tres zonas núcleo de la Reserva constituidas por las cimas de los volcanes San Martín Tuxtla (9,805 ha), sierra de Santa Marta (18,031 ha) y San Martín Pajapan (1,883 ha) (Laborde, 2004) (Figura 1 Mapa). La RBLT ocupa grandes superficies de los municipios de San Andrés Tuxtla, Catemaco, Sotepan, Tatahuicapan de Juárez y Pajapan. Además de pequeñas partes de Santiago Tuxtla, Mecayapan y Ángel R. Cabada, todos ellos correspondientes al estado de Veracruz.

2.3.2. Características de la flora

En Castillo-Campos y Laborde (2004) se menciona que, de acuerdo con la base de datos del herbario XAL del Instituto de Ecología, A.C., en la región de Los Tuxtlas se encuentra un total de 3,356 taxa de plantas vasculares, mientras que la CONANP (2006) alista un total de 2,697 taxa. De esta última 71 especies están sujetas a alguna categoría de riesgo según la Norma Oficial Mexicana-059-SEMARNAT-2010: 30 son amenazadas (dos endémicas), 17 en peligro de extinción (seis endémicas) y 21 sujetas a protección especial (una endémica)

(CONANP, 2006). Los Tuxtlas es una de las cinco áreas con mayor endemismo de árboles en México; cerca del 10% de los del dosel superior, son endémicos de las zonas cálidas húmedas de México (Wendt, 1993; Rzedowski, 1991).

La Región de Los Tuxtlas es un área de gran importancia biogeográfica con elementos de fauna y flora muy peculiares, existe una afinidad austral, boreal y endémica de los taxa. La afinidad austral de la flora es la predominante a nivel de géneros. La flora de la Región de Los Tuxtlas pertenece al Reino Biogeográfico Neotropical, y dentro de éste a la Región Caribeña y a la Provincia de la Costa del Golfo de México (Rzedowski, 1986). Un componente importante de su flora debió haberse originado en Centro y Sudamérica y su distribución parece haber desempeñado un papel preponderante en los procesos de especiación de la flora mexicana.

La región de Los Tuxtlas ha sido desigualmente estudiada desde el punto de vista florístico: la Estación de Biología de la Universidad Autónoma de México (EBT) con selva alta perennifolia, propia de las tierras bajas, ha sido la más intensamente estudiada y se sabe que contiene al menos 943 especies de plantas vasculares, de las cuales 80 son pteridobiontes (Ibarra y Sinaca, 1995, 1996a, 1996b, 1997; Riba y Pérez-García, 1997). De manera parcial ha sido estudiada la sierra de Santa Marta (Ramírez, 1999) la cual contiene 2,383 especies de plantas vasculares, de las cuales 148 son pteridobiontes. Mientras que las partes intermedias (> 900 m snm) y altas del volcán San Martín han sido poco inventariadas.

Finalmente, la mayoría de los estudios realizados en la región dieron mayor énfasis a plantas con flores y especies terrestres, mientras que ciertos grupos de plantas como los pteridobiontes epífitos del dosel arbóreo y las especies asociadas a los cuerpos de agua han sido escasamente considerados. Actualmente se sabe que los helechos epífitos aportan una parte importante de la riqueza de especies, principalmente del bosque mesófilo.

2.3.3. Conservación y problemática de la Región de Los Tuxtlas

La región de Los Tuxtlas ha estado históricamente impactada por intensa actividad humana, la cual comenzó con el proceso de colonización por los Olmecas hace aproximadamente 500 a 1,500 años (Andrle, 1964; Dirzo *et al.*, 1997). Sin embargo, los sucesos, con mayor impacto en el paisaje natural, como en el social fueron: las políticas nacionales de colonización y reparto agrario (1940-1980), el control y poder político de grupos ganaderos (1970-1980), la caída de los precios de productos del campo (1983 y 1989) y las políticas nacionales para el desarrollo agropecuario (1993-a la fecha) (Durand y Lazos, 2004; Mendoza *et al.*, 2005; Paré y Lazos, 2008). En particular la ganadería que desde los años 1950 comenzó a experimentar un crecimiento acelerado, ha marcado desde entonces la transformación extensiva de los hábitats naturales en la región (Guevara *et al.*, 1997, Mendoza *et al.*, 2005). Guevara *et al.* (2004) mencionan que desde 1972 hasta 1993 la cubierta forestal de la superficie total de la sierra se redujo hasta un 21.7%, transformando el paisaje de la región en una matriz de uso principalmente ganadero con pequeños fragmentos de selva dentro.

A pesar que la declaración de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas ha frenado en parte las altas tasas de deforestación y cambio de uso del suelo en la región, la alta densidad poblacional (31,660 habitantes en 399 comunidades (CONANP, 2006) ejerce una fuerte presión sobre sus recursos naturales. Mendoza y colaboradores (2005) analizaron de manera cuantitativa la desproporción de la cobertura boscosa natural de la región en relación al efecto altitudinal: las tierras bajas (< 660 m snm) que representan el 76% de la región sólo conservan el 34.3 % de la cobertura boscosa natural, mientras que las tierras altas (> 990 m snm) aunque solo representan 7.3 % conservan el 35.1 %, el restante 30.6 % se encuentra en un intervalo de 661-990 m snm. Las zonas altas (consideradas zonas núcleo de la RBLT) se caracterizan por ser terrenos con pendientes abruptas, de difícil acceso, no aptos para la agricultura, por tanto, la densidad de población humana es muy baja. Estas zonas son de gran importancia porque allí se encuentran las cabeceras o nacimientos de la gran mayoría de los numerosos ríos, lo cual es clave para la hidrología de la sierra (Guevara *et al.*, 2004).

3. JUSTIFICACIÓN

Los pteridobiontes son un componente importante de la diversidad florística de la región de Los Tuxtlas. Sin embargo, actualmente esta gran diversidad está siendo amenazada por las altas tasas de deforestación, fragmentación y el cambio a uso de suelo agropecuario. Aunque el conocimiento de estas plantas en Los Tuxtlas ha aumentado en los últimos años, gran parte de esta información no está disponible y permanece simplemente en los especímenes herborizados. Asimismo, todavía no se tiene una base de datos integrada a nivel nacional, que incluya los herbarios mexicanos más importantes (MEXU, XAL, UAMIZ) y herbarios institucionales o locales (CORU, CIB), que guardan información relevante de la actividad botánica realizada en las últimas décadas en la región de Los Tuxtlas. Los ejemplares de herbario por lo general contienen información relevante como: la ubicación espacial (coordenadas geográficas), altitud sobre el nivel del mar, tipo de vegetación, hábitat, hábito, estado reproductivo entre otros. La evaluación de esta información a gran escala permitiría hacer análisis de riqueza y distribución de los helechos comparando la composición de la pteridoflora dentro y fuera de la sierra de Los Tuxtlas. Por otro lado, considerando la importancia de la sierra en el paisaje de Los Tuxtlas, un análisis de la distribución y riqueza de especies a nivel regional y de la estratificación vertical de los Pteridobiontes que considere el efecto de la elevación es indispensable. Toda esta información es básica para poder plantear estrategias de conservación de este grupo de plantas.

4. HIPÓTESIS

- 1) La heterogeneidad ambiental que caracteriza a la región de Los Tuxtlas podría favorecer una alta riqueza de especies especialmente relacionado a la alta humedad y la compleja topografía de la sierra.
- 2) La riqueza de especies, composición y patrones de distribución vertical de los pteridobiontes serán diferentes en relación a la altitud y los cambios en estructura y fisionomía de la vegetación.
- 3) Los bosques mesófilos entre los dos principales volcanes tendrán una riqueza y composición de especies similar en relación a su diferencia de asociaciones vegetales y distancia geográfica cercana.

5. OBJETIVOS

5.1. *Objetivo general*

Determinar la riqueza y distribución de las especies de Pteridobiontes (helechos y licófitos) de la región de Los Tuxtlas, mediante el análisis y actualización de las bases de datos, así como analizar la riqueza, composición y estratificación vertical de los mismos en gradientes altitudinales de dicha región.

5.2. *Objetivos específicos*

Contribuir al conocimiento de la riqueza, composición florística y taxonomía de los helechos y licófitos de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas y presentar información relevante sobre su distribución, hábitat y categorías por sustrato, así como de su estado de conservación.

Analizar los patrones de distribución vertical de los Pteridobiontes en tres diferentes tipos de vegetación sobre un gradiente altitudinal y determinar los tipos ecológicos de las especies.

Analizar y comparar la riqueza de especies y composición de los Pteridobiontes del bosque mesófilo de los dos volcanes principales de la región.

6. LITERATURA CITADA.

- Ambrose A.R. 2004. Water-holding capacity of canopy soil mats and effects on microclimates in an old-growth redwood forest: A report to Save-the-Redwoods League, M.Sc. Thesis, Humboldt State University, Arcata, CA., 95 pp.
- Andrle R.F. 1964. A biogeographical investigation of the sierra de Tuxtlas in Veracruz. PhD Thesis, Louisiana State University, Baton Rouge. 247 pp.
- Arcand N.N. y Ranker T.A. 2008. Conservation Biology. En: Ranker T.A. y Haufler C.H. *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*, pp. 257-283. Cambridge, UK. Cambridge University Press.
- Bhattarai K.R., Vetaas O.L. y Grytnes J.A. 2004. Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Global Ecology and Biogeography* **31**:389-400.
- 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 and Environment* **104**:63-73.
- Bickford S.A. y Laffan S.W. 2006. Multi-extend análisis of the relationship between pteridophyte species richness and climate. *Global Ecology and Biogeography* **15**:588-601.
- Campos A. 2004. El suelo. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*, pp. 181-192, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.

- Cardelús C.L., Colwell R.K. y Watkins J.E. Jr. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* **94**:144-156.
- Carreño I.G. 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. Tesis de maestría. Instituto de Ecología A. C., Xalapa, México. 120 pp.
- Castillo-Campos G. y Laborde. J. 2004. La vegetación. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*, pp. 231-265, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- CONANP. 2006. Programa de Conservación y Manejo, Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.
- Dirzo R., González-Soriano E. y Vogt, R. Eds. 1997. Introducción General. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R. Eds. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, pp. 3, UNAM-CONABIO, México D.F.
- Durand L. y Lazos E. 2004. Colonization and tropical deforestation in the Sierra Santa Marta, southern Mexico. *Environmental Conservation* **31**:11-21.
- González C. 1991. Regionalización climática de la sierra de Santa Marta y el volcán San Martín Pajapan, Veracruz. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., Mexico, 78 pp.
- Guevara S., Laborde J., Liesenfeld D. y Barrera O. 1997. Potrereros y ganadería. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R. Eds. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, pp. 44-58, UNAM-CONABIO, México D.F.
- Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. 2004. Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, 287 pp.
- Gutiérrez-García G. y Ricker M. 2011. Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): A statistical analysis. *Atmósfera* **2**:347-373.
- Hemp A. 2001. Ecology of the Pteridophytes on the southern slopes of Mt. Kilimanjaro. Part. II: Habitat selection. *Plant Ecology* **3**:493-523.
- Hemp A. 2002. Ecology of the pteridophytes on the southern slopes of Mt. Kilimanjaro I. Altitudinal distribution. *Plant Ecology* **159**:211-239.
- Ibarra-Manríquez G. y Sinaca-Colín S. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* **43**:75-115.
- Ibarra-Manríquez G. y Sinaca-Colín S. 1996a. Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: Lista florística comentada (Mimosaceae a Verbenaceae). *Revista de Biología Tropical* **44**: 41-60.
- Ibarra-Manríquez G. y Sinaca-Colín S. 1996b. Lista comentada de plantas de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: (Violaceae-Zingiberaceae). *Revista de Biología Tropical* **44**:427-447.
- Ibarra-Manríquez G. y Sinaca-Colin, S. 1997. Lista florística de Los Tuxtlas. Fanerógamas. In *Historia natural de Los Tuxtlas*, González Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.. Eds. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. p. 162-174.
- Kessler M. y Bach K. 1999. Using indicator families for vegetation classification in species-rich Neotropical forests. *Phytocoenologia* **29**:485-502.
- Kessler M. 2001a. Altitudinal zonation of Andean cryptogam communities. *Journal of Biogeography* **27**:275-282.
- Kessler M. 2001b. Pteridophyte species richness in Andean forest in Bolivia. *Biodiversity and Conservation* **10**:1473-1495.
- Kessler M. 2001c. Patterns of diversity and range size of selected plant group along a elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* **10**:1897-1920.
- 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. 2010. Biogeography of ferns. En: Mehltreter, K., Walker, L.R. y Sharpe, J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 22-60, Cambridge University Press, Cambridge.
- Kluge J. y Kessler M. 2006. Fern endemism and its correlates: contribution from an elevational transect in Costa Rica. *Diversity and Distributions* **12**:535-545.
- Krömer T., Kessler M., Gradstein S.R. y Acebey A. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* **32**:1799-1809.
- Krömer T., Kessler M. y Gradstein S.R. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* **189**:261-278.
- Krömer T., Acebey A.R., Kluge J. y Kessler M. 2013. Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: a case study from Los Tuxtlas, Mexico. *Flora* **208**:197-210.
- Laborde J. 2004. La Reserva de la Biosfera. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*, pp. 271-279, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Lindborg R. y Eriksson O. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* **85**:1840-1845.
- Lira R. y Riba R. 1984. Aspectos fitogeográficos y ecológicos de la flora pteridofita de la sierra de Santa Marta, Veracruz, México. *Biótica* **9**:451-467.
- Lwanga J.S., Balmford A. y Badaza R. 1998. Assessing fern diversity: relative species richness and its environmental correlates in Uganda. *Biodiversity and Conservation* **7**:1387-1398.
- Mehlreter K. 1995. Species richness and geographical distribution of montane pteridophytes of Costa Rica, Central America. *Feddes Repertorium* **106**: 563-584.
- Mehlreter K. 2010. Fern Conservation. En: Mehlreter, K., Walker, L.R. y Sharpe, J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 323-359. Cambridge University Press, UK.
- Mendoza E., Fay J., y Dirzo R. 2005. A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico: patterns and implications for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural*. **78**:451-46.
- Mickel J.T. y Smith A.R. 2004. The Pteridophytes of Mexico. *Memories of the Botanical Garden of New York* **88**:1-1054.
- Moran R.C. 2004. An Natural history of ferns. Timber Press, Portland, 301 pp.
- Mukarami K., Maenaka H. y Morimoto Y. 2003. Factors influencing species diversity of ferns and fern allies in fragmented forest patches in the Kyoto city area. *Landscape and Urban Planning* **70**:221-229.
- Ough K y Murphy A. 2004. Decline in tree-fern abundance after clearfell harvesting. *Forest Ecology and management* **199**:153-163.
- 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.
- Padmawathe R., Qureshi Q. y Rawat G.S. 2004. Effects of selective logging on vascular epiphyte diversity in a moist lowland forest of eastern Himalaya, India. *Biological Conservation* **119**:81-92.
- Palacios-Ríos M. 1992. Las Pteridofitas del estado de Veracruz. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México.
- Paré L. y Lazos E. 2008. Cuando el señor del monte esconde a los animales: transformación del paisaje en Los Tuxtlas. En: Budar, L. y Ladrón de Guevara, S. Coords. *Arqueología , paisaje y cosmovisión en Los Tuxtlas*, pp. 35-47. Universidad Veracruzana.
- Ponce M., Mehlreter K. y de la Sota E.R. 2002. Análisis biogeográfico de la diversidad pteridoflorística en Argentina y Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural* **75**:703-717.
- Rahbek C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* **18**:200-205.

- Rahbek C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* **8**:224-293.
- Ramírez R.F. 1999. Flora y Vegetación de la Sierra de Santa Marta, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 409 p.
- Rzedowski J. 1986. Vegetación de México. Ed. Limusa, México, D.F.
- Rzedowski J. 1991. El endemismo de la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botanica Mexicana* **15**:47-64.
- Riba R. y Pérez-García B. 1997. Pteridofitas. En: González Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.C. Eds. *Historia natural de los Tuxtlas*, pp. 175-181, UNAM, México.
- Richard M., Bernhardt T. y Bell G. 2000. Environmental heterogeneity and the spatial structure of fern species diversity in one hectare of old growth forest. *Ecography* **23**:231-245.
- Ríos-Macbeth F. 1952. Estudio geológico de la Región de Los Tuxtlas. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros* **4**:315-377.
- SEDUVER. 1993. Programa de Ordenamiento Urbano del Sistema de Ciudades de Los Tuxtlas. Unidad de Planeación-SEDUVER. 149 pp.
- Slocum M.G., Aide T.M., Zimmermann J.K. y Navarro L. 2004. Natural regeneration of subtropical montane forest after clearing fern thickets in the Dominican Republic. *Journal of Tropical Ecology* **20**:483-486.
- Sharpe J.M., Mehlreter K. y Walker L.R. 2010. Ecological importance of ferns. En: Mehlreter, K. Walker L.R. y Sharpe J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 1-21, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H. y Wolf P.G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* **55**:705-731.
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H. y Wolf P.G. 2008. Fern classification. En: Ranker T.A. y Haufler C.H. Eds. *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*, pp. 417-467, Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Smith A.R. 2010. Appendix B: Index to genera of ferns and lycophytes in alphabetical order. En: Mehlreter, K. Walker L.R. y Sharpe J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 386-405, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Soto M. 2004. El Clima. En: Guevara S., Laborde, J. y Sánchez, G. Eds. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*, pp. 195-198, Instituto de Ecología, A.C. Xalapa.
- Tejero-Díez J.D., Torres-Díaz A., Mickel J.T., Mehlreter K. y Krömer T. 2011. Pteridoflora de Veracruz. En: Lorea Hernández F.G. Ed. *Estudio de estado. Veracruz*, pp. 97-115, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F., Instituto de Ecología, A.C. y Universidad Veracruzana, Xalapa.
- Tejero-Díez J.D., Torres-Díaz, A.N. y Gual-Díaz M. 2014. Licopodios y helechos en el bosque mesófilo de montaña de México. En: Gual-Díaz M. y Rendón-Correa A. Comps. *Bosques Mesófilos de Montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. pp. 197-220, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Tuomisto H. y Poulsen A.D. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forests. *Journal of Biogeography* **23**:283-93.
- Tuomisto H. y Poulsen A.D. 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. *Journal of Vegetation Science* **11**:383-396.
- Vázquez-Torres M., Campos-Jiménez J., Armenta-Montero, S. y Carvajal-Hernández C.I. 2010. Árboles de la región de Los Tuxtlas. Comisión del Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave para la Conmemoración del Bicentenario de la Independencia Nacional y del Centenario de la Revolución. Xalapa, Veracruz, México.
- Walker L.R. 1994. Effects of fern thickets on woodland development on landslides in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science* **5**:525-532.
- Walker L.R. y Sharpe J.M. 2010. Ferns, disturbance and succession. En: Mehlreter, K., Walker, L.R. y Sharpe, J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 177-219, Cambridge University Press, UK.

- Watkins J.E. Jr., Cardelús C.L., Colwell R.K. y Moran R.C. 2006. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* 93: 73-83.
- Watkins J.E. Jr. y Cardelús C.L. 2009. Habitat Differentiation of Ferns in a Lowland Tropical Rain Forest. *American Fern Journal* 99:162-175.
- Wendt T. 1993. Composition floristic affinities and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forest. En: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A., Fa J. Eds. Biological diversity of Mexico: origins and distribution, pp. 595-680, Oxford University Press, New York.
- Young K.R. y León B. 1989. Pteridophyte species diversity in the central Peruvian Amazon: importance of edaphic specialization. *Brittonia* 41:388-395.

CAPÍTULO II.

Aceptado en la revista Botanical Sciences

HELECHOS Y LICÓFITOS DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO

Ferns and Lycophytes of the Los Tuxtlas Biosphere Reserve, Veracruz, Mexico

Amparo R. Acebey^{1,3}, Thorsten Krömer¹, Mario Vázquez-Torres¹ y J. Daniel Tejero-Díez²

¹Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana, Casco de la Ex Hacienda Lucas Martín, Privada de Araucarias S/N. Col. Periodistas, C.P. 91019, Xalapa, Veracruz, México.

²Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Carrera de Biología, Avenida de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, 54090 Estado de México, México.

³Autor para la correspondencia: cacebey@gmx.net

Resumen: Se presenta un listado actualizado de los helechos y licófitos de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, producto tanto de trabajo de campo como de la revisión de 1,380 ejemplares de herbario y literatura. Se registran 245 taxones, distribuidos en 73 géneros y 24 familias, los cuales representan el 43 y 24% de la pteridoflora del estado de Veracruz y de México respectivamente. Se encontraron 36 nuevos registros para la Reserva, incluyendo dos para Veracruz. Las familias más numerosas fueron Polypodiaceae (39 especies), Dryopteridaceae (32) y Pteridaceae (31), mientras que los géneros más numerosos fueron *Asplenium* (22), *Thelypteris* (18), *Trichomanes* (13) y *Elaphoglossum* (12). Se registró un bajo porcentaje de especies de amplia distribución (7%), el 52% crecen de México hasta Sudamérica, el 22.7% en México y Centroamérica, y el 7% son endémicas de México. La distribución altitudinal muestra una mayor riqueza entre 760 y 1,200 m; los tipos de vegetación con mayor número de especies fueron el bosque mesófilo de montaña (134) y la selva alta perennifolia (115); la alta riqueza de especies en esta última formación vegetal destaca su valor para la conservación. La Reserva presenta un alto nivel de

epifitismo (37.4%), particularmente en el bosque mesófilo de montaña. Se considera que el 65% de los taxones son raros o muy raros, probablemente por la especificidad de su hábitat.

Palabras clave: conservación, distribución, epífitas, pteridofitas, riqueza de especies

Abstract: We present an updated list of ferns and lycophytes from the Los Tuxtlas Biosphere Reserve, product of extensive field work and review of 1,380 herbarium specimens and literature. We recorded 245 taxa, distributed in 73 genera and 24 families, representing 43 and 24% of the pteridophytes of Veracruz State and Mexico, respectively. We found 36 new records for the Reserve, including two for Veracruz. Polypodiaceae (39 species), Dryopteridaceae (32), and Pteridaceae (31) were the largest families, whereas *Asplenium* (22), *Thelypteris* (18), *Trichomanes* (13) and *Elaphoglossum* (12) were the most species-rich genera. A low percentage of widespread species (7%) was recorded, 52% occur from Mexico to South America, 22.7% in Mexico and Central America, and 7% are endemic to Mexico. The altitudinal distribution shows the highest species-richness between 760 and 1,200 m elevation; the most species-rich vegetation types were the humid montane forest (134) and tropical lowland rainforest (115), the latter contains a high number of species, which highlights its value for conservation. Furthermore, a high level of epiphytism (37.4%) stands out, particularly among humid montane forest species. We consider 65% of the taxa as rare or very rare, probably due to their habitat specificity.

Key words: conservation, distribution, epiphytes, pteridophytes, species-richness

INTRODUCCIÓN

Se estima que la diversidad de helechos y licófitos a nivel mundial oscila entre 11,000 y 15,000 especies (Smith *et al.*, 2006; Kreft *et al.*, 2010; Mehltreter, 2010), de los cuales 1,030 especies han sido registrados para México hasta el momento (Mickel y Smith, 2004; Tejero-Díez *et al.*, 2014). Esto representa el 4.4% de la flora vascular de México, calculada en 23,359 especies (Villaseñor, 2003; Ramírez-Cruz *et al.*, 2009). La mayor riqueza de helechos y licófitos en el Neotrópico tiende a concentrarse en las regiones húmedas-montañas (Watkins *et al.*, 2006; Salazar *et al.*, 2015) y su aporte a nivel de las floras

locales puede alcanzar entre el 13-22% (Kelly *et al.*, 1994; Kessler, 2010). En México, de acuerdo a Tejero-Díez *et al.* (2014), la pteridoflora del bosque mesófilo de montaña (630 especies) llega a representar poco más del 10% de la flora vascular de este tipo de vegetación (Villaseñor y Gual-Díaz, 2014), aunque indican que oscila entre el 10 hasta el 32% dependiendo del tipo de asociación de BMM.

El estado de Veracruz cuenta con 566 especies de helechos y licófitos, por lo cual ocupa el tercer lugar en términos de riqueza después de Oaxaca y Chiapas (Krömer *et al.*, 2007a; Acebey y Krömer, 2010; Tejero-Díez *et al.*, 2011; Krömer *et al.*, 2013a). Esta alta riqueza es el producto de una amplia variedad de ambientes propiciados principalmente por una compleja topografía, una alta gama de climas y suelos (Soto-Esparza y Geissert, 2011), donde destaca la franja húmeda de la sierra Madre Oriental-Faja Transvolcánica, la cual contiene el 61% de la pteridoflora de este estado (Tejero-Díez *et al.*, 2011). Sin embargo, al ser un área con una alta densidad poblacional genera una alta presión sobre sus recursos naturales produciendo un fuerte deterioro ecológico (CONABIO, 2010).

La sierra de Los Tuxtlas a pesar de los continuos procesos de deforestación y cambio del uso del suelo todavía conserva una parte considerable de sus paisajes naturales (Guevara *et al.*, 2004). Esta región se caracteriza por poseer una notable diversidad de especies de plantas (3,356 taxones) y un alto endemismo de árboles (Rzedowski, 1991; Wendt, 1993; Castillo-Campos y Laborde, 2004). Se le considera el límite boreal extremo de la selva tropical en el continente americano (Dirzo y Miranda, 1991), y tiene una gran importancia biogeográfica debido a la presencia de elementos de fauna y flora muy peculiares con afinidad austral, boreal y endémica (Andrle, 1964). Para salvaguardar las particularidades de esta región y contrarrestar el deterioro ecológico, una gran parte de la misma fué declarada en 1998 como Reserva de la Biosfera y forma parte del Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas (SINAP). Actualmente también es considerada una región terrestre prioritaria (RTP) para la conservación en México por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (Arriaga *et al.*, 2000; Laborde, 2004).

Desde el punto de vista florístico, sólo la selva alta perennifolia de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT) (Ibarra y Sinaca-Colín, 1995, 1996a, 1996b) y la sierra de Santa Marta (Ramírez, 1999) han sido estudiadas en más detalle. Los trabajos específicamente sobre helechos y licófitos en la zona son escasos; en el listado de la EBT se incluyen 80 especies (Riba y Pérez-García, 1997), que representan poco más del 8% del número total de especies de plantas registradas para esta área. Por otro lado, Lira y Riba (1984) registraron 148 especies en diferentes tipos de vegetación de la sierra de Santa Marta. Sin embargo, estos trabajos en general fueron muy localizados y todavía no existe un listado florístico que integre, complemente y actualice la información acerca de la pteridoflora para la región de Los Tuxtlas.

El objetivo de este estudio es revisar, complementar y actualizar el conocimiento de la riqueza, composición florística y taxonomía de los helechos y licófitos de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas y presentar información relevante sobre su distribución, tipos de vegetación y categorías por sustrato, así como de su estado de conservación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (RBLT) se encuentra ubicada en la región de la sierra de Los Tuxtlas, un macizo volcánico aislado que emerge de la llanura costera del Golfo de México, ubicado al sureste del estado de Veracruz entre los 18°30' y 18°40' latitud Norte y los 95°03' y 95°10' longitud Oeste (Figura 1). La RBLT tiene una superficie de 155,122 ha, de las cuales 125,403 ha representan la zona de amortiguamiento que envuelve a las tres zonas núcleo que constituyen las partes altas de los volcanes más grandes: 1) San Martín Tuxtla (1,680 m), con 9,805 ha; 2) sierra de Santa Marta (1,680 m), con 18,031 ha y; 3) San Martín Pajapan (1,180 m), con 1,883 ha (Laborde, 2004). El relieve es variado, con un gradiente de altitud que abarca desde el nivel del mar hasta los 1,680 m. Los suelos son de origen volcánico y, al estar en un ambiente tropical, los horizontes se encuentran poco desarrollados y el contenido de materia orgánica es variable. Campos (2004) reconoce 18 tipos de suelo distribuidos en nueve grupos principales: Andosol, Feozem, Luvisol, Acrisol, Vertisol, Cambisol, Nitosol, Regosol y Litosol.

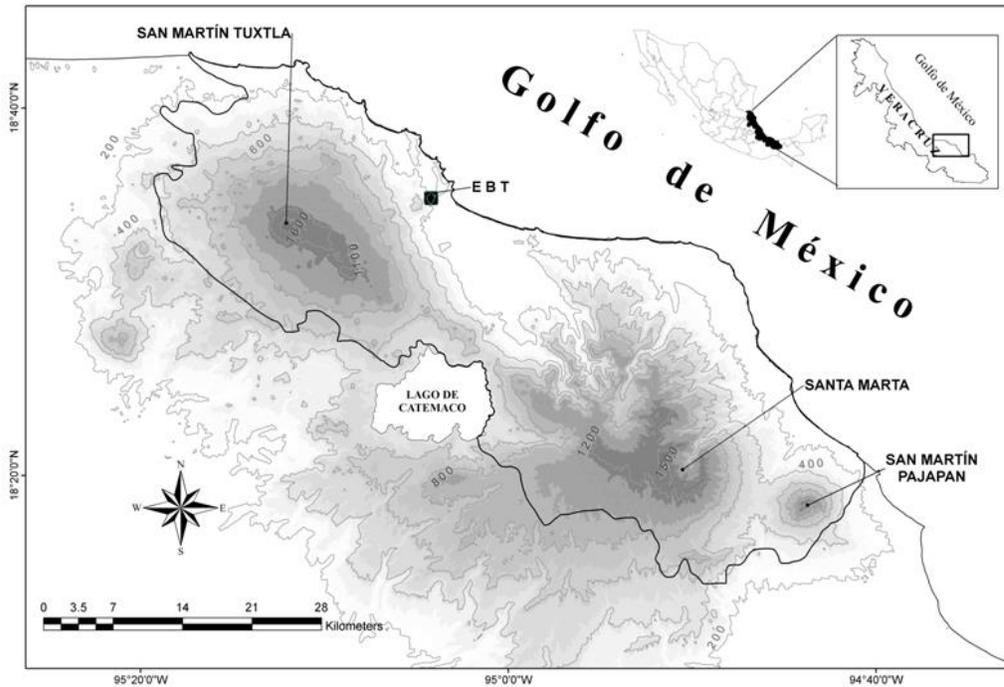


Figura 1. Mapa de la región de Los Tuxtlas, ubicado en el sureste del estado de Veracruz, México, resaltando la delimitación de la Reserva de la Biosfera (línea negra), los tres principales volcanes y la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT).

El clima de la región de Los Tuxtlas está fuertemente influenciado por el pronunciado gradiente altitudinal, su topografía compleja, y la proximidad al Golfo de México. La sierra es una barrera climática entre el mar y el interior del continente, situación que genera diferencias climáticas entre la vertiente noreste hacia el Golfo y la vertiente suroeste que da al interior del continente. Por lo tanto, la precipitación es de 3,000 a 4,500 (7,000) mm/año en la vertiente noreste, mientras que en la vertiente suroeste con sombra de lluvia es de 1,500 a 3,500 mm/año (Soto, 2004; Gutiérrez-García y Ricker, 2011). A pesar de que llueve durante casi todo el año, el régimen lluvioso es marcadamente estacional, con una época húmeda de junio a febrero y una seca entre marzo y mayo. En la RBLT las temperaturas medias anuales más altas oscilan entre los 27-36 °C, y las más bajas de 8-18 °C. En general se identifican tres zonas térmicas: cálida en las partes bajas de la región con cinco subtipos, semicálida en la zona intermedia entre 600 y 1,000 m dependiendo de la orientación de la vertiente y templada en las partes altas de la sierra entre 1,600 y 1,700 m (Soto y Gama, 1997).

Castillo-Campos y Laborde (2004) caracterizaron nueve tipos de vegetación para la región entre los que destacan: selva alta perennifolia, selva mediana perennifolia, bosque mesófilo de montaña, bosque de encino cálido (*Quercus* spp.), bosque de pino (*Pinus oocarpa*) y manglar, donde los tres primeros cubren la mayor superficie. Tanto el bosque mesófilo como la selva mediana perennifolia son los más conservados por encontrarse en sitios menos accesibles en las laderas de los volcanes (Castillo-Campos y Laborde, 2004), mientras que la selva alta perennifolia ha sido fuertemente fragmentada por la deforestación y cambios de uso del suelo (Dirzo y García, 1992). Para una descripción detallada del medio físico de la región de Los Tuxtlas, ver González-Soriano *et al.* (1997) y Guevara *et al.* (2004).

Trabajo de campo y herbario. Entre 2005 y 2006 se realizó el trabajo de campo, se dispusieron 91 parcelas de 20 x 20 m, en diferentes pisos altitudinales sobre las laderas de los volcánes Santa Marta y San Martín Tuxtla, así como en la EBT de acuerdo a los métodos propuestos por Kessler y Bach (1999) y Gradstein *et al.* (2003), para obtener un inventario exhaustivo de helechos y licófitos terrestres y epífitos. Estas parcelas estuvieron representadas en las siguientes formaciones vegetales según Castillo-Campos y Laborde (2004): selva alta y mediana perennifolia, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino, bosque de encino, y se incluyeron acahuals (bosques secundarios en recuperación derivados de selva alta perennifolia) de 15-20 años y plantaciones de cítricos semi-abandonados en los alrededores de la EBT. Además, un total de 23 árboles grandes ubicados dentro de parcelas en los principales tipos de vegetación se muestrearon desde la base a la copa mediante técnicas de alpinismo (Single Rope Technique; Perry, 1978), para contribuir al conocimiento del componente epifítico, el cuál fue considerado solo de manera fragmentaria en la región. Debido a que la pteridoflora epifítica en el sotobosque es diferente a la de los árboles del dosel (Krömer *et al.*, 2007b), se muestrearon también las especies presentes sobre los arbustos y árboles jóvenes, usando garrocha y binoculares. Entre 2005 y 2013 se realizaron recolectas adicionales durante salidas a diferentes áreas como: San Martín Pajapan, Parque de la Flora y Fauna Silvestre Tropical-UV, y la reserva privada “La Jungla” a orillas del lago Catemaco.

Una segunda fuente de información proviene del trabajo de herbario efectuado entre 2005 y 2013, en el cual se revisaron las colecciones de herbarios nacionales e internacionales: Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional (ENCB), Herbario Nacional de México, Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU), División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa (UAMIZ), Instituto de Ecología, A.C., Xalapa (XAL), University Herbarium, University of California (UC) en Berkeley, E.E. UU y otros locales: Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana (CIB), Facultad de Biología, Universidad Veracruzana *Campus* Córdoba (CORU) y Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Universidad Nacional Autónoma de México (EBT; herbario local no incluido en el Index Herbariorum), donde se encontraron colecciones importantes del grupo para la región de estudio.

Se revisó además la literatura relevante, que incluía capítulos de libros, artículos científicos (Lira y Riba, 1984; Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colin, 1995; Riba y Pérez-García, 1997; Mickel y Smith, 2004; Tejero-Díez *et al.*, 2011), y tesis (Palacios-Ríos, 1992; Ramírez, 1999). Además se consultaron en línea las bases de datos importantes como La Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB) de la CONABIO y Tropicos.org del Missouri Botanical Garden, St. Louis, E.E. UU. Con esta información se elaboró una base de datos de todas las especies registradas y confirmadas hasta el presente para la RBLT que constituían un total de 1,380 ejemplares de herbario (incluyendo 463 recolectas propias depositadas en los herbarios EBT, MEXU, SEL, UC y/o XAL), cuyas determinaciones fueron confirmadas mediante cotejo con ejemplares tipo y ciertos problemas taxonómicos se resolvieron con la consulta de especialistas. La nomenclatura científica se uniformizó según el tratamiento de la Pteridoflora de México (Mickel y Smith, 2004) y de Smith *et al.* (2006), con algunas actualizaciones taxonómicas (Ebihara *et al.*, 2006; Moran y Prado 2010; Moran *et al.*, 2010; Regalado y Prada 2011; Lehnert, 2012; Øllgaard 2012; Krömer *et al.*, 2013a; Jørgensen *et al.*, 2014 y Smith y Tejero-Díez, 2014).

Análisis de datos. Con la información registrada en la base de datos se contabilizaron las especies para obtener los valores de riqueza total. Además se calculó el índice de

biodiversidad taxonómica (IB), definido por el número de especies dividido entre el logaritmo natural del área en km² ($IB = S/\ln A$, donde S es el número de especies registradas y A el tamaño del área) (Squeo *et al.*, 1998). Este índice fue utilizado para comparar la riqueza a nivel regional de las especies de helechos y licófitos de la RBLT con la de dos áreas protegidas mexicanas (Cerro El Quetzal, El Triunfo y Cañon del Sumidero, ambas del estado de Chiapas), tres áreas protegidas de Centro- y Sudamérica (La Selva, Costa Rica, Barro Colorado, Panamá y Parque Amboró, Bolivia) y tres municipios (Tenango Doria, Tlanchinol, ambos del estado de Hidalgo y Tlatlauquitepec, Puebla) que en su mayoría contaban con una metodología similar.

Se presenta la distribución geográfica de las especies registradas, en el contexto global y a nivel estatal dentro de México. Además se analizó la distribución del número de especies, géneros y familias en relación al gradiente altitudinal presente en Los Tuxtlas (0-1,680 m), para lo cual se utilizaron 11 intervalos altitudinales de 150 m (para fines prácticos el último fue de 180 m). Se analizó la presencia de los helechos y licófitos en los diferentes tipos de vegetación natural de la RBLT, siguiendo la clasificación de Castillo-Campos y Laborde (2004): Selva alta perennifolia (SAP; 0-700 m), selva mediana perennifolia (SMP; 650-1,000 m), bosque mesófilo de montaña (BMM; 1,000-1,680 m), bosque de encino cálido (BQ; 100-600 m), bosque de pino (BP; 500-900 m), manglar (MGL; nivel del mar), dunas costeras (DNC; 0-50 m). Además, fue necesario considerar en este estudio como unidades de vegetación el bosque de transición ó ecotono entre la selva alta y mediana perennifolia con el bosque mesófilo (ECO; (750-) 800-1,000 m) y el bosque de pino y encino (BP-BQ; 400-900 m), debido a que varios especímenes de herbario consignaban esta información, la cual no puede ser modificada ó eliminada. Se realizó un análisis de conglomerados (cluster), con ayuda del paquete estadístico MVSP version 3.22 (Multi-Variate Statistical Package) para agrupar los tipos de vegetación de acuerdo a la similitud de la presencia de las especies. Se categorizó a las especies según la clasificación modificada de Font-Quer (1953) de acuerdo al sustrato que ocupan: suelo= terrestre (T), sobre otra planta=epífita (E), sobre otra planta pero arraigada al suelo=hemiepífita (HE), rocas=rupícola (R) y agua=hidrófita (Hi).

Para obtener información acerca del estado de conservación de la pteridoflora en la RBLT se realizó el conteo del número de especímenes registrados en la base de datos para cada especie, utilizando dos categorías de acuerdo a Grayum y Churchill (1987): muy rara=1-2 y rara=3-5 colecciones. Además, se revisó información acerca del estado de conservación de las especies registradas para Los Tuxtlas en la NOM-059-ECOL-2010 (SEMARNAT, 2010) y el trabajo de Tejero-Díez *et al.* (2011).

RESULTADOS

Riqueza de especies. De un total de 1,380 especímenes que conforman la base de datos elaborada, se obtuvieron 245 taxones repartidos en 18 especies, tres géneros y dos familias de Lycopodiophyta y 227 especies, 70 géneros y 22 familias de Polypodiophyta en la RBLT (Apéndice A1). Las familias más numerosas fueron Polypodiaceae, Dryopteridaceae y Pteridaceae, con más de 30 especies cada una, mientras que los géneros con mayor número de especies fueron: *Asplenium* (22; 8.9%), *Thelypteris* (18; 7.3%), *Trichomanes* (13; 5.2%), *Elaphoglossum* (12; 4.9%), *Polypodium* (12; 4.9%) y *Selaginella* (11; 4.5%) (Cuadro 1). En diferentes estudios referentes a la RBLT (Lira y Riba, 1984; Riba y Pérez-García, 1997, Ramírez, 1999, Tejero-Díez *et al.*, 2011), se consigna la existencia de un total de 308 taxones; sin embargo, en este estudio se confirma la presencia de 210 de estos taxones, ya que 52 resultaron ser sinónimos o tenían determinaciones previas erróneas (ver Apéndice A2). Además, algunos nombres asignados (21) pertenecen a taxones de localidades ubicados fuera de los límites de la RBLT y otros 25 no pudieron ser confirmados al no encontrarse el material de referencia (Apéndice A2). Por lo tanto, se considera que 36 taxones son nuevos registros para la Reserva, de los cuales *Elaphoglossum glabellum* y *E. pringlei* también fueron nuevos para el estado de Veracruz (Apéndice A1).

Cuadro 1. Familias y géneros de helechos y licófitos con mayor riqueza de especies (> 10) en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas.

| Familia | Número de especies | % del total de especies |
|----------------|---------------------------|--------------------------------|
| Polypodiaceae | 39 | 15.9 |

| | | |
|----------------------|----|------|
| Dryopteridaceae | 32 | 13.1 |
| Pteridaceae | 31 | 12.6 |
| Aspleniaceae | 22 | 8.9 |
| Hymenophyllaceae | 22 | 8.9 |
| Thelypteridaceae | 19 | 7.7 |
| Selaginellaceae | 11 | 4.5 |
| Géneros | | |
| <i>Asplenium</i> | 22 | 8.9 |
| <i>Thelypteris</i> | 18 | 7.3 |
| <i>Trichomanes</i> | 13 | 5.3 |
| <i>Elaphoglossum</i> | 12 | 5 |
| <i>Polypodium</i> | 12 | 4.8 |
| <i>Selaginella</i> | 11 | 4.5 |

Distribución. En relación a su distribución geográfica sólo un 7% (17 especies) de las especies son de amplia distribución mundial ó cosmopolitas, ca. 52% (129) tienen una amplia distribución desde México hasta Sudamérica incluyendo las Antillas, un 22.7% (56) se distribuyen en México y Centroamérica, un 5% se restringen de México hasta Honduras, aunque la mayoría de estas últimas se comparten entre México y Guatemala, y ca. 7% (17) tienen una distribución restringida a México (Apéndice A1).

Al analizar la distribución de las especies y géneros en relación a la altitud, se observa la mayor riqueza (≥ 95 especies por intervalo) entre los 750-1,200 m con un máximo (107 especies; 50 géneros) entre los 900-1,050 m. Este último intervalo coincide en gran parte con el bosque de transición entre selva mediana perennifolia y bosque mesófilo de montaña (Figura 2). A nivel de familia los valores son similares a lo largo del gradiente altitudinal que abarca la RBLT con una ligera disminución hacia los límites extremos.

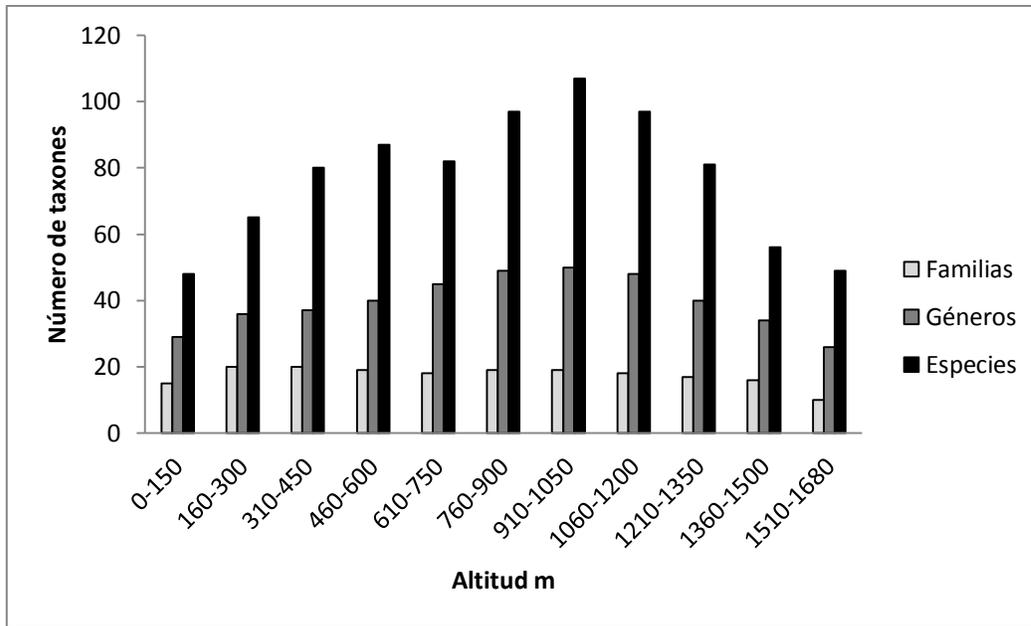


Figura 2. Distribución del número de familias, géneros y especies de helechos y licófitos por intervalos altitudinales de 150 m en la Reserva de Biosfera Los Tuxtlas.

Riqueza y similitud por tipo de vegetación. Los tipos de vegetación natural donde se registraron mayor número de especies fueron el BMM (134 especies), la SAP (115), el bosque de transición ECO (95), el BP-BQ (23) y la SMP (23) (Figura 3). Los tres primeros son también los que muestran una mayor similitud en relación a la presencia de especies especialmente entre ECO y BMM, la SAP y en menor grado con la SMP (Figura 4). Mientras que BP-BQ son más similares a los BP, al igual que DNC y MGL, mientras que BQ y especialmente VAC una composición de especies diferente. En vegetación secundaria incluyendo acahuales y vegetación antropogénica (cultivos, pastizales) se registraron 65 y 34 especies respectivamente, mientras que en las otras formaciones vegetales, los helechos están representados por menos de 10 especies cada uno (Apéndice A1). Los taxones reportados exclusivamente para el BMM y SAP fueron 47 y 34 respectivamente. En el BMM se observa que las familias de helechos y licófitos más representativas son Polypodiaceae (29 species), Dryopteridaceae e Hymenophyllaceae (18 cada una), Aspleniaceae (13) y Cyatheaceae (9), mientras que en la SAP son Polypodiaceae (19), Dryopteridaceae (17), Pteridaceae (16), Aspleniaceae (12) y Thelypteridaceae (10). Los bosques de transición muestran una combinación entre ambos, y en los otros tipos de vegetación se destacan principalmente Polypodiaceae y Pteridaceae.

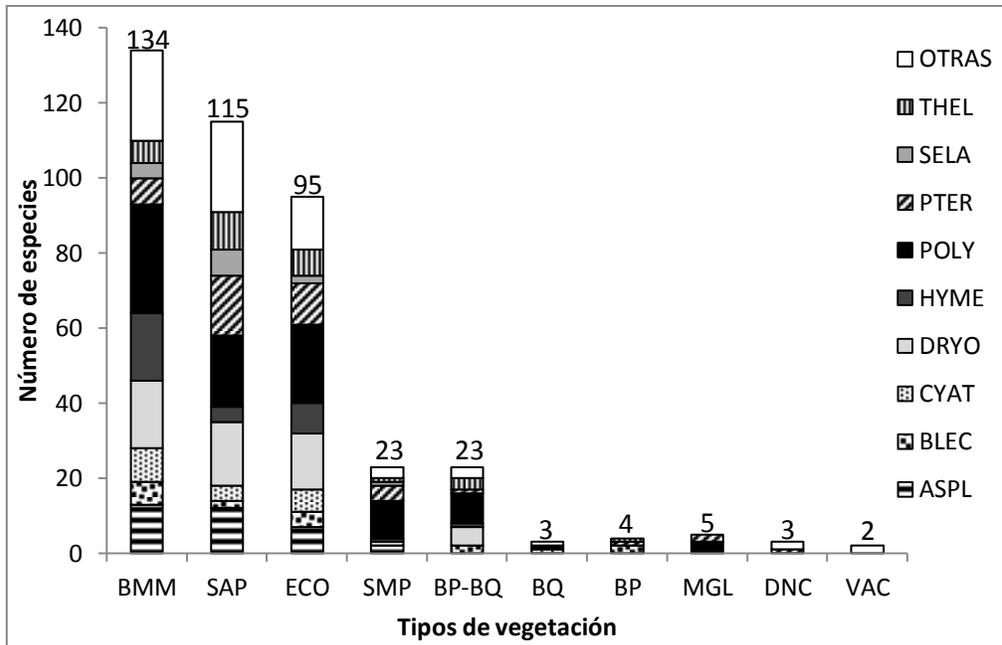


Figura 3. Distribución de las familias de helechos y licófitos (ASPL: Aspleniaceae; BLEC: Blechnaceae; CYAT: Cyathaceae; DRYO: Dryopteridaceae; HYME: Hymenophyllaceae; POLY: Polypodiaceae; PTER: Pteridaceae; SELA: Selaginellaceae; THEL: Thelypteridaceae), así como su riqueza de especies (cifras arriba) por tipo de vegetación (BMM: Bosque mesófilo de montaña; SAP: Selva alta perennifolia; ECO: Bosque de transición SAP-BMM; SMP: Selva mediana perennifolia; BP-BQ: Bosque pino-encino; BP: Bosque de pino; BQ: Bosque de encino; DNC: Dunas costeras, MGL: Manglar, VCA: Vegetación acuática).

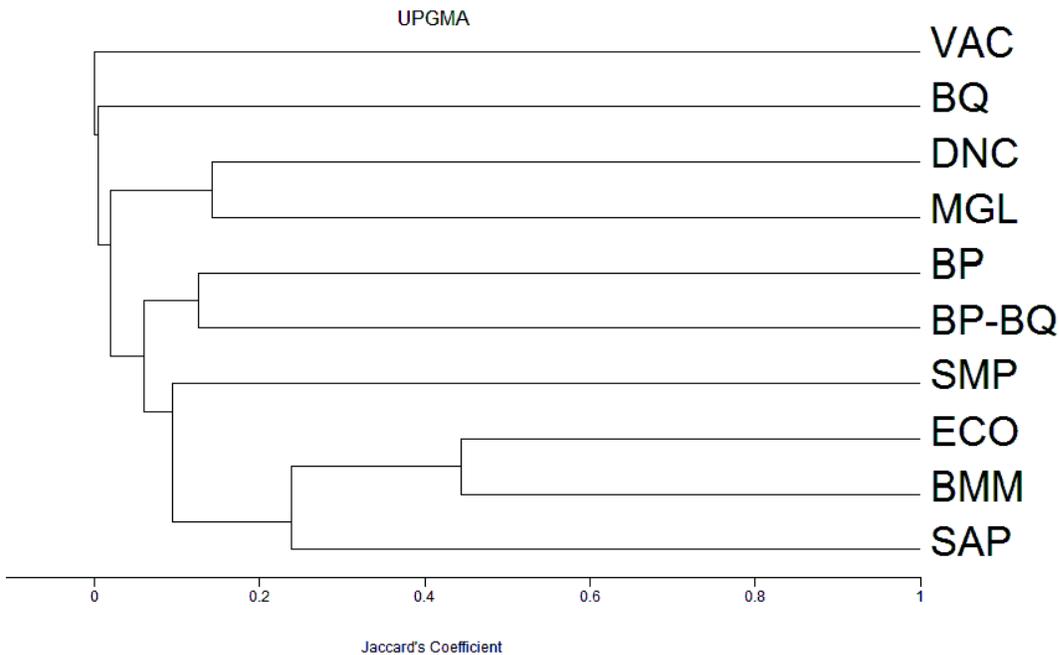


Figura 4. Dendrograma de similitud de los tipos de vegetación por presencia de las especies.

Habitats y relación con el sustrato. Según los registros realizados, el 62.2% (153 especies) de las especies son terrestres, 37.4% (92) epífitas, 8.9% (22) rupícolas, 2% (5) hemiepífitas, y el 0.8% (2) hidrófitas flotantes (Apéndice A1); sin embargo, estos valores no son exclusivos debido a que algunas especies pueden presentarse en una ó mas de estas categorías. Si se analiza éstas categorías de acuerdo a los principales tipos de vegetación se puede observar que en la SAP las especies son mayormente terrestres (79 especies), y sólo 34 especies son epífitas, mientras que en el BMM y la SMP las epífitas son ligeramente más numerosas que las terrestres (70 contra 68) y (13 contra 12). El bosque de transición ECO tiene un mayor número de especies terrestres que epífitas (55 contra 42), mientras que en el BP-BQ (14 contra 10) al igual que en el MGL (3 contra 2) las epífitas son ligeramente predominantes. El BP y las DNC tienen esencialmente helechos terrestres y sólo se registran dos especies hidrófitas flotantes para la región (Figura 5).

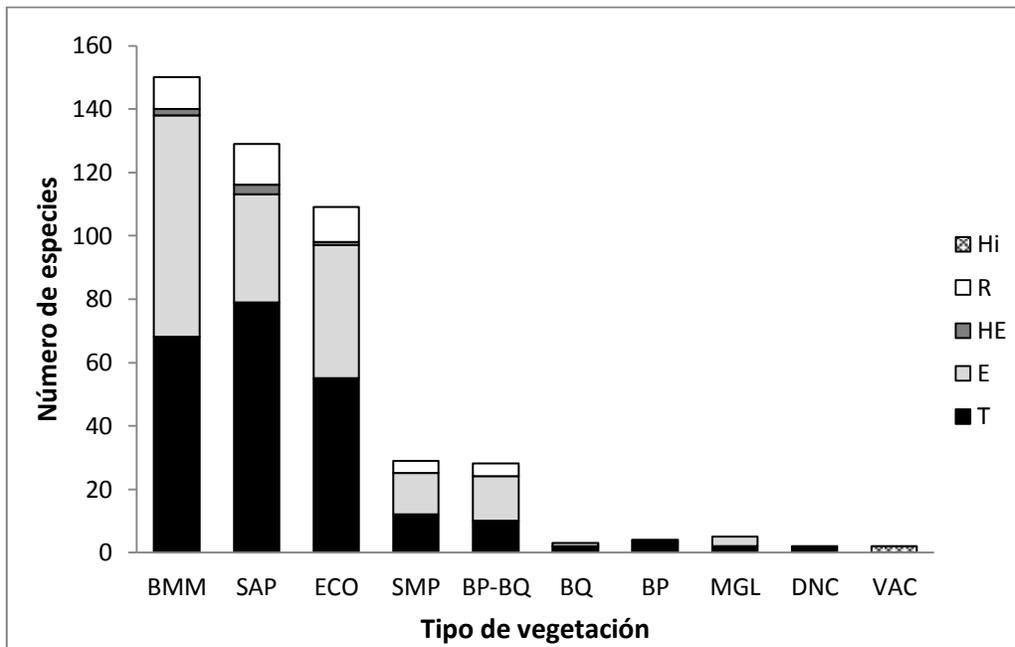


Figura 5. Categorías en relación al sustrato de los helechos y licófitos (T: terrestres; E: epífitas; HE: hemiepífitas; R: rupícolas; Hi: hidrófitas) de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas por tipo de vegetación (SAP: Selva alta perennifolia; BMM: Bosque mesófilo de montaña; ECO: Bosque de transición; SMP: Selva mediana perennifolia; BP-BQ: Bosque de pino-encino; BP: Bosque de pino; BQ: Bosque de encino; MGL: Manglar; DNC: Dunas costeras; VCA: vegetación acuática).

Estado de conservación. Del total de las especies analizadas de la RBLT, el 39% (96 especies) se pueden considerar como muy raras (con 1-2 especímenes) y el 26% (65 especies) son raras (con 3-5); ambas representan el 65% del total de las especies. De todas las especies reportadas para la RBLT en el presente estudio sólo 13 se encuentran incluidas en la NOM-059-ECOL-2010 (SEMARNAT, 2010), una en peligro, cuatro amenazadas y ocho bajo protección especial (Apéndice A1), en su mayoría se trata de helechos arborescentes.

DISCUSIÓN

En este estudio, se registraron 245 especies, dos de las cuales (*Elaphoglossum glabellum* y *E. pringlei*) se pueden considerar nuevos registros para Veracruz, mientras que otras 36 son nuevos para la RBLT, debido a que no fueron incluidos con anterioridad en la literatura pertinente. Así, el número total de taxones conocidos se incrementa a 568 para el estado y en un 14% (34 especies) para la Reserva. La riqueza de especies de la RBLT se puede considerar alta para el país ya que equivalen al 43% de los helechos y licófitos del estado de Veracruz (Tejero-Díez *et al.*, 2011; Krömer *et al.*, 2013a) y al 23.8% de los reportados para México (1,030 según Tejero-Díez *et al.*, 2014).

A su vez, el área de estudio tiene el mayor índice de biodiversidad taxonómica a nivel regional en México (ver Cuadro 2), debido a que en la RBLT confluyen una combinación de factores ambientales a lo largo del gradiente altitudinal que tienen una fuerte correlación con la alta riqueza de la pteridoflora, especialmente la elevada precipitación de 4,000 a 7,000 mm (Kreft *et al.*, 2010, Krömer *et al.*, 2013b), las neblinas frecuentes en la media montaña de la vertiente oceánica de la sierra (Mickel y Smith, 2004) y una alta heterogeneidad topográfica (Geissert, 2004; Moran, 2008, Kreft *et al.*, 2010). Se sabe que los helechos y licófitos tienen un bajo control del potencial evaporativo durante la mayor parte de su ciclo de vida y por ello son más dependientes de la disponibilidad del agua y una alta humedad relativa (Page, 2002; Hietz, 2010). Por esta razón, en regiones donde la precipitación y la humedad ambiental son menores y/o la estación invernal es marcadamente seca, la riqueza de especies, sobre todo de las epífitas, está reducida (Kreft *et al.*, 2004), así como en el Parque Nacional Cañon del Sumidero y El Cerro Quetzal, El

Triunfo, ambos ubicados en el estado de Chiapas (Cuadro 2). En climas preponderantemente cálidos y semihúmedos la riqueza disminuye aun más y las epífitas están escasamente representadas como en a pacífico mexicano (Sálas-Moreno *et al.*, 2003), lo que demuestra la alta dependencia de este grupo de plantas a la disponibilidad de agua. Además, la alta heterogeneidad en las partes altas de la sierra favorece el establecimiento de un mayor número de helechos y licófitos (Moran, 2008; Kreft *et al.*, 2010), debido a que esta condiciona la distribución de los tipos de suelo y la variabilidad de sus propiedades (Nichols *et al.*, 1998). Por otro lado, el índice de biodiversidad de la RBLT se encuentra ligeramente por debajo de lo calculado para otras localidades más cercanas al ecuador como en Costa Rica, Panamá, Colombia y Bolivia (Cuadro 2), lo que coincide con el patrón de diversidad latitudinal, por el cual el número de especies de helechos y licófitos por unidad de área aumenta al acercarse al ecuador continental (Kreft *et al.*, 2010; Salazar *et al.*, 2015).

Cuadro 2. Comparación de los números de especies de helechos y licófitos y el índice de biodiversidad taxonómica (IB) de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (RBLT) y otras regiones mexicanas y neotropicales.

| Regiones | Intervalo altitudinal (m) | Pp (mm) | Área (km²) | Número de taxones | IB | Referencia |
|---|----------------------------------|----------------|------------------------------|--------------------------|-----------|---------------------------------|
| Estación Biológica La Selva, Costa Rica | 35-135 | 4,000 | 15 | 150 | 55.4 | Grayum y Churchill, 1987 |
| Parque Nacional Amboró, Bolivia | 235-3,100 | 500-4,000 | 6,376 | 431 | 49.2 | Sundue, 2010 |
| Barro Colorado, Panamá | 25-165 | 2,750 | 15.6 | 104 | 37.9 | Grayum y Churchill, 1987 |
| Guavio, Colombia | 400-3,875 | 800-7,000 | 3,666 | 278 | 33.9 | Murillo-A. <i>et al.</i> , 2008 |
| RBLT, Veracruz, México | 100-1,680 | 1,500-4,500 | 1,551 | 245 | 33.3 | Presente estudio |

| | | | | | | |
|---|-----------------|-----------------|--------|-----|------|---------------------------------------|
| Cerro El Quetzal, Reserva El Triunfo, Chiapas | 1,200- 2,300 | 1,263 | 120 | 109 | 22.8 | Pérez-Farrera <i>et al.</i> , 2012 |
| Mun. Tlanchinol, Hidalgo | 1,107- 1900 | 2,156.2 | 380 | 130 | 21.9 | Álvarez-Zúñiga <i>et al.</i> , 2012 |
| Tenango de Doria, Hidalgo, México | 630-2,250 | 1,930 | 211 | 111 | 20.7 | Zúñiga-Salvatierra, 2009 |
| Parque Nacional Cañon del Sumidero, Chiapas, México | 360-1,720 | 957 | 218 | 83 | 15.4 | Espinosa-Jiménez <i>et al.</i> , 2011 |
| Tlatlauquitepec, Puebla, México | 800-2,000 | 1570- 2,650* | 246 | 66 | 11.9 | Cerón-Carpio <i>et al.</i> , 2006 |
| Zimatán, Oaxaca | 0-2,580 | - | 713.39 | 49 | 7.45 | Salas-Morales <i>et al.</i> , 2003 |

* CONAGUA estaciones meteorológicas municipio Tlatlauquitepec: Tlatlauquitepec (CFE), La Pagoda (CFE) y Oyameles (CFE).

La pérdida de hábitat impulsada por la actividades humanas como la fragmentación y el cambio de uso del suelo, es considerada la principal causa de la disminución de la diversidad de helechos y licófitos (Walker y Sharpe, 2010). La deforestación afecta particularmente la disponibilidad de hábitats y sustratos adecuados para estas plantas (Paciencia y Prado, 2005; Mehlreter, 2010; Carvajal-Hernández *et al.*, 2014), además de causar cambios microclimáticos hacia condiciones más secas (Barthlott *et al.*, 2001; Krömer y Gradstein, 2003; Werner *et al.*, 2005; Larrea y Werner, 2010). En la reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, el cambio del uso de suelo afecta a aproximadamente 110 mil has (CONANP, 2006), lo que repercute en la riqueza de la pteridoflora debido a que muy pocas especies son favorecidas por estos cambios (Walker y Sharpe, 2010); en vegetación secundaria y acahuales se registraron el 26% de las especies, en su mayoría especies de amplia distribución y colonizadoras de ambientes perturbados (p. ej. *Dennstaedtia bipinnata*, *Lygodium venustum*, *Nephrolepis brownii*, *Tectaria heracleifolia*), mientras que en la vegetación antropogénica sólo se encontró el 14% de las especies, algunas de las cuales (*Blechnum appendiculatum*, *Pteridium caudatum*, *Macrothelypteris torresiana*) son

malezas ampliamente reconocidas de este ambiente (Robinson *et al.*, 2010). En estos ambientes secundarios, las especies epífitas son las más afectadas por la desaparición de los forófitos de preferencia, sobre todo las especies higrófilas (vulnerables a sequía) y umbrófilas (susceptibles a la alta incidencia de luz), por ej: *Scoliosorus ensiformis* y Hymenophyllaceae. Estas últimas son especialmente sensibles a cambios en la humedad relativa y niveles de luz (Foster, 2001), por lo cual tienden a desaparecer y/o son reemplazadas por especies generalistas tolerantes a la sequía (Werner *et al.*, 2005; Larrea y Werner, 2010; Carvajal-Hernández *et al.*, 2014).

La pteridoflora de la RBLT esta representada en su mayoría por especies de amplia distribución en América tropical, ca. del 22.7% se distribuyen en México y Centroamérica y un bajo porcentaje son especies cosmopolitas y endémicas. Estos mismos patrones fueron encontrados por Lira y Riba (1984) para la sierra de Santa Marta, lo que demuestra según estos autores una fuerte relación florística de las zona montañosas del centro y sur de México con la región andina en Sudamérica.

La riqueza de especies de la pteridoflora en el área de estudio forma una curva de campana en relación con la altitud (Figura 2), donde la mayor riqueza se encuentra en el bosque de transición ECO y el BMM. Este comportamiento esta correlacionado con los parámetros físicos (disminución la temperatura, mayor precipitación y humedad atmosférica) en gradientes altitudinales ya ampliamente documentado (Gentry y Dodson, 1987; Kessler *et al.*, 2001; Küper *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2005; Cardelús *et al.*, 2006; Krömer *et al.*, 2013b; Salazar *et al.*, 2015), dando como resultado una combinación óptima de humedad y temperatura que favorece el crecimiento de estas plantas (Kessler, 2010; Tejero-Díez *et al.*, 2014). Lomolino (2001) sugirió que los patrones de riqueza altitudinal de especies se ven influenciados por la superposición de las comunidades adyacentes, creando máximos de riqueza en las zonas de transición, es decir, en zonas de co-presencia de los límites extremos de distribución superior e inferior de las especies. En el gradiente altitudinal estudiado se registró una mayor riqueza de especies entre 900 y 1,050 m justamente en el bosque de transición (TRA) constatándose esta predicción.

El componente epifítico de los helechos y licófitos en la RBLT es relativamente alto (37.4%), en comparación con el patrón global, el cual oscila entre un 25-29% (Kress, 1986; Zotz, 2013). Este valor elevado demuestra la influencia de un clima marcadamente húmedo en la RBLT (Page, 1979), ya que la disponibilidad de agua juega un papel muy importante en la distribución de las epífitas a macro- y microescala (Zotz y Andrade, 2002; Kreft *et al.*, 2004). Sin embargo, el grado de epifitismo en la RBLT no es uniforme, se incrementa con la altitud y es mayor en el bosque mesófilo. Esto coincide con lo mencionado por Lira y Riba (1984) y Tejero-Díez *et al.* (2014), donde la pteridoflora epifítica de la región de Los Tuxtlas y de la Sierra Madre Oriental oscila entre 20 y 60%, mientras que en las regiones del Pacífico desciende a menos del 15%.

El bosque mesófilo es el tipo de vegetación más rico en helechos y licófitos de la RBLT, debido al gran aporte de las especies epífitas, las cuales son favorecidas no solo por la lluvia sino también por la “precipitación horizontal” o niebla (Kessler *et al.*, 2012). Se ha comprobado que esta contribuye con un 20% más al aporte hídrico total (Hölscher *et al.*, 2004; Thies *et al.*, 2008) y así mitiga los períodos secos, los cuales en tipos de vegetación de tierras bajas como la selva alta perennifolia reducen la abundancia y diversidad de las epífitas (Kessler *et al.*, 2012).

La selva alta perennifolia en la RBLT contiene un elevado número de especies (115) comparada con otras regiones del estado de Veracruz tal como el valle del río Uxpanapa y Las Choapas (Rancho el Milagro) con 69 y 56 especies respectivamente (Riba y Pérez-García, 1979; F.G. Lorea-Hernández y colaboradores, datos no publicados). Lo anterior, se relaciona a que en la RBLT esta formación vegetal tiene la particularidad de distribuirse desde el nivel del mar hasta los 650 m de altitud (Castillo-Campos y Laborde, 2004) con un incremento de humedad y sobre una topografía accidentada hacia el límite superior. Contrariamente a lo que ocurre en los dos sitios mencionados, donde la topografía es más homogénea y el clima menos idóneo para este grupo de plantas (Riba y Pérez-García, 1979). Los tipos de vegetación más similares en composición son los bosques mesófilos, la selva alta perennifolia y los bosques de transición entre ambos. Estos tipos de vegetación son después de la selva mediana perennifolia los que cubren una mayor superficie (Castillo-

Campos y Laborde, 2004), además de ser tipos de vegetación colindantes, lo cual genera esta similitud en la composición debido a que generalmente los límites inferiores o superiores de las especies van a coincidir en uno u otro de estos tipos de vegetación.

La alta proporción de especies raras y muy raras (65%) en la RBLT coincide con lo mencionado para la Estación Biológica La Selva, Costa Rica, donde el 45% pertenecían a estas dos categorías (Grayum y Churchill, 1987), y podría relacionarse a una alta distribución localizada de las especies. Helechos y licófitos terrestres han mostrado una alta especialización edáfica a escala local (Tuomisto y Ruokolainen, 1994; Tuomisto y Dalberg, 1996; Tuomisto *et al.*, 1998, 2002; Jones *et al.*, 2007, 2008), mientras que las epífitas dependen de las particularidades de sus forófitos (Moran *et al.*, 2003; Mehlreter *et al.*, 2005) o de condiciones microclimáticas (Gardette, 1996). No obstante, debido a que estos datos están dependientes de la intensidad de estudio de la región, el elevado porcentaje de especies raras podría estar reflejando una falta de exploración botánica.

De las 156 especies que entran en las categorías de raras (65) y muy raras (96) en el presente estudio, solo tres (*Asplenium serratum*, *Schizaea elegans* y *Marattia weinmanniifolia*) se mencionan en la NOM-059-ECOL-2010 (SEMARNAT, 2010). Por otro lado, tomando como referencia el análisis del estado de conservación para la pteridoflora del estado de Veracruz (Tejero-Díez *et al.*, 2011), 66 especies vulnerables, 59 amenazadas y seis protegidas coinciden con especies raras y muy raras en la RBLT, mientras que el resto son consideradas sin problemas de acuerdo a estos autores. Igualmente, en el estudio del estado de conservación de las especies de helechos grammitidoides de Veracruz (Krömer *et al.*, 2013a) de las 11 especies que crecen en Los Tuxtlas, seis son muy raras y están clasificadas bajo alguna categoría de amenaza de acuerdo a los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza a nivel regional (IUCN, 2003); sin embargo, ninguna está mencionada en la NOM-059-ECOL-2010, probablemente debido a la falta de información sobre las especies principalmente acerca de su distribución, también por la escasez de especialistas taxónomos y por intereses propios sesgado a ciertos grupos de plantas (p. ej. cícadras, cactáceas, orquídeas).

En conclusión, la RBLT alberga una elevada riqueza de helechos y licófitos, y por la alta incidencia de registros nuevos aportados por la presente contribución, es muy probable que tal cifra aún se incremente mediante estudios florísticos en áreas poco exploradas y enfocados a este grupo de plantas en la región. Sin duda, en la RBLT el bosque mesófilo de montaña es el tipo de vegetación más rico en especies y actualmente se encuentra en mejor estado de conservación que otros por su menor accesibilidad. En contraste, la selva alta perennifolia que también contiene una alta riqueza de helechos y licófitos es el tipo de vegetación más amenazado por la deforestación. Las especies consideradas como raras (de distribución localizada y con alta especificidad de hábitat) serían las primeras en ser afectadas por estos cambios (Arcand y Ranker, 2008). Este estudio es el primero, que no solamente ofrece un listado actualizado de los helechos y licófitos de la RBLT, sino que analiza distintos aspectos básicos acerca de la riqueza y distribución de las especies, categorías en relación al sustrato y del conocimiento actual sobre el estado de conservación, lo que será relevante para ser consideradas en los planes de manejo y tomar medidas para la conservación general de la RBLT.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a E. Otto, A. Perez-Peña y E. Velásquez-Sinaca, así como la gente del Ejido Plan Agrario y los miembros del Grupo Ecoturístico “Los Clarines” en Ruíz Cortínez por su apoyo en el trabajo de campo. A J.T. Mickel, A.R. Smith y R.C. Moran por su apoyo con la identificación y búsqueda de ejemplares, C.I. Carvajal-Hernández y J.C. López-Acosta por la revisión del manuscrito y sus valiosos comentarios, B. Holst por la revisión del “abstract”, y S. Armenta-Montero por la elaboración del mapa. A R. Coates y M. Ricker por el apoyo logístico en la EBT-UNAM. La investigación fue financiada con una beca del CONACyT (No. 249766) otorgada a A.R. Acebey, así como una beca posdoctoral de la UNAM y fondos de PROMEP (PROMEP/103.5/07/2753) otorgados a T. Krömer.

LITERATURA CITADA

Acebey A. y Krömer K. 2010. *Asplenium peruvianum* Desv. En: Gómez-Pompa A., Krömer T. y Castro-Cortés R. Coords. *Atlas de la Flora de Veracruz: Un Patrimonio Natural en Peligro*, pp. 399-400, Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana.

- Álvarez-Zuñiga E., Sánchez-González A., López-Mata L. y Tejero-Diez J.D. 2012. Composición y abundancia de las pteridofitas en el bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Botanical Sciences* **90**:163-177.
- Andrle R.F. 1964. A biogeographical investigation of the sierra de Tuxtlas in Veracruz. PhD Thesis, Louisiana State University, Baton Rouge. 247 pp.
- Arcand N.N. y Ranker T.A. 2008. Conservation biology. En: Ranker T.A. y Haufler C.H. Eds. *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*, pp. 257-283, Cambridge University Press, Cambridge.
- Arriaga L., Espinoza J.M., Aguilar C., Martínez E., Gómez L. y Loa E. (coords.). 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México, D.F. <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/terrestres.html>; última consulta: 14.II.2014.
- Barthlott W., Schmitt-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.
- Campos A. 2004. El suelo. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*, pp. 181-192, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Cardelús C.L., Colwell R.K. y Watkins J.E. Jr. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* **94**:144-156.
- Carvajal-Hernández C., Krömer T. y Vázquez-Torres M. 2014. Riqueza y composición florística de pteridobiontes en bosque mesófilo de montaña y ambientes asociados, en el centro de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**:491-501
- Castillo-Campos G. y Laborde. J. 2004. La vegetación. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*, pp. 231-265, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Cerón-Carpio A.B., Arreguín-Sánchez M.L. y Fernández-Nava R. 2006. Listado con anotaciones de las pteridofitas del municipio de Tlatlauquitepec, Puebla, México y distribución de las especies en los diferentes tipos de vegetación. *Polibotánica* **21**:45-60.
- 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.
- CONANP. 2006. Programa de Conservación y Manejo, Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.
- Dirzo R. y Miranda A. 1991. El límite boreal de la selva húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* **16**:240-247.
- Dirzo R. y García M.C. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Conservation Biology* **6**:84-90.
- Ebihara A., Dubuisson J.Y., Iwatsuki K., Hennequin S. y Ito M. 2006. A taxonomic revision of Hymenophyllaceae. *Blumea* **51**:221-280.
- Espinosa-Jiménez J.A., Pérez-Farrera M.A. y Martínez-Camilo R. 2011. Inventario florístico del parque nacional Cañón del Sumidero, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **89**:37-82.
- Font-Quer P. 1953. Diccionario de Botánica. Editorial Labor. Barcelona.
- Foster P. 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* **55**:73-106.
- Gardette E. 1996. Microhabitats of Epiphytic Fern Communities in large lowland rain forest plots in Sumatra. En: Camus J. M., Gibby M. y Johns R.J. Eds. *Pteridology in Perspective*, pp. 655-658, Royal Botanic Gardens, Kew.
- Geissert D. 2004. La Geomorfología. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*, pp. 159-178, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.

- Gentry A.H. y Dodson C.H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74**:205-233.
- González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R. 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Gradstein S.R., Nadkarni N.M., Krömer T., Holz I. y Nöske N. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana* **24**:105-111.
- Grayum M.H. y Churchill H.W. 1987. An introduction to the Pteridophyte Flora of Finca La Selva, Costa Rica. *American Fern Journal* **77**:73-89.
- Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. (Eds.). 2004. *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Gutiérrez-García G. y Ricker M. 2011. Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): A statistical analysis. *Atmósfera* **24**:347-373.
- Hietz P. 2010. Fern adaptations to xeric environments. En: Mehltreter K., Walker L.R. y Sharpe J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 140-176, Cambridge University Press, Cambridge.
- Hölscher D., Köhler L., van Dijk A.I.J.M. y Bruijnzeel L.A. 2004. The importance of epiphytes to total rainfall interception by a tropical montane rain forest in Costa Rica. *Journal of Hydrology* **292**:308-322.
- Ibarra-Manríquez G. y Sinaca-Colín S. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* **43**:75-115.
- Ibarra-Manríquez G. y Sinaca-Colín S. 1996a. Lista florística de la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. México. Mimosaceae a Verbenaceae. *Revista de Biología Tropical* **44**:41-60.
- Ibarra-Manríquez G. y Sinaca-Colín S. 1996b. Lista comentada de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México: (Violaceae-Zingiberaceae). *Revista de Biología Tropical* **44**:427-447.
- IUCN. 2003. *Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional Levels: Version 3.0*. IUCN Species Survival Commission. International Union for Conservation of Nature, Gland y Cambridge.
- Jones M.M., Rojas P.O., Tuomisto H. y Clark D.B. 2007. Environmental and neighbourhood effects on tree fern distributions in a neotropical lowland rain forest. *Journal of Vegetation Science* **18**:13-24.
- Jones M.M., Tuomisto H., Borcard D., Legendre P., Clark D.B. y Olivas P.C. 2008. Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia* **155**:593-604.
- Jørgensen P.M., Nee M.H. y Beck S.G. Eds. 2014. *Catálogo de las Plantas Vasculares de Bolivia*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Kelly D.L., Tanner E.V.J., Nic Lughadha E.M. y Kapos V. 1994. Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography* **21**:421-440.
- 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. 2010. Biogeography of ferns. En: Mehltreter K., Walker L.R. y Sharpe J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 22-60, Cambridge University Press, Cambridge.
- Kessler M., Grytnes J.A., Halloy S.R.P., Kluge J., Krömer T., León B., Macía M.J. y Young K.R. 2012. Gradientes de diversidad vegetal: Patrones y procesos locales. En: Herzog S.K., Martínez R., Jørgensen P.M. y Tiessen H. Eds. *Cambio Climático y la Biodiversidad en los Andes Tropicales*, pp. 235-253, Inter-American Institute of Global Change Research (IAI), São José dos Campos, Brazil, and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), Paris.

- Kessler M. y Bach K. 1999. Using indicator families for vegetation classification in species-rich Neotropical forests. *Phytocoenologia* **29**:485-502.
- Kreft H., Köster N., Küper W., Nieder J. y Barthlott W. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography* **31**:1463-1476.
- Kreft H., Jetz W., Mutke J. y Barthlott W. 2010. Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity. *Ecography* **33**:408-419.
- Kress W.J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* **9**:2-22.
- Krömer T. y Gradstein S.R. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* **24**:190-195.
- Krömer T., 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., Acebey A. y Smith A.R. 2007a. *Thelypteris tuxtlenensis* (Thelypteridaceae), a new species in subgenus *Goniopteris* from Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *American Fern Journal* **97**:136-139.
- Krömer T., Kessler M. y Gradstein S.R. 2007b. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* **189**:261-278.
- Krömer T., Acebey A.R. y Smith A.R. 2013a. Taxonomic update, distribution and conservation status of grammitid ferns (Polypodiaceae, Polypodiopsida) in Veracruz State, Mexico. *Phytotaxa* **82**:29-44.
- Krömer T., Acebey A.R., Kluge J. y Kessler M. 2013b. Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: a case study from Los Tuxtlas, Mexico. *Flora* **208**:197-210.
- Küper W., Kreft H., Nieder J., Köster N. y Barthlott W. 2004. Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *Journal of Biogeography* **31**:1477-1487.
- Laborde J. 2004. La Reserva de la Biosfera. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*, pp. 271-279, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Larrea M.L. y Werner F. 2010. Response of vascular epiphyte diversity to different land-use intensities in a neotropical montane wet forest. *Forest Ecology and Management* **260**:1950-1955.
- Lehnert M. 2012. A synopsis of the species of *Cyathea* (Cyatheaceae–Polypodiopsida) with pinnate to pinnate-pinnatifid fronds. *Phytotaxa* **61**:17-36.
- Lira R. y Riba R. 1984. Aspectos fitogeográficos y ecológicos de la flora pteridofita de la sierra de Santa Marta, Veracruz, México. *Biótica* **9**:451-467.
- Lomolino, M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*. **10**:3-13.
- Mehltreter K., Flores-Palacios A. y García-Franco J. 2005. Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **21**:651-660.
- Mehltreter K. 2010. Fern conservation. En: Mehltreter K., Walker L.R. y Sharpe J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 323-359, Cambridge University Press, Cambridge.
- Mickel J.T. y Smith A.R. 2004. *The Pteridophytes of Mexico*. Memoirs of the New York Botanical Garden, NYBG press, Nueva York.
- Moran R.C., Klimas S. y Carlsen M. 2003. Low-trunk epiphytic ferns on tree ferns versus angiosperms in Costa Rica. *Biotropica* **35**:48-56.
- Moran R.C. 2008. Biogeography of ferns and lycophytes. En: Haufler C. y Ranker T.A. Eds. *The Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*, pp. 369-396, Cambridge University Press, Cambridge.
- Moran R.C. y Prado J. 2010. *Megalastrum* (Dryopteridaceae) in Central America. *Kew Bulletin*. **65**:137-188.

- Moran R.C., Labiak P.H. y Sundue M. 2010. Synopsis of *Mickelia*, a newly recognized genus of bolbitidoid ferns (Dryopteridaceae). *Brittonia* **62**:337-356.
- Murillo-A. J., Polanía-S.C. y León-P.A. 2008. Los helechos y licófitos de la región del Guavio. *Biota Colombiana* **9**:63-76.
- Nichols W.F., Killingbeck K. T. y August P. V. 1998. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity. II. A landscape perspective. *Conservation Biology* **12**: 371-379.
- Øllgaard B. 2012. New combinations in neotropical Lycopodiaceae. *Phytotaxa* **57**:10-22.
- 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.
- Page C.N. 1979. The diversity of ferns: An ecological perspective. En: Dyer A.F. Ed. *The Experimental Biology of Ferns*, pp. 10-56, Academic Press, Londres.
- Page C.N. 2002. Ecological strategies in fern evolution, a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology* **119**:1-33.
- Palacios-Ríos M. 1992. Las Pteridofitas del estado de Veracruz. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, México D.F. 364 pp.
- Pérez-Farrera M.A., Martínez-Camilo R., Martínez-Meléndez N., Farrera-Sarmiento O. y Maza-Villalobos S. 2012. Listado florístico del Cerro Quetzal (polígono III) de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. *Botanical Sciences* **90**:113-142.
- Perry D.R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* **10**:155-157.
- Ramírez-Cruz S., Sánchez-González A. y Tejero-Díez J.D. 2009. La Pteridoflora del parque nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. Taxonomía y florística. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **84**:35-44.
- Ramírez R.F. 1999. Flora y vegetación de la Sierra de Santa Marta, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. 409 pp.
- Regalado L.R. y Prada C. 2011. The genus *Hymenasplenium* (Aspleniaceae) in Cuba, including new combinations for the neotropical species. *American Fern Journal* **101**:265-281.
- Riba R. y Pérez-García, B. 1979. Estudio botánico y ecológico de la región del río Uxpanapa, Veracruz. N°9 Pteridofitas. *Biótica* **4**:135-139.
- Riba R. y Pérez-García B. 1997. Pteridofitas. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.C. Eds. *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 175-181, UNAM, México D.F.
- Robinson R.C. Sheffield E. y Sharpe J.M. Problem ferns: their impact and management. En: Mehlreter K., Walker L.R. y Sharpe J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 255-322, Cambridge University Press, Cambridge.
- Rzedowski J. 1991. El endemismo de la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botanica Mexicana* **15**:47-64.
- Salas-Morales S.H., Saynes-Vásquez A. y Schibli L. 2003. Flora de la costa de Oaxaca, México: Lista florística de la región de Zimatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **72**:21-58.
- Salazar L., Homeier J., Kessler M., Abrahamczyk S., Lehnert M., Krömer T. y Kluge J. 2015. Diversity patterns of ferns along elevation in Andean tropical forests. *Plant Ecology and Diversity* **8**:13-24.
- SEMARNAT (2010) NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 30 de Diciembre de 2010, México D.F. Disponible en: http://www.semarnat.gob.mx/temas/gestionambiental/vidasilvestre/Documents/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf (revisada: 01 enero 2014).
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H. y Wolf P.G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* **55**:705-731.
- Smith A.R. y Tejero-Díez J.D. 2014. *Pleopeltis* (Polypodiaceae), a redefinition of the genus and nomenclatural novelties. *Botanical Sciences* **92**:43-58.

- Soto M. 2004. El clima. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*, pp. 195-198, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Soto M. y Gama L. 1997. Climas. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R. Eds. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, pp. 7-23, Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Soto-Esparza M. y Geissert D. 2011. Geografía. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ed. *La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado Vol. I*, pp. 31-34, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F. y Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Squeo F., Caviere L., Arancio G., Novoa J., Matthei O., Marticorena C., Rodríguez R., Arroyo M.T.K. y Muñoz M. 1998. Biodiversidad vegetal de Antofagasta. *Revista Chilena de Historia Natural* **71**:571-591.
- Sundue M. 2010. Licófitas, helechos. En: Nee M. Ed. *Flora de la región del Parque Nacional Amboró, Bolivia. Parte I. Licofitas, helechos y gimnospermas*, pp. 50-383, Editorial FAN, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Tejero-Díez J.D., Torres-Díaz A., Mickel J.T., Mehlreter K. y Krömer T. 2011. Pteridoflora de Veracruz. En: Lorea Hernández F.G. Ed. *Estudio de estado. Veracruz*, pp. 97-115, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F., Instituto de Ecología, A.C. y Universidad Veracruzana, Xalapa.
- Tejero-Díez J.D., Torres-Díaz, A.N. y M. Gual-Díaz. 2014. Licopodios y helechos en el bosque mesófilo de montaña de México. En: Gual-Díaz, M. y A. Rendón-Correa (comps.). *Bosques Mesófilos de Montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. Pp. 197-220, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Thies B., Nauss T. y Bendix J. 2008. Discriminating raining from non-raining clouds at mid-latitudes using meteosat second generation daytime data. *Atmospheric and Chemical Physics* **8**:2341-2349.
- Tuomisto H. y Ruokolainen K. 1994. Distribution of pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* **5**:25-34.
- Tuomisto H. y Dalberg A. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distributions in neotropical rain forests. *Journal of Biogeography* **23**:283-293.
- Tuomisto H., Poulsen A.D. y Moran R.C. 1998. Edaphic distribution of some species of the fern genus *Adiantum* in Western Amazonia. *Biotropica* **30**:392-399.
- Tuomisto H., Ruokolainen K., Poulsen A.D., Moran R.C., Quintana C., Canas G. y Celi J. 2002. Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuni National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica* **34**:516-533.
- Villaseñor J.L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* **28**:160-167.
- Villaseñor J.L. y M. Gual-Díaz. 2014. El bosque mesófilo de montaña en México y sus plantas con flores. En: Gual-Díaz, M. y Rendón-Correa A. (comps.). *Bosques Mesófilos de Montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 352 p. ISBN 978-607-8328-07-9.
- Walker L. y Sharpe J. 2010. Ferns, disturbance and succession. En: Mehlreter K., Walker L.R. y Sharpe J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 177-219, Cambridge University Press, Cambridge.
- Watkins J.E. Jr., Cardelús C.L., Colwell R.K. y Moran R.C. 2006. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* **93**:73-83
- Wendt T. 1993. Composition floristic affinities and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forest. En: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A. y Fa J. Eds. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*, pp. 595-680, Oxford University Press, Nueva York.
- Werner F.A., Homeier, J. y Gradstein, S.R. 2005. Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. *Ecotropica* **11**:21-40.

- Zotz G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* **171**:453-481.
- Zotz G. y Andrade J.L. 2002. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas. En Guariguata M.R. y Kattan G.H. Eds. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, pp. 271-296. Libro Universitario Regional del Instituto Tecnológico de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Zúñiga-Salvatierra J.R. 2009. Los helechos y licopodios del municipio de Tenango de Doria, estado de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del estado de Hidalgo, Hidalgo. 79 pp.

CAPÍTULO III.

RIQUEZA Y DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE HELECHOS Y LICÓFITOS A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO

RESUMEN

Se estudio la riqueza, composición de especies y distribución vertical de helechos y licófitos en tres tipos de vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal en la región de Los Tuxtlas, México. Se analizaron un total de 23 parcelas de 20 x 20 m entre 150-1,650 m, siete en selva alta perennifolia y bosque de transición cada uno y nueve en bosque mesófilo. En cada parcela se registraron todas las especies por presencia-ausencia que crecían sobre las cinco zonas de Johanson de un árbol de dosel, sobre los árboles y arbustos del sotobosque y también se consideraron todas las especies terrestres. Se obtuvo un total de 84 taxa repartidos en 79 especies de helechos y cinco de licófitos. Los patrones diferentes en la riqueza de helechos y licófitos muestran que los hábitats estudiados: árboles del dosel, sotobosque y suelo, contribuyen de manera diferente a la misma. En relación a la distribución vertical en un árbol hospedero del dosel, tanto la riqueza como la composición de especies está relacionada a la variación microclimática del suelo hacia el dosel. Esta variación va a depender del tamaño de los árboles siendo más contrastante en bosques con árboles de gran tamaño como en la selva perennifolia que en bosques con árboles de menor tamaño como en el bosque mesófilo de la cima. En este sentido, los cambios de estructura a lo largo del gradiente altitudinal promueve diferentes patrones de distribución vertical de las especies epífitas. Estos patrones nos permiten confirmar la sensibilidad de los pteridobiontes a las condiciones microambientales, por las cuales son muy vulnerables a los cambios creados por la perturbación antrópica. En este sentido, las estrategias para su conservación requieren conservar sus hábitats naturales y las condiciones microambientales en las que se desarrollan.

Palabras clave: pteridobiontes, tipos de vegetación, gradiente altitudinal, estratificación vertical, preferencias de hábitat

INTRODUCCIÓN

Los helechos y licófitos, con 13,000 especies estimadas (Smith *et al.*, 2006), forman el segundo grupo más grande de las plantas vasculares (Kreft *et al.*, 2010). Constituyen un componente conspicuo de los bosques húmedos Neotropicales (Watkins *et al.*, 2006a; Salazar *et al.*, 2015), donde su aporte a nivel de floras y flóculas locales puede alcanzar entre el 13-22% (Kelly *et al.*, 1994; Kessler, 2010). Este grupo cumple funciones importantes en los ecosistemas, por ejemplo algunas especies terrestres son colonizadoras de hábitats antropizados, otras forman hojarasca y estabilizan laderas (Walker, 1994; Slocum *et al.*, 2004), mientras que las epífitas participan en el balance hídrico del dosel del bosque por su capacidad de almacenar agua y material orgánico (Ambrose, 2004). Este último grupo de pteridobiontes, representa a nivel global entre el 25-29% de la pteridoflora (Kress, 1986; Zotz, 2013). Las 2,865 especies de helechos y licófitos con esta condición constituyen el segundo grupo más numeroso de vasculares epifíticas, solo superado por las orquídeas (Zotz, 2013). Sin embargo, la proporción de especies epífitas puede variar dependiendo de la escala geográfica y tipo de vegetación (influenciado por las condiciones climáticas): por ejemplo, en Mesoamérica aprox. el 36% de la pteridoflora es epifítica (Moran y Riba 1995; Moran *et al.*, 2003), en Costa Rica el 70%, valor que disminuye a 42% en bosque húmedo tropical de tierras bajas en la Estación Biológica La Selva (Grayum y Churchill, 1987). En México para el estado de Veracruz, la proporción de especies epífitas es del 27% (Tejero-Díez *et al.*, 2011), la cual se incrementa a 37% a nivel regional en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas.

Dentro de los aspectos más estudiados sobre la diversidad de los helechos y licófitos están sus patrones de riqueza y distribución a escala global, donde la evidencia empírica ha podido constatar que tales patrones coinciden con los patrones globales de las plantas con semilla (Kreft *et al.*, 2010) y se relacionan a las principales variables globales de agua-energía y complejidad topográfica. Sin embargo, los helechos y licófitos son relativamente pobres en especies en regiones áridas (Mutke y Barthlott, 2005; Kreft y Jetz, 2007; Kreft *et al.*, 2010) relacionado a su alta dependencia a la disponibilidad de agua. A escalas locales o regionales se han realizado varios estudios sobre gradientes altitudinales en los trópicos. Estos demuestran que la mayor diversidad de helechos y licófitos se encuentra a

elevaciones intermedias, lo cual se explica a los niveles máximos de humedad o una combinación óptima de humedad y temperaturas moderadas (p. ej. Hemp, 2001; Kessler *et al.*, 2001; Bhattarai *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2005, Krömer *et al.*, 2013b; Salazar *et al.*, 2015).

En menor medida otros estudios se han centrado en la distribución vertical de la flora epífita vascular asociados a sus forófitos (p. ej. Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Freiberg, 1996, 1999; Rudolph *et al.*, 1998; Acebey y Krömer, 2001; Krömer *et al.*, 2007), donde los licófitos y helechos han sido incluidos como un elemento importante. Sin embargo, muy pocas de estas investigaciones se han realizado específicamente sobre la distribución vertical de la pteridoflora epifítica como tal o partes de ella (Krömer y Kessler, 2006; Watkins *et al.*, 2006a). Además en su mayoría, se enfocan en la distribución vertical sobre árboles maduros del dosel, dejando de lado el aporte que pueden tener los árboles jóvenes y arbustos del sotobosque como hospederos de la flora epifítica (Gradstein *et al.*, 2003). Algunas experiencias empíricas demuestran que existen taxa específicos de estos estratos de bosque y que estos tienen un aporte considerable al total de la flora epifítica de los bosques húmedos, p. ej. *Asplenium pteropus*, *Lomariopsis mexicana*, *L. recurvata* y *Trichomanes collariatum* (Gentry y Dodson, 1987; Shaw y Bergstrom, 1997; Krömer *et al.*, 2007; Zotz, 2007).

En los últimos años algunos estudios compararon la distribución tanto de pteridobiontes epífitos como terrestres a lo largo de gradientes altitudinales, donde se ha observado que ambos grupos muestran patrones de riqueza diferentes: en los terrestres la riqueza permanece constante mientras que en los epífitos ésta aumenta a altitudes intermedias (Watkins *et al.*, 2006a, Kluge y Kessler, 2006; Krömer *et al.*, 2013). Además diferencias ecológicas evidentes se observaron entre estos dos grupos donde muy pocas especies ocupan los mismos estratos de bosque, especialmente especies facultativas que pueden crecer tanto como terrestres o epífitas. Estos estudios posteriormente inspiraron investigaciones relativas a la riqueza de especies en hábitats específicos y distintos nichos sobre árboles hospederos y su relación con la elevación y otras variables abióticas (Kluge y Kessler, 2011).

A fin de contribuir a la comprensión de los patrones de distribución vertical de los helechos y licófitos en tres diferentes tipos de vegetación sobre un gradiente altitudinal, se plantearon las siguientes preguntas: 1) ¿Cómo varían los patrones de distribución vertical de los helechos epífitos en tres diferentes tipos de vegetación sobre un gradiente altitudinal, 2) ¿Cómo cambia la riqueza y composición de especies en relación a su distribución vertical sobre árboles del dosel?, 3) ¿Cómo varía la riqueza y composición de los helechos y licófitos que se distribuyen sobre los árboles del dosel en comparación con los que crecen en el sotobosque y el suelo?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La región de Los Tuxtlas es una sierra aislada sobre la llanura costera del Golfo de México al sureste del estado de Veracruz entre los 18°30' y 18°40' latitud norte y los 95°03' y 95°10' longitud este (Guevara *et al.*, 2004). Está constituida por dos macizos montañosos que se separan entre sí por el lago de Catemaco (Figura 1): El noreste está conformado por el volcán San Martín Tuxtla con una altitud de 1,680 m y varios conos de menor magnitud, mientras que el sureste esta representado por un complejo volcánico denominado la sierra de Santa Marta (1,680 m) (CONABIO, 2010). En 1998 gran parte de la región de Los Tuxtlas fue declarada como Reserva de la Biosfera (155,122 has de superficie), las partes altas de los principales volcanes forman su área núcleo. De acuerdo a Soto (2004) el clima de la región esta fuertemente influenciado por el pronunciado gradiente altitudinal, su topografía compleja y la proximidad al Golfo de México. Esta sierra es una barrera entre el mar y el interior del continente, la cual genera diferencias climáticas. Su precipitación anual es de 3,000 a 4,500 mm en la vertiente noreste hacia el Golfo, mientras que en la vertiente suroeste con sombra de lluvia es de 1,500 a 3,500 mm. A pesar de que llueve durante todo el año, el régimen lluvioso es marcadamente estacional, con una época húmeda de junio a febrero y una seca entre marzo y mayo. Las temperaturas medias anuales más altas oscilan entre de los 27 y 36°C, y las más bajas entre 8 y 18°C. Soto y Gama (1997) identifican tres zonas térmicas: cálida en las partes bajas de la región con cinco subtipos, semicálida en las intermedias entre 600 y 1,000 m dependiendo de la orientación de la vertiente y templada en las partes altas de la sierra entre 1,600 y 1,700 m.

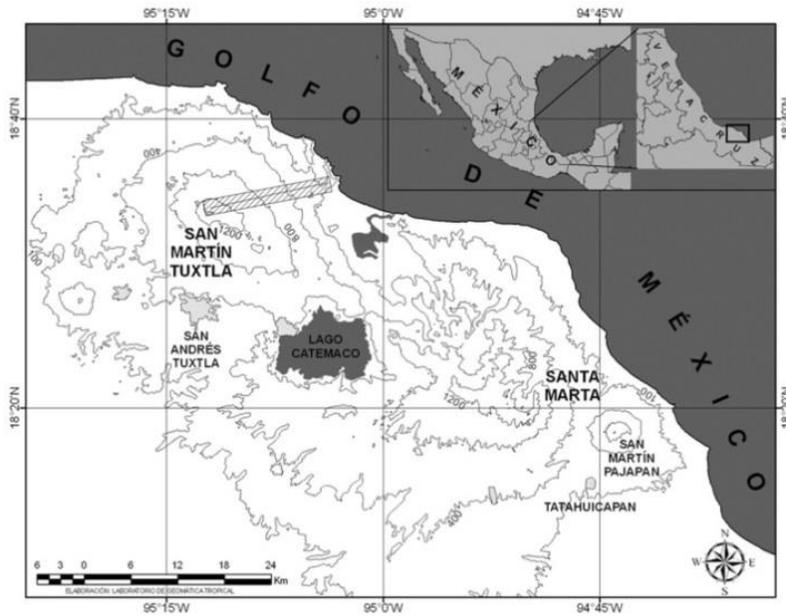


Figura. 1. Mapa de la región de Los Tuxtlas mostrando el área de estudio (rectángulo lineado) en la ladera noreste del volcán San Martín Tuxtla, Veracruz, México.

El área de estudio se ubica en la ladera noreste del volcán San Martín Tuxtla, que abarca un gradiente altitudinal desde los 140 hasta 1,650 m, en el cual se incluye la Estación Biológica de Los Tuxtlas (EBT) (18° 34' N, 95° 04' W), perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Según Castillo-Campos y Laborde (2004) en este gradiente se distinguen tres tipos de vegetación principales: 1) selva alta perennifolia (SAP) entre 0-700 m, compuesta principalmente por árboles de dosel ≥ 30 m de altura, con Fabaceae, Lauraceae y Moraceae entre las familias más importantes, mientras que en el sotobosque abundan palmeras, especialmente *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea* spp., así como lianas y áraceas hemiepífitas. 2) Entre 650-1,100 m se presenta un bosque de transición entre selva alta perennifolia y bosque mesófilo de montaña (TRA), que es fisiológicamente diferente al anterior con árboles de diámetros menores, las hemiepífitas están menos representadas, pero existe una mayor abundancia de holopífitas. 3) El bosque mesófilo de montaña (BMM) se ubica a partir de los 1,100 m, se caracteriza por un dosel cerrado a 20-30 m, con árboles emergentes mayores a 40 m. Los géneros de árboles más comunes son *Carpinus*, *Ulmus* y *Quercus*, mientras que el sotobosque se caracteriza por diferentes especies de palmas *Chamaedorea* y helechos arborescentes (*Cyathea* spp. y *Alsophila* spp.). Hacia la cima del volcán (por encima de los 1,500 m) se encuentra una variante del bosque mesófilo denominado selva baja perennifolia ó bosque enano (*elfin*

forest), que es dominado por *Oreopanax xalapensis* y *Clusia salvinii* con una altura de dosel de 8-10 m (Castillo-Campos y Laborde, 2004). Sin embargo, igual que los autores anteriormente mencionados, en este estudio no se hace una distinción de este último como un tipo de vegetación por separado.

Muestreo. El trabajo de campo se realizó entre abril y diciembre del 2005. Las especies de helechos y licófitos terrestres y epífitos del sotobosque (todas las especies encontradas en arbustos y árboles hasta una altura de 8 m sin considerar su distribución vertical dentro de los mismos) fueron registradas por presencia-ausencia en un total de 23 parcelas de 20 x 20 m siguiendo la metodología descrita en Kessler y Bach (1999) y Krömer *et al.* (2007). Los muestreos presentan el siguiente orden de acuerdo al gradiente altitudinal y tipo de vegetación: siete parcelas entre 140-450 m en SAP de la Estación Biológica de Los Tuxtlas, siete parcelas entre 650-1,000 m en TRA y nueve parcelas entre 1,100-1,650 m en BMM (que en su parte superior esta representado por bosque enano o selva baja perennifolia. Se categorizó a las especies según la clasificación modificada de Font-Quer (1953) de acuerdo al sustrato que ocupan: suelo= terrestre (T), sobre otra planta=epífita (E), sobre otra planta pero arraigada al suelo=hemiepífita (HE), rocas=rupícola (R).

En cada parcela se escogió un árbol maduro del dosel, que fuera representativo del tipo de vegetación considerado y con una arquitectura adecuada que permitiera el muestreo mediante la técnica de escalamiento con cuerda (“*single rope technique*”; Perry, 1978). En SAP estos árboles pertenecían a los géneros *Nectandra*, *Cordia* y *Brosimum* con un diámetro a la altura de pecho (DAP) entre 0.8-1.2 m; en TRA fueron *Alfaroa*, *Heliocarpus* y *Linociera* con un DAP entre 0.4-0.9 m; en BMM *Wimmeria*, *Olmediella* e *Ilex* con un DAP entre 0.4 y 0.8 m. En cada árbol individual se muestrearon todas las especies de helechos y licófitos epífitas desde la base hasta la zona externa de la copa. Las epífitas fueron registradas en relación a la estratificación en seis zonas verticales modificadas según Johansson (1974), donde la zona Z1 corresponde a la base del tronco (hasta 2 m), Z2a/b: dividiendo el tronco por la mitad, siendo la parte baja más húmeda y la alta más seca, Z3: dosel interior, parte basal de las ramas principales hasta las ramificaciones secundarias, un tercio de la longitud total de la copa, Z4: dosel medio, segundo tercio de la longitud de la

copa, Z5: dosel exterior, tercio exterior de la longitud de la copa. Este método permite inventarios casi completos de la diversidad de las epífitas del dosel (Flores-Palacios y García-Franco, 2001; Gradstein *et al.*, 2003).

En cada tipo de vegetación se colectaron los especímenes por triplicados o tetraplicados para ser herborizadas siguiendo lo descrito por Lorea y Riba (1990). Las muestras fueron identificadas taxonómicamente mediante la Flora de Pteridofitos de México (Mickel y Smith, 2004) y comparados con especímenes del Herbario Nacional MEXU de la UNAM en México D.F. y del herbario XAL del Instituto de Ecología, A.C. en Xalapa. El primer juego de ejemplares, incluyendo los unicados, fue depositado en MEXU, uno en el herbario de la EBT y un tercero en XAL. Asimismo, se enviaron duplicados al especialista de Pteridophyta A.R. Smith (UC, Berkeley) para la reconfirmación de las identificaciones. Se incluyen actualizaciones taxonómicas (Ebihara *et al.*, 2006; Moran *et al.*, 2010; Øllgaard, 2012; Krömer *et al.*, 2013a; Jørgensen *et al.*, 2014 y Smith y Tejero-Díez, 2014).

Análisis de datos. El esfuerzo de muestreo se analizó mediante curvas de acumulación de especies (Colwell *et al.*, 2004) con el programa EstimateS Win 9.00 para obtener los valores de los estimadores no paramétricos de riqueza potencial de especies ICE y Chao 2 (Colwell, 2009), los cuales están basados en datos de presencia-ausencia y consideran las especies raras (únicas y duplicadas). Los valores promedio de riqueza observados se ajustaron mediante el modelo de Clench (Soberón y Llorente, 1993) para evaluar la representatividad del muestreo, este método es el más utilizado y ha demostrado un buen ajuste en la mayoría de las situaciones reales y para con la mayoría de los taxones (Soberón y Llorente, 1993; Moreno y Halffter, 2000; Jiménez-Valverde y Hortal 2003; Hortal *et al.*, 2004; Jiménez-Valverde y Lobo, 2005). Se utilizó también el método de rarefacción para comparar el número de especies cuando existen diferencias en el tamaño de muestras que sean realizados con una metodología estándar, como es el caso de este estudio (Gotelli y Colwell, 2011), y por el cual se estima la riqueza de especies en función del tamaño de muestra más pequeño (Gotelli y Entsminger, 2001). Estos análisis se realizaron mediante los programas EstimateS Win 9.00 (Colwell, 2009) y Statistica (StatSoft, versión 7).

La caracterización de la distribución vertical de las especies se analizó en relación a su presencia en ocho zonas verticales (suelo: S, sotobosque: U del inglés “*understory*” y las seis zonas dentro de cada árbol maduro: Z1-Z5) y de acuerdo al tipo de vegetación en el gradiente altitudinal: SAP (140-450 m), TRA (650-1,000 m) y BMM (1,100-1,650 m). El tipo ecológico se estableció solo para las especies epífitas (incluyendo a las hemiepífitas) de acuerdo al método y términos utilizado por Krömer *et al.* (2007): hemiepífitas, hábitat generalistas (presentes en tres o más zonas), y hábitat especialistas (presentes solo en dos zonas, o en tres continuas); este último se subdividió en “epífitas del dosel” (con una presencia >80% en las zonas Z3-5) y “epífitas del tronco” (con una presencia >80% en las zonas Z1-2a, 2b) considerando generalistas a las que estaban por debajo del 80%. Para probar si las especialistas se presentan más frecuentemente en el tronco o en el dosel, se realizaron tablas de contingencia 2 x 2 donde estas categorías fueron determinadas por presencia-ausencia en ambos tipos de hábitat para aquellas especies con un total de al menos cinco registros (37 spp.) y finalmente se realizó la prueba exacta de Fisher ($P < 0.05$) recomendada en Zar (1999).

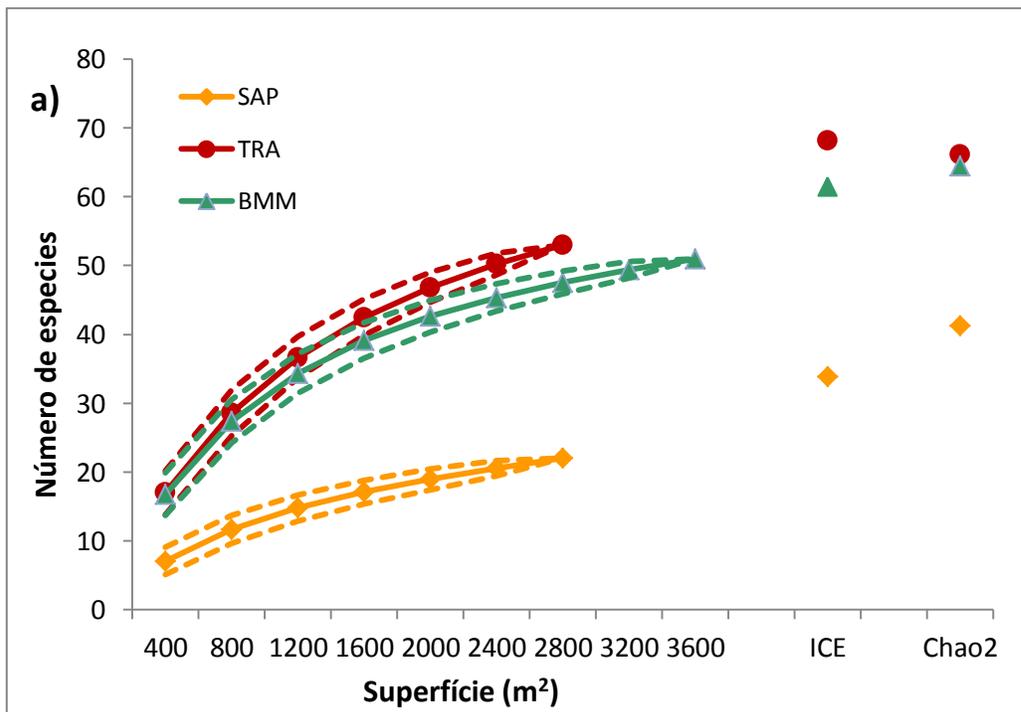
RESULTADOS

Riqueza de especies y categorías por sustrato. Se registró un total de 84 taxa repartidos en 79 especies de helechos y cinco especies de licófitos, pertenecientes a 72 géneros y 23 familias, que fueron registradas en 2,800 m² en SAP y TRA cada uno y en 3,600 m² de BMM (Apéndice B1). En relación a los tres tipos de vegetación, la riqueza de especies se presenta de la siguiente manera: para TRA se registraron 53 especies, en BMM 51 y en SAP 22. En SAP 11 de las especies son terrestres (50%), nueve epífitas (41%) y dos hemiepífitas (9%). Tanto en TRA y BMM las especies epífitas representaban un 64% del total de especies en cada área, mientras que la proporción de terrestres disminuye de 25% en TRA a 15.6% en el BMM (Apéndice B1), en este último las hemiepífitas no están presentes, pero al menos un 10% de las especies epífitas se presentan como terrestres facultativas.

De acuerdo a los estimadores de riqueza ICE y Chao2 se observan diferencias en el número de especies esperadas por estos índices para los tres tipos de vegetación. Para TRA y BMM

se obtuvo entre un 78 y 83% de la riqueza pronosticada, mientras que para SAP este valor fue menor, entre 53 y 65% (Figura 2). En SAP para las terrestres se obtuvo del 68-72% de la riqueza pronosticada, mientras que para las epífitas del 56-66%, en TRA 59-63% para las terrestres y 83-88% para las epífitas y en BMM del 72-80% y del 77.5%-85% respectivamente (Cuadro 1).

Mediante el ajuste del modelo de Clench el déficit de muestreo en los tres tipos de vegetación muestreados osciló entre 17-26% (Cuadro 1). Considerando por separado a las especies terrestres el déficit de muestreo osciló entre 25-31% en BMM y SAP, mientras en TRA alcanzó el 43%. En contraste dichos valores para las epífitas osciló entre 13-16% para SAP y BMM, mientras que en TRA fue de 33% (Cuadro 1). En las curvas de rarefacción los límites de confianza entre los promedios de riqueza observados por tipo de vegetación se traslapan entre TRA y BMM y no así en SAP (Figura 2a). Si se consideran por separado terrestres y epífitas, los límites de confianza entre la riqueza epifítica observada para TRA y BMM se traslapan al contrario que en SAP. Tanto en BMM como en TRA los límites de confianza de los valores promedio de riqueza observados entre epífitas y terrestres no se traslapan mientras que en SAP si (Figura 2b).



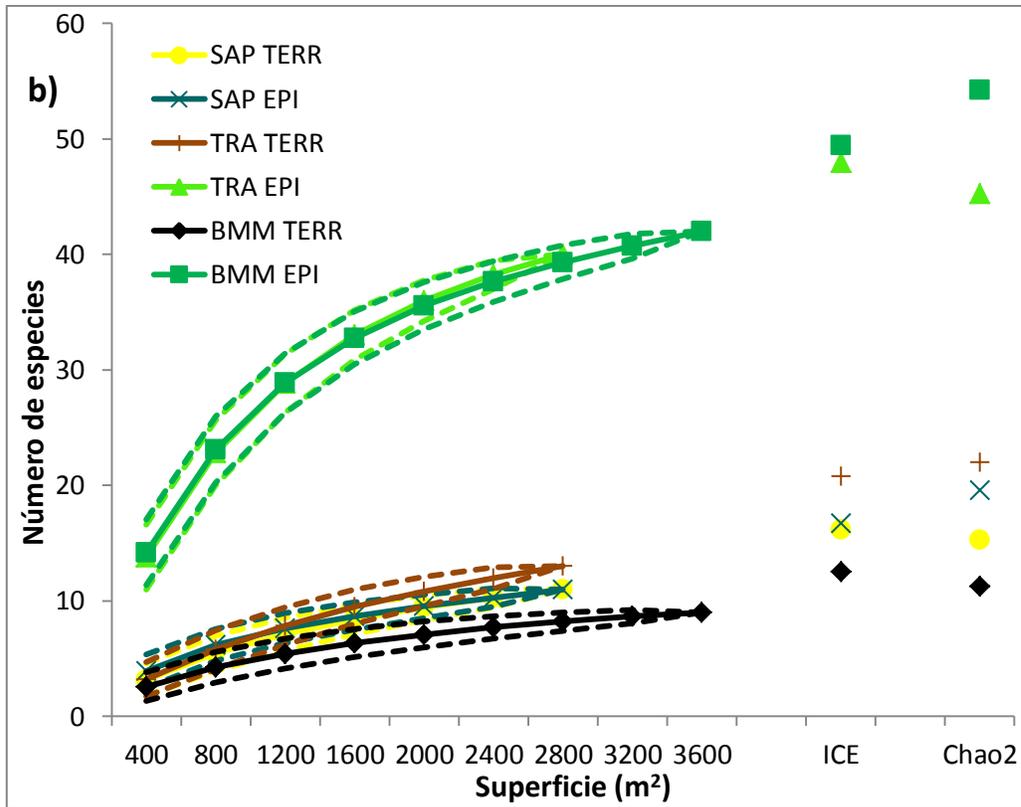


Figura 2. Curvas de rarefacción: a) de riqueza de helechos y licófitos en tres tipos de vegetación (SAP: selva alta perennifolia, TRA: bosque de transición, BMM: bosque mesófilo) y b) de la riqueza por categoría de crecimiento de acuerdo al sustrato (TERR: terrestres y EPI: epífitas) en los tres tipos de vegetación sobre un gradiente altitudinal en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Línea punteada límites de confianza (0.05%)

Cuadro 1. Riqueza de especies registradas en cada sitio de estudio así como las estimadas por ICE y Chao 2, porcentaje del muestreo alcanzado para (ICE y CHAO 2) y los límites de confianza.

| Tipo veg/FV | S(est) | S(est) 95% L | S(est) 95% U | ICE | Chao 2 | Chao 2 95% L | Chao 2 95% U | % ICE | % Chao2 | Déficit en % Clench |
|-------------|--------|--------------|--------------|-------|--------|--------------|--------------|-------|---------|---------------------|
| Todas SAP | 22 | 14.53 | 29.47 | 33.86 | 41.29 | 26.46 | 105.41 | 65 | 53 | 24.2 |
| SAPepi | 11 | 6.7 | 15.3 | 16.72 | 19.57 | 12.63 | 56.09 | 66 | 56 | 13.4 |
| SAPterr | 11 | 6.43 | 15.57 | 16.16 | 15.29 | 11.66 | 38.93 | 68 | 72 | 31 |
| Todas TRA | 53 | 46.22 | 59.78 | 68.18 | 66.11 | 57.2 | 93.97 | 77.7 | 80 | 26.2 |
| TRAepi | 40 | 35.37 | 44.63 | 47.97 | 45.24 | 41.27 | 61.68 | 83 | 88 | 33 |
| TRAterr | 13 | 7.45 | 18.55 | 20.78 | 22 | 14.73 | 59.87 | 63 | 59 | 43 |
| Todas BMM | 51 | 43.94 | 58.06 | 61.47 | 64.48 | 54.79 | 98.98 | 83 | 79 | 17.4 |
| BMMepi | 42 | 35.05 | 48.95 | 49.44 | 54.22 | 45 | 91.75 | 85 | 77.5 | 16 |
| BMMterr | 9 | 6.49 | 11.51 | 12.53 | 11.25 | 9.27 | 28.04 | 72 | 80 | 25 |

Distribución vertical. En SAP los patrones de la distribución vertical de las especies epífitas dentro de los árboles individuales y el sotobosque son muy similares en riqueza (entre 3-5 especies), mientras que la riqueza de especies terrestres es más que el doble (12 especies) (Figura 3a). La zona Z1 tiene un número similar (4 especies) que las zonas del dosel (3-5 especies), pero contiene un mayor número de familias (4 contra 2) similar a la zona U de sotobosque (3 familias) (Figura 4b). Las zonas del dosel (Z3-Z5) y la parte superior del tronco Z2b están representadas casi exclusivamente por la familia Polypodiaceae, mientras que las especies terrestres pertenecen a diferentes familias y tienen una riqueza mayor de 60-80% que las epífitas en cualquiera de las zonas (Figura 3b).

En TRA existe un mayor número de especies en las zonas Z2b-Z4, el cual disminuye fuertemente hacia los extremos de los árboles individuales (Figura 3a). La zona del sotobosque se destaca por contener la mayor riqueza de especies y por compartir la misma composición de familias con las zonas del dosel (Figura 3b). A diferencia de SAP, en TRA se registró una mayor riqueza de familias tanto en el dosel como en el sotobosque, aunque la familia Polypodiaceae sigue siendo la mejor representada (Figura 3c).

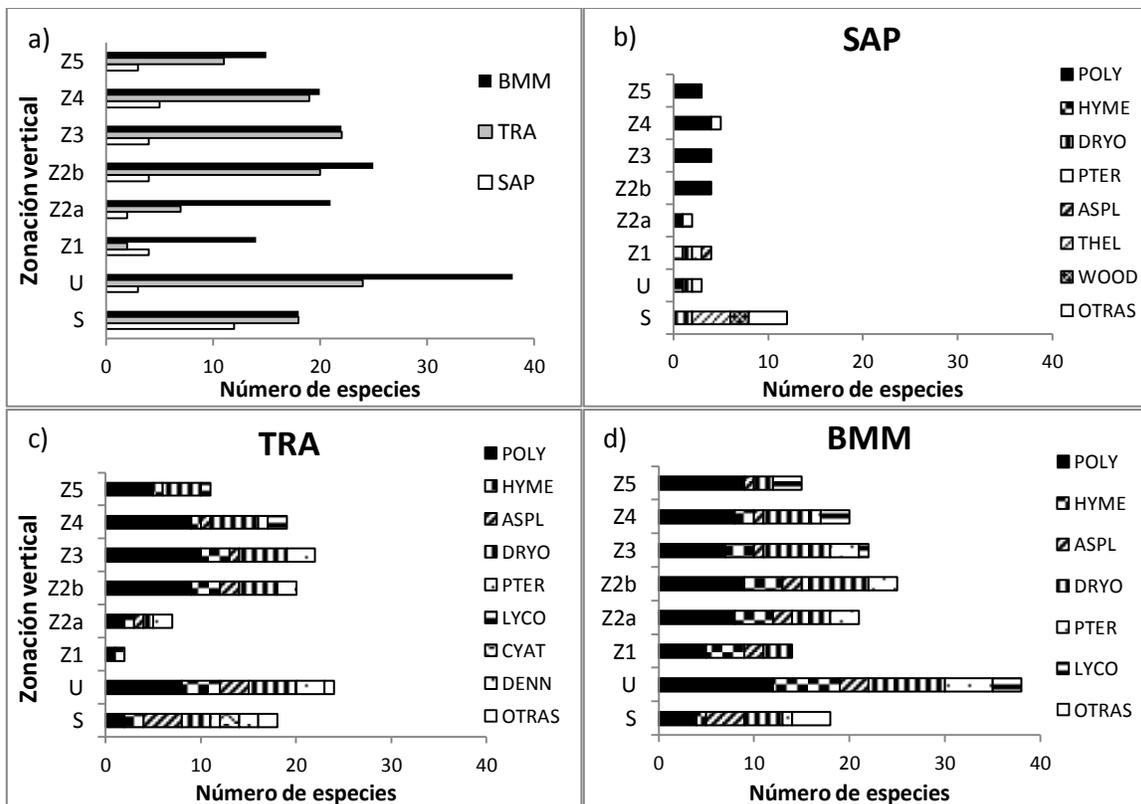


Figura 3. Riqueza de especies de helechos y licófitos por familia de acuerdo a la zonación vertical: ASPL: Aspleniaceae, CYAT: Cyatheaceae, DENN: Dennstaedtiaceae, DRYO: Dryopteridaceae, HYME: Hymenophyllaceae, LYCO: Lycopodiaceae, POLY: Polypodiaceae, PTER: Pteridaceae, THEL: Thelypteridaceae, WOOD: Woodsiaceae y OTRAS: otras familias; Zonación vertical Z1-Z5: zonas de Johansson, U: sotobosque (especies epífitas) y S: suelo (especies terrestres); Tipos de vegetación a) Zonación vertical de helechos y licófitos por tipo de vegetación en Los Tuxtlas , b) SAP: selva alta perennifolia,c) TRA: bosque de transición entre selva alta perennifolia y bosque mesófilo, d) BMM: bosque mesófilo de montaña.

En BMM el sotobosque es más rico en especies que cualquiera de las zonas del dosel (Figura 3a). En general, dentro de las zonas centrales del árbol, la riqueza es más o menos uniforme, mientras que los extremos tienen menos especies. Al igual que en TRA Polypodiaceae es la mejor representada pero la proporción de sus especies disminuye por la presencia de taxones de otras familias como Dryopteridaceae, Hymenophyllaceae, Pteridaceae y Lycopodiaceae (Figura 3d). Las especies terrestres al igual que en TRA tienen menos especies que la mayoría de las zonas del árbol y una composición similar a nivel de familia.

Epífitas del sotobosque y árboles individuales. Los helechos y licófitos epífíticos (incluyendo hemiepífíticos) que crecen solamente en el sotobosque varían de acuerdo al tipo de vegetación: en TRA y SAP estos representan un 16 y 18% de la riqueza total, mientras que en BMM estos contribuyen en un 10% (Cuadro 1). Las familias mejor representadas en el sotobosque fueron Lomariopsidaceae, Aspleniaceae, Hymenophyllaceae y Pteridaceae. Por otro lado, las especies de helechos y licófitos epífíticos que solo se encontraban en árboles de dosel representan el 73% del total de especies epífitas registradas para la SAP, el 40,5 % en TRA y solo 10% en BMM, es decir que en la SAP la mayoría de las especies epífitas se encuentran especialmente en los árboles de dosel que en sotobosque, mientras que TRA y BMM existe un mayor número de especies que crecen en el sotobosque o que comparten ambos hábitats. A nivel de familias se destaca Lycopodiaceae como exclusiva del dosel para SAP y TRA, así como Polypodiaceae con 60-100% de las especies registradas solamente en el dosel en TRA y SAP respectivamente. En BMM el 80% del total de las especies crecen tanto en sotobosque como en árboles del dosel.

Cuadro 2. Riqueza y porcentajes de las especies de helechos y licófitos epífitos (incluyendo hemiepífitos) por familias registradas en tres tipos de vegetación de Los Tuxtlas, Veracruz, México, presentes en el sotobosque y árboles (u + a), solo en el sotobosque (u), y solo en los árboles (a). SAP: selva alta perennifolia; TRA: bosque de transición y BMM: bosque mesófilo de montaña.

| Familias | SAP (n=11) N° sp (%) | | | TRA (n=37) N° sp (%) | | | BMM (n=40) N° sp (%) | | |
|------------------|-------------------------|--------------------|--------------------|-------------------------|--------------------|-----------------------|-------------------------|--------------------|--------------------|
| | u + a | u | a | u + a | u | a | u + a | u | a |
| Aspleniaceae | | | 1(100) | 2(67) | 1(33) | | 1(50) | 1(50) | |
| Dryopteridaceae | 1(100) | | | 4(67) | 1(16.5) | 1(16.5) | 8(100) | | |
| Hymenophyllaceae | | 1(50) | 1(50) | 2(33.3) | 2(33.3) | 2(33.3) | 5(83) | 1(17) | |
| Lomariopsidaceae | | 1(100) | | | 1(100) | | | | |
| Lycopodiaceae | | | 1(100) | | | 2(100) | 3(100) | | |
| Polypodiaceae | | | 4(100) | 6(40) | | 9(60) | 11(69) | 1(6) | 4(25) |
| Pteridaceae | | | 1(100) | 2(50) | 1(25) | 1(25) | 4(80) | 1(20) | |
| Total | 1 (9%) | 2 (18%) | 8 (73%) | 16 (43%) | 6 (16%) | 15 (40.5%) | 32 (80%) | 4 (10%) | 4 (10%) |

Tipos ecológicos por preferencia de hábitat. En relación a las preferencias de hábitat de las especies epífitas (incluyendo hemiepífitas) en las determinadas zonas de los forófitos, éstas varían de acuerdo al tipo de vegetación (Figura 4). Tanto en TRA como en BMM las especies generalistas son predominantes (20 spp.) entre ellas *Asplenium cuspidatum*, *Elaphoglossum guatemalense*, *E. peltatum*, *E. sartorii*, *E. vestitum*, *Hymenophyllum polyanthos*, *Pecluma sursumcurrens* y *Polypodium plebeium*, mientras que en SAP predominan especies con preferencia al dosel (*Pleopeltis astrolepis* y *Polypodium polypodioides* var. *aciculare*) (Apéndice B3). Las especialistas del dosel en TRA fueron *Elaphoglossum petiolatum* y *Pleopeltis angusta* var. *stenoloma*, mientras que en el BMM solo dos especies *Huperzia pithyoides* y *H. taxifolia*, en ambos tipos de vegetación la única especie del dosel fue *Pleopeltis crassinervata*. *Bolbitis bernoullii* (Dryopteridaceae) fue la única registrada en SAP. Algunas especialistas del tronco estaban mejor representadas en BMM (*Elaphoglossum erinaceum* var. *erinaceum*, *Elaphoglossum viride*, *Hymenophyllum maxonii*, *H. tunbrigense*, *Trichomanes hymenophylloides*), mientras que otras fueron registradas tanto en TRA como en BMM (*Asplenium auriculatum*, *Pecluma consimilis* y *Scoliosorus ensiformis*) y solamente *Polytaenium feei* en TRA (Apéndice B3).

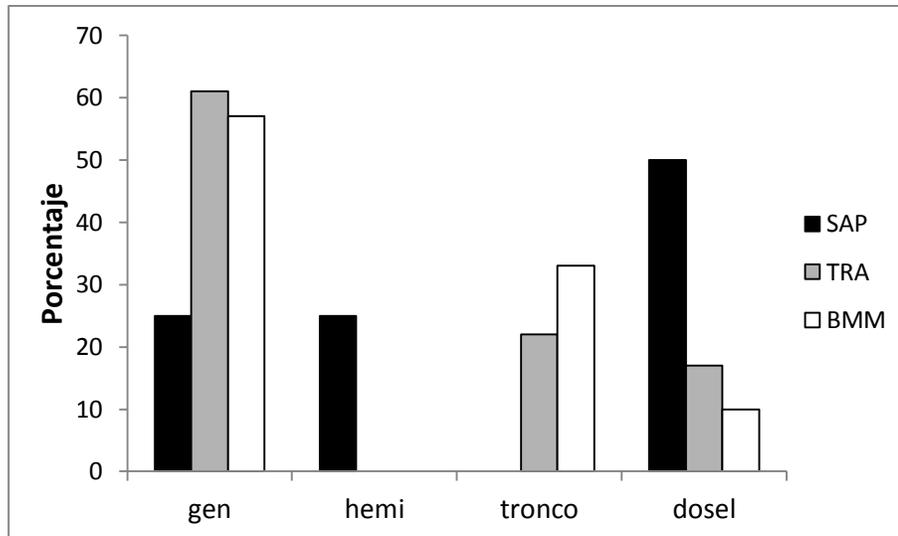


Figura 4. Porcentaje de las especies de helechos y licófitos epífitas de acuerdo a la preferencia de hábitat: generalista (gen-registrado en tres o más zonas), hemiepífitas (hemi), epífitas de tronco (registradas > 80% sobre las zonas del tronco), y epífitas del dosel (registradas > 80% sobre las zonas del dosel) en tres tipos de vegetación en Los Tuxtlas, Veracruz, México. SAP: selva alta perennifolia, TRA: bosque de transición y BMM: bosque mesófilo de montaña.

El análisis de preferencia de hábitat a nivel de familias muestra que en TRA la mayoría de las especies de Pteridaceae epífitas crecen sobre el tronco de los árboles del dosel, mientras que en BMM son principalmente especies de Hymenophyllaceae (Apéndice B3). Dentro de Polypodiaceae y Dryopteridaceae se registraron pocas especies especialistas del dosel o tronco en TRA y BMM, mientras que en SAP la mayoría de las especies de Polypodiaceae prefieren el dosel. De acuerdo a la prueba exacta de Fisher (Apéndice B3), solo el 36% del total de las especialistas fueron más frecuentes dentro de su hábitat preferido, mientras que el 93% de los generalistas no mostraron una asociación con las zonas del tronco o el dosel de los árboles individuales.

DISCUSIÓN

Riqueza de especies. Los tipos de bosque con mayor número de especies fueron TRA y BMM, mientras que en SAP se registraron menos de la mitad del total de las especies. El análisis de las curvas de rarefacción demuestran que las diferencias en términos de riqueza entre TRA y BMM no son significativas mientras que con SAP si lo fueron. Asimismo existe una riqueza significativamente mayor de especies epífitas en TRA y BMM que en SAP de acuerdo a las curvas de rarefacción y la diferencia la hace la alta riqueza de

especies epífitas en estos tipos de vegetación. Esto coincide con el hecho de que en los trópicos la mayor riqueza de helechos y licófitos se distribuye en las montañas y no en tierras bajas (Moran, 2008), resultando en un patrón de riqueza en el gradiente altitudinal en forma de campana, con un máximo a elevaciones intermedias que coincide con la zona de transición TRA y el BMM (Kessler *et al.*, 2001; Bhattarai *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2005; Cardelús *et al.*, 2006; Salazar *et al.*, 2015). Este patrón está asociado a una mayor disponibilidad de agua en los bosques húmedos de esta franja altitudinal (Kessler, 2010); lo anterior, probablemente debido a que estas plantas son más dependientes de una alta humedad por presentar un control pobre del potencial de evapotranspiración durante la mayor parte de su ciclo de vida (Page, 2002; Kreft *et al.*, 2010).

Este factor ambiental es especialmente importante para la diversidad del componente epifítico y ha sido ampliamente documentado (Gentry y Dodson, 1987; Benzing, 1990; Küper *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2005). En el gradiente estudiado la riqueza de especies epífitas se incrementa de un 42% en SAP a un 64% en TRA y BMM y la proporción de especies terrestres disminuye del 50% en SAP al 15% en BMM. Se sabe que a medida que aumenta la altitud las temperaturas bajan y la humedad atmosférica se incrementa produciendo una reducción del déficit de vapor, la cual junto a la elevada nubosidad reduce la pérdida de agua por evapotranspiración (Bruijnzeel y Veneklaas, 1998; Hietz 2010). Estas condiciones son óptimas para el establecimiento de las epífitas vasculares en general (incluyendo a los helechos y licófitos) (Küper *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2005; Cardelús *et al.*, 2006). Además del efecto de la niebla, característico de estas elevaciones, que contribuye con un 20% más al aporte hídrico total (Hölscher *et al.*, 2004; Thies *et al.*, 2008) y así mitiga los períodos secos, los cuales en vegetación de tierras bajas como la SAP reducen sobre todo la abundancia y diversidad de los helechos y licófitos epífitos (Kessler *et al.*, 2012).

Lomolino (2001) sugirió que los patrones de riqueza altitudinal de especies se ven influenciados por la superposición de las comunidades adyacentes, creando máximos de riqueza en las zonas de transición, es decir, en zonas de co-presencia de los límites extremos de distribución superior e inferior de las especies. En el gradiente altitudinal

estudiado se registró una mayor riqueza de especies entre entre 650 y 1,000 m justamente en el bosque de transición (TRA), similar a lo encontrado en un gradiente altitudinal en Costa Rica donde los valores máximos se encontraron entre 900-1,100 m (Kluge *et al.*, 2008).

La facultad de las especies para ocupar distintos sustratos se incrementa con la elevación y principalmente En TRA y BMM las especies fueron registradas en dos sustratos al mismo tiempo. Resultados similares fueron obtenidos para bosques de altas elevaciones en un gradiente altitudinal en Costa Rica (Watkins *et al.*, 2006; Kluge y Kessler, 2011). De acuerdo a estos autores los bosques tropicales lluviosos de tierras bajas presentan una variación microclimática muy marcada desde el suelo hasta la copa de los árboles debido a su estructura cerrada y la presencia de árboles de gran porte, lo cual promueve una mayor microespecificidad de hábitat. Mientras que en bosques a elevaciones mayores con árboles de menor tamaño las diferencias microclimáticas entre sotobosque y dosel disminuyen.

Los valores de déficit de muestreo obtenidos sugieren diferencias de esfuerzo de muestreo por tipo de vegetación y por el sustrato que ocupan (cuadro 1). De acuerdo a los estimadores no paramétricos Chao2 e ICE para SAP se requeriría un mayor esfuerzo de muestreo que para TRA y BMM, considerando que para estos últimos el déficit osciló entre 17-23% y por lo tanto el muestreo fue apropiado porque se encontraron del 77-83% de las especies pronosticadas. El porcentaje de complementariedad más bajo en SAP esta relacionado a una alta proporción (50%) de registros únicos (*singletons*) en comparación con TRA (33.6%) y BMM (27.4%). De acuerdo al ajuste del modelo de Clench y el supuesto que cuanto más tiempo se pasa en el campo (es decir, cuanta más experiencia se gana con el método de muestreo y con el grupo taxonómico), mayor es la probabilidad de añadir nuevas especies al inventario (Soberón y Llorente, 1993). Se obtuvo que para SAP y TRA el déficit osciló entre 24-26% encontrándose del 76-74% de las especies pronosticadas, mientras que para BMM el déficit fue menor de 17% lo que significa un porcentaje de complementariedad del 83%. En general, el muestreo fue apropiado, considerando que de acuerdo a este modelo para alcanzar el 92% de complementariedad para SAP sería necesario inventariar 23 parcelas, para TRA 22 y para BMM tan solo 16 y

para alcanzar el 100% serían cientos más, ya que a partir de este porcentaje el número de especies encontradas es muy bajo.

Si se compara el esfuerzo de muestreo para terrestres y epífitas, en las primeras se requeriría un mayor esfuerzo de acuerdo a los estimadores no paramétricos principalmente para SAP y TRA con un déficit de muestreo de 32-37% (Cuadro 1). De acuerdo al ajuste del modelo de Clench para las especies terrestres en TRA y SAP se tendrían que inventariar 56 y 35 parcelas más para obtener el 92% de complementariedad, mientras que para el BMM se deberían adicionar 20 para obtener el 91% de las especies estimadas (Apéndice B2).

En contraste los porcentajes de complementariedad de los indicadores no paramétricos para las especies epífitas muestran que para TRA y BMM el esfuerzo de muestreo fue apropiado (> 77%), a diferencia de SAP donde sí se requeriría un mayor esfuerzo de muestreo ya se obtuvo un 56-66%. Sin embargo, de acuerdo al ajuste del modelo de Clench para SAP con un déficit de muestreo de 31% se tendrían que inventariar nueve parcelas adicionales y 12 en BMM para obtener el 89.5 y 92% de complementariedad respectivamente (Apéndice B2). Mientras que para TRA con un déficit de 43% se necesitaría 21 parcelas más para alcanzar el 92%, lo cual podría estar relacionado a un alto porcentaje (42%) de (*singletons* y *doubletons*) registros únicos (11 de 38) y dobles (6 de 38). TRA considerada como un tipo de vegetación que corresponde a la zona de transición entre la SAP y el BMM, razón que explica el alto porcentaje de especies raras que puede estar relacionado con las que alcanzan sus límites inferiores y superiores en esta zona (Lomolino, 2001). Las diferencias en el esfuerzo de muestreo entre terrestres y epífitas ha sido ya documentada por algunos autores sugiriendo que debido principalmente a su menor tamaño, mayor número de individuos por área, y una mayor variabilidad de hábitat en una parcela determinada las epífitas están mejor representadas que las terrestres a medida que el área de muestreo disminuye (Kessler, 2001; Kluge y Kessler, 2011; Krömer *et al.*, 2013b).

Distribución vertical. La distribución vertical de epífitas vasculares en un árbol hospedero está determinada por varios gradientes microambientales: i) aumento de la intensidad de la

luz; ii) la velocidad del viento; iii) la temperatura del aire y; iv) la disminución de la humedad del aire desde el nivel del suelo hacia el dosel (Parker, 1995; Walsh, 1996; Freiberg, 1997). Esta variación microclimática es más pronunciada en bosques de dosel alto y estructura cerrada (Shaw, 2004), por lo cual los helechos y licófitos muestran patrones de estratificación vertical relacionados a sus adaptaciones ecofisiológicas y la tolerancia a esta variación microclimática (Johansson, 1974; ter Steege y Cornelissen, 1989; Krömer *et al.*, 2007a).

Nuestros resultados mostraron diferentes patrones de acuerdo al tipo de vegetación; en TRA la riqueza de especies epífitas fue mayor en el dosel interior y medio (zonas 3 y 4 según Johansson), patrón que ha sido ampliamente documentado (ter Steege y Cornelissen, 1989; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Krömer *et al.*, 2007) y se relaciona a la abundancia de materia orgánica y musgos, misma que disminuye del interior de la copa (zonas 3 y 4) hacia el exterior de la misma (zona 5); este sustrato provee agua y nutrientes que favorecen la germinación y establecimiento de la flora epífita vascular (Nadkarni, 1984; Freiberg y Freiberg, 2000).

Un patrón similar se esperaba para la SAP debido a su estructura con enormes árboles y un sotobosque sombrío, así como una alta variación microclimática; sin embargo debido a la riqueza baja de epífitas en SAP las zonas del dosel no tenían más especies que la zona intermedia del tronco (2a), por lo cual estudios más extensos y detallados son necesarios para aclarar este patrón. En BMM la riqueza de especies se distribuye de manera mas o menos uniforme y disminuye hacia los extremos (dosel exterior y base del tronco); resultados similares se obtuvieron en un gradiente altitudinal en Costa Rica (Kluge y Kessler, 2011) donde se observó la capacidad de las especies de helechos epífitos para crecer en diferentes zonas del árbol hospedero con el aumento de la elevación. Esto debido a que la diferenciación de microhabitats disminuye con la elevación, mientras que la amplitud de nichos se extiende. Al menos para las plantas epífitas, se sabe que la diferenciación de nichos disminuye desde los bosques de tierras bajas de dosel alto con sotobosque oscuro hacia el bosque enano, que comúnmente tiene un dosel relativamente

abierto y condiciones microclimáticas (humedad y temperatura) más homogéneas (Proctor *et al.*, 1988; Richards, 1996; Kapelle, 1996; Watkins *et al.*, 2006).

Epífitas del sotobosque y árboles individuales. A pesar que el sotobosque fue el hábitat con mayor número de especies en BMM y en TRA, el porcentaje de especies exclusivas de este hábitat disminuyó en relación al gradiente altitudinal de 18% en SAP a 10% en BMM, mientras que el porcentaje de las exclusivas de los árboles del dosel disminuyó con la elevación de 73% en SAP a 40% y 10% en TRA y BMM respectivamente. El decremento de la proporción de especies exclusivas del sotobosque y viceversa se debe a que en bosques de tierras bajas este hábitat tiene condiciones microambientales particulares con una alta humedad relativa, poca iluminación y menor influencia del viento en comparación con el dosel. En bosques de elevaciones mayores la variación microambiental del suelo hacia el dosel disminuye, debido a los cambios microclimáticos y de estructura de los bosques a lo largo del gradiente altitudinal (Watkins *et al.*, 2006; Kluge y Kessler, 2011). Esto se corrobora con el incremento de especies compartidas entre sotobosque y árboles de dosel de un 9% en SAP a un 80% en BMM, lo que demuestra la importancia de una mayor especificidad de hábitat en bosques de tierras bajas que en los de elevaciones mayores (Watkins *et al.*, 2006).

Krömer *et al.* (2007) mencionan que la compleja arquitectura de la copa de los pequeños árboles y arbustos en el sotobosque, provee una mayor diversidad de sitios fáciles de colonizar que la arquitectura más simple y vertical de los troncos de árboles del dosel. Esta situación podría ser más evidente para la SAP, mientras que la cobertura de musgos ampliamente distribuida sobre los árboles y arbustos de los bosques mesófilos proporciona las condiciones óptimas para el establecimiento de los epífitos. Incluso cuando las briófitas llegan a cubrir el suelo, algunas especies epífitas pueden establecerse sobre éstas como si fueran terrestres.

Tipos ecológicos por preferencia de hábitat. El tipo ecológico más común fue el generalista, representando el 54% de las especies consideradas para este análisis (37 spp.) y está aun mejor representado en BMM y TRA, donde los contrastes de cambio

microclimático varían de acuerdo a la elevación (Watkins *et al.*, 2006) discutido inicialmente. Estas especies son ecológicamente flexibles porque están adaptadas a sobrevivir a una amplia variedad de microambientes y por lo tanto pueden crecer en casi todas las zonas verticales de sus forófitos (Krömer *et al.*, 2007; Mehlreter, 2010). Las especialistas del dosel de SAP y TRA son en su mayoría especies de la familia Polypodiaceae (*Pleopeltis* y *Polypodium*) y algunas de *Elaphoglossum* que toleran condiciones xéricas predominantes en el dosel de los árboles (Hietz y Briones, 1998). Estas presentan una mayor eficiencia en su conductividad hídrica, en el consumo y la regulación de la pérdida de agua, además de tener adaptaciones morfológicas como la presencia de tricomas o escamas que reflejan la luz directa, reducen la temperatura de la hoja y por consecuencia la transpiración (Hietz, 2010). Las especialistas del tronco contradictoriamente se registraron principalmente en el BMM y en TRA, ninguna en SAP a pesar de que en este último tipo de vegetación las condiciones microclimáticas desde el suelo hacia el dosel son más contrastantes. Dentro de estas se incluyen especies de Hymenophyllaceae principalmente en BMM, Pteridaceae vitarioides (*Polytaenium* y *Scoliosorus*), algunas Polypodiaceae (*Campyloneurum* y *Polypodium*), Dryopteridaceae (*Elaphoglossum*) y Aspleniaceae. Resultados similares obtuvieron Krömer *et al.* (2007), donde para estas familias y géneros se presentaron especialistas de tronco y al igual que en el presente estudio *Elaphoglossum erinaceum* fue considerado especialista de este hábitat. Se reconoce que los miembros de la familia ancestral Hymenophyllaceae son altamente higrófilos y por lo tanto dependientes de microhábitats constantemente húmedos (Kelly, 1985; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Johnson *et al.*, 2000) como las bases y troncos de los árboles del BMM en el presente estudio. Su lámina es de un (dos) estratos celulares y carecen de estomas (Johnson *et al.*, 2000; Hietz y Briones, 1998; Zotz y Büche, 2000), además, poseen esporas clorofílicas de viabilidad corta (Lloyd y Klekowski, 1970). Su distribución vertical en las partes basales de los troncos y zonas bajas del sotobosque está correlacionada con bajos niveles del flujo de fotones y alta humedad atmosférica (ter Steege y Cornelissen 1988; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Hietz y Briones, 1998). Aunque de acuerdo a Krömer y Kessler (2006) algunos taxones especialmente del género *Hymenophyllum* muestran preferencias al dosel, lo cual coincide con estudios ecofisiológicos que han demostrado que al menos algunas especies de este género son

poiquilohídricas y bien adaptadas a sequías periódicas (Härtel, 1940; Benzing, 1990; Proctor, 2003). Este podría haber sido el caso, de *Hymenophyllum lanatum* y *H. pulchellum* que fueron registrados creciendo en las zonas 2b y 3, sin embargo, por el bajo número de registros (4 y 3) no fueron considerados en el análisis de preferencia de hábitat. Asimismo, la preferencia de algunas especies de *Asplenium* al sotobosque se relaciona según Schneider *et al.* (2004), con procesos evolutivos derivados en un fotorreceptor altamente sensible que permite a estas plantas sobrevivir en el interior del bosque sombrío.

En conclusión, este estudio muestra patrones diferentes en la riqueza de helechos y licófitos a través del gradiente altitudinal, es decir que los hábitats estudiados: árboles del dosel, sotobosque y suelo, contribuyen de manera diferente a la misma. En relación a la distribución vertical en un árbol hospedero del dosel, tanto la riqueza como la composición de especies está relacionada a gradientes microambientales del suelo hacia el dosel. Estos gradientes parecen ser más contrastantes en tierras bajas y se vuelven más homogéneos a mayor altitud, lo cual coincide con otros estudios y se ha relacionado al cambio de la fisionomía y estructura de los bosques. Los tipos ecológicos estudiados para cada ecosistema vegetal también reflejan esta situación con un mayor porcentaje de especies generalistas principalmente en bosques mesófilos y bosques de transición en contraste con la selva.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a E. Otto, A. Perez-Peña y E. Velásquez-Sinaca, así como a la gente del Ejido Plan Agrario y los miembros del Grupo Ecoturístico “Los Clarines” en Ruíz Cortínez por su apoyo en el trabajo de campo. A J.T. Mickel y A.R. Smith por su apoyo con la identificación de ejemplares, C.I. Carvajal-Hernández por la revisión del manuscrito y sus valiosos comentarios. A S. Armenta-Montero por la elaboración del mapa. A R. Coates y M. Ricker por el apoyo logístico en la EBT-UNAM. La investigación fue financiada con una beca del CONACyT (No. 249766) otorgada a A.R. Acebey, así como una beca posdoctoral de la UNAM y fondos de PROMEP (PROMEP/103.5/07/2753) otorgados a T. Krömer.

LITERATURA CITADA

- Acebey A. y Krömer T. 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.
- Ambrose A.R. 2004. Water-holding capacity of canopy soil mats and effects on microclimates in an old-growth redwood forest: A report to Save-the-Redwoods League, M.Sc. Thesis, Humboldt State University, Arcata, CA. 95 pp.
- Andrade J.L. y Nobel P.S. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* **29**:261-270.
- Bhattarai K.R., Vetaas O.R. y Grytnes J.A. 2004. Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Global Ecology and Biogeography* **31**: 389-400.
- Benzing D.H. 1990. The biology of vascular epiphytes. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 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.
- Cardelús C.L. 2007. Vascular epiphyte communities in the inner-crown of *Hyeronima alchorneoides* and *Lecythis ampla* at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Biotropica* **39**:171-176.
- Cardelús C.L. y Chazdon R.L. 2005. Inner-crown microenvironments of two emergent tree species in a lowland wet forest. *Biotropica* **37**:238-244.
- Cardelús C.L., Colwell R.K. y Watkins J.E. Jr. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* **94**:144-156.
- Castillo-Campos G. y Laborde J. 2004. La vegetación. En: S. Guevara, J. Laborde & G. Sánchez Eds. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*, pp. 231-265, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Ebihara A., Dubuisson J.Y., Iwatsuki K., Hennequin S. y Ito M. 2006. A taxonomic revision of Hymenophyllaceae. *Blumea* **51**:221-280.
- Espinosa-Jiménez J.A., Pérez-Farrera M.A. y Martínez-Camilo R. 2011. Inventario florístico del Parque Nacional Cañón del Sumidero, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **89**:37-82.
- Flores-Palacios A. y García-Franco J.G. 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana* **22**:181-191.
- Font-Quer P. 1953. Diccionario de Botánica. Editorial Labor. Barcelona.
- Freiberg M. 1996. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotropica* **28**:345-355.
- Freiberg, M. 1997. Spatial and temporal pattern of temperature and humidity of a tropical premontane rain forest tree in Costa Rica. *Selbyana* **18**:77-84
- Freiberg M. 1998. The influence of canopy epiphytes on temperature in a tropical rain forest of French Guiana. Second International Forest Canopy Conference, Forest Canopies 1998: Global Perspectives, Sarasota Florida: 37.
- Freiberg M. 1999. The vascular epiphytes on a *Virola michelii* tree (Myristicaceae) in French Guiana. *Ecotropica* **5**:75-81.
- Freiberg M. y Freiberg E. 2000. Epiphyte diversity and biomass in the canopy of lowland and montane forests in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* **16**:673-688.
- Gentry A.H. y Dodson C.H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74**:205-233.
- Gotelli N.J. y Colwell R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**: 379-391.

- Gotelli N.J. y Entsminger G.L. 2011. EcoSim: Null models software for ecology. Versión 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear: Jericho, USA. En: <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>
- Gradstein S.R., Nadkarni N.M., Krömer T., Holz I. y Nöske N. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana* **24**:105-111.
- Grayum M.H. y Churchill H.W. 1987. An introduction to the Pteridophyte flora of Finca La Selva, Costa Rica. *American Fern Journal* **77**:73-89.
- Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. 2004. Introducción. En: Guevara, S., Laborde J. y Sánchez-Ríos, G. Eds. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*, pp. 18-26, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Härtel O. 1940. Physiologische Studien an Hymenophyllaceen.II. Wasserhaushalt und Resistenz. *Protoplasma* **34**:489-514.
- Hemp A. 2001. Ecology of the Pteridophytes on the southern slopes of Mt. Kilimanjaro. Part. II: Habitat selection. *Plant Biology* **3**:493-523.
- Hietz P. y Hietz-Seifert U. 1995. Composition and ecology of epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **6**:487-498.
- 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. 2010. Fern adaptations to xeric environments. En: Mehlreter, K., Walker, L.R. y Sharpe, J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 140-176, Cambridge University Press, Cambridge.
- Hölscher D., Köhler L., van Dijk A.I.J.M. y Bruijnzeel L.A. 2004. The importance of epiphytes to total rainfall interception by a tropical montane rain forest in Costa Rica. *Journal of Hydrology* **292**:308-322.
- Hortal, J., P. García-Pereira y E. García-Barros. 2004. Butterfly species richness in mainland Portugal: Predictive models of geographic distribution patterns. *Ecography* **27**:68-82.
- Jiménez-Valverde A. y Hortal J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* **8**:151-161.
- Jiménez-Valverde A. y Lobo J.M. 2005. Determining a combined sampling procedure for a reliable estimation of Araneidae and Thomisidae assemblages (Arachnida: Araneae). *Journal of Arachnology* **33**:33-42.
- Johansson D.R. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* **59**:1-136.
- 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.
- Jones M.M., Rojas P.O., Tuomisto H. y Clark D.B. 2007. Environmental and neighbourhood effects on tree fern distributions in a neotropical lowland rain forest. *Journal of Vegetation Science* **18**:13-24.
- Jones M.M., Tuomisto H., Borcard D., Legendre P., Clark D.B. y Olivas P.C. 2008. Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia* **155**:593-604.
- Jørgensen P.M., Nee M.H. y Beck S.G. Eds. 2014. *Catálogo de las Plantas Vasculares de Bolivia*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Kappelle M. 1996. Los bosques de roble (*Quercus*) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad, Universidad de Amsterdam.
- Kelly D.L. 1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life form and life histories. *Journal of Biogeography* **12**:223-241.
- Kelly D.L., Tanner E.V.J., NicLughadha E.M. y Kapos V. 1994. Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography* **21**:421-440.
- Kessler M. y Bach K. 1999. Using indicator families for vegetation classification in species-rich Neotropical forests. *Phytocoenologia* **29**:485-502.

- Kessler M. 2001. 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. 2010. Biogeography of ferns. En: Mehltreter, K., Walker, L. R. y Sharpe, J. M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 22-60, Cambridge University Press, Cambridge.
- Kessler M., Grytnes J.A., Halloy S.R.P., Kluge J., Krömer T., León B., Macía M.J. y Young K.R. 2012. Gradientes de diversidad vegetal: Patrones y procesos locales. En: Herzog S.K., Martínez R., Jørgensen P.M. y Tiessen H. Eds. *Cambio Climático y la Biodiversidad en los Andes Tropicales*, pp. 235-253, Inter-American Institute of Global Change Research (IAI), São José dos Campos, Brazil, and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), Paris.
- Kluge, J. y Kessler, M. 2006. Fern endemism and its correlates: contribution from an elevational transect in Costa Rica. *Diversity and Distributions* **12**(5):535-545.
- Kluge J., Bach K. y Kessler M. 2008. Elevational distribution and zonation of tropical pteridophyte assemblages in Costa Rica. *Basic and Applied Ecology* **9**:35-43.
- Kluge J. y Kessler M. 2011. Influence of niche characteristics and forest type on fern species richness, abundance and plant size along an elevational gradient in Costa Rica. *Plant Ecology* **212**:1109-1121.
- Kreft H. y Jetz W. 2007. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**:5925-5930.
- Kreft H., Jetz W., Mutke J. y Barthlott W. 2010. Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity. *Ecography* **33**:408-419.
- Kress W.J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* **9**:2-22.
- 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. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* **189**:261-278.
- Krömer T., Acebey A.R. y Smith A.R. 2013a. Taxonomic update, distribution and conservation status of grammitid ferns (Polypodiaceae, Polypodiopsida) in Veracruz State, Mexico. *Phytotaxa* **82**:29-44.
- Krömer T., Acebey A., Kluge J. y Kessler M. 2013b. Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: A case study from Los Tuxtlas, Mexico. *Flora* **208**:197-210.
- Küper W., Kreft H., Nieder J., Köster N. y Barthlott W. 2004. Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *Journal of Biogeography* **31**:1477-1487.
- Lehnert M. 2012. A synopsis of the species of *Cyathea* (Cyatheaceae–Polypodiopsida) with pinnate to pinnate-pinnatifid fronds. *Phytotaxa* **61**:17-36.
- Lomolino M.V. 2001. Elevation gradients of species density: Historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* **10**:3-13.
- Lorea F. y Riba R. 1990. Guía para la recolección y preparación de ejemplares para herbario de pteridófitas. Consejo Nacional de la Flora de México, A. C. México, DF. 12 pp + ilustraciones.
- McLain D.H. 1974. Drawing contours from arbitrary data points. *The Computer Journal* **17**:318-324.
- Mickel J.T. y Smith A.R. 2004. The Pteridophytes of Mexico. *Memories of the Botanical Garden of New York* **88**:1-1054.

- Moran R. y Riba R. 1995. Psilotaceae a Salviniaceae. En Davidse G., Sousa M., Chater A.O. y Chiang F. (Eds.). Flora Mesoamericana. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, México City, México. 470 p.
- Moran R.C., Klimas S. y Carlsen, M. 2003. Low-trunk epiphytic ferns on tree ferns versus angiosperms in Costa Rica. *Biotropica* **35**:48-50.
- Moran R.C. y Russell R.V. 2004. The occurrence of *Trichomanes godmanii* (Hymenophyllaceae) on *Welfia georgii* (Arecaceae) at the La Selva Biological Station, Costa Rica. *American Fern Journal* **94**:70-76.
- Moran R.C. 2008. Biogeography of ferns and lycophytes. En: Haufler, C. y Ranker, T.A. Eds. *The Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*, pp. 369-396, Cambridge University Press, Cambridge.
- Moran R.C., Labiak P.H. y Sundue M. 2010. Synopsis of *Mickelia*, a newly recognized genus of bolbitidoid ferns (Dryopteridaceae). *Brittonia* **62**:337-356.
- Moreno C. E. y Halfpeter G. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* **37**: 149-158.
- Mutke J. y Barthlott W. 2005. Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales. *Biologische Skrifter* **55**:521-531.
- Nadkarni N.M. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica* **16**:249-256.
- Nieder J., Engwald S. y Barthlott W. 1999. Patterns of neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* **20**:66-75.
- Øllgaard B. 2012. New combinations in Neotropical Lycopodiaceae. *Phytotaxa* **57**:10-22.
- Page C.N. 2002. Ecological strategies in fern evolution, a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology* **119**:1-33.
- Parker G.G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. En: Lowman, M.D. y Nadkarni, N.M. Eds. *Forest canopies*, pp. 73-106, Academic, San Diego, California, EEUU.
- Perry D.R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* **10**:155-157.
- Regalado L.R. y Prada C. 2011. The genus *Hymenasplenium* (Aspleniaceae) in Cuba, including new combinations for the neotropical species. *American Fern Journal* **101**:265-281.
- Richards P.W. 1996. *The tropical rainforest*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Rudolph D., Rauer G., Nieder J. y Barthlott W. 1998. Distributional patterns of epiphytes in the canopy and phorophyte characteristics in a western Andean rain forest in Ecuador. *Selbyana* **19**:27-33.
- Salazar L., Homeier J., Kessler M., Abrahamczyk S., Lehnert M., Krömer T. y Kluge J. 2015. Diversity patterns of ferns along elevation in Andean tropical forests. *Plant Ecology and Diversity* **8**:13-24.
- Schneider H., Schuettpelz E., Pryer K.M., Cranfill R., Magallón S. y Lupia R. 2004a. Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature* **428**:553-557.
- Shaw J.D. y Bergstrom D.M. 1997. A rapid assessment technique of vascular epiphyte diversity at forest and regional levels. *Selbyana* **18**:195-199.
- Shaw D.C. 2004. Vertical organization of canopy biota. En Lowman, M.D. y Rinker, H.B. Eds. *Forest canopies*, pp. 73-101, Elsevier Academic, San Diego, California, EEUU.
- Slocum M.G., Aide, T.M., Zimmermann, J.K. y Navarro, L. 2004. Natural regeneration of subtropical montane forest after clearing fern thickets in the Dominican Republic. *Journal of Tropical Ecology* **20**:483-486.
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H. y Wolf P.G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* **55**:705-731.
- Smith A.R. y Tejero-Díez, J.D. 2014. *Pleopeltis* (Polypodiaceae), a redefinition of the genus and nomenclatural novelties. *Botanical Sciences* **92**:43-58.

- Soto M. 2004. El clima. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*, pp. 195-198, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Soto M. y Gama L. 1997. Climas. En: González-Soriano E., Dirzo, R. y Vogt, R. Eds. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, pp. 7-23, UNAM-CONABIO, México D.F.
- ter Steege H. y Cornelissen J.H.C. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* **21**:331-339.
- Tejero-Díez J.D., Torres-Díaz A., Mickel J.T., Mehlreter K. y Krömer T. 2011. Pteridoflora de Veracruz. En: Lorea Hernández, F.G. Ed. *Estudio de estado. Veracruz*, pp. 97-115, CONABIO, México D.F., Instituto de Ecología, A.C. y Universidad Veracruzana, Xalapa.
- Thies B., Nauss T. y Bendix J. 2008. Discriminating raining from non-raining clouds at mid-latitudes using meteosat second generation daytime data. *Atmospheric and Chemical Physics* **8**:2341-2349.
- Tuomisto H. y Ruokolainen K. 1994. Distribution of pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* **5**: 25-34.
- Tuomisto H. y Dalberg A. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distributions in neotropical rain forests. *Journal of Biogeography* **23**:283-293.
- Tuomisto H., Poulsen A.D. y Moran R.C. 1998. Edaphic distribution of some species of the fern genus *Adiantum* in Western Amazonia. *Biotropica* **30**:392-399.
- Tuomisto H., Ruokolainen K., Poulsen A.D., Moran R.C., Quintana C., Canas G. y Celi J. 2002. Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuni National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica* **34**:516-533.
- Walsh R.P.D. 1996. Microclimate and hydrology. En: Richards, P.W. Ed. *The tropical rainforest*, pp 206-236, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Walker L.R. 1994. Effects of fern thickets on woodland development on landslides in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science* **5**:525-532.
- Watkins Jr. J.E., Cardelús C., Colwell R.K. y Moran R.C. 2006a. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* **93**:73-83.
- Watkins Jr. J.E., Kawahara A.Y., Leicht S.A., Auld J.R., Bicksler A.J. y Kaiser K. 2006b. Fern laminar scales protect against photoinhibition from excess light. *American Fern Journal* **96**:83-92.
- Watkins Jr. J.E. y Cardelús C. 2009. Habitat differentiation of ferns in a lowland tropical rain forest. *American Fern Journal* **99**:162-175.
- Zar J.H. 1999. *Biostatistical analysis*, 4th edn. Prentice Hall, New Jersey.
- Zotz G. 2007. Johansson revisited: the spatial structure of epiphyte assemblages. *Journal of Vegetation Science* **18**:123-130.
- Zotz G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes—a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* **171**:453-481.

CAPITULO IV.

COMPARACIÓN DE LA RIQUEZA Y COMPOSICIÓN DE HELECHOS Y LICÓFITOS EN TRES ÁREAS DE BOSQUE MESÓFILO EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ

RESUMEN

El bosque mesofilo (BMM) es el ecosistema con mayor riqueza de flora en relación a su área, en el cual se destacan los helechos por su riqueza y abundancia principalmente los epífitos. Aunque con rasgos fisonómicos similares los BMM presentan diversas expresiones en su composición y estructura, que resultan en una gran variedad de asociaciones los cuales también están presentes en la región de Los Tuxtlas. Este estudio pretende contribuir a una mejor comprensión de cómo la variabilidad del BMM afecta a la riqueza y composición de los helechos y licófitos de los dos volcanes principales de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Se analizó la riqueza, recambio y composición de los helechos y licófitos en el BMM, en tres áreas de los dos volcanes principales, cada una sobre un gradiente altitudinal a partir de los 1,000 hasta la cima de los mismos a más o menos 1,600 m. En cada una de las áreas se establecieron 10 a 13 parcelas 20 x 20 m, donde se registraron las especies terrestres y epífitas del sotobosque por presencia-ausencia. La riqueza de especies fue similar para las tres áreas, sin embargo, la composición de las especies fue estadísticamente diferente entre el área del volcán Santa Marta y las dos áreas de San Martín. El área en el volcán Santa Marta presentó más especies de la familia Polypodiaceae cerca al doble que en las otras áreas del volcán San Martín, además una mayor frecuencia de especies generalistas y xerotolerantes. El recambio de especies fue mayor hacia los extremos del gradiente altitudinal, principalmente en los pisos altitudinales más bajos donde los bosques entran en transición con otros tipos de vegetación y más leve hacia la cima donde se presenta otra asociación del bosque mesófilo también conocida como “bosque enano”. Se concluye, que dentro de las principales causas de la disimilitud están: la orientación de las laderas que promueven diferencias de clima, a las cuales los helechos y licofitos son muy sensibles; el grado de perturbación antropogénica, que se

evidencia en Santa Marta con una mayor proporción de especies consideradas como malezas; además de las diferencias de tipos de suelos y la composición arborea.

INTRODUCCIÓN

El bosque mesófilo de montaña (BMM) en México es el ecosistema con mayor riqueza de flora en relación al área que ocupa (aprox. 0.4% del territorio nacional) (Rzedowski, 1996; Villaseñor, 2010, Gual-Díaz y Gonzáles-Medrano, 2014). Se estima que alrededor de 2,500 especies de plantas vasculares habitan de manera exclusiva en los BMM de México, cifra que representaría aproximadamente el 10% de las 22,800 especies estimadas para el país (Gual-Díaz y Gonzáles-Medrano, 2014), de las cuales el 30% son endémicas (Rzedowski, 1996; Challenger, 1998). Asimismo en el estado de Veracruz, de las 570 especies de pteridobiontes registradas (Tejero-Díez *et al.*, 2011; Krömer *et al.*, 2013a; Acebey *et al.*, en prensa; Carvajal-Hernández y Krömer, en prensa), 373 habitan en el BMM, entre ellas 50 especies de manera exclusiva (Tejero-Díez *et al.*, 2011). Esta alta riqueza se explica por su gran heterogeneidad topográfica y microambiental (Williams-Linera, 2007; Moran, 2008). Esta variedad de hábitats causa cambios: en las interacciones abióticas y bióticas a distancias cortas, en la estructura de la vegetación y su respectiva distribución y composición de nichos ecológicos, lo que influye en los patrones de diversidad de la biota. En consecuencia este tipo de bosque tiene niveles altos de recambio de especies de un sitio a otro. La alta diversidad vegetal de los BMM se atribuye también a que su flora esté formada por especies de diferente afinidad o historia fitogeográfica (Williams-Linera, 2007).

Componentes importantes de la riqueza de especies de los BMM son los helechos y licófitos (Rzedowski, 1996), con 630 especies representan el 10% del total de las plantas vasculares (6,163 especies) registradas para este tipo de vegetación (Villaseñor y Gual-Díaz, 2014). Una importante proporción de este total (20-50%) alcanzan los epífitos en la región de Los Tuxtlas y la Sierra Madre Oriental, valor que puede descender a 15% en regiones del Pacífico (Tejero-Díez *et al.*, 2014). Comparaciones de muestreos de helechos en BMM de diferentes localidades de la región central del estado de Veracruz muestran diferencias de 45-50% en la composición de las especies entre sitios (Carvajal-Hernández

et al., 2014). Otros estudios constataron que las diferencias en la composición de las especies arbóreas (bosques mixtos o monodominantes) de algunas asociaciones de BMM influyen en la composición de las especies de helechos y licófitos (Hernández-Rojas, 2010). Este también podría ser el caso de los BMM en la región de Los Tuxtlas, donde las especies arbóreas dominantes conforman diferentes asociaciones, las cuales varían en relación a la orientación de las vertientes (p. ej. manchones casi puros de *Liquidambar-Quercus* en la vertiente meridional y bosques de *Podocarpus-Alfaroa* en la vertiente meridional y occidental son exclusivos del volcán Santa Marta) (Ramírez, 1999; CONABIO, 2010).

Estudios comparativos de la pteridoflora del BMM de los dos principales volcanes en la región de Los Tuxtlas son inexistentes, a pesar de la gran importancia de este hábitat para estas plantas (Acebey *et al.*, en prensa). Se ha mencionado que el BMM es el tipo de vegetación mejor conservado de esta región (Castillo-Campos y Laborde, 2004), sin embargo, esta amenazado y en peligro de desaparecer (Challenger, 1998; Williams-Linera, 2002) como en otras regiones de México. Su área actual es muy reducida (11,518 ha en la sierra de Santa Marta y 1,072 ha en San Martín) comparada con otras regiones de México (CONABIO, 2010). El presente estudio pretende contribuir a una mejor comprensión de cómo la heterogenidad del BMM en relación al gradiente altitudinal contribuye a los patrones de diversidad y composición de los helechos y licófitos, para lo cual se plantearon las siguientes preguntas: 1) Cómo cambia la riqueza y composición de especies en tres diferentes áreas de BMM de los dos volcanes principales sobre un gradiente de altitud?, 2) Cómo varía el recambio de especies en relación al gradiente altitudinal en las tres áreas estudiadas? 3) Cuáles son las especies que contribuyen a estas diferencias y porqué?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. Se localiza en la sierra de Los Tuxtlas, la cual emerge sobre la llanura costera del Golfo de México, localizada al sureste del estado de Veracruz (CONABIO, 2010). La región, tiene un área de 315,525 hectáreas, incluyendo 155,122 hectáreas de la Reserva de Biosfera Los Tuxtlas (Laborde, 2004). Esta sierra está constituida por dos grandes macizos volcánicos separados en la parte central por una caldera volcánica que

alberga al lago de Catemaco; el macizo noreste está constituido por el volcán San Martín Tuxtla (1,680 m) y el macizo sureste es conocido como la sierra de Santa Marta (1,680 m) (Guevara *et al.*, 2004). Los vientos dominantes provienen del norte y los volcanes actúan como una barrera principal a estos, propiciando la precipitación sobre las cuevas que afrontan el mar al noreste, y la producción de una sombra de lluvia sobre el lado opuesto (Soto, 2004). Según Campos (2004) a nivel regional los volcanes San Martín Tuxtla y Santa Marta presentan tipos de suelos distintos, los de la sierra de Santa Marta son geologicamente más antiguos: Luvisol (739 km²), Acrisol (360 km²) y Cambisol (65 km²). En la vertiente norte y noreste es más húmeda, los suelos son de textura franco arcillo limosa y franco limosa (CONANP, 2006). Los suelos del área de influencia del volcán San Martín Tuxtla son predominantemente de tipo Andosol (689 km²) y son considerados geológicamente más reciente que los del volcán Santa Marta. La textura de los suelos va de franco arcillo arenosa a franco arcillosa y franca, y poseen una capacidad alta para retener agua, tienen altos contenidos de materia orgánica, son muy friables y tienen una microporosidad muy alta. Sin embargo, son muy sensibles a la erosión y a la deshidratación irreversible (CONANP, 2006).

En la región de Los Tuxtlas el BMM se distribuye arriba de los 1,000 m de altitud (Castillo-Campos y Laborde 2004), aunque se ha observado que entre los (750-) 800 y 1,100 m de altitud existe una zona de transición entre la selva alta y mediana perennifolias y el BMM (Castillo-Campos y Laborde, 2004; Acebey *et al.*, *en prensa*) cuya amplitud varía dependiendo de la orientación y del suelo. Por esta razón, las tres áreas de BMM escogidas para el presente estudio se encuentran por arriba de los 1,000 m en concordancia con la última clasificación de la vegetación realizada por Castillo-Campos y Laborde (2004), en los dos principales volcanes y a diferente orientación que se describen a continuación:

La primera área de estudio (SME) fue localizada sobre la ladera noreste del volcán San Martín Tuxtla (18° 33'-34' y 95° 10'-12'), abarcando un gradiente altitudinal de 1,060 m a 1,670 m (Figura 1). La vegetación del BMM se caracteriza por tener árboles con dosel cerrado, con una altura de 20-30 m y árboles emergentes que sobrepasan los 40 m. Los

géneros arbóreos más comunes fueron *Carpinus*, *Ulmus* y *Quercus*, mientras que el sotobosque esta caracterizado por palmas del género *Chamaedorea* y helechos arborescentes. Se destacaca también la gran biomasa de epífitas vasculares (orquídeas, helechos, bromelias, peperomias y aráceas) y musgos sobre los troncos y ramas más gruesas. La vegetación de la cima del volcán es considerada por otros autores (Sousa, 1968; Ramírez, 1999 *sensu* Miranda y Hernández, 1963) un tipo de vegetación a parte denominado selva baja perennifolia (SBP) ó bosque enano (*elfin forest*). Sin embargo, en el presente estudio se considera ésta como una asociación más del BMM de acuerdo a la clasificación de Castillo-Campos y Laborde (2004), que está dominada por *Oreopanax xalapensis* y *Clusia salvinii* con una altura de dosel de 8-10 m. Se caracteriza por presentar una neblina persistente (arriba de 1,500 m), además de una gran abundancia de epífitas, así como palmeras y helechos en el sotobosque.

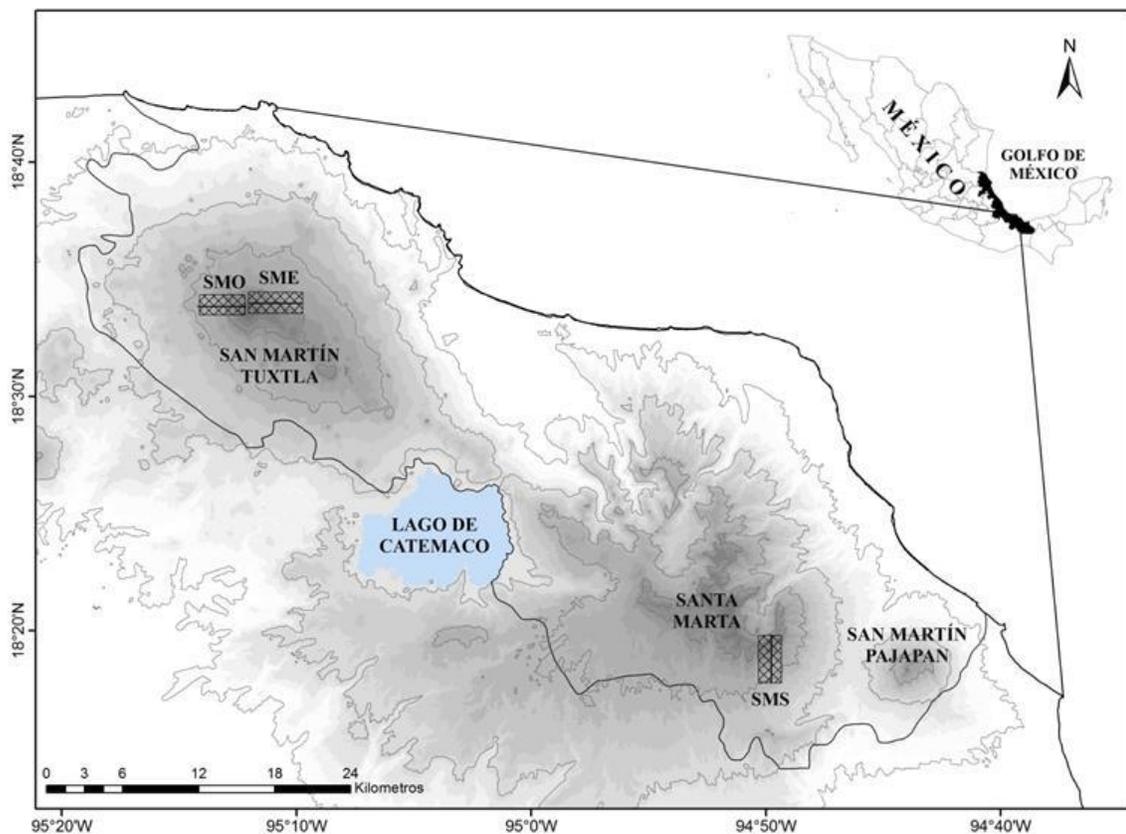


Figura 1. Mapa de la región de Los Tuxtlas mostrando el área de estudio (rectángulos cuadrículados): SME: ladera noreste San Martín Tuxtla, SMO: ladera suroeste San Martín Tuxtla y SMS: ladera suroeste Santa Marta. Veracruz, México.

La segunda área (SMO) fue establecida sobre la ladera suroeste del volcán San Martín Tuxtla ($18^{\circ} 33'$ y $95^{\circ} 12'$) entre 1,060-1,660 m. Debajo de 1,000 m no se observaron fragmentos de BMM naturales, ya que ha sido transformada en potreros. Debido a la exposición de sotavento principalmente en la parte inferior, el BMM se aprecia más seco comparado con el de la primera área y con una menor abundancia de epífitas no vasculares, sin embargo, la estructura y composición del bosque es similar.

La tercera área (SMS) fue situada sobre la cuesta suroeste del volcán de Santa Marta ($18^{\circ} 18'-19'$ y $94^{\circ} 49'-50'$) entre 1,000-1,570 m. Hasta los 1,000 m el área de estudio esta cubierta por un bosque de pino-encino muy perturbado, seguido por una zona de transición dominada por *Liquidambar styraciflua* y *Quercus*. Por arriba de 1,200 m, el BMM estaba caracterizado por árboles de los géneros *Podocarpus*, *Quercus*, y también *Liquidambar* que alcanzaban los 20-25 m. Los pteridobiontes destacan por su riqueza y abundancia de especies principalmente en los estratos herbáceo y arbustivo (Ramírez, 1999). El epifitismo alcanza un alto grado de exuberancia, donde los troncos y las ramas de los árboles están cubiertos por musgos, licófitos, helechos, bromelias, aráceas y orquídeas. A partir de 1,500 m se presenta al igual que en el volcán San Martín Tuxtla la asociación de BMM (bosque enano), dominada por especies como *Hedyosmum mexicanum*, *Weinmannia pinnata* y *Podocarpus matudae*.

Trabajo de campo y gabinete. El muestreo fue realizado entre abril y diciembre del 2005 en el volcán San Martín Tuxtla y entre agosto y septiembre del 2006 en el volcán de Santa Marta. **Área 1 (SME):** En total se muestrearon 13 parcelas de 400 m² en un gradiente altitudinal de 1,060-1,650 m. **Área 2 (SMO):** Se muestrearon en total 10 parcelas de 400 m² entre 1,060-1,660 m. **Área 3 (SMS):** Se muestrearon en total 12 parcelas de 400 m² entre 1,050-1,570 m.

Cada parcela de 400 m² fue georeferenciada (coordenadas y elevación). Las parcelas tenían mayormente una forma cuadrada (20 x 20 m), pero ocasionalmente la forma se adecuó a la

distribución de los hábitats estudiados. Este tamaño corresponde al área mínima para parcelas florísticamente representativas y al mismo tiempo es suficientemente pequeño para mantener las parcelas ecológica- y fisionómicamente homogéneas (Kessler y Bach, 1999). En cada parcela de 400 m², todas las especies de pteridobiontes terrestres y epífitas del sotobosque (troncos, arbustos y árboles jóvenes) que crecían hasta una altura de aproximadamente 8 m sobre los forófitos fueron registrados por presencia/ausencia con la ayuda de binoculares y una garrocha (Gradstein *et al.*, 2003).

En cada muestreo se colectaron plantas en triplicados o tetraplicados para ser herborizadas siguiendo las recomendaciones en Lorea y Riba (1990). La determinación taxonómica de cada muestra fue realizada mediante literatura especializada (Mickel y Smith 2004) y confirmada por comparación con especímenes del Herbario Nacional MEXU de la UNAM en México D.F. y del herbario XAL del Instituto de Ecología, A.C. en Xalapa. El primer juego de ejemplares, incluyendo los unicados fueron depositados en el Herbario Nacional y otros ejemplares se adicionaron al herbario XAL. Asimismo, se enviaron duplicados (UC, Berkeley).

Análisis de datos. Para analizar el esfuerzo de muestreo se realizaron curvas de acumulación de especies, (Colwell *et al.*, 2004). mediante los estimadores de riqueza no paramétricos ICE y Chao2, los cuales están basados en datos de presencia-ausencia y toman en cuenta las especies raras (únicas y duplicadas). Estos estimadores son considerados 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). Los valores promedio de riqueza observados se ajustaron mediante el modelo de Clench (Soberón y Llorente, 1993) para evaluar la representatividad del muestreo, este método es el más utilizado y ha demostrado un buen ajuste en la mayoría de las situaciones reales y para con la mayoría de los taxones (Soberón y Llorente, 1993; Moreno y Halffter, 2000; Jiménez-Valverde y Hortal 2003; Hortal *et al.*, 2004; Jiménez-Valverde y Lobo, 2005). Se utilizó también el método de rarefacción para comparar el número de especies cuando existen diferencias en el tamaño de muestras que sean realizados con una metodología estándar, como es el caso de este estudio (Gotelli y

Colwell, 2011), y por el cual se estima la riqueza de especies en función del tamaño de muestra más pequeño (Gotelli y Entsminger, 2001). Estos análisis se realizaron mediante los programas EstimateS Win 9.00 (Colwell, 2009) y Statistica (StatSoft, versión 7).

El recambio en la composición de las especies a lo largo de los gradientes dentro de las tres áreas de estudio se analizó entre intervalos altitudinales con distancia entre 50-250 m, debido a compleja topografía; para cada intervalo se contó el número total de especies y se calculó el índice de Wilson-Shmida entre intervalos vecinos. Este índice es uno de los más utilizados y más adecuados a una estructura de gradiente que facilita una mejor interpretación de los datos (Wilson y Shmida, 1984).

$$\beta_t = \frac{b + c...}{2a + b + c}$$

Donde, 'a' significa el número de las especies presentes en ambos intervalos, 'b' representa el número de especies exclusivas del intervalo inferior (con límite superior de distribución/ intervalo) y 'c' es el número de especies exclusivas del intervalo superior (que inician su distribución en este intervalo). Cuando este índice se acerca a un valor de uno existen pocas especies comunes, es decir, se muestra un cambio marcado.

La representación gráfica de la similitud florística entre las tres áreas de estudio se realizó mediante un análisis de escalamiento multidimensional no-paramétrico (NMDS), basado en los registros de incidencia (presencia-ausencia) de especies en cada parcela por sitio de muestreo. La similitud de la composición de especies de helechos y licófitos en las áreas se comparó mediante el análisis no paramétrico de similitudes (ANOSIM) (Clarke, 1993), cuya prueba para determinar las diferencias significativas se basó en el índice de Jaccard como una medida de distancia; este índice es el más utilizado en análisis ecológicos cuando los datos son de incidencia (presencia-ausencia) (Legendre y Legendre, 1998). Además se utilizó la corrección secuencial de Bonferroni para la prueba post-hoc. Se elaboraron diagramas de Venn para representar gráficamente los conjuntos de especies exclusivas y compartidas entre sitios (Larson, 1992). A manera de identificar cómo cada especie contribuye a la disimilitud se utilizó el análisis no paramétrico SIMPER que utiliza

generalmente el valor de Bray-Curtis como medida de similitud (Clarke, 1993). Este análisis se utiliza generalmente para comparar las abundancias de las especies y así determinar su importancia; sin embargo, como los datos del presente estudio no son de abundancia sino de incidencia se utilizó como medida de similitud la distancia Euclidiana y lo que se compara son las frecuencias de las especies. Además se calculó el índice de biodiversidad taxonómica (IB), definido por el número de especies dividido entre el logaritmo natural del área en km² ($IB = S/\ln A$, donde S es el número de especies registradas y A el tamaño del área) (Squeo *et al.*, 1998). Este índice fue utilizado para comparar la riqueza de la pteridoflora de los BMM entre las áreas de estudio y con otras áreas de BMM en la zona central de Veracruz donde se han realizado la mayoría de los estudios en esta entidad (Ponce *et al.*, 2002).

RESULTADOS

Riqueza de especies y composición

En total se registraron 74 especies de helechos y licófitos. En la ladera noreste del volcán San Martín Tuxtla (SME) en 13 parcelas se encontraron 47 especies de helechos, distribuidas en 22 géneros y 10 familias (Cuadro 1). Las familias más numerosas fueron Polypodiaceae, Dryopteridaceae e Hymenophyllaceae. Los géneros mejor representados fueron *Elaphoglossum*, *Asplenium*, *Polypodium* e *Hymenophyllum*, el resto con tres ó menos especies. Las especies en su mayoría fueron registradas como epífitas (32), ocho terrestres, cuatro epífitas y terrestres, dos terrestres y epífitas y una hemiepífita. En la ladera suroeste del volcán San Martín Tuxtla (SMO) en 10 parcelas se encontraron 38 especies, distribuidas en 20 géneros y nueve familias. Las familias más numerosas fueron Polypodiaceae, Dryopteridaceae y Aspleniaceae. Los géneros mejor representados fueron *Elaphoglossum*, *Asplenium* y *Polypodium*, el resto con tres ó menos especies. Las especies fueron 21 epífitas, once terrestres, cinco epífitas/terrestres y una hemiepífita. En la ladera suroeste de la sierra de Santa Marta (SMS) en 12 parcelas se encontraron 46 especies, distribuidas en 27 géneros y 12 familias. Las familias más numerosas fueron Polypodiaceae, Dryopteridaceae e Hymenophyllaceae. Los géneros mejor representados fueron *Elaphoglossum* y *Polypodium*. Las especies fueron 25 epífitas, diez terrestres, seis epífitas/terrestres, tres epífitas/rupícolas, una terrestre y epífita y una rupícola.

Cuadro 1. Número de taxones registrados en las tres áreas de muestreo por familia y género con más de tres especies, así como las categorías de acuerdo al sustrato en que crecen: E: epífita, He: hemiepífita, T: terrestre, R: rupícola.

| Taxa | A1 ladera E San Martín Tuxtla | A2 ladera O San Martín Tuxtla | A3 ladera SO Sierra Santa Marta |
|-------------------------------|--|--|---|
| Familias | Polypodiaceae (13) Dryopteridaceae (9) Hymenophyllaceae (6) Aspleniaceae (6) y Pteridaceae (5) | Polypodiaceae (11) Dryopteridaceae (8) Aspleniaceae (6) Hymenophyllaceae, Pteridaceae y Lycopodiaceae (3) | Polypodiaceae (21) Dryopteridaceae (8) Hymenophyllaceae (5) |
| Géneros | <i>Elaphoglossum</i> (8) <i>Asplenium</i> (6) <i>Pleopeltis</i> (4) <i>Hymenophyllum</i> (4) | <i>Asplenium</i> y <i>Elaphoglossum</i> (6 cada uno) <i>Hymenophyllum</i> y <i>Huperzia</i> (3 cada uno) | <i>Elaphoglossum</i> (7) <i>Polypodium</i> (9) <i>Hymenophyllum</i> (3) |
| Riqueza Total | 47 | 38 | 46 |
| Categorías de sustrato | 32 E, 8 T, 4 E/T, 2 T/E, 1 He | 21 E, 11 T, 1 He, 5 E/T | 25 E, 10 T, 6 E/T, 1 T/E, 3 E/R, 1 R |

Intensidad de muestreo

Las curvas de acumulación de especies observadas se aproximaron a la asíntota con excepción de SMO (Figura 2). De acuerdo a los estimadores de riqueza ICE y Chao2 el déficit de muestreo para SME y SMS osciló entre 8-14% mientras que para SMO fue de 33-53% respectivamente (Cuadro 2). Tanto para SME y SMS los valores observados son muy similares al de los límites de confianza inferiores, a diferencia de SMO (Cuadro 2).

Cuadro 2. Riqueza de especies registradas en cada área de estudio así como las estimadas por ICE y CHAO 2, porcentaje/déficit del muestreo alcanzado para (ICE y CHAO 2) y los límites de confianza. SME: ladera noreste San Martín Tuxtla, SMO: ladera suroeste San Martín Tuxtla y SMS: ladera suroeste Santa Marta.

| Área (parcelas) | S(est) | S(est) 95% L | S(est) 95% U | ICE | CHAO 2 | CHAO2 95% L | CHAO2 95% U | % ICE | % y déficit CHAO2 | Sp. Est. Modelo Clench | déficit % Modelo Clench |
|-----------------|--------|--------------|--------------|------|--------|-------------|-------------|-----------|-------------------|------------------------|-------------------------|
| SME (13) | 47 | 42.79 | 51.21 | 54.5 | 51.15 | 47.94 | 65.35 | 86/14 | 92/8 | 56 | 16 |
| SMO (10) | 38 | 29.43 | 46.57 | 56.7 | 80.67 | 49.06 | 202.54 | 66.9/33.1 | 47/53 | 54 | 21.5 |
| SMS (12) | 46 | 41.73 | 50.27 | 51.7 | 50.13 | 46.88 | 65.24 | 89/11 | 92/8 | 48 | 16 |

Se obtuvo un buen ajuste de las curvas al modelo de Clench para las tres áreas (con un coeficiente de determinación $R^2= 0.99$). De acuerdo a este modelo y su supuesto que cuanto más tiempo se pasa en el campo (es decir, cuanta más experiencia se gana con el método de muestreo y con el grupo taxonómico), mayor es la probabilidad de añadir nuevas especies al inventario (Soberón y Llorente, 1993) se estima 56 especies en SME, 54 en SMS y 48 en SMO para que la curva alcance la asíntota. Por lo tanto, el déficit de muestreo corresponderían al 16% para SME, SMS y de 21.5 % para SMO que en términos de la complementariedad de muestreo fue de 84% y 78.5% respectivamente. El análisis de las curvas de rarefacción en base a los números estimados muestra un traslape de los límites de confianza entre SME y SMS, mientras que los de SMO no se traslapan.

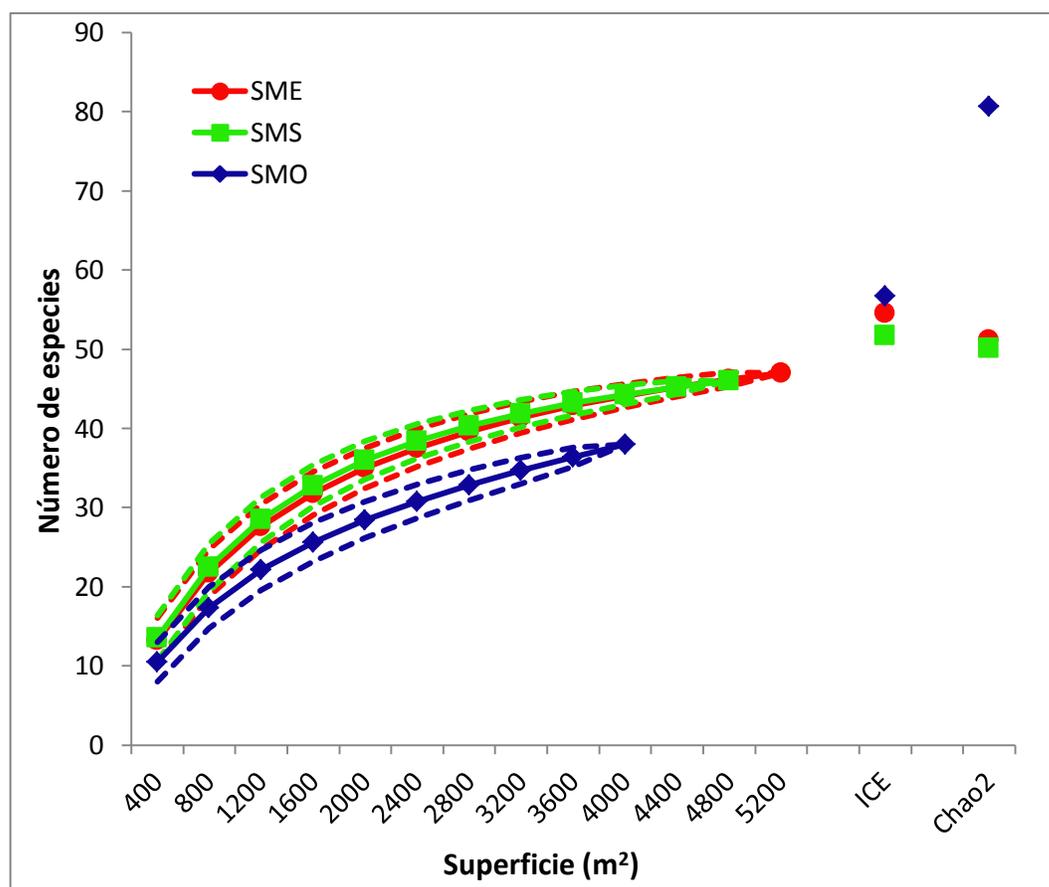


Figura 2. Curvas de rarefacción para las tres áreas de estudio incluyendo los intervalos de confianza del 95%) y valores de riqueza estimados por ICE y Chao2. SME: ladera noreste San Martín Tuxtla, SMO: ladera suroeste San Martín Tuxtla y SMS: ladera suroeste Santa Marta.

Recambio de especies

El recambio de especies calculado con base al índice de Wilson-Shmida (Wilson y Shmida, 1984) entre intervalos contiguos mostró valores promedio de 0.47 para las áreas en el volcán San Martín Tuxtla (SME y SMO) y 0.53 en Santa Marta (SMS). Los valores máximos entre 0.87 y 0.93 se obtuvieron entre parcelas ubicadas en los extremos altitudinales inferiores y superiores de las tres áreas (Apéndice C1).

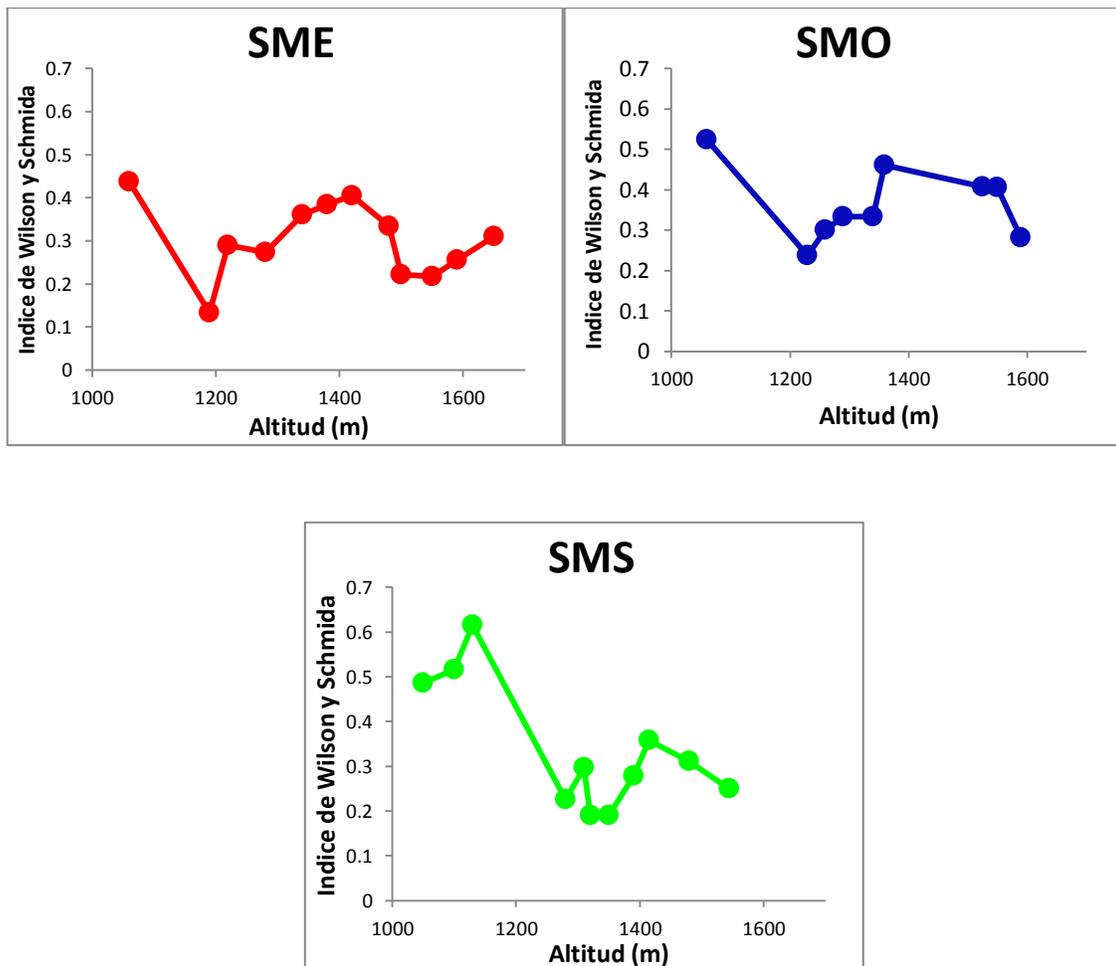


Figura 3. Índice de Wilson-Shmida (recambio de especies) a lo largo de las tres áreas de estudio en relación al intervalo altitudinal. a) SME: ladera noreste San Martín Tuxtla, b) SMO: ladera suroeste San Martín Tuxtla y c) SMS: ladera suroeste Santa Marta.

La disposición de los valores individuales de recambio a lo largo de los gradientes de altitud de cada área muestran tendencias diferentes: entre SMO y SMS éstas son más

similares, aunque en esta última el valor máximo de recambio comienza a partir de 1,130 m y es más alto (0.61) que en SMO (0.52) y en SME (0.44). Tanto en SMO y SME el valor máximo comienza a 1,060 m. Los valores en SME tienden a ser más uniformes a lo largo del gradiente. A partir de los $\pm 1,400$ m los valores de recambio alcanzan un segundo valor máximo en las tres áreas de estudio.

Ordenamiento análisis multivariado (NMDS)

El análisis NMDS de la presencia-ausencia de las especies por parcela en las tres áreas de estudio muestra una marcada separación de las parcelas del BMM en Santa Marta (SMS) con las parcelas del volcán San Martín Tuxtla (SME y SMO) (stress: 0.1411).

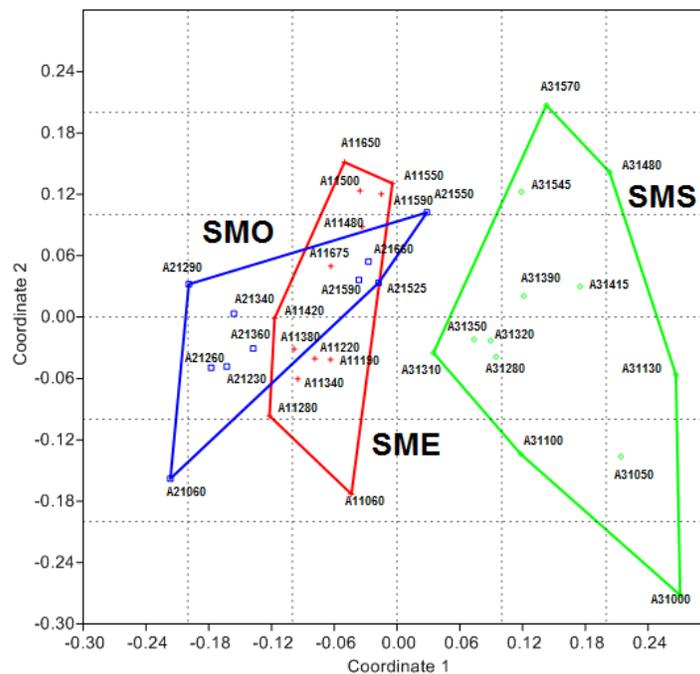


Figura 4. Ordenación de las parcelas en el NMDS proyectado con el primer y segundo eje. Los grupos marcados comprenden las parcelas de las tres áreas: tachos rojos (SME) ladera noreste San Martín Tuxtla; cuadrados azules (SMO) ladera suroeste San Martín Tuxtla y círculos verdes (SMS), ladera suroeste Santa Marta, stress = 0.1411.

En el ordenamiento de SME y SMO las parcelas que se encuentran más cercanas son esencialmente aquellas de las laderas altas entre los 1,450-1,675 m, mientras que las de los límites altitudinales inferiores permanecen relativamente alejadas. La relación de la

composición y la elevación también se refleja en SMS donde las parcelas entre 1,000 y 1,100 m se encuentran más cercanas, asimismo las de 1,200 hasta 1,400 m y finalmente las que se encuentran entre 1,480 y 1,570 m (Figura 4).

Similitud en la composición

Conforme a las diferencias en riqueza y caracterización de los taxones, el análisis ANOSIM confirma una diferencia significativa en composición de especies entre los tres áreas de BMM estudiados ($R = 0.4014$ global, $p = 0.0001$). Las comparaciones pareadas entre las áreas fueron significativamente distintas para SME-SMS y SMO-SMS, mientras que en la comparación de SME-SMO (ambas en el volcán San Martín Tuxtla) la diferencia no fue significativa (Cuadro 3).

Cuadro 3. Contrastes en análisis de similitud (ANOSIM) por pares de las tres áreas estudiadas.

| Significancia | SME-SMO | SME-SMS | SMO-SMS |
|----------------------|----------------|----------------|----------------|
| R | 0.073 | 0.593 | 0.5325 |
| P | 0.3423 | 0.0003 | 0.0003 |

Especies compartidas y exclusivas. Las áreas de BMM estudiadas compartieron entre sí 19 especies (25,67%), de las cuales ocho fueron epífitas, siete epífitas/terrestres, tres epífitas/rupícolas y una terrestre *Pteris orizabae*. Aparte de estas especies las áreas de las laderas opuestas del volcán San Martín noreste (SME) y suroeste (SMO) compartieron entre sí otras 14 especies (18,92%) de las cuales ocho fueron epífitas, una epífita/terrestre y cinco terrestres. En contraste, SME y el área ubicada en la ladera suroeste del volcán Santa Marta (SMS) compartieron entre sí otras cuatro (5,41%) especies y solo una (1,35%) especie fue solamente compartida entre SMO y SMS. El área que presentó el mayor número de especies exclusivas fue SMS (22 especies), seguido de SME (10 especies) y SMO tuvo pocas especies exclusivas (4 especies).

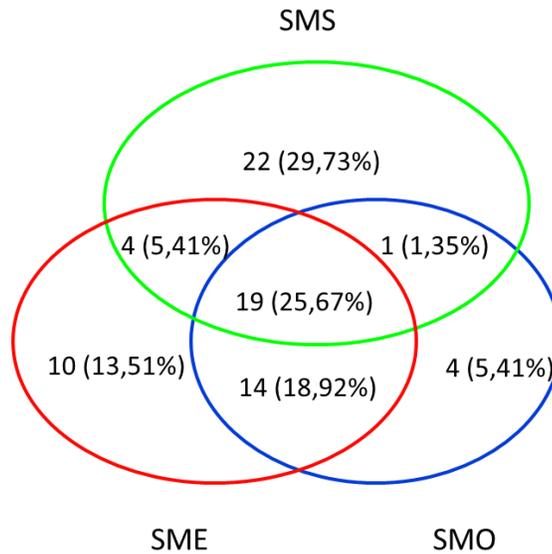


Figura 5. Diagrama de Venn mostrando el porcentaje de especies compartidas entre áreas. SME: ladera noreste San Martín Tuxtla, SMO: ladera suroeste San Martín Tuxtla y SMS: ladera suroeste Santa Marta.

Análisis SIMPER

El análisis de similitud (SIMPER), mostró una disimilitud total del 19.54%. Estos valores están dados por la contribución de especies con frecuencias muy distintas y algunas exclusivas de cada área (Cuadro 4).

Cuadro 4. Promedio de disimilitud y contribución de las especies que contribuyen al 70% de disimilitud entre áreas.

| Especies | Promedio disimilitud | Contribución % | Acumulativo % |
|-----------------------------------|-----------------------------|-----------------------|----------------------|
| <i>Polypodium longepinnulatum</i> | 0.641 | 3.28 | 3.28 |
| <i>Polypodium rhodopleuron</i> | 0.5594 | 2.863 | 6.143 |
| <i>Asplenium auriculatum</i> | 0.5571 | 2.851 | 8.993 |
| <i>Asplenium cuspidatum</i> | 0.5571 | 2.851 | 11.84 |
| <i>Vittaria graminifolia</i> | 0.5431 | 2.779 | 14.62 |
| <i>Campyloneurum xalapense</i> | 0.5315 | 2.719 | 17.34 |
| <i>Elaphoglossum vestitum</i> | 0.5291 | 2.708 | 20.05 |
| <i>Elaphoglossum sartorii</i> | 0.5152 | 2.636 | 22.69 |
| <i>Hymenophyllum polyanthos</i> | 0.5105 | 2.612 | 25.3 |
| <i>Elaphoglossum guatemalense</i> | 0.5082 | 2.6 | 27.9 |
| <i>Polypodium polypodioides</i> | 0.4942 | 2.529 | 30.43 |
| <i>Elaphoglossum pringlei</i> | 0.4825 | 2.469 | 32.9 |

| | | | |
|--|--------|-------|-------|
| <i>Polypodium fraternum</i> | 0.4825 | 2.469 | 35.36 |
| <i>Pteris orizabae</i> | 0.4662 | 2.385 | 37.75 |
| <i>Melpomene xiphopteroides</i> | 0.4639 | 2.374 | 40.12 |
| <i>Polypodium collinsii</i> | 0.4639 | 2.374 | 42.5 |
| <i>Elaphoglossum erinaceum</i> var. <i>erinaceum</i> | 0.4592 | 2.35 | 44.85 |
| <i>Pecluma sursumcurrens</i> | 0.4452 | 2.278 | 47.13 |
| <i>Cochlidium linearifolium</i> | 0.4382 | 2.242 | 49.37 |
| <i>Blechnum occidentale</i> | 0.4289 | 2.195 | 51.56 |
| <i>Asplenium miradorensis</i> | 0.4149 | 2.123 | 53.69 |
| <i>Huperzia taxifolia</i> | 0.4056 | 2.075 | 55.76 |
| <i>Scoliosorus ensiformis</i> | 0.4033 | 2.063 | 57.82 |
| <i>Phlebodium pseudoaureum</i> | 0.3893 | 1.992 | 59.82 |
| <i>Thelypteris tuxtensis</i> | 0.3427 | 1.753 | 61.57 |
| <i>Pleopeltis crassinervata</i> | 0.331 | 1.694 | 63.26 |
| <i>Polypodium plebeium</i> | 0.3217 | 1.646 | 64.91 |
| <i>Lellingeria prionodes</i> | 0.3217 | 1.646 | 66.56 |
| <i>Elaphoglossum peltatum</i> | 0.3193 | 1.634 | 68.19 |
| <i>Elaphoglossum viride</i> | 0.3054 | 1.563 | 69.75 |
| <i>Asplenium chilleifolium</i> | 0.303 | 1.551 | 71.3 |

En la comparación de áreas por pares encontramos que SME-SMO obtuvo un promedio de disimilitud del 15.1%, SME-SMS 22.46% y SMO-SMS 20.8% (Cuadro 5, Apéndice C4). Estas diferencias se explican principalmente por la contribución porcentual de especies exclusivas (*Polypodium polypodioides*, *P. fraternum*, *Elaphoglossum pringlei* y *Blechnum occidentale* registradas solo para SMS) o con diferentes frecuencias. En el cuadro 4 se presentan las especies que explican el 70% de disimilitud que varían dependiendo de los pares comparados, por ejemplo son 23 entre SME-SMO, 30 y 26 respectivamente, donde se observa cuales especies contribuyen más a la disimilitud por pares de áreas.

Cuadro 5. Promedio de disimilitud y especies que contribuyen al 70% de disimilitud entre áreas. SME: ladera noreste San Martín Tuxtla, SMO: ladera suroeste San Martín Tuxtla y SMS: ladera suroeste Santa Marta. Los valores en negrita resaltan a las especies con valores de porcentaje de contribución más altos.

| | Contribución porcentual (%) | | |
|--------------------------------|-----------------------------|--------------|--------------|
| | SME-SMO | SME-SMS | SMO-SMS |
| Promedio de disimilitud | 15.1 | 22.46 | 20.28 |
| Especies | | | |

| | | | |
|--|--------------|--------------|--------------|
| <i>Asplenium achilleifolium</i> | 3.332 | 2.582 | 2.465 |
| <i>Asplenium auriculatum</i> | 3.588 | | 1.972 |
| <i>Asplenium cuspidatum</i> | 2.255 | 2.871 | 3.261 |
| <i>Asplenium miradoreense</i> | 3.793 | 3.082 | 2.958 |
| <i>Blechnum occidentale</i> | | 2.74 | 3.034 |
| <i>Campyloneurum xalapense</i> | 3.332 | | 2.465 |
| <i>Cochlidium linearifolium</i> | 2.307 | 2.16 | 2.313 |
| <i>Elaphoglossum erinaceum</i> var. <i>erinaceum</i> | 2.717 | 2.187 | 2.313 |
| <i>Elaphoglossum guatemalense</i> | 3.485 | 2.266 | 2.427 |
| <i>Elaphoglossum peltatum</i> | | 1.765 | |
| <i>Elaphoglossum petiolatum</i> | 2.255 | | |
| <i>Elaphoglossum pringlei</i> | | 3.082 | 3.413 |
| <i>Elaphoglossum sartorii</i> | 3.28 | 2.292 | 2.655 |
| <i>Elaphoglossum vestitum</i> | 3.434 | 2.134 | 2.996 |
| <i>Elaphoglossum viride</i> | 2.717 | 1.712 | |
| <i>Huperzia taxifolia</i> | | 1.949 | 2.124 |
| <i>Hymenophyllum polyanthos</i> | 3.178 | 2.345 | 2.579 |
| <i>Hymenophyllum fucooides</i> | 2.307 | | |
| <i>Hymenophyllum maxonii</i> | 2.307 | | |
| <i>Lellingeria prionodes</i> | | 2.055 | 2.275 |
| <i>Melpomene xiphopteroides</i> | | 2.661 | 2.92 |
| <i>Pecluma sursumcurrens</i> | | 2.661 | 3.034 |
| <i>Pleopeltis crassinervata</i> | 2.717 | 1.791 | |
| <i>Phlebodium pseudoaureum</i> | 2.973 | 1.396 | 2.124 |
| <i>Polypodium collinsii</i> | 3.075 | 2.028 | 2.351 |
| <i>Polypodium fraternum</i> | | 3.082 | 3.413 |
| <i>Polypodium longepinnulatum</i> | | 3.82 | 3.299 |
| <i>Polypodium plebeium</i> | | 2.055 | 2.275 |
| <i>Polypodium polypodioides</i> | | 2.95 | 3.413 |
| <i>Polypodium rhodopleuron</i> | 4.459 | 2.371 | 2.389 |
| <i>Pteridium caudatum</i> | | 1.712 | |
| <i>Pteris orizabae</i> | 2.255 | 2.318 | 2.579 |
| <i>Scoliosorus ensiformis</i> | 3.537 | 2.397 | |
| <i>Thelypteris tuxtensis</i> | 2.87 | 1.712 | |
| <i>Vittaria graminifolia</i> | 3.28 | 2.397 | 2.958 |
| Total | 23 | 30 | 26 |

DISCUSIÓN

Riqueza de especies. El número de especies registradas entre SME y SMS es muy similar con 47 y 46 especies cada una, solo en SMO esta fue más reducida (38 especies). De

acuerdo al análisis de rarefacción (se basa a partir de la riqueza observada), el traslape de los límites de confianza (95%) en SME y SMS muestra que las diferencias en la riqueza no fueron significativas, mientras que la disparidad del valor para SMO si lo fue al no traslaparse dichos límites (Figura 2). Esto podría deberse al microclima más seco de SMO por el tipo de exposición de la ladera en sombra de lluvia, lo cual se evidencia con un menor número de especies epífitas 21 contra 25 y 32. En general, la diversidad y abundancia de las epífitas esta fuertemente correlacionada con la precipitación y el aumento de la humedad relativa (Kreft *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2005; Kreft *et al.*, 2010, Krömer *et al.*, 2013b). El hecho que los BMM del volcán Santa Marta (SMS) tengan una riqueza mayor a la ladera oeste del San Martín (SMO) que presenta también una exposición a barlovento podría deberse a la estabilidad histórica. Se sabe que las últimas erupciones del volcán Santa Marta y Pajapan datan de hace millones de años atrás (Martin-Del Pozzo, 1997), en contraste con las del volcán San Martín en 1664 y 1793, especialmente esta última destruyó la vegetación de los flancos del volcán (Mooser, 1990; Martin-Del Pozzo, 1997). En este sentido, a pesar de las condiciones más secas en el BMM de Santa Marta las especies tuvieron mayor tiempo para establecerse y adaptarse a las condiciones climáticas que aquellas de la ladera oeste del volcán San Martín.

Las similitudes en términos de riqueza de especies como en SME y SMS, a pesar de las diferencias climáticas y con asociaciones arbóreas dominantes distintas del BMM, coincide con los resultados obtenidos en un estudio de diversidad de helechos en bosques mesófilos con diferente dominancia arbórea en el centro de Veracruz, México (Hernández-Rojas, 2010). En dicho estudio tanto para los bosques denominados diversos (aquellos sin un tipo de árbol dominante) como para los bosques dominados por *Oreomunnea mexicana* en la región del Cofre de Perote se obtuvo el mismo número de especies (39 especies cada uno), asimismo en el volcán Acatlán para los bosques mixtos y bosques dominados por *Fagus* (20 y 23 especies respectivamente). Es decir que aunque en una misma área los BMM muestren distintas asociaciones la riqueza de especies es muy similar. Así lo demuestra también el índice de biodiversidad (IB) (Squeo *et al.*, 1998), para las áreas de estudio donde este oscila entre 4.58 a 5.49 muy similar a la variación de este mismo índice 4.34 a 5.64

calculado para algunas áreas en el municipio de Tlalnahuayocan, región central de Veracruz (Cuadro 6).

Cuadro 6. Comparación de la riqueza y el índice de biodiversidad (IB) para distintas áreas del centro de Veracruz y las tres áreas de estudio.

| Autor | Localidad/Municipio | Especies | Superficie (m2) | IB |
|--------------------------------------|----------------------------------|-----------------|------------------------|-----------|
| Hernández-Rojas (2010) | Tlalnahuayocan | 39 | 1,000 | 5.64 |
| Hernández-Rojas (2010) | Acatlán | 20 | 1,000 | 2.89 |
| Carvajal-Hernández (2011) | Yecuatla | 53 | 1,200 | 7.47 |
| Williams-Linera <i>et al.</i> (2005) | Ecological Park | 29 | 1,000 | 4.19 |
| Williams-Linera <i>et al.</i> (2005) | Las Cañadas, Huatusco | 34 | 1,000 | 4.92 |
| Williams-Linera <i>et al.</i> (2005) | Xolostla, Xalapa | 21 | 1,000 | 3.04 |
| Williams-Linera <i>et al.</i> (2005) | Rancho Viejo, Tlalnahuayocan | 34 | 1,000 | 4.92 |
| Williams-Linera <i>et al.</i> (2005) | Banderilla | 22 | 1,000 | 3.18 |
| Williams-Linera <i>et al.</i> (2005) | Mesa Yerba, Acajete | 28 | 1,000 | 4.05 |
| Williams-Linera <i>et al.</i> (2005) | Acatlán | 26 | 1,000 | 3.76 |
| Gómez-Díaz (2010) | Los Capulines, Tlalnahuayocan | 35 | 3,200 | 4.34 |
| Gómez-Díaz (2010) | Tlalnahuayocan | 41 | 3,200 | 5.08 |
| Viccon-Esquivel (2009) | Zongolica | 39 | 3,200 | 4.83 |
| Viccon-Esquivel (2009) | Atzálan | 49 | 3,200 | 6.07 |
| Este estudio | San Martín noreste | 47 | 5,200 | 5.49 |
| Este estudio | San Martín suroeste | 38 | 4,000 | 4.58 |
| Este estudio | Santa Marta suroeste | 46 | 4,800 | 5.43 |

Intensidad de muestreo. Para las áreas SME y SMS de acuerdo a los estimadores de riqueza ICE y Chao2 al igual que con el ajuste del modelo de Clench se obtuvieron altos porcentajes de complementariedad (>84%), por lo cual el muestreo fue satisfactorio. Incluso para SMO que presentaba valores más bajos en relación a los estimadores de riqueza, el ajuste mediante el modelo de Clench constató un déficit del 21.5%, y un porcentaje de complementariedad del 78.5% registrándose 38 de las 48 especies estimadas por dicho modelo (Cuadro 2, Apéndice C3). Los menores valores obtenidos por los estimadores no paramétricos como el Chao 2 se relacionan con cálculo de la riqueza total pronosticada mediante la estimación de las especies no observadas, que se basa en el número de especies raras únicos (*singletons*) o duplicados (*doubletons*) observadas dentro

de las muestras (Chao *et al.*, 2005). Por lo tanto como en SMO existe una alta incidencia de especies únicas: 15 (38%) contra 9 (19%) en SME y SMS, esto influye en un bajo porcentaje de especies pronosticadas y sugiere que para esta área se requeriría un mayor esfuerzo de muestreo. La alta incidencia de especies únicas en SMO podría estar relacionado a una mayor heterogeneidad ambiental (topografía y climas más contrastantes) de esta área comparada con SME y SMS lo cual promueve mayores nichos para algunas especies con alta especificidad a sus hábitats (Moran, 2008).

Recambio de especies. Los valores máximos del índice de Wilson y Schmida (Wilson y Schmida, 1984) muestran dos zonas de mayor recambio, el primero y más pronunciado hacia los límites inferiores, y se relaciona con las zonas de transición. En el volcán San Martín esta se puede originar desde altitudes de 750 m hasta 1,100 m entre la selva alta perennifolia con asociaciones de BMM que otros autores (Sousa, 1968, Ramírez, 1999 *sensu* Miranda y Hernández-X. 1963) ponen por separado, p. ej. el bosque de lauráceas con *Ulmus* en la ladera NO y el bosque de lauráceas con y *Quercus skineri* en la ladera SE. Mientras que en el volcán Santa Marta el valor de recambio fue el más alto entre 1,130 a 1,280 m, este intervalo también concuerda con la zona de transición de la asociación *Quercus-Liquidambar* con el bosque de *Podocarpus* de acuerdo a Castillo-Campos y Laborde (2004). En este volcán existe una mayor variedad de tipos y asociaciones vegetales y los límites de los mismos dependen de la orientación y el tipo de suelo. Los valores de recambio a lo largo del gradiente en las tres áreas muestran tendencias diferentes: en SME los valores son menos contrastantes probablemente debido a una mayor humedad y además que esta área forma un continuo de vegetación desde la cima del volcán hasta las tierras bajas, produciendo un recambio de especies gradual. Por el contrario, en SMO y SMS el clima es más contrastante desde los límites inferiores hasta la cima, además de presentar una mayor influencia antropogénica.

Los altos valores de recambio en estas zonas se debe a que allí confluyen los límites superiores de las especies de pteridobiontes de los tipos de vegetación contiguo inferiores al igual que los límites inferiores de las especies del BMM. Algunos autores mencionan que los límites superiores de las especies están principalmente influenciados por factores

abióticos (McArthur, 1972; Grubb, 1977; Kaufman, 1995; Stohlgren y Bachand, 1997). En este sentido, alrededor de los 1,000 m la afluencia frecuente de neblina, incrementa la humedad mientras que la temperatura y la radiación disminuyen (Bach y Gradstein, 2007). Este cambio de condiciones podría ser un primer filtro para especies más tolerantes a la sequía, típicas del dosel de la selva alta perennifolia y también para especies tropicales limitadas por la disminución de la temperatura que se da a partir del intervalo de 1,100 a 1,200 m, con temperaturas mínimas de 10°C (Soto y Gama, 1997).

Alrededor de los 1,400 m se distingue una segunda zona de mayor recambio en las tres áreas de estudio y coincide con la transición a la variante baja del BMM que algunos autores (Sousa, 1968; Ramírez, 1999 *sensu* Miranda y Hernández, 1963) han denominado la selva baja perennifolia o “*elfin forest*” (bosque enano) según Andrieux (1964). Esta variante baja del BMM se caracteriza por una alta humedad, neblina constante, bajas temperaturas igual o menores a 18°C, ocurrencia esporádica de heladas y la exposición a los vientos (Ramírez, 1999). Analizando la amplitud de la distribución altitudinal de las especies se observó que algunas especies a pesar de tener distribuciones generales en México a elevaciones mayores (Mickel y Smith, 2004) en los volcanes de Los Tuxtlas llegan hasta los 1,480 m: *Asplenium abscissum*, *A. achilleifolium*, *A. miradoreense*, *Campyloneurum angustifolium*, *C. xalapense*, *Diplazium striatastrum*, *Niphidium crassifolium*, *Pecluma consimilis*, *Polypodium echinolepis*, *P. fraternum*, *Pleopeltis angustata* var. *stenoloma*, *Polystichum mickelii*, *Polypodium polypodioides*, *P. triseriale*, *T. hymenoides* y *Vittaria flavicosta*. Resultados similares fueron encontrados por Bach *et al.* (2007) en un gradiente altitudinal de bosque montano húmedo en Bolivia. Los autores de dicho estudio argumentan que tales especies tendrían una preferencia por hábitats menos perhúmedos y por lo tanto permanecen por debajo del nivel de condensación de las nubes.

Un caso particular muestra la familia Hymenophyllaceae conocida por su sensibilidad a la sequía (Proctor, 2003), donde diferencias marcadas se han encontrado para los dos principales géneros (Dubuisson *et al.*, 2003): *Trichomanes* tiene un mayor número de especies por debajo de los 1,000 m (Dubuisson *et al.*, 2003) y por lo tanto se cree que podría ser más tolerante a la sequía (Kluge *et al.*, 2008), mientras que el género hermano

Hymenophyllum tiene una mayor diversidad a partir de los 1,000 m, donde las condiciones son más húmedas corroborado también en el presente estudio donde este género está mejor representado hacia la cima donde la neblina es constante. Otras especies indicadoras del aumento de la humedad por encima de este intervalo son los helechos grammitioides, en su mayoría estos fueron registrados en la parte alta/cima de los volcanes (arriba de los 1,450 m). Estos helechos al igual que las Hymenophyllaceae se caracterizan por poseer esporas verdes, las cuales son fuertemente dependientes de microambientes con humedad constante (Mehltreter, 2010). Además de los cambios en la humedad otro factor limitante para algunas especies podría ser la intolerancia a temperaturas bajas y a las heladas ocasionales (1-8 días, entre diciembre y febrero) en las cimas de los dos volcanes principales (Ramírez, 1999).

Similitud florística (Ordenamiento Analisis multivariado NMDS y ANOSIM). El ordenamiento NMDS por parcelas para cada área distingue claramente entre la pteridoflora de SME y SMO del San Martín Tuxtla y SMS del Santa Marta, lo cual es corroborado por el análisis de similitud ANOSIM ($R = 0.4014$ global, $p = 0.0001$). La diferencia de similitud florística más obvia es que en SMS tiene casi el doble de especies de Polypodiaceae que las otras dos áreas, especialmente en SMS el género *Polypodium* fue el más numeroso después de *Elaphoglossum*, mientras que en SME y SMO fueron *Elaphoglossum* y *Asplenium* (Cuadro 1). En su mayoría la familia Polypodiaceae se caracteriza por contener especies epífitas del dosel adaptadas a tolerar condiciones extremas de sequía (Watkins *et al.*, 2006; Hietz, 2010; Kessler, 2010). Principalmente de algunas especies pertenecientes a los géneros *Polypodium* y *Pleopeltis* se sabe que presentan varias adaptaciones a la sequía: muestran una mayor eficiencia en su conductividad hídrica, en el consumo y la regulación de la pérdida de agua (incluyendo la poiquilohidria) además de presentar adaptaciones morfológicas como la presencia de tricomas o escamas que reflejan la luz directa, reducen la temperatura de la hoja y por consecuencia la transpiración (Hietz, 2010).). Estrategias similares también han sido documentadas para algunas especies del género *Elaphoglossum*, familia Dryopteridaceae (Hietz, 2010).

De acuerdo a Tejero-Díez *et al.* (2014), los géneros *Asplenium* y *Elaphoglossum* son elementos característicos de las zonas húmedas montañosas y por lo tanto son los más numerosos en bosques mesófilos. Estas diferencias en la composición entre los volcanes Santa Marta y San Martín están indicando diferencias climáticas a las que están sometidos las tres áreas estudiadas. Krömer *et al.* (2013b) utilizando datos de BIOCLIM observaron que la precipitación en SMS y SMO es menor comparada con SME, principalmente a menores altitudes, lo cual también se refleja en una menor cobertura de briófitas. De acuerdo a Soto (2004), esto se relaciona a la exposición sotavento de SMS que ocasiona condiciones más secas debido al efecto orográfico sombra de lluvia. Además durante el invierno la vertiente continental suroeste del volcán Santa Marta es más caliente y seca que la vertiente del Golfo de México debido a que los ‘nortes’ fríos y húmedos son interceptados por la sierra.

La pteridoflora de las áreas del volcán San Martín Tuxtla con exposición opuesta mostraron diferencias estadísticamente no significativas, probablemente porque comparten el 63% de las especies registradas en ambas áreas (52 en total). Sin embargo, se observa que las diferencias más notables en composición entre ambas áreas se dan hacia los límites inferiores del gradiente (Figura 4). Esto podría deberse a que en SMO el clima es más contrastante por un mayor grado de intervención humana mientras que en SME todavía existe un continuo de vegetación natural hacia las tierras bajas de la reserva de la UNAM. La mayor similitud de composición entre ambos gradientes se da a partir de los 1,400 m (Figura 4) en las laderas altas del volcán debido probablemente a que hacia la cima las condiciones climáticas son más similares con una alta precipitación y humedad relativa (Krömer, *et al.*, 2013b).

Comparando el índice de similitud de Jaccard entre los tres sitios de estudio con otras dos localidades de BMM en la región central de Veracruz, efectuados con el tipo de muestreo ajustado a ocho parcelas 20 x 20 m (Cuadro 7), se obtuvo que los sitios más cercanos entre sí compartían más especies como SME y SMO (25 especies, 48 %). Resultados fueron obtenidos entre algunas localidades de la región montañosa del centro de Veracruz, donde los sitios compartían entre 45 a 50% de las especies (Carvajal-Hernández *et al.*, 2014).

Mientras que en el presente estudio las localidades más alejadas como SME y Atzálan solo comparten 11 especies (14%) y SMS y Atzálan 13 especies (16%), lo cual confirma que la taxocenosis de los licófitos y helechos de los BMM de México son diferentes entre sí en cuanto a su composición de especies y que ésta varía más en relación a la distancia entre áreas (Ruiz-Jiménez *et al.*, 2012) debido a una mayor heterogeneidad ambiental.

Cuadro 7. Comparación florística entre las tres áreas de BMM en la región de Los Tuxtlas y dos fragmentos de BMM conservado de la región central de Veracruz. La similitud florística expresada con el índice de Jaccard en la diagonal superior (1= completamente similar; 0= totalmente distinto) y especies compartidas diagonal inferior. N= indica el número de parcelas muestreadas. Datos de Atzalan y Zongolica tomado de Viccon-Esquivel (2009).

| | SME (n=13) | SMO (n=10) | SMS (n=12) | Z (n=8) | A (n=8) |
|----------|------------|------------|------------|---------|---------|
| SME (13) | 1 | 0.54 | 0.32 | 0.24 | 0.14 |
| SMO (10) | 33 | 1 | 0.34 | 0.27 | 0.19 |
| SMS (12) | 23 | 19 | 1 | 0.22 | 0.16 |
| Z (8) | 15 | 15 | 15 | 1 | 16 |
| A (8) | 11 | 13 | 13 | 0.22 | 1 |

SIMPER. En concordancia con las diferencias en composición de especies el análisis de *SIMPER* mostró disimilitud en los promedios de abundancia relativa (frecuencias) de las especies. Las especies que marcan la disparidad fueron aquellas que reflejan las condiciones climáticas de cada área, p. ej. en SME (*Polypodium rhodopleuron*, *Asplenium auriculatum*, *A. cuspidatum* y *Scoliosorus ensiformis*), podrían tener altos requerimientos de humedad debido a que se encontraban asociadas a lugares umbrosos y húmedos (observaciones personales). En SMO destacan especies terrestres probablemente relacionadas a preferencias específicas de sustrato o suelos *Asplenium miradorensis* y *A. achilleifolium*, y en SMS destacan especies generalistas y xerotolerantes (*Hymenophyllum polyanthos*, *Polypodium polypodioides* y *Melpomene xiphopteroides*, así como indicadoras del grado de perturbación antropogénica *Blechnum occidentale* una especie de lugares abiertos y secundarios (Mickel y Smith, 2004).

Si se compara la composición de especies en las tres áreas por crecimiento en relación al sustrato, estos comparten una sola especie terrestre *Pteris orizabae*, mientras que *Polystichum mickelii* se comparte entre SMO y SMS. Algunos estudios han mostrado que diferencias en las condiciones del suelo explican cambios en la composición de especies de las comunidades de helechos principalmente terrestres (Tuomisto y Ruokolainen, 1994; Tuomisto y Poulsen, 1996, 2000; Tuomisto *et al.*, 2002; Poulsen *et al.*, 2006). En este sentido, otro factor que afecta a la disimilitud de la composición de estas especies podrían ser las diferencias de suelos, que aunque no se analizaron en el presente estudio, se sabe que a nivel regional (Campos, 2004) las partes altas de los volcanes San Martín Tuxtla y Santa Marta presentan tipos de suelos distintos. En las partes altas del volcán San Martín (SME y SMO) el tipo de suelo correspondería a Feozem Háptico y Andosol Mólico, mientras que el de Santa Marta (SMS) coincide con Acrisol Órtico y/o Luvisol Férrico.

Finalmente, el grado de intervención humana también afecta la riqueza y composición de los helechos y licófitos (Carvajal-Hernández *et al.*, 2014); se sabe que la pérdida de hábitat impulsada por las actividades humanas como la fragmentación y el cambio de uso del suelo, es considerada la principal causa de la disminución de su diversidad (Walker y Sharpe, 2010). Además de causar cambios microclimáticos hacia condiciones más secas, las cuales afectan sobre todo las especies epífitas con requerimientos de alta humedad (Barthlott *et al.*, 2001; Krömer y Gradstein, 2003; Werner *et al.*, 2005; Larrea y Werner, 2010). La sierra de Santa Marta tiene una larga historia de uso de la tierra y posee una mayor densidad poblacional que el área del volcán San Martín Tuxtla, lo que ha ocasionado una fuerte presión sobre sus recursos naturales (Guevara *et al.*, 2004). Incluso en las partes altas del volcán Santa Marta se observan pastizales por efecto del fuego. En este sentido el BMM de la sierra de Santa Marta refleja una mayor presencia de especies consideradas malezas o colonizadoras de ambientes abiertos tales como: *Pteridium caudatum*, *Sticherus palmatus*, *Macrothelypteris torresiana* y *Gleichenella pectinata*, mientras que en el BMM de San Martín Tuxtla el único helecho con estas características fue *Blechnum appendiculatum*.

Se concluye que la riqueza de especies de los BMM en los dos volcanes principales de la región de Los Tuxtlas fue muy similar aunque esta puede variar de acuerdo a la orientación de la vertiente. En concordancia con la variación de las asociaciones arbóreas, la composición de helechos y licófitos entre ambos volcanes fue muy diferente compartiendo solo 26% de las especies, algunas de ellas presentes solamente en determinadas asociaciones. Esta disimilitud florística puede deberse a varios factores relacionados a la gran heterogeneidad ambiental (topografía, clima, suelos). Sin embargo, las diferencias de clima causadas por la orientación de las laderas juegan un papel muy importante, donde la ladera SO de Santa Marta tuvo cerca del doble de especies consideradas como xerotolerantes que ambas laderas del volcán San Martín. Asimismo, aunque algunas especies higrófilas estaban presentes en Santa Marta su frecuencia era más baja, confirmando así la sensibilidad de los helechos y licófitos a las condiciones climáticas. La alta variabilidad de las asociaciones de helechos y licófitos en relación a la alta heterogeneidad ambiental es muy relevante para su conservación porque cada uno contribuye de diferente manera a la riqueza de especies de la región. El recambio de especies en los BMM estudiados fue mayor hacia los límites extremos en las zonas de transición con otros tipos de vegetación, estas albergan una gran riqueza de especies y requieren ser protegidas. Actualmente estas zonas son las más amenazadas porque no forman parte de las áreas núcleo de la Reserva de la Biósfera, sino más bien zonas de amortiguamiento, donde existe una mayor densidad poblacional e influencia antropógena.

LITERATURA CITADA

- Acebey A.R., Krömer T., Vázquez-Torres M. y Tejero-Díez J.D. Aceptado. Helechos y Licófitos de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Botanical Sciences*.
- Andrle R.F. 1964. A biogeographical investigation of the Sierra de Tuxtla in Veracruz, Mexico. Unpubl. PhD. Dissertation. Department of Geography, Louisiana State University. Baton Rouge. 247 p.
- Álvarez-Zúñiga E., Sánchez-González A., López-Mata L. y Tejero-Díez J.D. 2012. Composición y abundancia de las pteridofitas en el bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Botanical Sciences* **90**:163-177.
- Bach K., Kessler M. y Gradstein S.R. 2007. A simulation approach to determine statistical significance of species turnover peaks in a species-rich tropical cloud forest. *Diversity and Distributions* **13**:863-70.
- 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.

- Carvajal-Hernández C., Krömer T. y Vázquez-Torres M. 2014. Riqueza y composición florística de peridobiontes en bosque mesófilo de montaña y ambientes asociados en el centro de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 491-501.
- Carvajal-Hernández, C. y Krömer T. Aceptado. Riqueza y distribución de helechos y licófitos en el gradiente altitudinal del Cofre de Perote, centro de Veracruz, México. *Botanical Sciences*.
- Campos A. 2004. El suelo. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*, pp. 181-192, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Castillo-Campos G. y Laborde J. 2004. La vegetación. En: Guevara S., Laborde J., y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*, pp. 231-265, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**:117-143.
- 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. 2009. EstimateS 8.0 User's Guide. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>; última consulta: septiembre 2010.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2010. El bosque mesófilo de montaña en México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible. México, D.F. 197 p.
- Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas) 2006. Programa de Conservación y Manejo, Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.
- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. Conabio-UNAM. México. 847 p.
- 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.
- Dubuisson J.-Y., Hennequin S., Rakotonrainibe F. y Schneider H. 2003. Ecological diversity and adaptive tendencies in the tropical fern *Trichomanes* L. (Hymenophyllaceae) with special reference to epiphytic and climbing habits. *Botanical Journal of the Linnean Society* **142**:41-63.
- Gradstein S.R., Nadkarni N.M., Krömer T., Holz I. y Nöske N. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana* **24**:105-111.
- Gotelli N.J. y Colwell R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**:379-391.
- Gotelli N.J. y Entsminger G.L. 2011. EcoSim: Null models software for ecology. Versión 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear: Jericho, USA. En: <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>
- Gual-Díaz M. y Gonzáles-Medrano F. 2014. Los bosques mesófilos de montaña en México. En: Gual-Díaz, M. y Rendón-Correa, A. Comps. Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo, pp: 27-67, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. 2004. Introducción. En: Guevara, S., Laborde J. y Sánchez-Ríos, G. Eds. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*, pp. 18-26, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Grubb P.J. 1974. Factors controlling the distribution of forest types on tropical mountains, new facts and new perspective. En: Flenley J.R. Ed. *Altitudinal Zonation in Malaysia*, pp. 13-46, Trans. 3rd Aberdeen-Hull Symposium on Malaysian Ecology. University of Hull, Department of Geography, Miscellaneous Series, 16.

- Hernández-Rojas A.C. 2010. Diversidad de helechos en bosques mesófilos con diferente dominancia arbórea en el centro de Veracruz, México. Tesis, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz. 84 p.
- Hietz P. 2010. Fern adaptations to xeric environments. En: Mehltreter, K., Walker L.R. y Sharpe, J.M. Eds. *Fern ecology*, pp. 140-176, Cambridge University Press, New York.
- Hortal, J., P. García-Pereira y E. García-Barros. 2004. Butterfly species richness in mainland Portugal: Predictive models of geographic distribution patterns. *Ecography* **27**:68-82.
- Jiménez-Valverde A. y Hortal J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* **8**:151-161.
- Jiménez-Valverde A. y Lobo J.M. 2005. Determining a combined sampling procedure for a reliable estimation of Araneidae and Thomisidae assemblages (Arachnida: Araneae). *Journal of Arachnology* **33**:33-42.
- Kaufman D.M. 1995. Diversity of New World mammals: universality of the latitudinal gradient of species and bauplans. *Journal of Mammalogy* **76**:322-334.
- Kessler M. 2001. 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. 2010. Biogeography of ferns. En: Mehltreter, K.; Walker, L.R. y Sharpe, J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 22-60, Cambridge University Press. Cambridge, NY.
- Kessler M. y Bach K. 1999. Using indicator families for vegetation classification in species-rich Neotropical forests. *Phytocoenologia* **29**:485-502.
- Kluge J., Bach K. y Kessler M. 2008. Elevational distribution and zonation of tropical pteridophyte assemblages in Costa Rica. *Basic and Applied Ecology* **9**: 35-43.
- Kreft H., Köster N., Küper W., Nieder J. y Barthlott W. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography* **31**:1463-1476.
- Kreft H., Jetz W., Mutke J. y Barthlott W. 2010. Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity. *Ecography* **33**:408-419.
- Krömer T. y Gradstein S.R. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* **24**:190-195.
- Krömer T., 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., Acebey A.R. y Smith A.R. 2013a. Taxonomic update, distribution and conservation status of grammitid ferns (Polypodiaceae, Polypodiopsida) in Veracruz State, Mexico. *Phytotaxa* **82**: 29-44.
- Krömer T., Acebey A.R., Kluge J. y Kessler M. 2013b. Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: a case study from Los Tuxtlas, Mexico. *Flora* **208**:197-210.
- Laborde J. 2004. La Reserva de la Biosfera. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*, pp. 271-279, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Larrea M.L. y Werner F. 2010. Response of vascular epiphyte diversity to different land-use intensities in a neotropical montane wet forest. *Forest Ecology and Management* **260**:1950-1955.
- Larson H. 1992. Teoría de probabilidades e inferencia estadística. Limusa. México. 267 p.
- Legendre P. y Legendre L. 1998. Numerical Ecology, 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam, The Netherlands.
- Lorea F. y Riba R. 1990. Guía para la recolección y preparación de ejemplares para herbario de pteridófitas. Consejo Nacional de la Flora de México, A. C. México, DF. 12 pp + ilustraciones.
- 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.

- Martin-Del Pozzo A.L. 1997. Geología. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.C. Eds. *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 175-181, UNAM, México D.F.
- McArthur R.H. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper & Row, New York.
- Mehltreter K. 2010. Fern Conservation. En: Mehltreter, K., Walker L.R. y Sharpe, J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 323-359, Cambridge University Press. Cambridge.
- Mickel J. y Smith A. 2004. The Pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Gardens*. Nueva York. 1054 p.
- Miranda F. y Hernández E.X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la sociedad Botánica de México* **28**:29-179.
- Mooser F. 1958. Volcán San Martín. Catalogue of the active volcanoes of the World. International Volcanological Association, pp. 32-36.
- Moran R.C. 2008. Diversity, biogeography and floristic. En: Ranker, T.A. y Haufler, C.H. Eds. *Biology and evolution of ferns and lycophytes*, pp. 367-394, Cambridge University Press. Cambridge.
- Moreno C.E. y Halffter G. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* **37**:149-158.
- Ponce M., Mehltreter K. y de la Sota E.R. 2002. Análisis biogeográfico de la diversidad pteridoflorística en Argentina y Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural* **75**:703-717.
- Poulsen A.D., Tuomisto H. y Balslev H. 2006. Edaphic and floristic variation within 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica* **38**:468-78.
- Proctor M.C.F. 2003. Comparative ecophysiological measurements on the light responses, water relations and desiccation tolerance of the filmy ferns *Hymenophyllum wilsonii* Hook, and *H. tunbrigense* (L.) Smith. *Annals of Botany* **91**: 717-27.
- Ramírez R.F. 1999. Flora y vegetación de la Sierra de Santa Marta, Veracruz. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 409 p.
- Rzedowski J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botanica Mexicana* **35**: 25-44.
- Ruiz-Jiménez C.A., Téllez-Valdés O. y Luna V.I. 2012. Clasificación de los bosques mesófilos de montaña de México: afinidades de la flora. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **83**:1110-1144.
- Soberón J. y Llorente J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* **7**:480-488.
- Soto M. 2004. El clima. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*, pp. 195-198, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Soto M. y Gama L. 1997. Climas. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R. Eds. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, pp. 7-23, Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Sousa M. 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Botánica* **1**:121-160.
- Stohlgren T.J. y Bachand R.R. 1997. Lodgepole pine *Pinus contorta* ecotones in Rocky Mountain National Park, Colorado, USA. *Ecology* **78**:632-641.
- Tejero-Díez J.D., Torres-Díaz A., Mickel J.T., Mehltreter K. y Krömer T. 2011. Pteridoflora de Veracruz. En: Lorea Hernández F.G. Ed. *Estudio de estado. Veracruz*, pp. 97-115, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F., Instituto de Ecología, A.C. y Universidad Veracruzana, Xalapa.
- Tejero-Díez J.D., Torres-Díaz A.N. y M. Gual-Díaz. 2014. Licopodios y helechos en el bosque mesófilo de montaña de México. En: Gual-Díaz, M. y Rendón-Correa, A. Comps. *Bosques Mesófilos de Montaña de México: diversidad, ecología y manejo*, pp. 197-220, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

- Tuomisto H. y Ruokolainen K. 1994. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* **5**:25-34.
- Tuomisto, H. y Poulsen, A.D. 1996. Influence of edaphic specialization of pteridophyte distribution in neotropical rain forests. *Journal of Biogeography* **23**: 283-93.
- Tuomisto H. y Poulsen A.D. 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. *Journal of Vegetation Science* **11**:383-96.
- Tuomisto H., Ruokolainen K., Poulsen A.D., *et al.* 2002. Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuni National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica* **34**:516-33.
- 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., Maeda P., Colin-Lopez J.J. y Ortíz 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.
- Villaseñor J.L. 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico taxonómico. Conabio-UNAM, México, D. F. 40 p.
- Villaseñor J.L. y Gual-Díaz M. 2014. El bosque mesófilo de montaña en México y sus plantas con flores. En: Gual-Díaz, M. y Rendón-Correa, A. Comps. *Bosques Mesófilos de Montaña de México: diversidad, ecología y manejo*, pp. 221-236, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Walker L.R. y Sharpe J.M. 2010. Ferns, disturbance and succession. En: Mehlreter K., Walker L.R. y Sharpe J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 177-219, Cambridge University Press. Cambridge.
- Watkins J.E., Cardelus C., Colwell R.K. y Moran R. 2006. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* **93**:73-83.
- Werner F., Homeier J. y Gradstein S.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. 2002. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation* **11**:1825-1843.
- Williams-Linera G. 2007. *El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático*. Instituto de Ecología, A. C. y CONABIO, Veracruz, México.
- 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.
- Williams-Linera G., Toledo-Garibaldi M. y Gallardo H.C. 2013. How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, Mexico. *Plant Ecology* **214**:1-17.
- Wilson M.V. y Shmida A. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* **72**:1055-1064.

CAPÍTULO V.

DISCUSIÓN GENERAL

El presente trabajo describe la riqueza, composición y distribución de los helechos y licófitos de la región de Los Tuxtlas ubicado en el sureste del estado de Veracruz, México. Como primera contribución, ofrece un listado florístico actualizado de la pteridoflora de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (RBLT), que incluye 245 especies de las cuales 36 son nuevos registros para la región, lo cual realza la importancia de continuar con la elaboración de inventarios florísticos y estudios de la pteridoflora en particular, sobre todo en áreas de la región aun poco exploradas. En términos generales los resultados demuestran que el área protegida alberga una alta riqueza de especies, principalmente en altitudes intermedias (760-1,200 m), coincidentes con los bosques mésofilos y bosques de transición (entre BMM y selva alta perennifolia) y selva alta perennifolia (Capítulo II). El epifitismo de la pteridoflora en esta región alcanza un 37.4%, pero no se distribuye de manera uniforme sino que sigue una estratificación vertical en función de la variación microclimática del suelo hacia la copa del forofito, influenciada probablemente por la estructura del tipo de vegetación y su relación con el gradiente altitudinal (Capítulo III). Además se analizó la riqueza, composición y diversidad beta de los helechos y licófitos en relación al recambio y las especies compartidas en los bosques mésofilos de los volcanes San Martín Tuxtla y Santa Marta, resultando una riqueza de especies muy similar pero con claras diferencias en su composición (Capítulo IV). A continuación se mencionan los principales hallazgos con énfasis en aspectos claves para ser considerados en estrategias de conservación para este importante componente de la flora regional.

La riqueza de helechos y licófitos de la RBLT: Un panorama general

Esta reserva se caracteriza por una alta riqueza de especies de pteridobiontes, la cual representa el 7% del total de la flora vascular documentada en 3,356 taxones por Castillo-Campos y Laborde (2004). Los 245 taxones, distribuidos en 73 géneros y 24 familias representan el 43 y 24% de la pteridoflora del estado de Veracruz y de México respectivamente. Esta riqueza (hipótesis 1, Capítulo II) se debe principalmente a la heterogeneidad ambiental de la región, en especial la alta humedad ambiental proveniente

de la vertiente del Golfo (Mickel y Smith, 2004), aunada a una accidentada topografía y a suelos con diferente edad geológica donde prosperan diferentes tipos y asociaciones vegetales (Campos, 2004, Castillo-Campos y Laborde 2004) . No obstante, esta riqueza no se distribuye de manera uniforme sino que está relacionada al gradiente altitudinal con un máximo en altitudes intermedias (760-1,200 m), un patrón ampliamente documentado para las montañas tropicales húmedas (Gentry y Dodson, 1987; Kessler *et al.*, 2001; Küper *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2005; Cardelús *et al.*, 2006; Krömer *et al.*, 2013b; Salazar *et al.*, 2015). Por lo tanto, los tipos de vegetación que confluyen en estas altitudes tienen una mayor riqueza de especies, en particular el bosque mesófilo. Dichos bosques presentan condiciones de microclima (alta humedad y temperaturas moderadas) óptimas para el crecimiento de estas plantas (Mehltreter 1995; Williams-Linera *et al.*, 2005; Tejero *et al.*, 2011; Tejero *et al.*, 2014), especialmente para los pteridobiontes epífitos, grupo que a nivel regional representan el 37.4% y cuya contribución se incrementa a 52% hacia los bosques mesófilos. No obstante, de acuerdo a los registros de herbario la selva alta perennifolia de la RBLT contiene el 47% del total de la riqueza, en su mayoría especies terrestres, lo cual destaca su valor para la conservación, ya que este ecosistema es el más amenazado de la región por la deforestación (Castillo-Campos y Laborde, 2004). La selva en la región de Los Tuxtlas tiene una mayor riqueza de especies que sus similares en regiones más sureñas en el estado de Veracruz p. ej. Choapas y Uxpanapa, debido a que se encuentra inmersa en la heterogeneidad topográfica y ambiental de la región distribuyéndose hasta altitudes de 750-1,000 m (Castillo-Campos y Laborde, 2004).

Muchas especies de helechos y licófitos tienen alta fidelidad de hábitat, es decir que se presentan sólo en limitados microhabitats o epifíticamente sobre determinados hospederos (Arcand y Ranker, 2008). Esta podría ser una de las razones de que el 65% de los taxones en la RBLT fueron registrados como raros o muy raros; lo cual es una característica importante a considerar para su conservación. Estas especies solo pueden ser protegidas si se conservan sus hábitats naturales de lo contrario podrían extinguirse localmente, estos hábitats se caracterizan por condiciones microambientales especiales p. ej. suelo, sustrato o microclima (Mehltreter, 2010); Otra razón que explica este porcentaje podría estar relacionada en parte a una recolección aun insuficiente, ya que solo pocas localidades de

esta extensa región han sido intensamente exploradas e inventariadas. Tan solo en este estudio se encontraron 36 nuevos registros para la RBLT que derivan de un intenso trabajo de campo y de una revisión de material de herbario. Este estudio es el primero que caracteriza aspectos básicos: distribución (geográfica, altitudinal y tipo de vegetación), categorización de acuerdo al sustrato, y estado de conservación de la pteridoflora de la RBLT, las cuales solo se habían abordados parcialmente, y por lo tanto el presente trabajo hace una contribución directa al conocimiento de aspectos florísticos de esta importante reserva.

La estratificación vertical de los helechos y licófitos

Como se asienta en el Capítulo II, el componente epifítico constituye una porción importante de la riqueza de especies de pteridobiontes de la RBLT, sin embargo, su proporción varía en relación al tipo de vegetación. Por lo tanto, se planteó (hipótesis 2, Capítulo III) que la riqueza de especies, la composición y los patrones de distribución vertical también cambian en relación a la altitud y tipo de vegetación. Además se realizó la comparación del componente epifítico de los árboles de dosel, el sotobosque y las especies terrestres demostrando que cada estrato contribuye de manera diferente a la riqueza de especies. La presente contribución es la primera que describe a detalle la distribución vertical de los helechos y licófitos en la RBLT, ya que el componente epifítico solo había sido tratado de manera parcial sin considerar un estudio sistemático de los árboles del dosel por su difícil acceso. Por lo tanto, este trabajo contribuye al conocimiento ecológico de este importante grupo de plantas y muestra cómo la variación de las condiciones microambientales relacionados al tamaño y estructura de los bosques influyen en la distribución vertical de las especies, su composición y preferencias a las zonas del forofito.

En la selva se registraron menos de la mitad de las especies de helechos y licófitos que en cada uno de los bosques de transición y mesófilos, de las cuales la mitad fueron epífitas (Capítulo III). Por lo general los bosques húmedos de montaña son considerados centros de diversidad de los helechos y licófitos, hecho relacionado principalmente a su heterogeneidad ambiental (Moran, 2008), especialmente por una combinación óptima de humedad y temperaturas moderadas que favorece también el epifitismo de estas plantas

(Kessler, 2010). Los patrones de distribución vertical fueron diferentes para cada tipo de vegetación, el cual se relaciona con los gradientes microambientales que varían desde el nivel del suelo hacia el dosel (Parker, 1995; Walsh, 1996; Freiberg, 1997). Por lo tanto, los helechos y licófitos en este estudio mostraron patrones de estratificación vertical relacionados a sus adaptaciones ecofisiológicas y la tolerancia a esta variación microclimática (Johansson, 1974; ter Steege y Cornelissen, 1989; Krömer *et al.*, 2007). En la selva los grandes árboles de dosel y su estructura cerrada (Shaw, 2004), promueven variaciones microclimáticas contrastantes, por lo que las especies de las zonas del tronco están adaptadas a un ambiente umbroso y húmedo, p. ej. el género *Asplenium*, mientras que las de la copa son tolerantes a las condiciones extremas de sequía p. ej. el género *Pleopeltis* que imperan en este ambiente (ter Steege y Cornelissen, 1989; Krömer *et al.*, 2007). En los bosques de transición todavía se observaron preferencias de las especies al tronco o dosel de los forófitos. Sin embargo, a medida que el gradiente altitudinal aumenta los bosques disminuyen de tamaño y la variación microambiental se reduce (Watkins *et al.*, 2006; Kluge y Kessler, 2011), provocando en los bosques mesófilos una distribución vertical de la riqueza más homogénea repartida principalmente sobre el tronco y el dosel interno. Este hecho coincide con la alta riqueza encontrada en los troncos de este tipo de vegetación en la región central de Veracruz (Mehltreter *et al.*, 1995).

Las preferencias a determinadas zonas del forofito están relacionadas con las condiciones microambientales del suelo hacia el dosel documentada en otros estudios (Parker, 1995; Walsh, 1996; Freiberg, 1997), las cuales cambian en relación a la altitud sobre el nivel del mar y el tipo de vegetación. El tipo ecológico generalista fue el más común y mayormente representado en bosques mesófilos y de transición. *Elaphoglossum petiolatum* muestra un caso particular, en bosque de transición fue registrado como especialista del dosel y en bosque mesófilo como generalista. Esto podría deberse a que en los bosques de transición la variación microclimática es más contrastante y por lo tanto las especies tienden a restringirse a determinadas zonas, mientras que si esta variación disminuye estas tienden a expandir su amplitud de nicho como lo observado por Kluge y Kessler (2011) en un gradiente altitudinal en Costa Rica. No obstante, algunos taxa especialistas del tronco estuvieron mejor representadas en los bosques mesófilos, en particular especies del género

Hymenophyllum conocido por ser altamente dependiente de microhábitats constantemente húmedos y sombreados (Kelly, 1985; Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Hietz y Briones, 1998; Johnson *et al.*, 2000), como son las bases y troncos de los árboles del BMM. Esta información es muy importante para conservación ya que al menos la mitad de las especies estudiadas podrían estar asociadas a estos determinados estratos de bosque y a las condiciones microclimáticas que allí predominan. La perturbación antropogénica provoca cambios en estas condiciones, a las cuales se ha visto que los pteridobiontes especialmente epífitos p. ej. Hymenophyllaceae y Grammitidaceae son muy sensibles (Krömer *et al.*, 2013a; Krömer *et al.*, 2014).

La comparación de la proporción de riqueza que albergan de manera exclusiva el sotobosque y los árboles del dosel, dio como resultado que en la selva los árboles del dosel albergan más del 70% de las especies epífitas, en comparación con aquellos en los bosques de transición (40%) y los bosques mesófilos (10%). Aunque la proporción de pteridobiontes epífitos que crecen tanto en los árboles del dosel como en el sotobosque aumenta de 43% en los bosques de transición a 80% en los bosques mesófilos (Capítulo III). Este hecho tiene gran relevancia para la conservación de los forófitos sobre todo de la selva, ya que estos deberían ser protegidos como reservorios de pteridobiontes. En este sentido, los árboles de dosel aislados en los potreros, no son capaces de mantener la riqueza y abundancia de las epífitas a largo plazo debido al microclima más seco de este ambiente antrópico y por lo tanto, las especies tienden a desaparecer paulatinamente con el tiempo de aislamiento (Köster *et al.*, 2009; Poltz y Zotz, 2011; Werner, 2011). Por lo tanto, sería más adecuado conservar fragmentos grandes de bosque que incluya árboles del dosel y de preferencia que estén conectados con otros para facilitar el flujo de semillas.

Riqueza y similitud de pteridobiontes en los bosques mesófilos de los volcanes Santa Marta y San Martín Tuxtla

Al igual que en otras regiones de México, los dos volcanes principales en Los Tuxtlas presentan diferentes asociaciones de bosque mesófilo por lo tanto este estudio planteó conocer si en dichas asociaciones existen también diferencias en riqueza y composición de los helechos y licófitos (hipótesis 3, Capítulo IV).

La riqueza de especies fue similar para el área este (más húmedo) del volcán San Martín Tuxtla y el área del volcán Santa Marta, coincidiendo con otros estudios donde bosques mesófilos de una misma área tenían valores de riqueza similares a pesar de corresponder a diferentes asociaciones arbóreas (Hernández-Rojas, 2010). Sin embargo, la riqueza del área suroeste (menos húmedo) del volcán San Martín Tuxtla fue menor y significativamente diferente (Capítulo IV), debido probablemente a un clima más seco un mayor grado heterogeneidad ambiental y perturbación antropogénica (Kessler, 2001, Walker y Sharpe, 2010). En contraste, la prueba de similitud ANOSIM demuestra diferencias significativas entre la composición de especies entre el área del volcán Santa Marta y San Martín Tuxtla. Este hecho también se puede observar gráficamente en el análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) (Capítulo IV). Las especies que generan estas diferencias son exclusivas o con frecuencias contrastantes entre áreas: las del volcán Santa Marta fueron principalmente especies generalistas y xerotolerantes, las del San Martín Este, especies con altos requerimientos de humedad y en San Martín Oeste, especies con una mayor especificidad a ciertos hábitats p. ej. especies terrestres. Estos resultados confirman la alta sensibilidad de los pteridobiontes como indicadores de las condiciones climáticas (Krömer *et al.*, 2013a, Krömer *et al.*, 2014) y de la calidad de los ecosistemas en relación a la perturbación antropogénica (Williams-Linera, 2007, Carvajal *et al.*, 2014, Krömer *et al.*, 2014), lo cual se puede observar en una disminución de la riqueza y en los cambios de composición de las especies.

El recambio de especies (diversidad beta) reflejó los límites de los tipos de vegetación establecidos por las clasificaciones de vegetación para ambos volcanes (Ramírez, 1999; Castillo-Campos y Laborde, 2004). Este valor fue mayor hacia los límites altitudinales inferiores donde los bosques entran en transición con otros tipos de vegetación y menor hacia la cima donde se presenta otra asociación del BMM también conocida como “bosque enano”. Considerando que los límites superiores de las especies están principalmente influenciados por factores abióticos (McArthur, 1972; Grubb, 1977; Kaufman, 1995; Stohlgren y Bachand, 1997), por arriba de los 1,000 m se dan cambios climáticos que incluyen un incremento de la humedad, neblina, y una disminución de la temperatura (Soto

y Gama, 1997) y la radiación (Tejero-Díez *et al.*, 2014). Estos cambios limitan a especies más tolerantes a la sequía, típicas del dosel de la selva alta perennifolia (Hietz y Briones, 1998; Hietz, 2010) y también a especies tropicales con requerimientos de temperatura mayores (Kluge y Kessler 2006; Kessler, 2010).

Implicaciones para la conservación

Este trabajo mostró una alta riqueza de especies de helechos y licófitos en la RBLT, la cual a nivel regional es una de las mayores para México (Capítulo II). Esta riqueza esta relacionada a los cambios en la composición de especies, por ejemplo entre las áreas de bosque mesófilo de los dos principales volcanes Santa Marta y San Martín Tuxtla, éstas solo compartieron el 26% del total de las especies registradas, mientras que las áreas de las vertientes opuestas del volcán San Martín Tuxtla compartieron el 63% (Capítulo IV). Esto podría estar relacionado a varios factores, los principales identificados en este estudio fueron: 1) la distancia entre áreas, 2) las características climáticas propias de cada área, 3) la estabilidad histórica y, 4) el grado de perturbación antropogénica. Por su parte el recambio de especies fue mayor hacia las áreas de transición con tipos de vegetación contiguos o cambios en las asociaciones arbóreas (Capítulo IV), es decir, que la variedad de tipos de vegetación y asociaciones arbóreas diferentes contribuyen de manera importante a la riqueza total de especies. Asimismo la alta diversidad de pteridobiontes epífitos ocupa los espacios disponibles que se crean a nivel horizontal y vertical (Gentry y Dodson, 1987) en estos bosques (Capítulo III). En tal sentido, los árboles del dosel, el sotobosque y suelo contribuyen de diferente manera a la riqueza de especies de la pteridoflora, al igual que las epífitas se distribuyen de acuerdo a la estratificación vertical donde cada zona de los hospederos tiene una diferente composición de epífitas (ter Steege y Cornelissen, 1989; Zotz y Vollrath, 2003; Krömer *et al.*, 2007; Zotz, 2007; Flores-Palacios y García-Franco, 2008). Los patrones identificados en este estudio nos permiten una mejor comprensión de dónde y cómo se reparte la riqueza y distribución de los pteridobiontes, información que debería ser tomada en cuenta para las estrategias de conservación de este grupo de plantas, las cuales debería considerar dos elementos principales: 1) las áreas que representen la alta heterogeneidad de la región, es decir, aquellas que incluyan los diferentes tipos de vegetación, sus asociaciones y áreas de transición o ecotonos de altitudes intermedias que

albergan una alta riqueza de especies; 2) además a las unidades mismas (p. ej. árboles del dosel o sotobosque) que albergan determinada porción de esta riqueza, la cual varía de acuerdo al tipo de vegetación y el gradiente altitudinal.

CONCLUSIONES GENERALES

- La RBLT alberga una elevada riqueza de helechos y licófitos debido principalmente a la gran heterogeneidad ambiental (topografía, clima y suelos); riqueza que según los datos de colecta y bibliografía, se distribuye principalmente en el bosque mesófilo de montaña, aunque la selva alta perennifolia y los bosques de transición poseen también una gran proporción de especies.
- En relación a la altitud, la mayor riqueza de especies de helechos y licófitos se encuentra en elevaciones intermedias acorde con lo reportado para varias regiones montañosas Neotropicales, que en esta región correspondería a (760-1,200 m), lo cual coincide con una zona de cambio climático a condiciones más húmedas y menos cálidas, óptimas para su crecimiento.
- La pteridoflora de la RBLT se caracteriza por un alto grado de epifitismo, el cual es más evidente a elevaciones altas y medias debido a las condiciones microclimáticas favorables con una alta disponibilidad de precipitación vertical y horizontal, de las cuales estas plantas son dependientes.
- De acuerdo a la base de datos de este estudio el 65% de las especies son consideradas raras y muy raras, por lo cual mayores esfuerzos de recolección son necesarios para constatar si esta condición se debe a la alta especificidad de hábitat de estas especies o si se trata de un artefacto de muestreo insuficiente.
- Los cambios en la estructura de los tipos de bosque en la RBLT afectan la riqueza y la composición de especies de pteridobiontes en relación a su distribución vertical sobre árboles hospederos. Los gradientes microambientales del suelo hacia el dosel son más contrastantes en bosques de tierras bajas con árboles de dosel de gran porte, mientras que en bosques de porte menor a mayor altitud las condiciones microambientales se hacen más homogéneas. Por lo tanto, las especies generalistas

se encuentran principalmente en bosques mesófilos y bosques de transición en contraste con la selva.

- Aunque la riqueza de pteridobiontes de los BMM en los dos volcanes estudiados de la región de Los Tuxtlas fue muy similar, la composición de helechos y licófitos entre ambos fue muy diferente compartiendo únicamente el 26% de las especies, es decir que las diferentes asociaciones de BMM contribuyen de manera importante a la diversidad regional y requieren ser protegidas para conservar la alta diversidad de helechos y licófitos.
- El recambio de especies en los BMM estudiados fue mayor hacia los límites extremos, siendo más pronunciado en su límite inferior donde confluyen varias especies de tipos de vegetación contiguos, mostrando la importancia de estos bosques de transición como reservorios de una alta diversidad, la cual actualmente se encuentra más amenazada.
- Las diferencias en composición de especies reflejan mayormente condiciones de clima contrastantes entre los dos volcanes debido a la orientación de las laderas y confirma una vez más la alta sensibilidad de estas plantas como indicadores biológicos de condiciones ambientales.
- Una mayor presencia de especies de pteridobiontes consideradas malezas o típicas de ambientes perturbados en el volcán de Santa Marta, muestra un alto grado de intervención antropogénica de esta área densamente poblada y confirma la aseveración, que las pteridofitas son excelentes indicadores de la calidad de los ecosistemas.

LITERATURA CITADA.

- Arcand N.N. y Ranker T.A. 2008. Conservation biology. En: Ranker T.A. y Haufler C.H. Eds. *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*, pp. 257-283, Cambridge University Press, Cambridge.
- Campos A. 2004. El suelo. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*, pp. 181-192, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Cardelús C.L., Colwell R.K. y Watkins J.E. Jr. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* **94**:144-156.
- Carvajal-Hernández C., Krömer T. y Vázquez-Torres M. 2014. Riqueza y composición florística de pteridobiontes en bosque mesófilo de montaña y ambientes asociados en el centro de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**:491-501.

- Castillo-Campos G. y Laborde. J. 2004. La vegetación. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez G. Eds. *Los Tuxtles. El Paisaje de la Sierra*, pp. 231-265, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Flores-Palacios A. y García-Franco J.G. 2008. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, México. *Biodiversity and Conservation* **17**:191-207.
- Freiberg, M. 1997. Spatial and temporal pattern of temperature and humidity of a tropical premontane rain forest tree in Costa Rica. *Selbyana* **18**:77-84.
- Gentry A.H. y Dodson C.H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74**:205-233.
- Grubb P.J. 1974. Factors controlling the distribution of forest types on tropical mountains, new facts and new perspective. En: Flenley J.R. Ed. *Altitudinal Zonation in Malaysia*, pp. 13-46, Trans. 3rd Aberdeen–Hull Symposium on Malaysian Ecology. University of Hull, Department of Geography, Miscellaneous Series, 16.
- Hernández-Rojas A.C. 2010. Diversidad de helechos en bosques mesófilos con diferente dominancia arbórea en el centro de Veracruz, México. Tesis, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz. 84 p.
- Hietz P. y Hietz-Seifert U. 1995. Composition and ecology of epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **6**:487-498.
- 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. 2010. Fern adaptations to xeric environments. En: Mehlreter K., Walker L.R. y Sharpe J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 140-176, Cambridge University Press, Cambridge.
- Johansson D.R. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* **59**:1-136.
- 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.
- Kaufman D.M. 1995. Diversity of New World mammals: universality of the latitudinal gradient of species and bauplans. *Journal of Mammalogy* **76**:322-334.
- Kelly D.L. 1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life form and life histories. *Journal of Biogeography* **12**:223-241.
- Kessler M. 2001. Maximum plant-community endemism at intermediate intensities of anthropogenic disturbance in Bolivian montane forests. *Conservation Biology* **15**:634-41.
- 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. 2010. Biogeography of ferns. En: Mehlreter K., Walker L.R. y Sharpe J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 22-60, Cambridge University Press, Cambridge.
- Kluge, J. y Kessler, M. 2006. Fern endemism and its correlates: contribution from an elevational transect in Costa Rica. *Diversity and Distributions* **12**:535-545.
- Kluge J. y Kessler M. 2011. Influence of niche characteristics and forest type on fern species richness, abundance and plant size along an elevational gradient in Costa Rica. *Plant Ecology* **212**:1109-1121.
- Köster N., Friedrich K., Nieder N. y Barthlott W. 2009. Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology* **25**: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., Kessler M. y Gradstein S.R. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* **189**:261-278.

- Krömer T., Acebey A.R. y Smith A.R. 2013a. Taxonomic update, distribution and conservation status of grammitid ferns (Polypodiaceae, Polypodiopsida) in Veracruz State, Mexico. *Phytotaxa* **82**: 29-44.
- Krömer T., Acebey A.R., Kluge J. y Kessler M. 2013b. Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: a case study from Los Tuxtlas, Mexico. *Flora* **208**:197-210.
- Krömer T., García-Franco J.G. y Toledo-Aceves T. 2014. Epífitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. En: González-Zuarth C.A., Vallarino A., Pérez-Jimenez J.C. y Low-Pfeng A.M. (eds.). *Bioindicadores: Guardianes de Nuestro Futuro Ambiental*, pp. 606-623, Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC) – El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), México, D.F. y Campeche.
- Küper W., Kreft H., Nieder J., Köster N. y Barthlott W. 2004. Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *Journal of Biogeography* **31**:1477-1487.
- McArthur R.H. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper & Row, New York.
- Mehltreter K. 1995. Species richness and geographical distribution of montane pteridophytes of Costa Rica, Central America. *Feddes Repertorium* **106**:563-584.
- Mehltreter K. 2010. Fern Conservation. En: Mehltreter, K., Walker L.R. y Sharpe, J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 323-359, Cambridge University Press, Cambridge.
- Mickel J.T. y Smith A.R. 2004. *The Pteridophytes of Mexico*. Memoirs of the New York Botanical Garden, NYBG press, Nueva York.
- Moran R.C. 2008. Biogeography of ferns and lycophytes. En: Haufler C. y Ranker T.A. Eds. *The Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*, pp. 369-396, Cambridge University Press, Cambridge.
- Parker G.G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. En: Lowman, M.D. y Nadkarni, N.M. Eds. *Forest canopies*, pp. 73-106, Academic, San Diego, California, EEUU.
- Poltz K. y Zotz G. 2011. Vascular epiphytes on isolated pasture trees along a rainfall gradient in the lowlands of Panama. *Biotropica* **43**:165-172.
- Ramírez R.F. 1999. Flora y vegetación de la Sierra de Santa Marta, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. 409 pp.
- Salazar L., Homeier J., Kessler M., Abrahamczyk S., Lehnert M., Krömer T. y Kluge J. 2015. Diversity patterns of ferns along elevation in Andean tropical forests. *Plant Ecology and Diversity* **8**:13-24.
- Shaw D.C. 2004. Vertical organization of canopy biota. En Lowman, M.D. y Rinker, H.B. Eds. *Forest canopies*, pp. 73-101, Elsevier Academic, San Diego, California, EEUU.
- Stohlgren T.J. y Bachand R.R. 1997. Lodgepole pine *Pinus contorta* ecotones in Rocky Mountain National Park, Colorado, USA. *Ecology* **78**:632-641.
- Soto M. y Gama L. 1997. Climas. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R. Eds. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, pp. 7-23, Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Tejero-Díez J.D., Torres-Díaz A., Mickel J.T., Mehltreter K. y Krömer T. 2011. Pteridoflora de Veracruz. En: Lorea Hernández F.G. Ed. *Estudio de estado. Veracruz*, pp. 97-115, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F., Instituto de Ecología, A.C. y Universidad Veracruzana, Xalapa.
- Tejero-Díez J.D., Torres-Díaz, A.N. y M. Gual-Díaz. 2014. Licopodios y helechos en el bosque mesófilo de montaña de México. En: Gual-Díaz, M. y A. Rendón-Correa (comps.). *Bosques Mesófilos de Montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. Pp. 197-220, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

- ter Steege H. y Cornelissen J.H.C. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* **21**:331-339.
- Walker L.R. y Sharpe J.M. 2010. Ferns, disturbance and succession. En: Mehlreter K., Walker L.R. y Sharpe J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp. 177-219, Cambridge University Press, Cambridge.
- Walsh R.P.D. 1996. Microclimate and hydrology. En: Richards, P.W. Ed. *The tropical rainforest*, pp 206-236, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Watkins J.E. Jr., Cardelús C.L., Colwell R.K. y Moran R.C. 2006. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* **93**:73-83
- Werner F.A. 2011. Reduced growth and survival of vascular epiphytes on isolated remnant trees in a recent tropical montane forest clear-cut. *Basic and Applied Ecology* **12**:172-181.
- 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.
- Williams-Linera G. 2007. *El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático*. Instituto de Ecología, A.C. y CONABIO, Veracruz, México.
- Zotz G. y Vollrath B. 2003. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza*: correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology* **19**:81-90.
- Zotz G. 2007. Johansson revisited: the spatial structure of epiphyte assemblages. *Journal of Vegetation Science* **18**:123-130.

Apéndice A1. Listado florístico de los helechos y licófitos de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, incluyendo rango altitudinal. TV = Tipos de vegetación según Castillo y Laborde (2004): selva alta perennifolia (SAP), bosque mesófilo de montaña (BMM), selva mediana perennifolia (SMP), bosque de pino (*Pinus oocarpa*) (BP), bosque de encino (*Quercus* spp.) (BQ), manglar (MGL), dunas costeras (DC), bosque de pino-encino (BP-BQ), bosque de transición selva alta perennifolia y bosque mesófilo de montaña (ECO), vegetación secundaria (VS), vegetación riparia (VR), vegetación acuática (VAC), vegetación antropogénica (cultivos, plantaciones, cercas vivas, vegetación ruderal, pastizal) (VA); CS = Categorías de crecimiento de acuerdo al sustrato: E = Epífita (crecen sobre árboles del dosel o sotobosque), T = terrestre (suelo), R = rupícola (crecen sobre rocas), He = hemiepífita (crecen inicialmente en el suelo, o muy cerca de él, y en la madurez son trepadoras adpresas en las bases de los troncos (comúnmente la conexión con el suelo se pierde), Hi = Hidrófita (agua); EC NOM=Estado de conservación según la NOM-059-ECOL-2010: A = amenazada, P = en Peligro, Pr = bajo protección especial; ECV: Estado de conservación según Tejero *et al.* (2011); distribución geográfica y estatal en México según Mickel y Smith (2004): Cos= Cosmopolita, A= América, USA: Estados Unidos de América (s = sur, sw = suroeste), Fla = Florida, M = México, AN= Antillas, CA = Centroamérica, SA = Sudamérica (n = norte), Ags = Aguascalientes, BCN = Baja California Norte, BCS = Baja California Sur, Camp = Campeche, Chih = Chihuahua, Chis = Chiapas, Coah = Coahuila, Col = Colima, DF = Distrito Federal, Dgo = Durango, Gro = Guerrero, Gto = Guanajuato, Hgo = Hidalgo, Jal = Jalisco, Méx = México, Mich = Michoacán, Mor = Morelos, Nay = Nayarit, NL = Nuevo León, Oax = Oaxaca, Pue = Puebla, Qro = Quintana Roo, Qro = Querétaro, Rev = Islas Revillagigedo, SLP = San Luis Potosí, Sin = Sinaloa, Son = Sonora, Tab = Tabasco,

Tam = Tamaulipas, Tlax = Tlaxcala, Ver = Veracruz, Yuc = Yucatán y Zac = Zacatecas; Observ.=Observaciones: NT = nuevos registros para Los Tuxtlas, NV = nuevos registros para Veracruz, r = rara hasta 3-5 colectas, mr = muy rara 1-2 colectas; y un ejemplar de herbario de referencia revisado.

| Familia/Especie | Altitud (m) | TV | CS | EC NOM | ECV | Distribución geográfica | Distribución estatal en México | Observ. | Ejemplar de referencia |
|---|-------------|-----|----|--------|-----|-------------------------|--|---------|---|
| LYCOPODIOPHYTA | | | | | | | | | |
| [Licófitos] | | | | | | | | | |
| Lycopodiaceae | | | | | | | | | |
| <i>Huperzia dichotoma</i> (Jacq.) Trevis. = <i>Phlegmariurus dichotomus</i> (Jacq.) W.H. Wagner | 150-550 | SAP | E | A | V | M, CA, AN, SA | Chis, DF, Gro, Oax, Pue, Rev, SLP, Tam, Ver. | r | <i>T. Krömer et al. 1918; MEXU, UC</i> |
| <i>Huperzia linifolia</i> (L.) Trevis. = <i>Phlegmariurus linifolius</i> (L.) B. Øllg. | 1,125 | BMM | E | | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Oax, Pue, Tab, Ver. | mr | <i>T. Krömer & E. Otto 2959; MEXU, UC</i> |
| <i>Huperzia pithyoides</i> (Schltdl. & Cham.) Holub = <i>Phlegmariurus pithyoides</i> (Schltdl. & Cham.) B. Øllg. | 1,300-1,590 | BMM | E | | A | M, CA, AN, nSA | Chis, Gro, Méx, Oax, Qro, SLP, Tam, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey 2248; MEXU, UC</i> |
| <i>Huperzia pringlei</i> (Underw. & F. E. Lloyd) Holub = <i>Phlegmariurus pringlei</i> (Underw. & F. E. Lloyd) B. Øllg. | 1,500-1,675 | BMM | E | | A | M, CA | Chis, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Oax, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey 2259; MEXU, UC</i> |
| <i>Huperzia reflexa</i> (Lam.) Trevis. = <i>Phlegmariurus reflexus</i> (Lam.) B. Øllg. | 1,010 | VS | T | | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Hgo, Jal, Méx, Oax, Pue, Ver. | mr | <i>R. Lira 138; UAMIZ</i> |

| | | | | | | | | |
|---|--------------------|---------------------|------|---|---------------|---|----|--|
| <i>Huperzia taxifolia</i> (Sw.) Trevis. = <i>Phlegmariurus</i> <i>taxifolius</i> (Sw.) Á. Löve & D. Löve | 600-1,590 | SAP, BMM, ECO | E | V | M, CA, AN, SA | Chis, DF, Gro, Hgo, Jal, Méx, Oax, Pue, Sin, SLP, Tam, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2263; MEXU, UC |
| <i>Lycopodiella cernua</i> (L.) Pic. Serm. = <i>Palhinhaea cernua</i> (L.) Franco & Carv. | 100-1,200 | SAP, BMM | T | S | Cos | Chis, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Nay, Oax, Pue, Tab, Ver. | r | <i>J.I. Calzada 11235</i> ; MEXU |
| Selaginellaceae | | | | | | | | |
| <i>Selaginella extensa</i> Underw. | 200 | SAP | T | A | M (endémica) | Hgo, Jal, Oax, Qro, SLP, Tam, Ver. | mr | <i>F. Ramírez1143</i> ;XAL |
| <i>Selaginella flexuosa</i> Spring | arriba de 1,200 | BMM | T | A | M, CA, SA | Oax, Pue, Ver. | mr | <i>R. Lira 196</i> ;ENCB |
| <i>Selaginella guatemalensis</i> Baker | 510 | VS | T, R | A | M, CA | Chis, Oax, Ver. | mr | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2277; MEXU, UC |
| <i>Selaginella hoffmannii</i> Hieron. | 28-450 | SAP | T | S | M, CA | Chis, Col, Gro, Méx, Mich, Nay, Oax, Sin, Ver. | r | <i>J.I. Calzada 51</i> ; MEXU |
| <i>Selaginella martensii</i> Spring | 750-1,450 | ECO, BMM | T | S | M, CA | Chis, Méx, Oax, Qro, SLP, Ver. | mr | <i>T. Krömer & E. Otto</i> 3002; MEXU, UC |
| <i>Selaginella mickelii</i> Valdespino | 150-450 | SAP, VA | T | A | M (endémica) | Chis, Oax, Tab, Ver | r | <i>T. Krömer & A. Pérez- Peña 2781</i> ; MEXU, UC |
| <i>Selaginella oaxacana</i> Spring | 750-1,350 | SAP, BMM, ECO | T | A | M, CA, nSA | Chis, Oax, Ver. | | <i>T. Krömer & E. Otto</i> 3006; MEXU, UC |
| <i>Selaginella reflexa</i> Underw. | 300 | SAP | T | A | M, Guatemala | Dgo, Gro, Hgo, Jal, NL, Qro, SLP, Ver. | mr | <i>R. Riba et al. 1222 B</i> ; <i>MEXU</i> |
| <i>Selaginella schizobasis</i> Baker | 45-600 | SAP, VA, VS, SMP | T | V | M, CA | Chis, Oax, Tab, Ver. | | <i>T. Krömer et al. 2596</i> ; MEXU, UC |
| <i>Selaginella silvestris</i> Asplund | 100-240 | VS | T | S | M, CA, SA | Chis, Hgo, Méx, Oax, Ver. | mr | <i>T. Krömer & A. Pérez- Peña 2801</i> ; MEXU, UC |
| <i>Selaginella stellata</i> Spring | 200-450 (1,200) | SAP, BMM | T | S | M, CA | Chis, Gro, Hgo, Jal, Mich, Nay, Oax, Pue, Ver. | r | <i>S. Sinaca C. 1148</i> ; MEXU, EBT, |

POLYPODIOPHYTA
[Helechos]
Anemiaceae

| | | | | | | | | |
|--|-------------|-------------------|---------|---|--------------------------|--|--------|---|
| <i>Anemia hirsuta</i> (L.) Sw. | 350-600 | SAP, VS | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Col, Gro, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Tam, Ver | r | <i>R. Riba 1579</i> ; MEXU, UAMIZ |
| <i>Anemia muenchii</i> Christ | 450 | SAP | T | P | M (endémica) | Chis, Oax, Ver | mr | <i>J.H. Beaman 5237</i> ; MEXU |
| <i>Anemia pastinacaria</i> Moritz ex Prantl | 490 | BP-BQ | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Jal, Nay, Oax, Ver | mr | <i>J.I. Calzada 12369</i> ; MEXU |
| <i>Anemia phyllitidis</i> (L.) Sw. | 350-450 | SAP, BQ, VS | T | S | M, CA, AN, SA | Chis, Col, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Nay, Oax, Qro, SLP, Tam, Ver | | <i>R. Cedillo T. 3707</i> ; MEXU |
| Aspleniaceae | | | | | | | | |
| <i>Asplenium abscissum</i> Willd. | 490-1,420 | SAP, BMM, ECO | T, R | V | M, CA, AN, SA | Chis, Hgo, Jal, Mor, Nay, Oax, Tab, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey 2548</i> ; MEXU, UC, EBT |
| <i>Asplenium achilleifolium</i> (M. Martens & Galeotti) Liebm. | 1,000-1,250 | BMM | T | V | M, CA, Perú | Chis, Col, Gro, Jal, Oax, Pue, Ver | NT, mr | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> ; MEXU, UC, EBT |
| <i>Asplenium auriculatum</i> Sw. | 350-1,440 | BMM, ECO | E | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Oax, Pue, Qro, Tam, Ver | | <i>T. Krömer et al. 2709</i> , MEXU, UC, EBT |
| <i>Asplenium cristatum</i> Lam. | 100-350 | SAP | T, R | S | USA (Fla), M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Pue, Qro, SLP, Tab, Tam, Ver | | <i>S. Sinaca 904</i> ; MEXU, MO, EBT |
| <i>Asplenium cuspidatum</i> Lam. | 450-1,350 | SAP, BMM, ECO, VS | T, E, R | V | M, CA, AN, SA | Chis, Hgo, Jal, Mich, Mor, Oax, Pue, Qro, SLP, Tam, Ver | | <i>T. Krömer et al. 2709</i> ; MEXU, UC, EBT |
| <i>Asplenium feei</i> Kunze ex Fée | 1,300 | SAP, BMM | E | A | M, CA, AN, SA | Chis, Ver | mr | <i>R. Lira 16</i> ; MEXU, UAMIZ |
| <i>Asplenium flabellulatum</i> Kunze | 1,120 | BMM | T, R | A | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Pue, Ver | NT, mr | <i>T. Krömer et al. 2400</i> ; MEXU, UC, XAL |
| <i>Asplenium formosum</i> Willd. | 50-600 | SAP | T, R | V | Cos | Chis, Col, DF, Dgo, Gro, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Rev, Tab, Ver | | <i>S. Sinaca 903</i> ; MEXU, MO, EBT |

| | | | | | | | | |
|--|-----------|---------------|------|---|---------------------|---|--------|---|
| <i>Asplenium fragrans</i> Sw. | 1,590 | BMM | T, E | A | M, CA, AN, SA | Chis, Dgo, Gro, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Sin, Ver | NT, mr | <i>T. Krömer & A. Acebey 2434</i> ; MEXU, UC |
| <i>Asplenium minimum</i> M. Martens & Galeotti | 350 | SAP | T, R | V | M, CA, nSA | Chis, Mor, Oax, Qro, SLP, Tab, Tam, Ver | NT, mr | <i>J.I. Calzada 8113</i> ; XAL |
| <i>Asplenium miradoreense</i> Liebm. | 740-1,400 | ECO, BMM | T, R | V | M, CA, nSA | Chis, Gro, Oax, Pue, Ver | NT, r | <i>T. Krömer & A. Acebey 2246</i> ; MEXU, UC, EBT |
| <i>Asplenium monanthes</i> L. | 1,590 | BMM | T | V | sUSA, M, CA, AN, SA | BCS, Chih, Chis, Coah, Col, DF, Dgo, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, Sin, SLP, Son, Tam, Tlax, Ver, Zac | NT, mr | <i>T. Krömer & A. Acebey 2258</i> ; MEXU, UC, EBT |
| <i>Asplenium monodon</i> Liebm. | 600-850 | SMP, ECO | T, E | V | Cos | Chis, Oax, Pue, Ver | mr | <i>R. Riba et al. 1144</i> ; MEXU, UAMIZ |
| <i>Asplenium pseudoerectum</i> Hieron. | 160 | SAP | R | A | M, CA | Chis, Oax, Ver | mr | <i>S. Sinaca 1000</i> (IEB, MO) |
| <i>Asplenium pteropus</i> Kaulf. | 980-1,300 | BMM | E | A | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Pue, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey 2503</i> ; MEXU, UC, EBT |
| <i>Asplenium pulchellum</i> Raddi | 250-350 | SAP | R | A | M, CA, SA | Chis, Oax, Ver | mr | <i>G. Ibarra M. & S. Sinaca C. 2470</i> ; MEXU, ENCB, EBT |
| <i>Asplenium pumilum</i> Sw. | 300-400 | SAP | T | S | Cos | BCS, Camp, Chis, Col, Gro, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Qro, QR, SLP, Sin, Son, Tab, Ver, Yuc. | r | <i>Dressler, R. y Jones, Q. 73</i> ; MEXU, UC |
| <i>Asplenium riparium</i> Liebm. = <i>Hymenasplenium riparium</i> (Liebm.) L. Regalado & Prada | 600-1,250 | SAP, ECO, BMM | T | V | M, CA, nSA | Chis, Oax, Pue, Ver | NT, r | <i>T. Krömer & A. Acebey 2555</i> , MEXU, UC, EBT |
| <i>Asplenium rutaceum</i> (Willd.) Mett. | 750-1,300 | ECO, BMM | T, E | A | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Ver. | r | <i>R. Lira 217</i> ; ENCB, UAMIZ |

| | | | | | | | | | |
|---|-------------|-------------------|------|---|---|--------------------------|--|--------|--|
| <i>Asplenium serratum</i> L. | 50-300 | SAP | E | A | V | USA (Fla), M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Tab, Ver. | r | <i>R. Riba et al. 1217;</i> ENCB, EBT, MEXU, XAL |
| <i>Asplenium uniseriale</i> Raddi | 550-600 | SAP, SMP | T | | A | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Ver. | mr | <i>M. Vazquez T. et al. 3827;</i> CIB |
| <i>Asplenium venturae</i> A. R. Sm. | 1,350 | BMM | T | | P | M (endémica, Ver) | Ver | NT, mr | <i>T. Krömer & E. Otto 3005;</i> MEXU, MEXU, UC, EBT |
| Blechnaceae | | | | | | | | | |
| <i>Blechnum appendiculatum</i> Willd. | 740-1,590 | ECO, BMM, VA | T | | V | M, CA, AN, SA | Chis, Col, DF, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Qro, SLP, Tam, Tlax, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey 2260;</i> MEXU, UC, EBT |
| <i>Blechnum ensiforme</i> (Liebm.) C. Chr. | 960-1,300 | BMM, ECO | He | | V | M, CA, SA | Chis, Gro, Oax, Ver. | r | <i>T. Krömer & E. Otto 2966;</i> MEXU, UC |
| <i>Blechnum fragile</i> (Liebm.) C. V. Morton & Lellinger | 1,070-1,400 | BMM | He | | V | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Pue, Ver. | mr | <i>T. Krömer et al. 2592;</i> MEXU, UC |
| <i>Blechnum gracile</i> Kaulf. | (0) 300-575 | SAP, BP, BP-BQ | T | | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Jal, Nay, Oax, Tab, Ver. | | <i>R. Riba et al. 1219;</i> MEXU, UAMIZ |
| <i>Blechnum occidentale</i> L. | 850-890 | SAP, ECO, BMM, VR | T, R | | S | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Mich, Nay, Oax, Pue, SLP, Tab, Ver. | | <i>T. Krömer et al. 2571;</i> MEXU, UC |
| <i>Blechnum polypodioides</i> Raddi | 490-575 | BP, BP-BQ | T | | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Jal, Méx, Nay, Oax, Pue, Sin, Ver. | NT, mr | <i>G. Castillo-Campos 13626;</i> XAL |
| <i>Blechnum schiedeana</i> (Schltdl. ex C. Presl) Hieron. | 700-1,570 | ECO, BMM | T | | V | M, CA | Chis, Gro, Hgo, Méx, Oax, Pue, Ver. | r | <i>T. Krömer & E. Otto 2831;</i> MEXU, UC |
| <i>Woodwardia spinulosa</i> M. Martens & Galeotti | 1,590-1,650 | BMM | T | | V | M, CA | Chih, Chis, DF, Dgo, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, SLP, Sin, Ver. | mr | <i>T. Krömer & A. Acebey 2264;</i> MEXU, UC |

Cyatheaceae

| | | | | | | | | | |
|--|-------------|-----------------------|---|-------|---|--------------------------|--|----|--|
| <i>Alsophila firma</i> (Baker) D. S. Conant | 740-1,200 | ECO, BMM, VS | T | P, Pr | V | M, CA, nSA | Chis, Hgo, Méx, Oax, Pue, Qro, SLP, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2528; MEXU, UC, EBT |
| <i>Alsophila salvinii</i> Hook. | 1,000-1,700 | BMM, ECO | T | Pr | P | M, CA, SA | Chis, Oax, Ver. | | <i>M. Palacios-Ríos</i> 28; MEXU, UAMIZ |
| <i>Alsophila tryoniana</i> (Gastony) D. S. Conant | 940-1,250 | ECO, BMM, VS | T | | A | M, CA | Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2491; MEXU, UC, EBT |
| <i>Cnemidaria apiculata</i> (Hook.) Stolze = <i>Cyathea aristata</i> Domin | 1,200-1,700 | BMM | T | Pr | A | M (endémica) | Ver, Oax | | <i>R. Lira</i> 30; MEXU, UAMIZ, XAL |
| <i>Cnemidaria decurrens</i> (Liebm.) R. M. Tryon = <i>Cyathea decurrentiloba</i> Domin | 500-1,100 | SAP, BMM, ECO, VS, VR | T | Pr | A | M, CA | Chis, Oax, Ver | | <i>M. Nee et al.</i> 24995; F, MEXU |
| <i>Cyathea bicrenata</i> Liebm. | 200-960 | SAP, BMM, ECO, VS | T | Pr | S | M, CA | Chis, Gro, Oax, Pue, Ver. | | <i>T. Krömer et al.</i> 2149; MEXU, UC |
| <i>Cyathea divergens</i> Kunze var. <i>tuerckheimii</i> (Maxon) R. M. Tryon | 1,200-1,640 | BMM | T | Pr | V | M, CA | Chis, Oax, Pue, Ver. | | <i>J.H. Beaman</i> 5455, MEXU |
| <i>Cyathea schiedeana</i> (C. Presl) Domin | 300-1,200 | SAP, BMM, ECO, VS | T | Pr | S | M, CA, nSA | Chis, Gro, Oax, Pue, Ver. | | <i>R. Riba et al.</i> 1194; MEXU, UAMIZ |
| <i>Sphaeropteris horrida</i> (Liebm.) R. M. Tryon | 500-1,250 | SAP, BMM, BQ | T | Pr | A | M, CA | Chis, Gro, Oax, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2277; MEXU, UC |
| Dennstaedtiaceae | | | | | | | | | |
| <i>Dennstaedtia bipinnata</i> (Cav.) Maxon | 860-1,240 | SAP, BMM, ECO, VS, VA | T | | V | USA (Fla), M, CA, AN, SA | Chis, Hgo, Oax, Pue, Qro, SLP, Ver, Yuc. | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2065; MEXU, UC |
| <i>Dennstaedtia cornuta</i> (Kaulf.) Mett. | 940-980 | ECO, BMM | T | | A | M, CA, SA | Chis, Gro, Oax, Ver. | mr | <i>T. Krömer et al.</i> 2581; MEXU, UC |
| <i>Dennstaedtia globulifera</i> (Poir.) Hieron. | 750 | SAP | T | | V | M, CA, SA | Chis, Gro, Hgo, Jal, Mich, Mor, NL, Oax, Qro, SLP, Tam, Ver. | mr | <i>F. Ramírez & F. Vazquez</i> 720; XAL |
| <i>Hypolepis melanochlaena</i> A.R. Sm. | 950-1,200 | BMM, ECO | T | | | M (endémica) | Chis, Ver | mr | <i>A. Gómez-Pompa et al.</i> 5460; XAL |

| | | | | | | | | |
|---|-------------|----------------------|----|---|----------------|---|--------|---|
| <i>Pteridium caudatum</i> (L.) Maxon | 200-1,300 | SAP, BMM, VS, VA | T | S | M, CA, AN, SA | BCS, Camp, Chis, Dgo, Gro, Hgo, Jal, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, QR, Rev, Sin, SLP, Tab, Tam, Ver, Yuc. | r | <i>R. Riba et al. 707</i> ; MEXU |
| Dicksoniaceae | | | | | | | | |
| <i>Lophosoria quadripinnata</i> (J.F. Gmel.) C. Chr. | 950-1,200 | BMM, ECO | T | S | M, CA, AN, SA | Chis, DF, Gro, Hgo, Oax, Pue, Qro, Tab, Ver. | r | <i>M. Nee et al. 24944</i> ; MEXU |
| Dryopteridaceae | | | | | | | | |
| <i>Arachniodes denticulata</i> (Sw.) Ching | 1,200-1,720 | BMM | T | S | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Hgo, Oax, Pue, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> <i>2550</i> ; MEXU, UC, EBT <i>T. Krömer et al. 1917</i> ; MEXU, UC, EBT |
| <i>Bolbitis bernoullii</i> (Kuhn ex Christ) Ching = <i>Mickelia</i> <i>bernoullii</i> (Kuhn ex Christ) R. C. Moran, Labiak & Sundue | 250-450 | SAP, ECO | He | S | M, CA, nSA | Chis, Oax, Ver. | | |
| <i>Bolbitis hastata</i> (E. Fourn.) Hennipman | 450-1,220 | SAP, ECO, BMM | T | V | M, CA | Chis, Oax, Ver. | r | <i>R. Lira 191</i> ; MEXU, UAMIZ |
| <i>Bolbitis hemiotis</i> (Maxon) Ching = <i>Mickelia hemiotis</i> (Maxon) R. C. Moran, Labiak & Sundue | 450-950 | SAP, ECO, VS | T | V | M, CA, nSA | Oax, Ver. | r | <i>R. Cedillo T. 3314</i> ; MEXU, MO, EBT |
| <i>Bolbitis portoricensis</i> (Spreng.) Hennipman | 20-850 | SAP, SMP, ECO | T | V | M, CA, AN, nSA | Chis, Gro, Jal, Mich, Nay, Oax, Pue, Tab, Ver. | | <i>R. Riba et al. 1128</i> ; MEXU, UAMIZ |
| <i>Bolbitis umbrosa</i> (Liebm.) Ching | 150-600 | SAP | T | A | M, CA | Chis, Ver. | NT, mr | <i>B. Pérez-García et al.</i> <i>1132</i> ; MEXU, UAMIZ |
| <i>Ctenitis excelsa</i> (Desv.) Proctor | 250-640 | SAP | T | V | M, CA, AN | Chis, Gro, Oax, Ver. | mr | <i>T. Krömer et al. 2181</i> ; MEXU, UC |
| <i>Ctenitis interjecta</i> (C. Chr.) Ching | 130 | SAP | T | A | M, CA | Chis, Oax, Ver | mr | <i>Nee & Calzada 22752</i> ; F, NY |
| <i>Ctenitis melanosticta</i> (Kunze) Copel. | 350-1,300 | SAP, BMM, ECO, VA | T | S | M, CA | Chis, Hgo, Oax, Pue, Qro, SLP, Tab, Tam, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> <i>2721</i> ; MEXU, UC |

| | | | | | | | | |
|---|-----------|----------------------|------|---|-------------------|---|--------|---|
| <i>Ctenitis mexicana</i> A.R. Sm. | 1250 | BMM | T | A | M (endémica) | Pue, Qro, Ver | NT, mr | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2557; MEXU, UC |
| <i>Didymochlaena trunculata</i> (Sw.) J. Sm. | 480-840 | SAP, ECO, VS | T | V | Cos | Chis, Oax, Pue, Ver | | <i>T. Krömer y A. Pérez-Peña</i> 2747; MEXU, UC |
| <i>Elaphoglossum auricomum</i> (Kunze) T. Moore | 180-1,300 | SAP, BMM | E | A | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Ver | mr | <i>R. Hernández</i> 1385; MEXU |
| <i>Elaphoglossum erinaceum</i> var. <i>erinaceum</i> (Fée) T. Moore | 740-1,590 | BMM, ECO | E, R | S | M, CA, AN, SA | Chis, Hgo, Oax, Pue, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2257; MEXU, UC |
| <i>Elaphoglossum glabellum</i> J. Sm. | 850 | BP-BQ | E | | M, CA, AN, SA | Oax | NV, mr | <i>T. Krömer & E. Otto</i> 2871; MEXU, UC |
| <i>Elaphoglossum guatemalense</i> (Klotzsch) T. Moore | 500-1,675 | SAP, BMM, BP-BQ, ECO | E | V | M, CA | Chis, Hgo, Oax, Pue, Qro, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2506; MEXU, UC |
| <i>Elaphoglossum muscosum</i> (Sw.) T. Moore | 1,590 | BMM | E | A | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Ver. | mr | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2430; MEXU, UC |
| <i>Elaphoglossum peltatum</i> (Sw.) Urb. | 720-1,720 | SAP, BMM, ECO | E | S | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Hgo, Jal, Oax, Pue, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 1986; MEXU, UC |
| <i>Elaphoglossum petiolatum</i> (Sw.) Urb. | 740-1,550 | BMM, ECO | E | V | M, CA, AN, SA | Chis, Col, DF, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Qro, Sin, Tlax, Ver, Zac. | NT | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2498; MEXU, UC |
| <i>Elaphoglossum pringlei</i> (Davenp.) C. Chr. | 850 | BP-BQ | E | | M (endémica, Ver) | Oax, Ver | NV, mr | <i>T. Krömer & E. Otto</i> 2872; MEXU, UC |
| <i>Elaphoglossum revolutum</i> (Liebm.) T. Moore | 850 | BP-BQ | E, R | A | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Oax, Ver. | NT, mr | <i>T. Krömer & E. Otto</i> 2873; MEXU, UC |
| <i>Elaphoglossum sartorii</i> (Liebm.) Mickel | 640-1,590 | SAP, BMM, ECO, BP-BQ | E | V | M (endémica) | Chis, Dgo, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Sin, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2198; MEXU, UC |
| <i>Elaphoglossum vestitum</i> (Schltdl. & Cham.) Schott ex T. Moore | 740-1,720 | ECO, BMM | E | A | M (endémica) | Chis, Hgo, Oax, Pue, Qro, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 1987; MEXU, UC |
| <i>Elaphoglossum viride</i> (E. Fourn.) C. Chr. | 900-1,660 | ECO, BMM | T, E | P | M (endémica) | Oax, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2426; MEXU, UC |

| | | | | | | | | |
|--|---------------------|----------|------|---|---------------------------|---|--------|--|
| <i>Lastreopsis effusa</i> (Sw.) Tindale subsp. <i>dilatata</i> Tindale | 50-950 (- 1,300) | SAP, BMM | T | V | M, CA, An, nSA | Chis, Gro, Hgo, Oax, SLP, Ver. | r | <i>R. Riba et al. 1224</i> ; MEXU, UAMIZ, XAL |
| <i>Megalastrum mexicanum</i> R.C. Moran & J. Prado | 250-500 | SAP, VS | T | A | M, CA | Chis, Oax, Ver. | mr | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2278; MEXU, UC |
| <i>Megalastrum galeottii</i> (M. Martens) R.C. Moran & J. Prado | 960-1,450 | BMM | T | V | M, CA | Chis, Gro, Oax, Ver. | r | <i>F. Ramírez1187</i> ; XAL |
| <i>Olfersia cervina</i> (L.) Kunze | 170-400 | SAP | T, R | A | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Ver. | r | <i>S. Sinaca & F. Chigo S.</i> 562; MEXU, EBT |
| <i>Phanerophlebia remotispora</i> E. Fourn. | - | BMM | T | V | M, Guatemala | Chis, Hgo, Méx, Oax, Pue, Qro, SLP, Ver | NT, mr | <i>J.I. Calzada 11920</i> ; XAL |
| <i>Polystichum mickelii</i> A. R. Sm. | 1030-1,360 | BMM | T | A | M, Guatemala, Honduras | Chis, Oax, Ver. | NT, r | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2556; MEXU, UC |
| <i>Stigmatopteris longicaudata</i> (Liebm.) C. Chr. | 800-1,100 | BMM, ECO | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Pue, Ver. | r | <i>R. Riba et al. 1093</i> ; MEXU |
| <i>Stigmatopteris sordida</i> (Maxon) C. Chr. | 1,010 | VS | T | A | M, CA, SA | Chis, Oax, Ver. | mr | <i>R. Lira 163</i> ; MEXU |
| Gleicheniaceae | | | | | | | | |
| <i>Diplopterygium bancroftii</i> (Hook.) A.R. Sm. | 1,420 | BMM | T | S | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Oax, Pue, Ver. | mr | <i>J.H. Beaman 5441</i> ; MEXU |
| <i>Gleichenella pectinata</i> (Willd.) Ching | 850 | BP-BQ | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Hgo, Jal, Méx, Oax, Pue, Tab, Ver. | mr | <i>T. Krömer & E. Otto</i> 2883; MEXU, UC |
| <i>Sticherus bifidus</i> (Willd.) Ching | 100-1,010 | SAP, VS | T | S | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Jal, Méx, Oax, Pue, Tab, Ver. | r | <i>R. Lira 129</i> ; MEXU |
| <i>Sticherus palmatus</i> (W. Schaffn. ex E. Fourn.) Copel. | 830-1,720 | ECO, BMM | T | S | M, CA, AN | Chis, Gro, Hgo, Oax, Pue, Ver. | r | <i>T. Krömer & E. Otto</i> 2834; MEXU, UC |
| Hymenophyllaceae | | | | | | | | |
| <i>Hymenophyllum asplenioides</i> (Sw.) Sw. | 1,700 | BMM | E | V | M, CA, AN, nSA | Chis, Oax, Pue, Ver. | mr | <i>R. Lira 39</i> ; MEXU |
| <i>Hymenophyllum fucoides</i> (Sw.) Sw. | 1,500-1,590 | BMM | E | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Oax, Ver. | NT, mr | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2197; MEXU, UC |
| <i>Hymenophyllum hirsutum</i> (L.) Sw. | 440 | SMP | E | | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Oax, Pue, Ver | NT, mr | <i>T. Krömer et al. 4095</i> ; CITRO |
| <i>Hymenophyllum lanatum</i> Fée | 740-1,010 | BMM, ECO | E | A | M, CA, AN, nSA | Chis, Gro, Oax, Ver | r | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2588; MEXU, UC |

| | | | | | | | | |
|--|-------------|------------------|------|---|-----------------------------|--|--------|---|
| <i>Hymenophyllum maxonii</i> Christ ex C.V. Morton | 1,100-1,640 | BMM | E | A | M, Guatemala | Chis, Oax, Pue, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2422; MEXU, UC |
| <i>Hymenophyllum myriocarpum</i> Hook. | 1,570 | BMM | E | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Jal, Oax, Pue, Ver. | NT, mr | <i>T. Krömer & E. Otto</i> 2889; MEXU, UC |
| <i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw. | 650-1,590 | SAP, BMM, ECO | E | S | Cos | Chis, Gro, Hgo, Oax, Pue, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2423; MEXU, UC |
| <i>Hymenophyllum pulchellum</i> Schltdl. & Cham. | 870-1,100 | BMM, ECO | E | V | M, CA, SA | Chis, Oax, Ver. | NT, mr | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2587; MEXU, UC |
| <i>Hymenophyllum trapezoidale</i> Liebm. | 1,570-1,720 | BMM | E | S | M, CA, nSA | Chis, Gro, Méx, Mor, Oax, Pue, Ver. | r | <i>T. Krömer & E. Otto</i> 2890; MEXU, UC |
| <i>Hymenophyllum tunbrigense</i> (L.) Sm. | 1,675 | BMM | E | A | Cos | Chih, Chis, Hgo, Oax, Pue, Qro, Ver. | NT, mr | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2520; MEXU, UC |
| <i>Trichomanes capillaceum</i> L. = <i>Polyphlebium capillaceum</i> (L.) Ebihara & Dubuisson | 1,010-1,450 | BMM, VS | E | S | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Méx, Mor, Oax, Pue, Tab, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2553; MEXU, UC |
| <i>Trichomanes collariatum</i> Bosch = <i>Vandenboschia</i> <i>collariata</i> (Bosch) Ebihara & K. Iwats. | 150-1,000 | SAP, ECO | E | V | M, CA, SA | Chis, Oax, Tab, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2740; MEXU, UC |
| <i>Trichomanes crispum</i> L. | 1,200 | BMM | T, E | A | M, CA, AN, nSA, | Chis, Oax, Ver. | mr | <i>F. Ramírez 1896</i> (XAL) |
| <i>Trichomanes galeottii</i> E. Fourn. | 1,125 | BMM | E | A | M, CA, nSA | Chis, Oax, Ver | mr | <i>T. Krömer & E. Otto</i> 2962; MEXU, UC, XAL |
| <i>Trichomanes hymenoides</i> Hedw. = <i>Didymoglossum</i> <i>hymenoides</i> (Hedw.) Copel. | 1,350 | BMM | E | A | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Ver | mr | <i>T. Krömer & E. Otto</i> 2932; MEXU, UC, XAL |
| <i>Trichomanes hymenophylloides</i> Bosch = <i>Polyphlebium</i> <i>hymenophylloides</i> (Bosch) Ebihara & Dubuisson | 1,675 | BMM | E | A | M, CA, AN, SA | Chis, Hgo, Méx, Mor, Oax, Ver | mr | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2521; MEXU, UC |
| <i>Trichomanes krausii</i> Hook. & Grev. = <i>Didymoglossum</i> <i>krausii</i> (Hook. & Grev.) C. Presl | 900 | ECO | E | S | USA (Fla), M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Pue, SLP, Tam, Ver | mr | <i>Den Held, J. & Van</i> <i>Rhiin, F. 4; MEXU</i> |
| <i>Trichomanes membranaceum</i> L. = <i>Didymoglossum</i> <i>membranaceum</i> (L.) Vareschi | 600 | SAP | E, R | A | M, CA, AN, SA | Chis, Tab, Ver | mr | <i>Van Rooden, J. 762;</i> MEXU |

| | | | | | | | | |
|--|-------------|---------------------|------|---|----------------|---|-------|--|
| <i>Trichomanes ovale</i> (E. Fourn.) Wess. Boer = <i>Didymoglossum ovale</i> E. Fourn. | 200 | SAP | E | A | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Tab, Ver | mr | <i>T. Krömer & A. Acebey 2736</i> ; MEXU, UC |
| <i>Trichomanes polypodioides</i> L. | 1,300 | BMM | E | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Oax, Ver | mr | <i>R. Lira 10</i> ; ENCB, MEXU, XAL |
| <i>Trichomanes radicans</i> Sw. = <i>Vandenboschia radicans</i> (Sw.) Copel. | 920-1,280 | BMM, BP-BQ, ECO, VS | E | S | Cos | Chih, Chis, Dgo, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Oax, Pue, Qro, SLP, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey 2064</i> ; MEXU, UC |
| <i>Trichomanes reptans</i> Sw. = <i>Didymoglossum reptans</i> (Sw.) C. Presl | 740-1,400 | BMM, ECO | E, R | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Hgo, Jal, Oax, Pue, Ver | | <i>R. Lira 199</i> ; ENCB, MEXU |
| <i>Trichomanes rigidum</i> Sw. = <i>Abrodictyum rigidum</i> (Sw.) Ebihara & Dubuisson | 900-1,125 | BMM, ECO | T | A | Cos | Chis, Oax, Ver | NT, r | <i>T. Krömer & E. Otto 2973</i> ; MEXU, UC |
| Lindsaeaceae | | | | | | | | |
| <i>Lindsaea klotzschiana</i> Moritz ex Ettingsh. | 750-980 | ECO, BMM | T | A | M, CA, nSA | Ver. | mr | <i>M. Nee & I. Calzada 22710</i> ; NY, XAL |
| <i>Lindsaea quadrangularis</i> subsp. <i>subalata</i> Kramer | 980 | BMM | T | A | M, CA, AN, nSA | Chis, Oax, Ver | mr | <i>M. Nee et al. 25042</i> ; XAL |
| <i>Lonchitis hirsutus</i> L. | 190-600 | SAP | T | S | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Pue, Ver | r | <i>R. Riba et al. 1233</i> ; MEXU |
| <i>Odontosoria schlechtendalii</i> (C. Presl.) C. Chr. | 800-1,480 | ECO, SMP, BMM | T | V | M, CA | Chis, Gro, Oax, Pue, Ver | | <i>T. Krömer & E. Otto 2852</i> ; MEXU, UC |
| Lomariopsidaceae | | | | | | | | |
| <i>Lomariopsis mexicana</i> Holttum | 150-700 | SAP | He | A | M (endémica) | Chis, Hgo, Oax, Tab, Ver | mr | <i>S.H. Sohmer 9460</i> ; MEXU |
| <i>Lomariopsis recurvata</i> Fée | 400-570 | SAP | He | A | M, CA | Chis, Oax, Tab, Ver | r | <i>T. Krömer & A. Acebey 2275</i> ; MEXU, UC |
| <i>Nephrolepis brownii</i> (Desv.) Hovenkamp & Miyam. | 45-1,220 | SAP, BMM, VS, VA, | T | V | Cos | Chis, Oax, QR, Tab, Ver, Yuc | | <i>Thorsten Krömer & Adam Pérez Peña 2804</i> ; MEXU, UC |
| <i>Nephrolepis pectinata</i> (Willd.) Schott | 1,450-1,500 | BMM | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Pue, Ver | mr | <i>T. Krömer & A. Acebey 2240</i> ; MEXU, UC |
| Lygodiaceae | | | | | | | | |

| | | | | | | | | |
|---|----------|--------------------------------|---|---|-----------------------------|--|--------|--|
| <i>Lygodium heterodoxum</i> Kunze | 50-530 | SAP, VS, VA | T | S | M, CA | Chis, Oax, Pue, Tab, Ver | | <i>T. Krömer et al. 1975;</i> MEXU, UC |
| <i>Lygodium venustum</i> Sw. | 100-850 | SAP, BP- BQ, DNC, VR, VS | T | S | M, CA, AN, SA | Ags, Camp, Chis, Col, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Nay, Oax, Pue, QR, Qro, Sin, SLP, Tab, Tam, Ver, Yuc. | | <i>T. Krömer & E. Otto</i> 2877; MEXU, UC |
| Marattiaceae | | | | | | | | |
| <i>Danaea cuspidata</i> Liebm. | 1,010 | VS | T | A | M, CA | Chis, Oax, Ver. | mr | <i>R. Lira 162;</i> MEXU, UAMIZ, XAL |
| <i>Danaea geniculata</i> Raddi | 410 | SMP | T | A | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Ver. | NT, mr | <i>G. Castillo-Campos et</i> <i>al. 12598;</i> XAL |
| <i>Danaea nodosa</i> (L.) Sm. | 150-300 | SAP | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Ver. | r | <i>S. Sinaca C. 1028;</i> MEXU, MO, EBT |
| <i>Marattia weinmanniifolia</i> Liebm. | ca. 900 | VS | T | V | M, CA | Chis, Gro, Hgo, Jal, Oax, Pue, Qro, Ver | mr | <i>F. Ramírez R. 693;</i> XAL |
| Ophioglossaceae | | | | | | | | |
| <i>Ophioglossum reticulatum</i> L. | 295 | VS | T | V | Cos | Chis, Col, DF, Gro, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Qro, Rev, Sin, SLP, Ver | NT, mr | <i>G. Castillo-Campos et</i> <i>al. 12474</i> (XAL) |
| Polypodiaceae | | | | | | | | |
| <i>Campyloneurum</i> <i>amphostenon</i> (Kunze ex Klotzsch) Fée | 600 | SAP | E | V | M, CA, AN, SA | Chis, DF, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mor, Oax, Pue, SLP, Ver | mr | <i>E. Garibay V. y R.</i> <i>Acosta P. 55;</i> CIB |
| <i>Campyloneurum</i> <i>angustifolium</i> (Sw.) Fée | 35-1,350 | SAP, SMP, BMM, ECO, VA | E | S | USA (Fla), M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Hgo, Jal, NL, Oax, Pue, Qro, SLP, Tab, Tam, Ver | | <i>T. Krömer et al. 2465;</i> MEXU, UC |
| <i>Campyloneurum phyllitidis</i> (L.) C. Presl | 60-600 | SAP, VA, VS | E | A | S | USA (Fla), M, CA, AN, SA | | <i>T. Krömer et al. 2599;</i> MEXU, UC |
| <i>Campyloneurum serpentinum</i> (Christ) Ching | 440 | SMP | E | | M, CA, SA | Camp, Chis, Gro, Hgo, Jal, Mich, Oax, Pue, Qro, QR, SLP, Tab, Ver, Yuc | mr | <i>T. Krömer et al. 4100;</i> CITRO |

| | | | | | | | | |
|---|-------------|----------------------|---|---|----------------|---|----|--|
| <i>Campyloneurum xalapense</i> Fée | 650-1,600 | SAP, BMM, VS, ECO | E | S | M, CA | Chis, Gro, Hgo, Nay, Oax, Pue, Qro, SLP, Tab, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2474; MEXU, UC |
| <i>Cochlidium linearifolium</i> (Desv.) Maxon ex C. Chr. | 500-1,720 | SAP, BMM, ECO | E | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Oax, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2077; EBT, MEXU, SEL, UC, XAL |
| <i>Cochlidium serrulatum</i> (Sw.) L.E. Bishop | 950-1,480 | BMM, ECO | E | V | Cos | Chis, Oax, Pue, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2540; EBT, MEXU, SEL, UC, XAL |
| <i>Lellingeria delitescens</i> (Maxon) A. R. Sm. & R. C. Moran = <i>Stenogrammitis</i> <i>delitescens</i> (Maxon) Labiak | 830-980 | ECO, BMM | E | P | M, AN | Oax, Ver. | mr | <i>M. Nee et al. 25071; F,</i> XAL |
| <i>Lellingeria limula</i> (H. Christ) A. R. Sm. & R. C. Moran = <i>Stenogrammitis limula</i> (Christ) Labiak | 1,125 | BMM | E | | M, CA, nSA | Chis, Ver. | mr | <i>T. Krömer & E. Otto</i> 2957; MEXU, UC |
| <i>Lellingeria prionodes</i> (Mickel & Beitel) A. R. Sm. & R. C. Moran = <i>Stenogrammitis prionodes</i> (Mickel & Beitel) Labiak | 1,570-1,700 | BMM | E | A | M, CA | Chis, Hgo, Oax, Pue, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2561; EBT, MEXU, UC, XAL |
| <i>Melpomene leptostoma</i> (Fée) A.R. Sm. & R. C. Moran | 1,050-2,000 | BMM, BQ | E | A | M, Guatemala | Chis, Hgo, Oax, Pue, Ver. | mr | <i>F. Ramírez 543; XAL</i> |
| <i>Melpomene xiphopteroides</i> (Liebm.) A. R. Sm. & R. C. Moran | 1,480-1,590 | BMM | E | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Oax, Ver | r | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2433; EBT, MEXU, SEL, UC, XAL |
| <i>Microgramma nitida</i> (J. Sm.) A. R. Sm. | 0-450 | SAP, MGL, VS, VA | E | S | M, CA, AN | Camp, Chis, Hgo, Oax, Pue, QR, Qro, SLP, Tab, Tam, Ver, Yuc. | | <i>T. Krömer et al. 2453;</i> MEXU, UC |
| <i>Micropolypodium taenifolium</i> (Jenman) A. R. Sm. = <i>Moranopteris taenifolia</i> (Jenman) R. Y. Hirai & J. Prado | 950-1,200 | BMM | E | A | M, CA, AN, nSA | Chis, Oax, Ver. | mr | <i>M. Vázquez T. et al.</i> 4108; XAL, CIB |

| | | | | | | | | |
|--|-------------|-------------------------------|---------|---|--------------------------|--|-------|---|
| <i>Micropolypodium trichomanoides</i> (Sw.) A. R. Sm. = <i>Moranopteris trichomanoides</i> (Swartz) R. Y. Hirai & J. Prado | 1,480-1,570 | BMM | E | A | M, CA, AN, nSA | Chis, Oax, Ver. | mr | <i>T. Krömer & A. Acebey 2541</i> ; EBT, MEXU, UC |
| <i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger | 450-1,240 | SAP, BMM, SMP, BP-BQ, VS, ECO | E, R | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Hgo, Oax, Pue, Qro, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 2001</i> ; MEXU, UC |
| <i>Pecluma atra</i> (A.M. Evans) M.G. Price | 400-910 | SAP, VS, SMP, ECO | T | V | M, CA | Chis, Oax, Qro, Tab, Tlax, Ver. | r | <i>R. Riba et al. 1133</i> ; ENCB |
| <i>Pecluma consimilis</i> (Mett.) M.G. Price | 450-1,550 | BMM, BP-BQ, VA, VS, SMP, ECO | T, E, R | A | M, CA, AN, nSA | Chis, Oax, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 1995</i> ; MEXU, UC |
| <i>Pecluma ptilodon</i> (Kunze) M. G. Price var. <i>bourgeauana</i> (E. Fourn.) A. R. Sm. | ca. 300 | SAP | E | V | M, CA, AN | Chis, Hgo, Oax, Pue, Qro, SLP, Tam, Ver. | NT, r | <i>R. Villalobos S. 30</i> ; ENCB |
| <i>Pecluma sursumcurrens</i> (Copel.) M. G. Price | 920-1,675 | BMM, BP-BQ, ECO | E | A | M, Guatemala | Chis, Hgo, Oax, Pue, Qro, SLP, Tab, Ver. | NT | <i>T. Krömer & A. Acebey 2067</i> ; MEXU, UC |
| <i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger | 640-1,550 | SAP, BMM, ECO, VA, VS | T, E | V | USA (Fla), M, CA, AN, SA | Ags, Chih, Chis, Col, DF, Dgo, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, Sin, SLP, Tam, Ver. | | <i>T. Krömer et al. 1933</i> ; MEXU, UC |
| <i>Pleopeltis angusta</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. var. <i>stenoloma</i> (Fée) Farw. | 500-1,350 | SAP, BMM, VS, ECO | E | V | M, Guatemala | Chis, Oax, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 2122</i> ; MEXU, UC |
| <i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E. Fourn. | 45-600 | SAP, SMP, MGL, VS, VA | E | S | USA (Fla), M, CA, AN, SA | Camp, Chis, Col, Gro, Jal, Nay, Oax, Tab, Ver. | | <i>T. Krömer et al. 1928</i> ; MEXU, UC |
| <i>Pleopeltis crassinervata</i> (Fée) T. Moore | 560-1,550 | SAP, BMM, VA, VS, ECO | E | S | M, CA | Chis, Hgo, Oax, Pue, Qro, SLP, Tam, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 2534</i> ; MEXU, UC |
| <i>Pleopeltis fallax</i> (Schltdl. & Cham.) Mickel & Beitel | 160-1,010 | SAP, BMM, ECO, VA | E | S | M, CA | Chis, Hgo, Oax, Pue, Qro, SLP, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 1983</i> ; MEXU, UC |
| <i>Polypodium collinsii</i> Maxon = <i>Pleopeltis collinsii</i> (Maxon) A. R. Sm. & Tejero | 740-1,730 | BMM, BP-BQ, ECO | E, R | A | M (endémica) | Chis, Oax, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 2000</i> ; MEXU, UC |

| | | | | | | | | |
|--|-------------|------------------------------------|------|---|------------------------|--|-------|---|
| <i>Polypodium echinolepis</i> Fée | 1,010-1,350 | BMM, VS | E | S | M, CA | Chis, Mich, Mor, Oax, Pue, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey 2484</i> ; MEXU, UC |
| <i>Polypodium falcaria</i> Kunze = <i>Serpocaulon falcaria</i> (Kunze) A. R. Sm. | 1,200-1,640 | BMM | E | S | M, CA | Chis, Gro, Oax, Pue, Ver. | r | <i>R. Riba & B. Pérez-García 1089</i> ; MEXU |
| <i>Polypodium fraternum</i> Schltl. & Cham. | 800-1,000 | BP-BQ, BMM | E | S | M, CA | Chis, Gro, Hgo, Jal, Mich, Nay, Oax, Pue, Qro, SLP, Ver. | mr | <i>T. Krömer & E. Otto 2892</i> ; MEXU, UC |
| <i>Polypodium furfuraceum</i> Schltl. & Cham. = <i>Pleopeltis furfuracea</i> (Schltl. & Cham.) A. R. Sm. & Tejero | 450-700 | SAP, SMP, BP-BQ, ECO, VS | E | V | M, CA, SA | Chis, Col, Dgo, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Qro, Sin, SLP, Ver. | r | <i>T. Krömer & E. Otto 2887</i> ; MEXU, UC |
| <i>Polypodium hispidulum</i> Bartlett | 400-600 | SAP, SMP | E | A | M, CA | Chis, Oax, Ver | | <i>Riba 1148a</i> (UAMIZ) ó <i>F. Ramirez 514</i> (XAL) |
| <i>Polypodium longepinnulatum</i> E. Fourn. | 860-1,600 | BMM, BP-BQ, VS | E | V | M, Guatemala, Honduras | Chis, Gro, Hgo, Jal, Oax, Pue, Qro, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 2083</i> ; MEXU, UC |
| <i>Polypodium plebeium</i> Schltl. & Cham. = <i>Pleopeltis plebeia</i> (Schltl. & Cham.) A. R. Sm. & Tejero | 840-1,600 | BMM, ECO, VS | E | S | M, CA | Chis, Gto, Hgo, Méx, Oax, Pue, Qro, SLP, Tam, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 2081</i> ; MEXU, UC |
| <i>Polypodium plesiosorum</i> Kunze | 600-950 | ECO | E | S | M, CA | Chis, Coah, DF, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, SLP, Tam, Ver. | r | <i>R. Riba 1132</i> ; MEXU |
| <i>Polypodium polypodioides</i> (L.) Watt var. <i>aciculare</i> (Weath.) E. G. Andrews & Windham = <i>Pleopeltis polypodioides</i> var. <i>acicularis</i> (Weath.) E. G. Andrews & Windham | 30-1,010 | SAP, BMM, ECO, SMP, VS, VA | E | S | M, CA | Chis, Col, DF, Dgo, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Qro, Rev, Sin, SLP, Ver, Zac. | | <i>T. Krömer et al. 1925</i> ; MEXU, UC |
| <i>Polypodium rhachipterygium</i> Liebm. | 100-850 | SAP, ECO | T, R | V | M, Guatemala | Chis, Oax, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 1998</i> ; MEXU, UC |
| <i>Polypodium rhodopleuron</i> Kunze | 1,090-1,570 | BMM | E | S | M, CA | Chis, Gro, Hgo, Oax, Pue, Qro, Ver. | NT, r | <i>T. Krömer & A. Acebey 2196</i> ; MEXU, UC |
| <i>Polypodium triseriale</i> Sw. = <i>Serpocaulon triseriale</i> (Sw.) A. R. Sm. | 0-1300 | SAP, SMP, BMM, BP-BQ, VS, VA, MGL, | E | A | S | M, CA, AN, SA | | <i>T. Krömer et al. 1927</i> ; MEXU, UC |

ECO

| | | | | | | | | |
|--|-----------|-------------------------|-------|---|----------------|--|--------|--|
| <i>Terpsichore asplenifolia</i> (L.) A. R. Sm. | 1,200 | BMM | E | V | M, CA, AN, nSA | Chis, Gro, Oax, Ver. | mr | <i>R. Lira 231</i> ; UAMIZ |
| <i>Terpsichore mollissima</i> (Fée) A. R. Sm. = <i>Alansmia elastica</i> (Bory ex Willdenow) Moguel & M. Kessler | 740-1,010 | BMM, ECO | E | A | M, CA, AN, nSA | Chis, Oax, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey 2164</i> ; EBT, MEXU, SEL, UC, XAL |
| Pteridaceae | | | | | | | | |
| <i>Acrostichum aureum</i> L. | 0-10 | MGL, DNC | T, Hi | V | Cos | Camp, Chis, Gro, Nay, Oax, Tab, QR, Ver, Yuc | | <i>R. Riba & B. Pérez- García 1190</i> ; MEXU, UAMIZ |
| <i>Acrostichum danaeifolium</i> Langsd. & Fisch. | 150 | VS | T, Hi | S | M, CA, AN, SA | Camp, Chis, Col, Gro, Jal, Mich, Nay, Oax, QR, SLP, Tab, Tam, Ver, Yuc | mr | <i>G. Martínez 3020</i> ; XAL |
| <i>Adiantopsis radiata</i> (L.) Fée | 650-850 | SAP, SMP, ECO | T, R | V | M, CA, AN, SA | Chis, Col, Gro, Oax, Pue, Rev, SLP, Tab, Tam, Ver | r | <i>S. Sinaca C. et al. 958</i> ; MEXU, EBT |
| <i>Adiantum amplum</i> C. Presl | 150-600 | SAP, VS | T | V | M, CA, nSA | Chis, Col, Gro, Jal, Mich, Nay, Oax, Sin, Tab, Ver | r | <i>M. Nee 23628</i> ; XAL |
| <i>Adiantum concinnum</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. | 400-800 | SMP, VA, VS | T, R | S | M, CA, AN, SA | BCS, Chis, Col, DF, Dgo, Gro, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Qro, SLP, Sin, Son, Tam, Ver | r | <i>T. Krömer & E. Otto 2943</i> ; MEXU, UC |
| <i>Adiantum latifolium</i> Lam. | 60 | VA | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Tab, Ver | mr | <i>T. Krömer et al. 2459</i> ; MEXU, UC |
| <i>Adiantum macrophyllum</i> Sw. | 520 | SAP | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Oax, Pue, Ver | NT, mr | <i>H. Bravo 101</i> ; MEXU |
| <i>Adiantum petiolatum</i> Desv. | 150-600 | SAP | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Tab, Ver | mr | <i>R. Riba 1940</i> ; MEXU |
| <i>Adiantum pulverulentum</i> L. | 35-600 | SAP, ECO, BP, VS, VA | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Oax, QR, SLP, Tab, Ver. | | <i>T. Krömer et al. 2463</i> ; MEXU, UC |
| <i>Adiantum tetraphyllum</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. | 100-530 | SAP | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Ver | | <i>G. Martínez C. 2292</i> ; MEXU |

| | | | | | | | | |
|---|-----------|-----------------------------|---|----------|------------------|--|--------|--|
| <i>Adiantum trapeziforme</i> L. | 100-450 | SAP, VS, VR | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, SLP, Tam, Ver. | | <i>T. Krömer et al. 2470;</i> MEXU |
| <i>Adiantum wilesianum</i> Hook. | 450 | SAP | T | V | M, CA | Chis, Hgo, Oax, SLP, Tab, Ver. | r | <i>R. Riba et al. 711;</i> MEXU, UAMIZ |
| <i>Ananthacorus angustifolius</i> (Sw.) Underw. & Maxon | 600 | SMP | E | V | M, CA, AN, SA | Chis, Col, Gro, Jal, Nay, Oax, Ver | mr | <i>R. Riba et al. 1141;</i> MEXU, UAMIZ |
| <i>Hemionitis palmata</i> L. | 45-600 | SAP, VS, VA, VR | T | S | M, CA, AN, SA | Chis, Col, Gro, Oax, Pue, Qro, Sin, SLP, Tab, Tam, Ver, Yuc. | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2308; MEXU, UC |
| <i>Mildella intramarginalis</i> (Kaulf. ex Link) Trevis. | 900-1450 | VS | T | V | M, CA | Chis, Gro, Hgo, Mich, Mor, Oax, Pue, Qro, Sin, SLP, Tam, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2240; MEXU |
| <i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link | - | VA | T | V ó A | swUSA, M, CA, SA | Ags, BCN, Chih, Chis, Coah, DF, Dgo, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, NL, Oax, Pue, Qro, SLP, Son, Tlax, Ver, Zac | mr | <i>J.I. Calzada 555;</i> MEXU, XAL |
| <i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link | 0-950 | SAP, MGL, VA, VS, ECO | T | S | Cos | Chis, Col, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Nay, Oax, Qro, QR, Sin, SLP, Tab, Tam, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2310; MEXU, UC |
| <i>Pityrogramma ebenea</i> (L.) Proctor | 960-1,730 | BMM, VS | T | S | M, CA, AN, SA | Chis, Col, DF, Dgo, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Qro, Rev, Sin, SLP, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2241; MEXU, UC |
| <i>Polytaenium feei</i> (W. Schaffn. ex Fée) Maxon | 300-1,100 | SAP, BMM, ECO | E | A | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 1993; MEXU, UC |
| <i>Polytaenium lineatum</i> (Sw.) J. Sm. | 1,120 | BMM | E | P | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Oax, Ver. | NT, mr | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2368; MEXU, UC |
| <i>Pteris altissima</i> Poir. | 100-800 | SAP, ECO | T | S | M, CA, AN, SA | Chis, Hgo, Oax, Pue, SLP, Tab, Ver. | | <i>T. Krömer et al. 1968;</i> MEXU, UC |
| <i>Pteris grandifolia</i> L. | 400 | SAP | T | S | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Hgo, Mich, Oax, Pue, QR, Qro, SLP, Tab, Ver. | mr | <i>J.I. Calzada 10720;</i> MEXU |

| | | | | | | | | |
|--|-----------------|-------------------|----|---|--------------------------|--|----|--|
| <i>Pteris longifolia</i> L. | 350-450 | VS | T | S | M, CA, AN, nSA | Chis, Col, Gro, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, QR, Qro, Sin, SLP, Tab, Islas Tres Marias, Ver. | mr | <i>R. Cedillo T. y J.I. Calzada 81</i> ; MEXU |
| <i>Pteris orizabae</i> M. Martens & Galeotti | 100-1,525 | BMM, BP-BQ, VA | T | V | M, CA | Chis, DF, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Oax, Pue, Qro, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey 2505</i> ; MEXU, UC |
| <i>Pteris podophylla</i> Sw. | 960 | ECO | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Jal, Oax, Pue, Ver. | r | <i>R. Ortega et al. 1161</i> ; XAL |
| <i>Pteris pulchra</i> Schltldl. & Cham. | 350-1,010 | SAP, ECO, VA, VS | T | S | M, CA, nSA | Chis, Gro, Hgo, Oax, Pue, Qro, SLP, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey 2153</i> ; MEXU, UC |
| <i>Pteris quadriaurita</i> Retz. | 550-940 | SAP, ECO | T | S | Cos | Chis, Col, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Qro, SLP, Tam, Ver. | mr | <i>T. Krömer & A. Acebey 2145</i> ; MEXU, UC |
| <i>Scoliosorus ensiformis</i> (Hook.) T. Moore | 200 (740-1,600) | SMP, ECO, BMM | E | V | M, CA | Chis, Gro, Oax, Pue, SLP, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 1994</i> ; MEXU, UC |
| <i>Vittaria bradeorum</i> Rosenst. | 1,100 | ECO | E | A | M, CA | Chis, Col, Gro, Oax, Ver. | mr | <i>M. Nee et al. 25019</i> (MEXU) |
| <i>Vittaria flavicosta</i> Mickel & Beitel | 650-1,120 | SAP, BMM, ECO, VS | E | A | M, Guatemala, Costa Rica | Chis, Oax, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 1992</i> ; MEXU, UC |
| <i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf. | 1,100-1,720 | BMM | E | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Qro, Sin, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 2483</i> ; MEXU, UC |
| Saccolomataceae | | | | | | | | |
| <i>Saccoloma inaequale</i> (Kunze) Mett. | 900-1,400 | BMM, ECO | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Pue, Ver. | | <i>R. Riba et al. 1188</i> ; MEXU, XAL |
| Salviniaceae | | | | | | | | |
| <i>Azolla microphylla</i> Kaulf. | 130 | VAC | Hi | V | A | Ags, BCN, Chis, DF, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, Oax, Pue, Sin, SLP, Tab, Ver. | mr | <i>R.B. Faden 111</i> ; XAL |
| <i>Salvinia minima</i> Baker | 0 | VAC | Hi | S | M, CA, AN, SA | Camp, Chis, QR, Tab, Tam, Ver, Yuc. | mr | <i>CMVA 485</i> ; UAMIZ |

Schizaeaceae

| | | | | | | | | | |
|---|-----------|-----------------------------------|---|---|---|----------------|--|----|---|
| <i>Schizaea elegans</i> (Vahl.) Sw. | 180-1,600 | SAP, BMM, ECO | T | A | A | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Tab, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey 2054; MEXU, UC</i> |
| Tectariaceae | | | | | | | | | |
| <i>Tectaria heracleifolia</i> (Willd.) Underw. | 0-750 | SAP, ECO, VA, VS, DNC | T | | S | M, CA, AN, nSA | Camp, Chis, Coah, Col, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Pue, Qro, QR, SLP, Tab, Tam, Ver, Yuc. | | <i>T. Krömer et al. 2464; MEXU, UC</i> |
| <i>Tectaria incisa</i> Cav. | 240-600 | SMP, VS | T | | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Oax, Tab, Ver para f incisa. | r | <i>T. Krömer & A. Pérez-Peña 2805; MEXU, UC</i> |
| Thelypteridaceae | | | | | | | | | |
| <i>Macrothelypteris torresiana</i> (Gaudich.) Ching | 60-1,100 | SAP, BP-BQ, VA, VS | T | | S | Cos | Chis, Gro, Méx, Mor, Oax, Qro, Tab, Ver. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 2154; MEXU, UC</i> |
| <i>Thelypteris atrovirens</i> (C. Chr.) C. F. Reed | 1,200 | BMM | T | | A | M, CA, nSA | Chis, Hgo, Oax, Ver. | mr | <i>F. Ramirez R. 1041; XAL</i> |
| <i>Thelypteris blanda</i> (Fée) C. F. Reed | 500-900 | SAP, ECO | T | | V | M, CA | Chis, Hgo, Oax, Pue/Ver, Qro, SLP, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey 2276; MEXU, UC</i> |
| <i>Thelypteris cheilanthoides</i> (Kunze) Proctor | 750-960 | SAP, VS | T | | A | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Gto, Hgo, Jal, Méx, Mich, Oax, Pue, Ver. | mr | <i>R. Lira 212; MEXU, XAL</i> |
| <i>Thelypteris dentata</i> (Forssk.) E. P. St. John | 60-1,240 | BMM, VA | T | | V | Cos | Camp, Chis, Col, Gro, Mor, Oax, Pue, Qro, QR, Tab, Ver, Yuc. | | <i>T. Krömer & A. Acebey 2157; MEXU, UC</i> |
| <i>Thelypteris hatchii</i> A. R. Sm. | 700-920 | SAP, ECO | T | | A | M, CA | Chis, Oax, Ver. | mr | <i>A. Gómez-Pompa et al. 5456; XAL</i> |
| <i>Thelypteris hispidula</i> (Decne.) C.F. Reed | 150 | VS | T | | V | Cos | Chis, Col, Jal, Mich, Nay, Oax, Sin, SLP, Son, Tab, Tam, Ver. | mr | <i>G. Martínez C. 2182; MEXU, MO, XAL</i> |
| <i>Thelypteris imbricata</i> (Liebm.) C. F. Reed | 190-250 | SAP, VS | T | | V | M, CA | Chis, Col, Gro, Jal, Nay, Oax, Tab, Ver. | mr | <i>T. Krömer et al. 2449; MEXU, UC</i> |
| <i>Thelypteris meniscioides</i> (Liebm.) C. F. Reed | 100-900 | SAP, BMM, BP-BQ, BP, ECO, VR, SMP | T | | A | M, Guatemala | Chis, Oax, Tab, Ver. | | <i>T. Krömer & E. Otto 2834; MEXU, UC</i> |

| | | | | | | | | |
|---|-----------|---------------------|---|---|-----------------------------------|--|-------|--|
| <i>Thelypteris patens</i> (Sw.) Small | 140-150 | SAP | T | A | M, CA, AN, SA | Camp, Chis, Gro, Hgo, Mich, Oax, Qro, QR, Tab, Ver. | r | <i>F. Vázquez B. 761</i> ; XAL |
| <i>Thelypteris paucipinnata</i> (Donn. Sm.) C. F. Reed | 740-1,400 | ECO, BP- BQ, BMM | T | A | M, Guatemala, Belice | Chis, Oax, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2004; MEXU, UC |
| <i>Thelypteris pilosohispida</i> (Hook.) Alston | 1,250 | BMM | T | A | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Pue, Ver. | mr | <i>R. Lira 18</i> ; MEXU, UAMIZ, XAL |
| <i>Thelypteris resiliens</i> (Maxon) A. R. Sm. | 450-650 | SAP | T | P | M, Guatemala, Belice, Honduras | Chis, Oax, Tab, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2274; MEXU, UC |
| <i>Thelypteris resinifera</i> (Desv.) Proctor | 150-950 | ECO, VA, VR | T | S | USA (Fla), M, CA, AN, nSA | Chis, Col, Gro, Jal, Méx, Mich, Mor, Oax, Pue, Qro, Tab, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Pérez- Peña 2782</i> ; MEXU |
| <i>Thelypteris rhachiflexuosa</i> Riba | 180-400 | SAP, VA, VS, | T | A | M (endémica) | Chis, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2309; MEXU, UC |
| <i>Thelypteris schaffneri</i> (Fée) C. F. Reed | ca. 700 | ECO | T | A | M (endémica) | Qro, SLP, Tam, Ver | mr | <i>L. Scheinvar et al. 678</i> ; MEXU |
| <i>Thelypteris serrata</i> (Cav.) Alston | 50-770 | SAP, VA | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Nay, Oax, Pue, QR, Ver, Tab. | r | <i>R. Acosta P. et al.</i> 3173; CIB |
| <i>Thelypteris tetragona</i> (Sw.) Small | 180 | VA | T | V | M, CA, AN, SA | Camp, Chis, Col, Gro, Hgo, Mich, Nay, Oax, Pue, Qro, QR, SLP, Sin, Tab, Tam, Ver, Yuc. | mr | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2311; MEXU, UC |
| <i>Thelypteris tuxtensis</i> T. Krömer, Acebey & A. R. Sm. | 920-1,100 | BMM, ECO | T | P | M (endémica) | Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2475; MEXU, UC, XAL |
| Woodsiaceae | | | | | | | | |
| <i>Diplazium donnell-smithii</i> Christ | 180-480 | SAP, VS | T | A | M, CA | Oax, Ver | mr | <i>T. Krömer & A. Pérez- Peña 2743</i> ; MEXU, UC |
| <i>Diplazium drepanolobium</i> A. R. Sm. | 150-520 | SAP | T | A | M, CA | Chis, Oax, Tab, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2719; MEXU, UC |
| <i>Diplazium franconis</i> Liebm. | 450-1,250 | SAP, BMM | T | V | M, CA | Chis, Gro, Hgo, Méx, Mich, Mor, Oax, Pue, Qro, SLP, Ver | NT, r | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2560; MEXU, UC |

| | | | | | | | | |
|--|-----------|----------------|---|---|---------------|--|-------|--|
| <i>Diplazium lonchophyllum</i> Kunze | 50-370 | SAP, VA, VS | T | S | M, CA, nSA | Chis, Col, Gro, Hgo, Jal, Méx, Mich, Mor, Nay, NL, Oax, Qro, Tab, Ver | | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2720; MEXU, UC |
| <i>Diplazium plantaginifolium</i> (L.) Urb. | 450-700 | SAP | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Oax, Pue, Ver | mr | <i>F. Ramírez R. 1098;</i> XAL |
| <i>Diplazium striatastrum</i> Lellinger | 970-1,190 | BMM, ECO | T | A | M, CA, nSA | Chis, Hgo, Oax, Qro, Ver | NT, r | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2514; MEXU, UC |
| <i>Diplazium striatum</i> (L.) C. Presl | 980 | BMM | T | V | M, CA, AN, SA | Chis, Gro, Oax, Pue, Tab, Ver | mr | <i>T. Krömer et al. 2582;</i> MEXU, UC |
| <i>Diplazium ternatum</i> Liebm. | 850-1,440 | ECO, BMM | T | V | M, CA | Chis, Gro, Hgo, Oax, Pue, Ver | | <i>R. Riba 1160;</i> MEXU, UAMIZ |
| <i>Diplazium urticifolium</i> Christ | 850-1,300 | BMM, ECO | T | V | M, CA | Chis, Oax, Pue, Ver. | r | <i>T. Krömer & A. Acebey</i> 2485; MEXU, UC |

Apéndice A2. Listado de especies citadas para la región de Los Tuxtlas (Lira y Riba, 1984; Riba y Pérez-García, 1997, Ramírez, 1999, Tejero-Diéz *et al.*, 2011) excluidas por este trabajo.

| Determinaciones erróneas | Lista de especies dudosas no confirmadas | Lista de especies fuera de los límites de la RBLT |
|---|---|--|
| <i>Adiantum tenerum</i> Sw. | <i>Anemia adiantifolia</i> (L.) Sw. | <i>Adiantum villosum</i> L. |
| <i>Asplenium auritum</i> Sw. | <i>Anemia oblongifolia</i> (Cav.) Sw. | <i>Camplyoneurum costatum</i> (Kunze) C. Presl |
| <i>Asplenium hoffmannii</i> Hieron. | <i>Asplenium laetum</i> Sw. | <i>Ceratopteris pteridoides</i> (Hook.) Hieron. |
| <i>Asplenium otites</i> Link | <i>Blechnum caudatum</i> Cav. | <i>Dicranopteris flexuosa</i> (Schrad.) Underw. |
| <i>Blechnum falciforme</i> (Liebm.) C. Chr. | <i>Cibotium schiedei</i> Schldl. & Cham. | <i>Elaphoglossum tejeroanum</i> A. Rojas |
| <i>Bolbitis aliena</i> (Sw.) Alston | <i>Cyathea fulva</i> (M. Martens & Galeotti) Fée | <i>Lindsaea arcuata</i> Kunze |
| <i>Bolbitis nicotianifolia</i> (Sw.) Alston | <i>Cyathea microdonta</i> (Desv.) Domin | <i>Lindsaea stricta</i> (Sw.) Dryand var. <i>stricta</i> |
| <i>Cochlidium rostratum</i> (Hook.) Maxon ex C. Chr. | <i>Cyathea myosuroides</i> (Liebm.) Domin | <i>Lindsaea lancea</i> (L.) Bedd. |
| <i>Ctenitis subincisum</i> (Willd.) A.R. Sm. & R.C. Moran (nombre mal escrito por <i>Megalastrum subincisum</i> (Willd.) A.R. Sm. & R.C. Moran) | <i>Elaphoglossum obscurum</i> (E. Fourn.) C. Chr. | <i>Loxogramme mexicana</i> (Fée) C. Chr. |
| <i>Danaea elliptica</i> Sm. | <i>Elaphoglossum eximium</i> (Mett.) Christ | <i>Lycopodium clavatum</i> L. |
| <i>Dennstaedtia obtusifolia</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) T. Moore | <i>Hemidictyum marginatum</i> (L.) C. Presl | <i>Lygodium volubile</i> Sw. |
| <i>Diplazium cristatum</i> (Desr.) Alston | <i>Hymenophyllum tegularis</i> (Desv.) Proctor & Lourteig | <i>Osmunda regalis</i> L. var. <i>spectabilis</i> (Willd.) A. Gray |
| <i>Elaphoglossum latifolium</i> (Sw.) J. Sm. | <i>Phanerophlebia gastonyi</i> Yatsk. | <i>Plagiogyria pectinata</i> (Liebm.) Lellinger |
| <i>Grammitis basiattenuata</i> (Jenman) Proctor | <i>Polybotrya polybotryoides</i> (Baker) Christ. | <i>Polypodium remotum</i> Desv. |
| <i>Huperzia orizabae</i> (Underw. & F.E. Lloyd) Holub | <i>Polypodium cryptocarpon</i> Fée | <i>Pteris propinqua</i> J. Agardh |
| <i>Hymenophyllum hirsutum</i> (L.) Sw. = <i>Hymenophyllum hirsutum</i> (L.) Sw. | <i>Psilotum complanatum</i> Sw. | <i>Pteris pungens</i> Willd. |

| | | |
|---|---|--|
| <i>Hypolepis repens</i> (L.) C. Presl | <i>Pteridium aquilinum</i> var. <i>feei</i> (W. Schaffn. Ex Fée) Maxon ex Yunck. | <i>Saccoloma elegans</i> Kaulf. |
| <i>Hypolepis nigrescens</i> Hook. | <i>Pteridium arachnoideum</i> (Kaulf.) Maxon | <i>Selaginella sellowii</i> Hieron. |
| <i>Megalastrum atrogriseum</i> (C. Chr.) A.R. Sm. & R.C. Moran | <i>Selaginella delicatissima</i> Linden ex A. Braun | <i>Thelypteris angustifolia</i> (Willd.) Proctor |
| <i>Megalastrum subincisum</i> (Willd.) A.R. Sm. & R.C. Moran | <i>Selaginella porphyrospora</i> A. Braun | <i>Thelypteris falcata</i> (Liebm.) R.M. Tryon |
| <i>Marattia alata</i> Sw. | <i>Selaginella schiedeana</i> A. Braun | <i>Trichomanes pinnatum</i> Hedw. |
| <i>Nephrolepis exaltata</i> (L.) Schott | <i>Selaginella sertata</i> Spring | |
| <i>N. biserrata</i> (Sw.) Schott | <i>Selaginella tenella</i> (P. Beauv.) Spring | |
| <i>N. rivularis</i> (Vahl) Mett. ex Krug | <i>Thelypteris balbisii</i> (Spreng.) Ching | |
| <i>Pecluma plumula</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M. G. Price | <i>Thelypteris rudis</i> (Kunze) Proctor | |
| <i>Phlebodium aureum</i> (L.) J. Sm. | | |
| <i>Phlebodium decumanum</i> (Willd.) J. Sm. | | |
| <i>Polypodium aureum</i> L. | | |
| <i>Polypodium dissimile</i> L. | | |
| <i>Polypodium loricum</i> L. | | |
| <i>Polypodium rzedowskianum</i> Mickel | | |
| <i>Selaginella mollis</i> A. Braun | | |
| <i>Selaginella pulcherrima</i> Liebm. ex E. Fourn. | | |
| <i>Vittaria lineata</i> (L.) Sm. | | |

Apéndice A3. Listado de sinónimos de especies incluídas en este trabajo que formaron parte de listados anteriores (Lira y Riba, 1984; Riba y Pérez-García, 1997, Ramírez, 1999).

Taxa

- Adiantum princeps* T. Moore = *Adiantum amplum* C. Presl
- Anthrophyum ensiforme* Hook. in Bentham = *Scoliosorus ensiformis* (Hook.) T. Moore
- Antrophyum lanceolatum* (L.) Kaulf. = *Polytaenium feei* (W. Schaffn. ex Fée) Maxon
- Asplenium lacerum* Schltld. & Cham = *Asplenium cuspidatum* Lam.
- Asplenium pyramidatum* Liebm. = *Asplenium cuspidatum* Lam.
- Asplenium conquisitum* Underw. & Maxon ex Christ = *Asplenium rutaceum* (Willd.) Mett.
- Asplenium repandulum* Kunze = *Hymenasplenium riparium* (Liebm.) L. Regalado & Prada
- Blechnum fraxineum* auct. non Willd. = *Blechnum gracile* Kaulf.
- Blechnum varians* (E. Fourn.) C. Chr. = *Blechnum schiedeanum* (Schltld. ex C. Presl) Hieron.
- Grammitis xiphopteroides* (Liebm.) A.R. Sm. = *Melpomene xiphopteroides* (Liebm.) A.R. Sm. & R.C. Moran
- Nephrolepis multiflora* (Roxb.) F.M. Jarrett ex C.V. Morton = *Nephrolepis brownii* (Desv.) Hovenkamp & Miyam.
- Pleopeltis revoluta* (Spreng. ex Willd.) A.R. Sm. = *Pleopeltis astrolepis* (Liebm.) E. Fourn.
- Polypodium consimile* Mett. = *Pecluma consimilis* (Mett.) M.G. Price
- Pteris mexicana* (Fée) E. Fourn. = *Pteris pulchra* Schltld. & Cham.
- Selaginella galeottii* Spring = *Selaginella stellata* Spring
- Vittaria costata* Kunze = *Ananthacorus angustifolius* (Sw.) Underw. & Maxon in Maxon
- Vittaria dimorpha* Müll. Berol. = *Vittaria graminifolia* Kaulf.

Apéndice B1. Lista de especies de helechos y licófitos en un gradiente altitudinal en la ladera noreste del Volcán San Martín, Veracruz, México, indicando tipo de vegetación (TV; SAP: selva alta perennifolia, TRA: bosque de transición y BMM: bosque mesófilo de montaña), categoría de sustrato (CS: T: terrestre, E: epífita, HE: hemiepífita, R: rupícola, E/T: epífita-terrestre, T/E:terrestre-epífita, T/E: terrestre-epífita accidental, E/R: epífitas-rupícolas) y estratificación vertical (S: suelo, U: sotobosque, A: árbol).

| Especies | TV | CS | S | U | A | Observaciones |
|---|---------------------|-----|---|---|---|---------------------------------------|
| LYCOPODIOPHYTA [Licófitos] | | | | | | |
| Lycopodiaceae | | | | | | |
| <i>Huperzia dichotoma</i> (Jacq.) Trev.= <i>Phlegmariurus dichotomus</i> (Jacq.) W.H. Wagner | SAP | E | | | X | |
| <i>Huperzia pithyoides</i> (Schltdl. & Cham.) Holub = <i>Phlegmariurus pithyoides</i> (Schltdl. & Cham.) B. Øllg. | TRA, BMM | E | | X | X | Sólo en BMM en U |
| <i>Huperzia pringlei</i> (Underw. & F. E. Lloyd) Holub = <i>Phlegmariurus pringlei</i> (Underw. & F.E. Lloyd) B. Øllg | BMM | E | | X | X | |
| <i>Huperzia taxifolia</i> (Sw.) Trevis. = <i>Phlegmariurus taxifolius</i> (Sw.) Á. Löve & D. Löve | TRA, BMM | E | | X | X | Sólo en BMM en U |
| Selaginellaceae | | | | | | |
| <i>Selaginella oaxacana</i> Spring | SAP | T | X | | | |
| POLYPODIOPHYTA [Helechos] | | | | | | |
| Aspleniaceae | | | | | | |
| <i>Asplenium abscissum</i> L. | TRA, BMM | T | X | | | |
| <i>Asplenium achilleifolium</i> (M. Martens & Galeotti) Liebm. | TRA, BMM | T | X | | | |
| <i>Asplenium auriculatum</i> Sw. | TRA, BMM | E | | X | X | |
| <i>Asplenium cuspidatum</i> Lam. | SAP, TRA, BMM | E | X | X | X | en SAP solo en A, solo en TRA en S |
| <i>Asplenium fragrans</i> Sw. | BMM | T/E | X | X | | |
| <i>Asplenium miradoreense</i> Liebm. | TRA, BMM | T/E | X | | X | |
| <i>Asplenium pteropus</i> Kaulf. | TRA | E | | X | | |
| Blechnaceae | | | | | | |

| | | | | | | |
|--|-------------|-----|---|---|---|------------------|
| <i>Blechnum appendiculatum</i> Willd. | BMM | T | X | | | |
| Cyatheaceae | | | | | | |
| <i>Alsophila firma</i> (Baker) D. S. Conant | TRA, BMM | T | X | | | |
| <i>Alsophila tryoniana</i> (Gastony) D. S. Conant | TRA | T | X | | | |
| Dennstaedtiaceae | | | | | | |
| <i>Dennstaedtia bipinnata</i> (Cav.) Maxon | TRA | T | X | | | |
| <i>Dennstaedtia cornuta</i> (Kaulf.) Mett. | TRA | T | X | | | |
| Dryopteridaceae | | | | | | |
| <i>Bolbitis bernoullii</i> (Kuhn ex Christ) Ching = <i>Mickelia bernoullii</i> (Kuhn ex Christ) R.C. Moran, Labiak & Sundue | SAP | H | X | X | X | |
| <i>Ctenitis excelsa</i> (Desv.) Proctor | TRA | T | X | | | |
| <i>Ctenitis melanosticta</i> (Kunze) Copel. | SAP, TRA | T | X | | | |
| <i>Elaphoglossum erinaceum</i> var. <i>erinaceum</i> (Fée) T. Moore | TRA, BMM | E | | X | X | solo en TRA en U |
| <i>Elaphoglossum guatemalense</i> (Klotzsch) T. Moore | TRA, BMM | E | | X | X | |
| <i>Elaphoglossum muscosum</i> (Sw.) T. Moore | BMM | E | | X | X | |
| <i>Elaphoglossum peltatum</i> (Sw.) Urb. | TRA, BMM | E/R | X | X | X | solo en BMM en S |
| <i>Elaphoglossum petiolatum</i> (Sw.) Urb. | TRA, BMM | E | | X | X | solo en BMM en U |
| <i>Elaphoglossum sartorii</i> (Liebm.) Mickel | TRA, BMM | E | X | X | X | solo en BMM en S |
| <i>Elaphoglossum vestitum</i> (Schltdl. & Cham.) T. Moore | TRA, BMM | E | | X | X | |
| <i>Elaphoglossum viride</i> (E. Fourn.) C. Chr. | BMM | T/E | X | X | X | |
| <i>Polystichum mickelii</i> A. R. Sm. | TRA, BMM | T | X | | | |
| Hymenophyllaceae | | | | | | |
| <i>Hymenophyllum fucoides</i> (Sw.) Sw. | BMM | E | | X | X | |
| <i>Hymenophyllum lanatum</i> Fée | TRA | E | | | X | |
| <i>Hymenophyllum maxonii</i> Christ ex C.V. Morton | TRA, BMM | E | | X | X | en TRA solo en U |
| <i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw. | TRA, | E | | X | X | |

| | | | | | | |
|---|-------------|-----|---|---|---|------------------|
| | BMM | | | | | |
| <i>Hymenophyllum pulchellum</i> Schldl. & Cham. | TRA | E | | | X | |
| <i>Hymenophyllum tunbrigense</i> (L.) Sm. | BMM | E | | X | X | |
| <i>Trichomanes ovale</i> (E. Fourn.) Wess. Boer = <i>Didymoglossum ovale</i> E. Fourn. | SAP | E | | | X | |
| <i>Trichomanes reptans</i> Sw. = <i>Didymoglossum reptans</i> (Sw.) C. Presl | TRA, BMM | R/E | X | X | X | en TRA solo en S |
| <i>Trichomanes collariatum</i> Bosch = <i>Vandenboschia collariata</i> (Bosch) Ebihara & K. Iwats. | SAP, TRA | E | | X | | |
| <i>Trichomanes radicans</i> Sw. = <i>Vandenboschia radicans</i> (Sw.) Copel. | TRA, BMM | E | X | X | X | solo en BMM en U |
| <i>Trichomanes hymenophylloides</i> Bosch = <i>Polyphlebium hymenophylloides</i> (Bosch) Ebihara & Dubuisson | BMM | E | | X | X | |
| Lomariopsidaceae | | | | | | |
| <i>Lomariopsis mexicana</i> Holttum | TRA | H | | X | | |
| <i>Lomariopsis recurvata</i> Fée | SAP | H | | X | | |
| Lygodiaceae | | | | | | |
| <i>Lygodium heterodoxum</i> Kunze | SAP | T | X | | | |
| Polypodiaceae | | | | | | |
| <i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée | SAP, TRA | E | | | X | |
| <i>Campyloneurum xalapense</i> Fée | TRA, BMM | E | | X | X | |
| <i>Cochlidium linearifolium</i> (Desv.) Maxon ex C. Chr. | BMM | E | | X | X | |
| <i>Cochlidium serrulatum</i> (Sw.) L.E. Bishop | BMM | E | | | X | |
| <i>Lellingeria prionodes</i> (Mickel & Beitel) A.R. Sm. & R.C. Moran = <i>Stenogrammitis prionodes</i> (Mickel & Beitel) Labiak | BMM | E | | | X | |
| <i>Melpomene xiphopteroides</i> (Liebm.) A.R. Sm. & R.C. Moran | BMM | E | | X | X | |
| <i>Micropolypodium trichomanoides</i> (Sw.) A. R. Sm. = <i>Moranopteris</i> <i>trichomanoides</i> (Swartz) R.Y. Hirai & J. Prado | BMM | E | | | X | |

| | | | | | | |
|--|---------------------|-----|---|---|---|---------------------------------|
| <i>Pecluma consimilis</i> (Mett.) M.G. Price | TRA, BMM | E | | X | X | |
| <i>Pecluma sursumcurrens</i> (Copel.) M.G. Price | TRA, BMM | E | | X | X | |
| <i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger | TRA, BMM | E/R | X | X | X | en TRA solo en A |
| <i>Pleopeltis angusta</i> var. <i>stenoloma</i> (Fée) Farw. | TRA, BMM | E | | | X | |
| <i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E. Fourn. | SAP | | | | X | |
| <i>Pleopeltis crassinervata</i> (Fée) T. Moore | TRA, BMM | E | | X | X | en TRA solo en A |
| <i>Pleopeltis fallax</i> (Schltdl. & Cham.) Mickel & Beitel | TRA | E | | | X | |
| <i>Polypodium polypodioides</i> var. <i>aciculare</i> (Weath.) E. G. Andrews & Windham = <i>Pleopeltis polypodioides</i> var. <i>acicularis</i> (Weath.) E. G. Andrews & Windham | SAP, TRA | E | | X | X | en SAP solo en A |
| <i>Polypodium fraternum</i> Schltdl. & Cham. | TRA | E | | | X | |
| <i>Polypodium rhodopleuron</i> Kunze | TRA, BMM | E/R | X | X | X | solo en BMM también en S y U |
| <i>Polypodium collinsii</i> Maxon = <i>Pleopeltis collinsii</i> (Maxon) A. R. Sm. & Tejero | TRA, BMM | E | X | X | X | en TRA solo en A |
| <i>Polypodium echinolepis</i> Fée | TRA, BMM | E | | X | X | en TRA solo en U |
| <i>Polypodium longepinnulatum</i> E. Fourn. | TRA, BMM | T/E | X | X | X | en BMM también en A |
| <i>Polypodium plebeium</i> Schltdl. & Cham. = <i>Pleopeltis plebeia</i> (Schltdl. & Cham.) A. R. Sm. & Tejero | TRA, BMM | E/R | | X | X | |
| <i>Polypodium rhachipterygium</i> Liebm | TRA | T/E | X | X | | |
| <i>Polypodium triseriale</i> Sw. | SAP | E | | | X | |
| <i>Terpsichore mollissima</i> (Fée) A.R. Sm. = <i>Alansmia elastica</i> (Bory ex Willdenow) Moguel & M. Kessler | TRA | E | | | X | |
| Pteridaceae | | | | | | |
| <i>Polytaenium feei</i> (W. Schaffn. ex Fée) Maxon | SAP, TRA, BMM | E | | X | X | en SAP solo en A |
| <i>Polytaenium lineatum</i> (Sw.) J. Sm. | BMM | E | | X | X | |

| | | | | | | |
|--|-------------|---|---|---|---|------------------|
| <i>Pteris altissima</i> Poir. | SAP, TRA | T | X | | | |
| <i>Pteris orizabae</i> M. Martens & Galeotti | BMM | T | X | | | |
| <i>Scoliosorus ensiformis</i> (Hook.) T. Moore | TRA, BMM | E | | X | X | |
| <i>Vittaria flavicosta</i> Mickel&Beitel | TRA, BMM | E | | X | X | |
| <i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf. | TRA, BMM | E | | X | X | en TRA solo en A |
| Tectariaceae | | | | | | |
| <i>Tectaria heracleifolia</i> (Willd.) Underw. | SAP | T | X | | | |
| Thelypteridaceae | | | | | | |
| <i>Thelypteris tuxtzensis</i> T. Krömer, Acebey & A.R. Sm. | TRA, BMM | T | X | | | |
| <i>Thelypteris resiliens</i> (Maxon) A.R. Sm. | SAP | T | X | | | |
| <i>Thelypteris rhachiflexuosa</i> Riba | SAP | T | X | | | |
| <i>Thelypteris</i> sp.1 | SAP | T | X | | | |
| <i>Thelypteris</i> sp.2 | SAP | T | X | | | |
| Woodsiaceae | | | | | | |
| <i>Diplazium drepanolobium</i> A.R. Sm. | SAP | T | X | | | |
| <i>Diplazium lonchophyllum</i> Kunze | SAP | T | X | | | |
| <i>Diplazium striatastrum</i> Lellinger | BMM | T | X | | | |
| <i>Diplazium striatum</i> (L.) C. Presl | TRA | T | X | | | |

Apéndice B2. Cálculo del ajuste del modelo de Clench para parcelas en tres tipos de vegetación SAP: Selva alta perennifolia, TRA: bosque de transición y BMM: Bosque mesófilo y por categoría de sustrato Epi: Epífita y Ter: terrestre, para cada tipo de vegetación.

| Núm. Parcela | Obs. SAP | Ajuste Clench | Obs. TRA | Ajuste Clench | Obs. BMM | Ajuste Clench | Obs. SAP-Epi | Ajuste Clench | Obs. SAP-Ter | Ajuste Clench | Obs. TRA-Epi | Ajuste Clench | Obs. TRA-Ter | Ajuste Clench | Obs. BMM-Epi | Ajuste Clench | Obs. BMM-Ter | Ajuste Clench |
|--------------|----------|---------------|----------|---------------|----------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|
| 1 | 8.86 | 8.2145 | 20.57 | 20.266 | 21 | 20.309 | 5.14 | 4.6436 | 3.71 | 3.6335 | 17 | 16.832 | 3.57 | 3.5892 | 17.78 | 17.462 | 3.22 | 2.8747 |
| 2 | 12.81 | 12.835 | 31.57 | 31.626 | 30.61 | 30.576 | 6.81 | 6.8999 | 6 | 5.9391 | 25.33 | 25.389 | 6.24 | 6.2018 | 25.97 | 25.915 | 4.64 | 4.6386 |
| 3 | 15.43 | 15.796 | 38.74 | 38.892 | 36.49 | 36.773 | 7.91 | 8.2335 | 7.51 | 7.5322 | 30.51 | 30.57 | 8.23 | 8.1886 | 30.8 | 30.9 | 5.69 | 5.8312 |
| 4 | 17.43 | 17.856 | 43.71 | 43.941 | 40.48 | 40.92 | 8.8 | 9.1142 | 8.63 | 8.6989 | 33.97 | 34.043 | 9.74 | 9.7505 | 33.94 | 34.189 | 6.54 | 6.6914 |
| 5 | 19.1 | 19.372 | 47.43 | 47.652 | 43.44 | 43.89 | 9.57 | 9.7394 | 9.52 | 9.5902 | 36.48 | 36.533 | 10.95 | 11.011 | 36.21 | 36.521 | 7.24 | 7.3412 |
| 6 | 20.57 | 20.534 | 50.43 | 50.495 | 45.8 | 46.121 | 10.29 | 10.206 | 10.29 | 10.293 | 38.43 | 38.406 | 12 | 12.049 | 37.99 | 38.261 | 7.81 | 7.8494 |
| 7 | 22 | 21.453 | 53 | 52.743 | 47.75 | 47.859 | 11 | 10.568 | 11 | 10.862 | 40 | 39.866 | 13 | 12.919 | 39.47 | 39.609 | 8.28 | 8.2577 |
| 8 | | 22.198 | | 54.565 | 49.44 | 49.251 | | 10.856 | | 11.332 | | 41.036 | | 13.658 | 40.78 | 40.684 | 8.67 | 8.5929 |
| 9 | | 22.815 | | 56.071 | 51 | 50.391 | | 11.092 | | 11.726 | | 41.995 | | 14.295 | 42 | 41.561 | 9 | 8.873 |
| 10 | | 23.333 | | 57.337 | | 51.341 | | 11.288 | | 12.062 | | 42.794 | | 14.848 | | 42.291 | | 9.1106 |
| 11 | | 23.775 | | 58.417 | | 52.146 | | 11.453 | | 12.351 | | 43.472 | | 15.334 | | 42.907 | | 9.3147 |
| 12 | | 24.157 | | 59.348 | | 52.836 | | 11.595 | | 12.603 | | 44.053 | | 15.764 | | 43.434 | | 9.4919 |
| 13 | | 24.489 | | 60.159 | | 53.435 | | 11.718 | | 12.825 | | 44.556 | | 16.147 | | 43.891 | | 9.6472 |
| 14 | | 24.781 | | 60.872 | | 53.959 | | 11.825 | | 13.021 | | 44.998 | | 16.491 | | 44.29 | | 9.7844 |
| 15 | | 25.04 | | 61.504 | | 54.421 | | 11.919 | | 13.195 | | 45.387 | | 16.8 | | 44.641 | | 9.9065 |
| 16 | | 25.271 | | 62.068 | | 54.832 | | 12.003 | | 13.352 | | 45.733 | | 17.081 | | 44.954 | | 10.016 |
| 17 | | 25.479 | | 62.574 | | 55.2 | | 12.078 | | 13.494 | | 46.043 | | 17.337 | | 45.233 | | 10.114 |
| 18 | | 25.666 | | 63.031 | | 55.532 | | 12.146 | | 13.622 | | 46.323 | | 17.57 | | 45.484 | | 10.204 |
| 19 | | 25.836 | | 63.446 | | 55.831 | | 12.207 | | 13.739 | | 46.575 | | 17.785 | | 45.711 | | 10.285 |
| 20 | | 25.991 | | 63.824 | | 56.104 | | 12.263 | | 13.846 | | 46.805 | | 17.982 | | 45.918 | | 10.359 |
| 21 | | 26.133 | | 64.169 | | 56.353 | | 12.313 | | 13.944 | | 47.015 | | 18.165 | | 46.106 | | 10.427 |
| 22 | | 26.263 | | 64.487 | | 56.581 | | 12.36 | | 14.035 | | 47.207 | | 18.334 | | 46.278 | | 10.49 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 23 | | 26.383 | | 64.779 | | 56.791 | | 12.402 | | 14.119 | | 47.384 | | 18.491 | | 46.437 | | 10.548 |
| 24 | | 26.494 | | 65.05 | | 56.985 | | 12.442 | | 14.196 | | 47.548 | | 18.638 | | 46.584 | | 10.601 |
| 25 | | 26.597 | | 65.301 | | 57.164 | | 12.478 | | 14.268 | | 47.699 | | 18.775 | | 46.719 | | 10.651 |
| 26 | | 26.692 | | 65.534 | | 57.331 | | 12.512 | | 14.336 | | 47.84 | | 18.903 | | 46.845 | | 10.697 |
| 27 | | 26.782 | | 65.752 | | 57.486 | | 12.543 | | 14.398 | | 47.971 | | 19.023 | | 46.962 | | 10.741 |
| 28 | | 26.865 | | 65.955 | | 57.631 | | 12.573 | | 14.457 | | 48.093 | | 19.136 | | 47.071 | | 10.781 |
| 29 | | 26.943 | | 66.146 | | 57.767 | | 12.6 | | 14.512 | | 48.207 | | 19.243 | | 47.173 | | 10.819 |
| 30 | | 27.017 | | 66.324 | | 57.894 | | 12.626 | | 14.564 | | 48.314 | | 19.343 | | 47.269 | | 10.855 |
| 31 | | 27.086 | | 66.493 | | 58.013 | | 12.65 | | 14.613 | | 48.415 | | 19.438 | | 47.359 | | 10.888 |
| 32 | | 27.151 | | 66.651 | | 58.126 | | 12.673 | | 14.659 | | 48.51 | | 19.528 | | 47.444 | | 10.92 |
| 33 | | 27.212 | | 66.8 | | 58.232 | | 12.694 | | 14.703 | | 48.599 | | 19.613 | | 47.523 | | 10.95 |
| 34 | | 27.27 | | 66.942 | | 58.332 | | 12.715 | | 14.744 | | 48.684 | | 19.694 | | 47.599 | | 10.978 |
| 35 | | 27.325 | | 67.075 | | 58.427 | | 12.734 | | 14.783 | | 48.764 | | 19.771 | | 47.67 | | 11.005 |
| 36 | | 27.377 | | 67.202 | | 58.516 | | 12.752 | | 14.821 | | 48.839 | | 19.844 | | 47.737 | | 11.031 |
| 37 | | 27.426 | | 67.323 | | 58.602 | | 12.769 | | 14.856 | | 48.911 | | 19.913 | | 47.801 | | 11.055 |
| 38 | | 27.473 | | 67.437 | | 58.682 | | 12.786 | | 14.889 | | 48.979 | | 19.98 | | 47.862 | | 11.078 |
| 39 | | 27.518 | | 67.546 | | 58.759 | | 12.801 | | 14.922 | | 49.044 | | 20.043 | | 47.92 | | 11.1 |
| 40 | | 27.56 | | 67.65 | | 58.833 | | 12.816 | | 14.952 | | 49.106 | | 20.104 | | 47.975 | | 11.121 |
| 41 | | 27.601 | | 67.749 | | 58.903 | | 12.83 | | 14.981 | | 49.165 | | 20.162 | | 48.027 | | 11.141 |
| 42 | | 27.64 | | 67.844 | | 58.969 | | 12.843 | | 15.009 | | 49.221 | | 20.217 | | 48.077 | | 11.16 |
| 43 | | 27.677 | | 67.934 | | 59.033 | | 12.856 | | 15.036 | | 49.275 | | 20.271 | | 48.125 | | 11.178 |
| 44 | | 27.713 | | 68.021 | | 59.094 | | 12.869 | | 15.061 | | 49.327 | | 20.322 | | 48.171 | | 11.196 |
| 45 | | 27.747 | | 68.104 | | 59.152 | | 12.88 | | 15.086 | | 49.376 | | 20.371 | | 48.215 | | 11.213 |
| 46 | | 27.779 | | 68.183 | | 59.208 | | 12.892 | | 15.109 | | 49.423 | | 20.418 | | 48.257 | | 11.229 |
| 47 | | 27.811 | | 68.259 | | 59.262 | | 12.903 | | 15.132 | | 49.468 | | 20.463 | | 48.297 | | 11.244 |
| 48 | | 27.841 | | 68.333 | | 59.314 | | 12.913 | | 15.154 | | 49.512 | | 20.507 | | 48.336 | | 11.259 |
| 49 | | 27.869 | | 68.403 | | 59.363 | | 12.923 | | 15.175 | | 49.554 | | 20.549 | | 48.373 | | 11.273 |
| 50 | | 27.897 | | 68.471 | | 59.411 | | 12.933 | | 15.195 | | 49.594 | | 20.59 | | 48.409 | | 11.287 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 51 | | 27.924 | | 68.536 | | 59.456 | | 12.942 | | 15.214 | | 49.632 | | 20.629 | | 48.443 | | 11.3 |
| 52 | | 27.95 | | 68.599 | | 59.501 | | 12.951 | | 15.233 | | 49.67 | | 20.666 | | 48.476 | | 11.313 |
| 53 | | 27.975 | | 68.66 | | 59.543 | | 12.959 | | 15.251 | | 49.706 | | 20.703 | | 48.508 | | 11.325 |
| 54 | | 27.999 | | 68.718 | | 59.584 | | 12.968 | | 15.268 | | 49.74 | | 20.738 | | 48.539 | | 11.337 |
| 55 | | 28.022 | | 68.774 | | 59.624 | | 12.976 | | 15.285 | | 49.774 | | 20.772 | | 48.568 | | 11.349 |
| 56 | | 28.044 | | 68.829 | | 59.662 | | 12.983 | | 15.301 | | 49.806 | | 20.805 | | 48.597 | | 11.36 |
| 57 | | 28.066 | | 68.882 | | 59.699 | | 12.991 | | 15.317 | | 49.837 | | 20.837 | | 48.625 | | 11.37 |
| 58 | | 28.087 | | 68.932 | | 59.734 | | 12.998 | | 15.332 | | 49.867 | | 20.868 | | 48.651 | | 11.381 |
| 59 | | 28.107 | | 68.982 | | 59.769 | | 13.005 | | 15.347 | | 49.896 | | 20.898 | | 48.677 | | 11.391 |
| 60 | | 28.127 | | 69.029 | | 59.802 | | 13.012 | | 15.361 | | 49.924 | | 20.927 | | 48.702 | | 11.4 |
| 61 | | 28.145 | | 69.076 | | 59.835 | | 13.018 | | 15.375 | | 49.952 | | 20.955 | | 48.726 | | 11.41 |
| 62 | | 28.164 | | 69.12 | | 59.866 | | 13.024 | | 15.388 | | 49.978 | | 20.982 | | 48.75 | | 11.419 |
| 63 | | 28.182 | | 69.164 | | 59.896 | | 13.031 | | 15.401 | | 50.004 | | 21.009 | | 48.773 | | 11.428 |
| 64 | | 28.199 | | 69.206 | | 59.926 | | 13.036 | | 15.414 | | 50.029 | | 21.034 | | 48.795 | | 11.436 |
| 65 | | 28.216 | | 69.247 | | 59.954 | | 13.042 | | 15.426 | | 50.053 | | 21.059 | | 48.816 | | 11.445 |
| 66 | | 28.232 | | 69.286 | | 59.982 | | 13.048 | | 15.438 | | 50.076 | | 21.084 | | 48.837 | | 11.453 |
| 67 | | 28.248 | | 69.325 | | 60.009 | | 13.053 | | 15.449 | | 50.099 | | 21.107 | | 48.857 | | 11.461 |
| 68 | | 28.263 | | 69.362 | | 60.035 | | 13.059 | | 15.461 | | 50.121 | | 21.13 | | 48.877 | | 11.468 |
| 69 | | 28.278 | | 69.399 | | 60.06 | | 13.064 | | 15.471 | | 50.142 | | 21.153 | | 48.896 | | 11.476 |
| 70 | | 28.293 | | 69.434 | | 60.085 | | 13.069 | | 15.482 | | 50.163 | | 21.174 | | 48.914 | | 11.483 |
| 71 | | 28.307 | | 69.468 | | 60.109 | | 13.073 | | 15.492 | | 50.183 | | 21.196 | | 48.932 | | 11.49 |
| 72 | | 28.32 | | 69.502 | | 60.133 | | 13.078 | | 15.502 | | 50.203 | | 21.216 | | 48.95 | | 11.497 |
| 73 | | 28.334 | | 69.534 | | 60.155 | | 13.083 | | 15.512 | | 50.222 | | 21.236 | | 48.967 | | 11.503 |
| 74 | | 28.347 | | 69.566 | | 60.177 | | 13.087 | | 15.522 | | 50.241 | | 21.256 | | 48.983 | | 11.51 |
| 75 | | 28.36 | | 69.597 | | 60.199 | | 13.092 | | 15.531 | | 50.259 | | 21.275 | | 48.999 | | 11.516 |
| 76 | | 28.372 | | 69.627 | | 60.22 | | 13.096 | | 15.54 | | 50.277 | | 21.294 | | 49.015 | | 11.522 |
| 77 | | 28.384 | | 69.657 | | 60.241 | | 13.1 | | 15.549 | | 50.294 | | 21.312 | | 49.03 | | 11.528 |
| 78 | | 28.396 | | 69.685 | | 60.261 | | 13.104 | | 15.557 | | 50.311 | | 21.33 | | 49.045 | | 11.534 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 79 | | 28.407 | | 69.713 | | 60.28 | | 13.108 | | 15.566 | | 50.328 | | 21.347 | | 49.06 | | 11.54 |
| 80 | | 28.418 | | 69.74 | | 60.299 | | 13.112 | | 15.574 | | 50.344 | | 21.364 | | 49.074 | | 11.546 |
| 81 | | 28.429 | | 69.767 | | 60.318 | | 13.115 | | 15.582 | | 50.359 | | 21.381 | | 49.088 | | 11.551 |
| 82 | | 28.44 | | 69.793 | | 60.336 | | 13.119 | | 15.59 | | 50.375 | | 21.397 | | 49.102 | | 11.556 |
| 83 | | 28.45 | | 69.818 | | 60.353 | | 13.123 | | 15.597 | | 50.39 | | 21.413 | | 49.115 | | 11.561 |
| 84 | | 28.461 | | 69.843 | | 60.371 | | 13.126 | | 15.605 | | 50.404 | | 21.428 | | 49.128 | | 11.567 |
| 85 | | 28.471 | | 69.867 | | 60.388 | | 13.13 | | 15.612 | | 50.419 | | 21.443 | | 49.14 | | 11.571 |
| 86 | | 28.48 | | 69.891 | | 60.404 | | 13.133 | | 15.619 | | 50.432 | | 21.458 | | 49.153 | | 11.576 |
| 87 | | 28.49 | | 69.914 | | 60.42 | | 13.136 | | 15.626 | | 50.446 | | 21.472 | | 49.165 | | 11.581 |
| 88 | | 28.499 | | 69.937 | | 60.436 | | 13.139 | | 15.633 | | 50.459 | | 21.487 | | 49.177 | | 11.586 |
| 89 | | 28.508 | | 69.959 | | 60.451 | | 13.142 | | 15.64 | | 50.472 | | 21.5 | | 49.188 | | 11.59 |
| 90 | | 28.517 | | 69.981 | | 60.467 | | 13.145 | | 15.646 | | 50.485 | | 21.514 | | 49.2 | | 11.595 |
| 91 | | 28.526 | | 70.002 | | 60.481 | | 13.148 | | 15.653 | | 50.498 | | 21.527 | | 49.211 | | 11.599 |
| 92 | | 28.534 | | 70.023 | | 60.496 | | 13.151 | | 15.659 | | 50.51 | | 21.54 | | 49.221 | | 11.603 |
| 93 | | 28.543 | | 70.043 | | 60.51 | | 13.154 | | 15.665 | | 50.522 | | 21.553 | | 49.232 | | 11.607 |
| 94 | | 28.551 | | 70.063 | | 60.524 | | 13.157 | | 15.671 | | 50.533 | | 21.565 | | 49.242 | | 11.612 |
| 95 | | 28.559 | | 70.082 | | 60.537 | | 13.16 | | 15.677 | | 50.545 | | 21.578 | | 49.252 | | 11.616 |
| 96 | | 28.567 | | 70.101 | | 60.551 | | 13.162 | | 15.683 | | 50.556 | | 21.59 | | 49.262 | | 11.619 |
| 97 | | 28.574 | | 70.12 | | 60.564 | | 13.165 | | 15.688 | | 50.567 | | 21.601 | | 49.272 | | 11.623 |
| 98 | | 28.582 | | 70.139 | | 60.576 | | 13.168 | | 15.694 | | 50.578 | | 21.613 | | 49.282 | | 11.627 |
| 99 | | 28.589 | | 70.157 | | 60.589 | | 13.17 | | 15.699 | | 50.588 | | 21.624 | | 49.291 | | 11.631 |
| 100 | | 28.596 | | 70.174 | | 60.601 | | 13.173 | | 15.705 | | 50.599 | | 21.635 | | 49.3 | | 11.634 |
| 101 | | 28.604 | | 70.191 | | 60.613 | | 13.175 | | 15.71 | | 50.609 | | 21.646 | | 49.309 | | 11.638 |
| 102 | | 28.611 | | 70.208 | | 60.625 | | 13.177 | | 15.715 | | 50.619 | | 21.657 | | 49.318 | | 11.641 |
| 103 | | 28.617 | | 70.225 | | 60.637 | | 13.18 | | 15.72 | | 50.629 | | 21.667 | | 49.327 | | 11.645 |
| 104 | | 28.624 | | 70.241 | | 60.648 | | 13.182 | | 15.725 | | 50.638 | | 21.678 | | 49.335 | | 11.648 |
| 105 | | 28.631 | | 70.257 | | 60.659 | | 13.184 | | 15.73 | | 50.648 | | 21.688 | | 49.343 | | 11.651 |
| 106 | | 28.637 | | 70.273 | | 60.67 | | 13.186 | | 15.735 | | 50.657 | | 21.698 | | 49.352 | | 11.655 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 107 | | 28.643 | | 70.289 | | 60.681 | | 13.189 | | 15.739 | | 50.666 | | 21.707 | | 49.36 | | 11.658 |
| 108 | | 28.65 | | 70.304 | | 60.691 | | 13.191 | | 15.744 | | 50.675 | | 21.717 | | 49.368 | | 11.661 |
| 109 | | 28.656 | | 70.319 | | 60.702 | | 13.193 | | 15.748 | | 50.684 | | 21.726 | | 49.375 | | 11.664 |
| 110 | | 28.662 | | 70.333 | | 60.712 | | 13.195 | | 15.753 | | 50.692 | | 21.736 | | 49.383 | | 11.667 |
| 111 | | 28.668 | | 70.348 | | 60.722 | | 13.197 | | 15.757 | | 50.701 | | 21.745 | | 49.39 | | 11.67 |
| 112 | | 28.673 | | 70.362 | | 60.732 | | 13.199 | | 15.761 | | 50.709 | | 21.754 | | 49.398 | | 11.673 |
| 113 | | 28.679 | | 70.376 | | 60.741 | | 13.201 | | 15.766 | | 50.717 | | 21.763 | | 49.405 | | 11.676 |
| 114 | | 28.685 | | 70.389 | | 60.751 | | 13.203 | | 15.77 | | 50.725 | | 21.771 | | 49.412 | | 11.678 |
| 115 | | 28.69 | | 70.403 | | 60.76 | | 13.204 | | 15.774 | | 50.733 | | 21.78 | | 49.419 | | 11.681 |
| 116 | | 28.696 | | 70.416 | | 60.769 | | 13.206 | | 15.778 | | 50.741 | | 21.788 | | 49.426 | | 11.684 |
| 117 | | 28.701 | | 70.429 | | 60.778 | | 13.208 | | 15.782 | | 50.748 | | 21.796 | | 49.432 | | 11.687 |
| 118 | | 28.706 | | 70.441 | | 60.787 | | 13.21 | | 15.786 | | 50.756 | | 21.804 | | 49.439 | | 11.689 |
| 119 | | 28.711 | | 70.454 | | 60.796 | | 13.212 | | 15.789 | | 50.763 | | 21.812 | | 49.446 | | 11.692 |
| 120 | | 28.716 | | 70.466 | | 60.804 | | 13.213 | | 15.793 | | 50.77 | | 21.82 | | 49.452 | | 11.694 |
| 121 | | 28.721 | | 70.478 | | 60.813 | | 13.215 | | 15.797 | | 50.777 | | 21.828 | | 49.458 | | 11.697 |
| 122 | | 28.726 | | 70.49 | | 60.821 | | 13.217 | | 15.8 | | 50.784 | | 21.835 | | 49.464 | | 11.699 |
| 123 | | 28.731 | | 70.502 | | 60.829 | | 13.218 | | 15.804 | | 50.791 | | 21.843 | | 49.471 | | 11.702 |
| 124 | | 28.736 | | 70.514 | | 60.837 | | 13.22 | | 15.807 | | 50.798 | | 21.85 | | 49.477 | | 11.704 |
| 125 | | 28.741 | | 70.525 | | 60.845 | | 13.222 | | 15.811 | | 50.805 | | 21.857 | | 49.482 | | 11.706 |
| 126 | | 28.745 | | 70.536 | | 60.853 | | 13.223 | | 15.814 | | 50.811 | | 21.864 | | 49.488 | | 11.709 |
| 127 | | 28.75 | | 70.547 | | 60.86 | | 13.225 | | 15.818 | | 50.818 | | 21.872 | | 49.494 | | 11.711 |
| 128 | | 28.754 | | 70.558 | | 60.868 | | 13.226 | | 15.821 | | 50.824 | | 21.878 | | 49.5 | | 11.713 |
| 129 | | 28.759 | | 70.569 | | 60.875 | | 13.228 | | 15.824 | | 50.83 | | 21.885 | | 49.505 | | 11.715 |
| 130 | | 28.763 | | 70.579 | | 60.883 | | 13.229 | | 15.827 | | 50.837 | | 21.892 | | 49.511 | | 11.718 |
| 131 | | 28.767 | | 70.59 | | 60.89 | | 13.231 | | 15.83 | | 50.843 | | 21.899 | | 49.516 | | 11.72 |
| 132 | | 28.771 | | 70.6 | | 60.897 | | 13.232 | | 15.834 | | 50.849 | | 21.905 | | 49.521 | | 11.722 |
| 133 | | 28.775 | | 70.61 | | 60.904 | | 13.233 | | 15.837 | | 50.854 | | 21.911 | | 49.526 | | 11.724 |
| 134 | | 28.78 | | 70.62 | | 60.911 | | 13.235 | | 15.84 | | 50.86 | | 21.918 | | 49.532 | | 11.726 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 135 | | 28.784 | | 70.63 | | 60.918 | | 13.236 | | 15.843 | | 50.866 | | 21.924 | | 49.537 | | 11.728 |
| 136 | | 28.787 | | 70.639 | | 60.924 | | 13.238 | | 15.845 | | 50.872 | | 21.93 | | 49.542 | | 11.73 |
| 137 | | 28.791 | | 70.649 | | 60.931 | | 13.239 | | 15.848 | | 50.877 | | 21.936 | | 49.547 | | 11.732 |
| 138 | | 28.795 | | 70.658 | | 60.937 | | 13.24 | | 15.851 | | 50.883 | | 21.942 | | 49.551 | | 11.734 |
| 139 | | 28.799 | | 70.667 | | 60.944 | | 13.241 | | 15.854 | | 50.888 | | 21.948 | | 49.556 | | 11.736 |
| 140 | | 28.803 | | 70.676 | | 60.95 | | 13.243 | | 15.857 | | 50.893 | | 21.954 | | 49.561 | | 11.738 |
| 141 | | 28.806 | | 70.685 | | 60.956 | | 13.244 | | 15.859 | | 50.899 | | 21.96 | | 49.566 | | 11.739 |
| 142 | | 28.81 | | 70.694 | | 60.963 | | 13.245 | | 15.862 | | 50.904 | | 21.965 | | 49.57 | | 11.741 |
| 143 | | 28.814 | | 70.703 | | 60.969 | | 13.246 | | 15.865 | | 50.909 | | 21.971 | | 49.575 | | 11.743 |
| 144 | | 28.817 | | 70.712 | | 60.975 | | 13.248 | | 15.867 | | 50.914 | | 21.976 | | 49.579 | | 11.745 |
| 145 | | 28.821 | | 70.72 | | 60.98 | | 13.249 | | 15.87 | | 50.919 | | 21.982 | | 49.584 | | 11.747 |
| 146 | | 28.824 | | 70.728 | | 60.986 | | 13.25 | | 15.873 | | 50.924 | | 21.987 | | 49.588 | | 11.748 |
| 147 | | 28.827 | | 70.737 | | 60.992 | | 13.251 | | 15.875 | | 50.929 | | 21.992 | | 49.592 | | 11.75 |
| 148 | | 28.831 | | 70.745 | | 60.998 | | 13.252 | | 15.877 | | 50.934 | | 21.998 | | 49.596 | | 11.752 |
| 149 | | 28.834 | | 70.753 | | 61.003 | | 13.253 | | 15.88 | | 50.938 | | 22.003 | | 49.601 | | 11.753 |
| 150 | | 28.837 | | 70.761 | | 61.009 | | 13.255 | | 15.882 | | 50.943 | | 22.008 | | 49.605 | | 11.755 |
| 151 | | 28.841 | | 70.769 | | 61.014 | | 13.256 | | 15.885 | | 50.947 | | 22.013 | | 49.609 | | 11.757 |
| 152 | | 28.844 | | 70.776 | | 61.02 | | 13.257 | | 15.887 | | 50.952 | | 22.018 | | 49.613 | | 11.758 |
| 153 | | 28.847 | | 70.784 | | 61.025 | | 13.258 | | 15.889 | | 50.956 | | 22.023 | | 49.617 | | 11.76 |
| 154 | | 28.85 | | 70.792 | | 61.03 | | 13.259 | | 15.892 | | 50.961 | | 22.028 | | 49.621 | | 11.761 |
| 155 | | 28.853 | | 70.799 | | 61.035 | | 13.26 | | 15.894 | | 50.965 | | 22.032 | | 49.624 | | 11.763 |
| 156 | | 28.856 | | 70.806 | | 61.04 | | 13.261 | | 15.896 | | 50.97 | | 22.037 | | 49.628 | | 11.764 |
| 157 | | 28.859 | | 70.814 | | 61.045 | | 13.262 | | 15.898 | | 50.974 | | 22.042 | | 49.632 | | 11.766 |
| 158 | | 28.862 | | 70.821 | | 61.05 | | 13.263 | | 15.901 | | 50.978 | | 22.046 | | 49.636 | | 11.767 |
| 159 | | 28.865 | | 70.828 | | 61.055 | | 13.264 | | 15.903 | | 50.982 | | 22.051 | | 49.639 | | 11.769 |
| 160 | | 28.868 | | 70.835 | | 61.06 | | 13.265 | | 15.905 | | 50.986 | | 22.055 | | 49.643 | | 11.77 |
| 161 | | 28.871 | | 70.842 | | 61.065 | | 13.266 | | 15.907 | | 50.99 | | 22.06 | | 49.647 | | 11.772 |
| 162 | | 28.873 | | 70.849 | | 61.07 | | 13.267 | | 15.909 | | 50.994 | | 22.064 | | 49.65 | | 11.773 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 163 | | 28.876 | | 70.855 | | 61.074 | | 13.268 | | 15.911 | | 50.998 | | 22.069 | | 49.654 | | 11.774 |
| 164 | | 28.879 | | 70.862 | | 61.079 | | 13.269 | | 15.913 | | 51.002 | | 22.073 | | 49.657 | | 11.776 |
| 165 | | 28.882 | | 70.869 | | 61.083 | | 13.27 | | 15.915 | | 51.006 | | 22.077 | | 49.66 | | 11.777 |
| 166 | | 28.884 | | 70.875 | | 61.088 | | 13.27 | | 15.917 | | 51.01 | | 22.081 | | 49.664 | | 11.778 |
| 167 | | 28.887 | | 70.882 | | 61.092 | | 13.271 | | 15.919 | | 51.014 | | 22.085 | | 49.667 | | 11.78 |
| 168 | | 28.89 | | 70.888 | | 61.097 | | 13.272 | | 15.921 | | 51.017 | | 22.089 | | 49.67 | | 11.781 |
| 169 | | 28.892 | | 70.894 | | 61.101 | | 13.273 | | 15.923 | | 51.021 | | 22.093 | | 49.674 | | 11.782 |
| 170 | | 28.895 | | 70.9 | | 61.105 | | 13.274 | | 15.925 | | 51.025 | | 22.097 | | 49.677 | | 11.784 |
| 171 | | 28.897 | | 70.906 | | 61.11 | | 13.275 | | 15.927 | | 51.028 | | 22.101 | | 49.68 | | 11.785 |
| 172 | | 28.9 | | 70.913 | | 61.114 | | 13.276 | | 15.928 | | 51.032 | | 22.105 | | 49.683 | | 11.786 |
| 173 | | 28.902 | | 70.919 | | 61.118 | | 13.276 | | 15.93 | | 51.035 | | 22.109 | | 49.686 | | 11.787 |
| 174 | | 28.905 | | 70.924 | | 61.122 | | 13.277 | | 15.932 | | 51.039 | | 22.113 | | 49.689 | | 11.789 |
| 175 | | 28.907 | | 70.93 | | 61.126 | | 13.278 | | 15.934 | | 51.042 | | 22.117 | | 49.692 | | 11.79 |
| 176 | | 28.909 | | 70.936 | | 61.13 | | 13.279 | | 15.936 | | 51.045 | | 22.12 | | 49.695 | | 11.791 |
| 177 | | 28.912 | | 70.942 | | 61.134 | | 13.28 | | 15.937 | | 51.049 | | 22.124 | | 49.698 | | 11.792 |
| 178 | | 28.914 | | 70.947 | | 61.138 | | 13.281 | | 15.939 | | 51.052 | | 22.128 | | 49.701 | | 11.793 |
| 179 | | 28.916 | | 70.953 | | 61.142 | | 13.281 | | 15.941 | | 51.055 | | 22.131 | | 49.704 | | 11.795 |
| 180 | | 28.919 | | 70.959 | | 61.146 | | 13.282 | | 15.942 | | 51.059 | | 22.135 | | 49.707 | | 11.796 |
| 181 | | 28.921 | | 70.964 | | 61.15 | | 13.283 | | 15.944 | | 51.062 | | 22.139 | | 49.71 | | 11.797 |
| 182 | | 28.923 | | 70.97 | | 61.153 | | 13.284 | | 15.946 | | 51.065 | | 22.142 | | 49.713 | | 11.798 |
| 183 | | 28.925 | | 70.975 | | 61.157 | | 13.284 | | 15.947 | | 51.068 | | 22.145 | | 49.715 | | 11.799 |
| 184 | | 28.927 | | 70.98 | | 61.161 | | 13.285 | | 15.949 | | 51.071 | | 22.149 | | 49.718 | | 11.8 |
| 185 | | 28.93 | | 70.985 | | 61.164 | | 13.286 | | 15.951 | | 51.074 | | 22.152 | | 49.721 | | 11.801 |
| 186 | | 28.932 | | 70.991 | | 61.168 | | 13.287 | | 15.952 | | 51.077 | | 22.156 | | 49.724 | | 11.802 |
| 187 | | 28.934 | | 70.996 | | 61.172 | | 13.287 | | 15.954 | | 51.08 | | 22.159 | | 49.726 | | 11.803 |
| 188 | | 28.936 | | 71.001 | | 61.175 | | 13.288 | | 15.955 | | 51.083 | | 22.162 | | 49.729 | | 11.804 |
| 189 | | 28.938 | | 71.006 | | 61.179 | | 13.289 | | 15.957 | | 51.086 | | 22.165 | | 49.731 | | 11.805 |
| 190 | | 28.94 | | 71.011 | | 61.182 | | 13.289 | | 15.958 | | 51.089 | | 22.169 | | 49.734 | | 11.806 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 191 | | 28.942 | | 71.016 | | 61.185 | | 13.29 | | 15.96 | | 51.092 | | 22.172 | | 49.737 | | 11.807 |
| 192 | | 28.944 | | 71.021 | | 61.189 | | 13.291 | | 15.961 | | 51.095 | | 22.175 | | 49.739 | | 11.809 |
| 193 | | 28.946 | | 71.025 | | 61.192 | | 13.291 | | 15.963 | | 51.098 | | 22.178 | | 49.742 | | 11.809 |
| 194 | | 28.948 | | 71.03 | | 61.195 | | 13.292 | | 15.964 | | 51.101 | | 22.181 | | 49.744 | | 11.81 |
| 195 | | 28.95 | | 71.035 | | 61.199 | | 13.293 | | 15.966 | | 51.103 | | 22.184 | | 49.747 | | 11.811 |
| 196 | | 28.952 | | 71.04 | | 61.202 | | 13.293 | | 15.967 | | 51.106 | | 22.187 | | 49.749 | | 11.812 |
| 197 | | 28.954 | | 71.044 | | 61.205 | | 13.294 | | 15.969 | | 51.109 | | 22.19 | | 49.751 | | 11.813 |
| 198 | | 28.956 | | 71.049 | | 61.208 | | 13.295 | | 15.97 | | 51.111 | | 22.193 | | 49.754 | | 11.814 |
| 199 | | 28.958 | | 71.053 | | 61.211 | | 13.295 | | 15.971 | | 51.114 | | 22.196 | | 49.756 | | 11.815 |
| 200 | | 28.959 | | 71.058 | | 61.215 | | 13.296 | | 15.973 | | 51.117 | | 22.199 | | 49.758 | | 11.816 |
| 201 | | 28.961 | | 71.062 | | 61.218 | | 13.296 | | 15.974 | | 51.119 | | 22.202 | | 49.761 | | 11.817 |
| 202 | | 28.963 | | 71.067 | | 61.221 | | 13.297 | | 15.975 | | 51.122 | | 22.205 | | 49.763 | | 11.818 |
| 203 | | 28.965 | | 71.071 | | 61.224 | | 13.298 | | 15.977 | | 51.124 | | 22.208 | | 49.765 | | 11.819 |
| 204 | | 28.967 | | 71.075 | | 61.227 | | 13.298 | | 15.978 | | 51.127 | | 22.21 | | 49.767 | | 11.82 |
| 205 | | 28.968 | | 71.08 | | 61.23 | | 13.299 | | 15.979 | | 51.129 | | 22.213 | | 49.77 | | 11.821 |
| 206 | | 28.97 | | 71.084 | | 61.233 | | 13.3 | | 15.981 | | 51.132 | | 22.216 | | 49.772 | | 11.822 |
| 207 | | 28.972 | | 71.088 | | 61.236 | | 13.3 | | 15.982 | | 51.134 | | 22.219 | | 49.774 | | 11.822 |
| 208 | | 28.974 | | 71.092 | | 61.238 | | 13.301 | | 15.983 | | 51.137 | | 22.221 | | 49.776 | | 11.823 |
| 209 | | 28.975 | | 71.096 | | 61.241 | | 13.301 | | 15.984 | | 51.139 | | 22.224 | | 49.778 | | 11.824 |
| 210 | | 28.977 | | 71.101 | | 61.244 | | 13.302 | | 15.986 | | 51.142 | | 22.227 | | 49.78 | | 11.825 |
| 211 | | 28.979 | | 71.105 | | 61.247 | | 13.302 | | 15.987 | | 51.144 | | 22.229 | | 49.782 | | 11.826 |
| 212 | | 28.98 | | 71.109 | | 61.25 | | 13.303 | | 15.988 | | 51.146 | | 22.232 | | 49.785 | | 11.827 |
| 213 | | 28.982 | | 71.113 | | 61.252 | | 13.303 | | 15.989 | | 51.149 | | 22.234 | | 49.787 | | 11.827 |
| 214 | | 28.983 | | 71.117 | | 61.255 | | 13.304 | | 15.991 | | 51.151 | | 22.237 | | 49.789 | | 11.828 |
| 215 | | 28.985 | | 71.12 | | 61.258 | | 13.305 | | 15.992 | | 51.153 | | 22.239 | | 49.791 | | 11.829 |
| 216 | | 28.987 | | 71.124 | | 61.261 | | 13.305 | | 15.993 | | 51.155 | | 22.242 | | 49.793 | | 11.83 |
| 217 | | 28.988 | | 71.128 | | 61.263 | | 13.306 | | 15.994 | | 51.158 | | 22.244 | | 49.795 | | 11.831 |
| 218 | | 28.99 | | 71.132 | | 61.266 | | 13.306 | | 15.995 | | 51.16 | | 22.247 | | 49.797 | | 11.831 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 219 | | 28.991 | | 71.136 | | 61.268 | | 13.307 | | 15.996 | | 51.162 | | 22.249 | | 49.799 | | 11.832 |
| 220 | | 28.993 | | 71.139 | | 61.271 | | 13.307 | | 15.998 | | 51.164 | | 22.252 | | 49.8 | | 11.833 |
| 221 | | 28.994 | | 71.143 | | 61.274 | | 13.308 | | 15.999 | | 51.166 | | 22.254 | | 49.802 | | 11.834 |
| 222 | | 28.996 | | 71.147 | | 61.276 | | 13.308 | | 16 | | 51.169 | | 22.257 | | 49.804 | | 11.835 |
| 223 | | 28.997 | | 71.15 | | 61.279 | | 13.309 | | 16.001 | | 51.171 | | 22.259 | | 49.806 | | 11.835 |
| 224 | | 28.999 | | 71.154 | | 61.281 | | 13.309 | | 16.002 | | 51.173 | | 22.261 | | 49.808 | | 11.836 |
| 225 | | 29 | | 71.158 | | 61.283 | | 13.31 | | 16.003 | | 51.175 | | 22.264 | | 49.81 | | 11.837 |
| 226 | | 29.002 | | 71.161 | | 61.286 | | 13.31 | | 16.004 | | 51.177 | | 22.266 | | 49.812 | | 11.837 |
| 227 | | 29.003 | | 71.165 | | 61.288 | | 13.311 | | 16.005 | | 51.179 | | 22.268 | | 49.813 | | 11.838 |
| 228 | | 29.005 | | 71.168 | | 61.291 | | 13.311 | | 16.006 | | 51.181 | | 22.27 | | 49.815 | | 11.839 |
| 229 | | 29.006 | | 71.171 | | 61.293 | | 13.312 | | 16.007 | | 51.183 | | 22.273 | | 49.817 | | 11.84 |
| 230 | | 29.007 | | 71.175 | | 61.295 | | 13.312 | | 16.008 | | 51.185 | | 22.275 | | 49.819 | | 11.84 |
| 231 | | 29.009 | | 71.178 | | 61.298 | | 13.313 | | 16.009 | | 51.187 | | 22.277 | | 49.821 | | 11.841 |
| 232 | | 29.01 | | 71.182 | | 61.3 | | 13.313 | | 16.01 | | 51.189 | | 22.279 | | 49.822 | | 11.842 |
| 233 | | 29.012 | | 71.185 | | 61.302 | | 13.314 | | 16.011 | | 51.191 | | 22.281 | | 49.824 | | 11.842 |
| 234 | | 29.013 | | 71.188 | | 61.305 | | 13.314 | | 16.012 | | 51.193 | | 22.283 | | 49.826 | | 11.843 |
| 235 | | 29.014 | | 71.191 | | 61.307 | | 13.314 | | 16.013 | | 51.195 | | 22.286 | | 49.827 | | 11.844 |
| 236 | | 29.016 | | 71.195 | | 61.309 | | 13.315 | | 16.014 | | 51.197 | | 22.288 | | 49.829 | | 11.844 |
| 237 | | 29.017 | | 71.198 | | 61.311 | | 13.315 | | 16.015 | | 51.199 | | 22.29 | | 49.831 | | 11.845 |
| 238 | | 29.018 | | 71.201 | | 61.314 | | 13.316 | | 16.016 | | 51.2 | | 22.292 | | 49.832 | | 11.846 |
| 239 | | 29.019 | | 71.204 | | 61.316 | | 13.316 | | 16.017 | | 51.202 | | 22.294 | | 49.834 | | 11.846 |
| 240 | | 29.021 | | 71.207 | | 61.318 | | 13.317 | | 16.018 | | 51.204 | | 22.296 | | 49.836 | | 11.847 |
| 241 | | 29.022 | | 71.211 | | 61.32 | | 13.317 | | 16.019 | | 51.206 | | 22.298 | | 49.837 | | 11.848 |
| 242 | | 29.023 | | 71.214 | | 61.322 | | 13.318 | | 16.02 | | 51.208 | | 22.3 | | 49.839 | | 11.848 |
| 243 | | 29.025 | | 71.217 | | 61.324 | | 13.318 | | 16.021 | | 51.209 | | 22.302 | | 49.84 | | 11.849 |
| 244 | | 29.026 | | 71.22 | | 61.327 | | 13.318 | | 16.022 | | 51.211 | | 22.304 | | 49.842 | | 11.85 |
| 245 | | 29.027 | | 71.223 | | 61.329 | | 13.319 | | 16.023 | | 51.213 | | 22.306 | | 49.843 | | 11.85 |
| 246 | | 29.028 | | 71.226 | | 61.331 | | 13.319 | | 16.024 | | 51.215 | | 22.308 | | 49.845 | | 11.851 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 247 | | 29.029 | | 71.229 | | 61.333 | | 13.32 | | 16.025 | | 51.216 | | 22.31 | | 49.847 | | 11.851 |
| 248 | | 29.031 | | 71.232 | | 61.335 | | 13.32 | | 16.026 | | 51.218 | | 22.312 | | 49.848 | | 11.852 |
| 249 | | 29.032 | | 71.234 | | 61.337 | | 13.32 | | 16.027 | | 51.22 | | 22.313 | | 49.85 | | 11.853 |
| 250 | | 29.033 | | 71.237 | | 61.339 | | 13.321 | | 16.027 | | 51.222 | | 22.315 | | 49.851 | | 11.853 |
| 251 | | 29.034 | | 71.24 | | 61.341 | | 13.321 | | 16.028 | | 51.223 | | 22.317 | | 49.853 | | 11.854 |
| 252 | | 29.035 | | 71.243 | | 61.343 | | 13.322 | | 16.029 | | 51.225 | | 22.319 | | 49.854 | | 11.854 |
| 253 | | 29.037 | | 71.246 | | 61.345 | | 13.322 | | 16.03 | | 51.227 | | 22.321 | | 49.855 | | 11.855 |
| 254 | | 29.038 | | 71.249 | | 61.347 | | 13.322 | | 16.031 | | 51.228 | | 22.323 | | 49.857 | | 11.856 |
| 255 | | 29.039 | | 71.251 | | 61.349 | | 13.323 | | 16.032 | | 51.23 | | 22.325 | | 49.858 | | 11.856 |
| 256 | | 29.04 | | 71.254 | | 61.35 | | 13.323 | | 16.033 | | 51.231 | | 22.326 | | 49.86 | | 11.857 |
| 257 | | 29.041 | | 71.257 | | 61.352 | | 13.324 | | 16.033 | | 51.233 | | 22.328 | | 49.861 | | 11.857 |
| 258 | | 29.042 | | 71.26 | | 61.354 | | 13.324 | | 16.034 | | 51.235 | | 22.33 | | 49.863 | | 11.858 |
| 259 | | 29.043 | | 71.262 | | 61.356 | | 13.324 | | 16.035 | | 51.236 | | 22.332 | | 49.864 | | 11.858 |
| 260 | | 29.044 | | 71.265 | | 61.358 | | 13.325 | | 16.036 | | 51.238 | | 22.333 | | 49.865 | | 11.859 |
| 261 | | 29.046 | | 71.268 | | 61.36 | | 13.325 | | 16.037 | | 51.239 | | 22.335 | | 49.867 | | 11.86 |
| 262 | | 29.047 | | 71.27 | | 61.362 | | 13.325 | | 16.037 | | 51.241 | | 22.337 | | 49.868 | | 11.86 |
| 263 | | 29.048 | | 71.273 | | 61.363 | | 13.326 | | 16.038 | | 51.242 | | 22.338 | | 49.869 | | 11.861 |
| 264 | | 29.049 | | 71.276 | | 61.365 | | 13.326 | | 16.039 | | 51.244 | | 22.34 | | 49.871 | | 11.861 |
| 265 | | 29.05 | | 71.278 | | 61.367 | | 13.326 | | 16.04 | | 51.245 | | 22.342 | | 49.872 | | 11.862 |
| 266 | | 29.051 | | 71.281 | | 61.369 | | 13.327 | | 16.041 | | 51.247 | | 22.344 | | 49.873 | | 11.862 |
| 267 | | 29.052 | | 71.283 | | 61.37 | | 13.327 | | 16.041 | | 51.248 | | 22.345 | | 49.875 | | 11.863 |
| 268 | | 29.053 | | 71.286 | | 61.372 | | 13.328 | | 16.042 | | 51.25 | | 22.347 | | 49.876 | | 11.863 |
| 269 | | 29.054 | | 71.288 | | 61.374 | | 13.328 | | 16.043 | | 51.251 | | 22.348 | | 49.877 | | 11.864 |
| 270 | | 29.055 | | 71.291 | | 61.376 | | 13.328 | | 16.044 | | 51.253 | | 22.35 | | 49.879 | | 11.864 |
| 271 | | 29.056 | | 71.293 | | 61.377 | | 13.329 | | 16.044 | | 51.254 | | 22.352 | | 49.88 | | 11.865 |
| 272 | | 29.057 | | 71.296 | | 61.379 | | 13.329 | | 16.045 | | 51.256 | | 22.353 | | 49.881 | | 11.865 |
| 273 | | 29.058 | | 71.298 | | 61.381 | | 13.329 | | 16.046 | | 51.257 | | 22.355 | | 49.882 | | 11.866 |
| 274 | | 29.059 | | 71.3 | | 61.382 | | 13.33 | | 16.047 | | 51.258 | | 22.356 | | 49.884 | | 11.866 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 275 | | 29.06 | | 71.303 | | 61.384 | | 13.33 | | 16.047 | | 51.26 | | 22.358 | | 49.885 | | 11.867 |
| 276 | | 29.061 | | 71.305 | | 61.386 | | 13.33 | | 16.048 | | 51.261 | | 22.359 | | 49.886 | | 11.867 |
| 277 | | 29.062 | | 71.308 | | 61.387 | | 13.331 | | 16.049 | | 51.263 | | 22.361 | | 49.887 | | 11.868 |
| 278 | | 29.063 | | 71.31 | | 61.389 | | 13.331 | | 16.05 | | 51.264 | | 22.363 | | 49.888 | | 11.868 |
| 279 | | 29.064 | | 71.312 | | 61.391 | | 13.331 | | 16.05 | | 51.265 | | 22.364 | | 49.89 | | 11.869 |
| 280 | | 29.065 | | 71.315 | | 61.392 | | 13.332 | | 16.051 | | 51.267 | | 22.366 | | 49.891 | | 11.869 |
| 281 | | 29.066 | | 71.317 | | 61.394 | | 13.332 | | 16.052 | | 51.268 | | 22.367 | | 49.892 | | 11.87 |
| 282 | | 29.067 | | 71.319 | | 61.395 | | 13.332 | | 16.052 | | 51.269 | | 22.369 | | 49.893 | | 11.87 |
| 283 | | 29.068 | | 71.321 | | 61.397 | | 13.332 | | 16.053 | | 51.271 | | 22.37 | | 49.894 | | 11.871 |
| 284 | | 29.068 | | 71.324 | | 61.398 | | 13.333 | | 16.054 | | 51.272 | | 22.371 | | 49.896 | | 11.871 |
| 285 | | 29.069 | | 71.326 | | 61.4 | | 13.333 | | 16.054 | | 51.273 | | 22.373 | | 49.897 | | 11.872 |
| 286 | | 29.07 | | 71.328 | | 61.401 | | 13.333 | | 16.055 | | 51.275 | | 22.374 | | 49.898 | | 11.872 |
| 287 | | 29.071 | | 71.33 | | 61.403 | | 13.334 | | 16.056 | | 51.276 | | 22.376 | | 49.899 | | 11.872 |
| 288 | | 29.072 | | 71.332 | | 61.404 | | 13.334 | | 16.056 | | 51.277 | | 22.377 | | 49.9 | | 11.873 |
| 289 | | 29.073 | | 71.335 | | 61.406 | | 13.334 | | 16.057 | | 51.278 | | 22.379 | | 49.901 | | 11.873 |
| 290 | | 29.074 | | 71.337 | | 61.407 | | 13.335 | | 16.058 | | 51.28 | | 22.38 | | 49.902 | | 11.874 |
| 291 | | 29.075 | | 71.339 | | 61.409 | | 13.335 | | 16.058 | | 51.281 | | 22.381 | | 49.903 | | 11.874 |
| 292 | | 29.076 | | 71.341 | | 61.41 | | 13.335 | | 16.059 | | 51.282 | | 22.383 | | 49.904 | | 11.875 |
| 293 | | 29.077 | | 71.343 | | 61.412 | | 13.336 | | 16.06 | | 51.283 | | 22.384 | | 49.906 | | 11.875 |
| 294 | | 29.077 | | 71.345 | | 61.413 | | 13.336 | | 16.06 | | 51.285 | | 22.386 | | 49.907 | | 11.876 |
| 295 | | 29.078 | | 71.347 | | 61.415 | | 13.336 | | 16.061 | | 51.286 | | 22.387 | | 49.908 | | 11.876 |
| 296 | | 29.079 | | 71.349 | | 61.416 | | 13.336 | | 16.062 | | 51.287 | | 22.388 | | 49.909 | | 11.876 |
| 297 | | 29.08 | | 71.351 | | 61.418 | | 13.337 | | 16.062 | | 51.288 | | 22.39 | | 49.91 | | 11.877 |
| 298 | | 29.081 | | 71.353 | | 61.419 | | 13.337 | | 16.063 | | 51.289 | | 22.391 | | 49.911 | | 11.877 |
| 299 | | 29.082 | | 71.355 | | 61.42 | | 13.337 | | 16.063 | | 51.291 | | 22.392 | | 49.912 | | 11.878 |
| 300 | | 29.082 | | 71.358 | | 61.422 | | 13.338 | | 16.064 | | 51.292 | | 22.394 | | 49.913 | | 11.878 |
| 301 | | 29.083 | | 71.36 | | 61.423 | | 13.338 | | 16.065 | | 51.293 | | 22.395 | | 49.914 | | 11.878 |
| 302 | | 29.084 | | 71.361 | | 61.425 | | 13.338 | | 16.065 | | 51.294 | | 22.396 | | 49.915 | | 11.879 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 303 | | 29.085 | | 71.363 | | 61.426 | | 13.338 | | 16.066 | | 51.295 | | 22.397 | | 49.916 | | 11.879 |
| 304 | | 29.086 | | 71.365 | | 61.427 | | 13.339 | | 16.066 | | 51.296 | | 22.399 | | 49.917 | | 11.88 |
| 305 | | 29.086 | | 71.367 | | 61.429 | | 13.339 | | 16.067 | | 51.297 | | 22.4 | | 49.918 | | 11.88 |
| 306 | | 29.087 | | 71.369 | | 61.43 | | 13.339 | | 16.068 | | 51.299 | | 22.401 | | 49.919 | | 11.881 |
| 307 | | 29.088 | | 71.371 | | 61.431 | | 13.339 | | 16.068 | | 51.3 | | 22.403 | | 49.92 | | 11.881 |
| 308 | | 29.089 | | 71.373 | | 61.433 | | 13.34 | | 16.069 | | 51.301 | | 22.404 | | 49.921 | | 11.881 |
| 309 | | 29.09 | | 71.375 | | 61.434 | | 13.34 | | 16.069 | | 51.302 | | 22.405 | | 49.922 | | 11.882 |
| 310 | | 29.09 | | 71.377 | | 61.435 | | 13.34 | | 16.07 | | 51.303 | | 22.406 | | 49.923 | | 11.882 |
| 311 | | 29.091 | | 71.379 | | 61.437 | | 13.34 | | 16.071 | | 51.304 | | 22.407 | | 49.924 | | 11.882 |
| 312 | | 29.092 | | 71.381 | | 61.438 | | 13.341 | | 16.071 | | 51.305 | | 22.409 | | 49.925 | | 11.883 |
| 313 | | 29.093 | | 71.383 | | 61.439 | | 13.341 | | 16.072 | | 51.306 | | 22.41 | | 49.926 | | 11.883 |
| 314 | | 29.093 | | 71.384 | | 61.44 | | 13.341 | | 16.072 | | 51.307 | | 22.411 | | 49.927 | | 11.884 |
| 315 | | 29.094 | | 71.386 | | 61.442 | | 13.341 | | 16.073 | | 51.308 | | 22.412 | | 49.928 | | 11.884 |
| 316 | | 29.095 | | 71.388 | | 61.443 | | 13.342 | | 16.073 | | 51.309 | | 22.413 | | 49.929 | | 11.884 |
| 317 | | 29.096 | | 71.39 | | 61.444 | | 13.342 | | 16.074 | | 51.311 | | 22.415 | | 49.93 | | 11.885 |
| 318 | | 29.096 | | 71.392 | | 61.445 | | 13.342 | | 16.074 | | 51.312 | | 22.416 | | 49.931 | | 11.885 |
| 319 | | 29.097 | | 71.393 | | 61.447 | | 13.342 | | 16.075 | | 51.313 | | 22.417 | | 49.931 | | 11.885 |
| 320 | | 29.098 | | 71.395 | | 61.448 | | 13.343 | | 16.076 | | 51.314 | | 22.418 | | 49.932 | | 11.886 |
| 321 | | 29.099 | | 71.397 | | 61.449 | | 13.343 | | 16.076 | | 51.315 | | 22.419 | | 49.933 | | 11.886 |
| 322 | | 29.099 | | 71.399 | | 61.45 | | 13.343 | | 16.077 | | 51.316 | | 22.42 | | 49.934 | | 11.887 |
| 323 | | 29.1 | | 71.4 | | 61.451 | | 13.343 | | 16.077 | | 51.317 | | 22.422 | | 49.935 | | 11.887 |
| 324 | | 29.101 | | 71.402 | | 61.453 | | 13.344 | | 16.078 | | 51.318 | | 22.423 | | 49.936 | | 11.887 |
| 325 | | 29.101 | | 71.404 | | 61.454 | | 13.344 | | 16.078 | | 51.319 | | 22.424 | | 49.937 | | 11.888 |
| 326 | | 29.102 | | 71.406 | | 61.455 | | 13.344 | | 16.079 | | 51.32 | | 22.425 | | 49.938 | | 11.888 |
| 327 | | 29.103 | | 71.407 | | 61.456 | | 13.344 | | 16.079 | | 51.321 | | 22.426 | | 49.939 | | 11.888 |
| 328 | | 29.104 | | 71.409 | | 61.457 | | 13.345 | | 16.08 | | 51.322 | | 22.427 | | 49.939 | | 11.889 |
| 329 | | 29.104 | | 71.411 | | 61.458 | | 13.345 | | 16.08 | | 51.323 | | 22.428 | | 49.94 | | 11.889 |
| 330 | | 29.105 | | 71.412 | | 61.46 | | 13.345 | | 16.081 | | 51.324 | | 22.429 | | 49.941 | | 11.889 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 331 | | 29.106 | | 71.414 | | 61.461 | | 13.345 | | 16.081 | | 51.325 | | 22.43 | | 49.942 | | 11.89 |
| 332 | | 29.106 | | 71.416 | | 61.462 | | 13.346 | | 16.082 | | 51.326 | | 22.431 | | 49.943 | | 11.89 |
| 333 | | 29.107 | | 71.417 | | 61.463 | | 13.346 | | 16.082 | | 51.327 | | 22.433 | | 49.944 | | 11.89 |
| 334 | | 29.108 | | 71.419 | | 61.464 | | 13.346 | | 16.083 | | 51.327 | | 22.434 | | 49.945 | | 11.891 |
| 335 | | 29.108 | | 71.42 | | 61.465 | | 13.346 | | 16.083 | | 51.328 | | 22.435 | | 49.945 | | 11.891 |
| 336 | | 29.109 | | 71.422 | | 61.466 | | 13.346 | | 16.084 | | 51.329 | | 22.436 | | 49.946 | | 11.891 |
| 337 | | 29.11 | | 71.424 | | 61.467 | | 13.347 | | 16.084 | | 51.33 | | 22.437 | | 49.947 | | 11.892 |
| 338 | | 29.11 | | 71.425 | | 61.469 | | 13.347 | | 16.085 | | 51.331 | | 22.438 | | 49.948 | | 11.892 |
| 339 | | 29.111 | | 71.427 | | 61.47 | | 13.347 | | 16.085 | | 51.332 | | 22.439 | | 49.949 | | 11.892 |
| 340 | | 29.112 | | 71.428 | | 61.471 | | 13.347 | | 16.086 | | 51.333 | | 22.44 | | 49.95 | | 11.893 |
| 341 | | 29.112 | | 71.43 | | 61.472 | | 13.348 | | 16.086 | | 51.334 | | 22.441 | | 49.95 | | 11.893 |
| 342 | | 29.113 | | 71.431 | | 61.473 | | 13.348 | | 16.087 | | 51.335 | | 22.442 | | 49.951 | | 11.893 |
| 343 | | 29.113 | | 71.433 | | 61.474 | | 13.348 | | 16.087 | | 51.336 | | 22.443 | | 49.952 | | 11.894 |
| 344 | | 29.114 | | 71.435 | | 61.475 | | 13.348 | | 16.088 | | 51.337 | | 22.444 | | 49.953 | | 11.894 |
| 345 | | 29.115 | | 71.436 | | 61.476 | | 13.348 | | 16.088 | | 51.338 | | 22.445 | | 49.953 | | 11.894 |
| 346 | | 29.115 | | 71.438 | | 61.477 | | 13.349 | | 16.089 | | 51.338 | | 22.446 | | 49.954 | | 11.895 |
| 347 | | 29.116 | | 71.439 | | 61.478 | | 13.349 | | 16.089 | | 51.339 | | 22.447 | | 49.955 | | 11.895 |
| 348 | | 29.117 | | 71.441 | | 61.479 | | 13.349 | | 16.089 | | 51.34 | | 22.448 | | 49.956 | | 11.895 |
| 349 | | 29.117 | | 71.442 | | 61.48 | | 13.349 | | 16.09 | | 51.341 | | 22.449 | | 49.957 | | 11.896 |
| 350 | | 29.118 | | 71.444 | | 61.481 | | 13.349 | | 16.09 | | 51.342 | | 22.45 | | 49.957 | | 11.896 |
| 351 | | 29.118 | | 71.445 | | 61.482 | | 13.35 | | 16.091 | | 51.343 | | 22.451 | | 49.958 | | 11.896 |
| 352 | | 29.119 | | 71.446 | | 61.483 | | 13.35 | | 16.091 | | 51.344 | | 22.452 | | 49.959 | | 11.896 |
| 353 | | 29.12 | | 71.448 | | 61.484 | | 13.35 | | 16.092 | | 51.344 | | 22.453 | | 49.96 | | 11.897 |
| 354 | | 29.12 | | 71.449 | | 61.485 | | 13.35 | | 16.092 | | 51.345 | | 22.454 | | 49.96 | | 11.897 |
| 355 | | 29.121 | | 71.451 | | 61.486 | | 13.35 | | 16.093 | | 51.346 | | 22.455 | | 49.961 | | 11.897 |
| 356 | | 29.121 | | 71.452 | | 61.487 | | 13.351 | | 16.093 | | 51.347 | | 22.455 | | 49.962 | | 11.898 |
| 357 | | 29.122 | | 71.454 | | 61.488 | | 13.351 | | 16.093 | | 51.348 | | 22.456 | | 49.963 | | 11.898 |
| 358 | | 29.122 | | 71.455 | | 61.489 | | 13.351 | | 16.094 | | 51.349 | | 22.457 | | 49.963 | | 11.898 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 359 | | 29.123 | | 71.457 | | 61.49 | | 13.351 | | 16.094 | | 51.349 | | 22.458 | | 49.964 | | 11.899 |
| 360 | | 29.124 | | 71.458 | | 61.491 | | 13.351 | | 16.095 | | 51.35 | | 22.459 | | 49.965 | | 11.899 |
| 361 | | 29.124 | | 71.459 | | 61.492 | | 13.352 | | 16.095 | | 51.351 | | 22.46 | | 49.965 | | 11.899 |
| 362 | | 29.125 | | 71.461 | | 61.493 | | 13.352 | | 16.096 | | 51.352 | | 22.461 | | 49.966 | | 11.899 |
| 363 | | 29.125 | | 71.462 | | 61.494 | | 13.352 | | 16.096 | | 51.353 | | 22.462 | | 49.967 | | 11.9 |
| 364 | | 29.126 | | 71.463 | | 61.495 | | 13.352 | | 16.096 | | 51.354 | | 22.463 | | 49.968 | | 11.9 |
| 365 | | 29.126 | | 71.465 | | 61.496 | | 13.352 | | 16.097 | | 51.354 | | 22.464 | | 49.968 | | 11.9 |
| 366 | | 29.127 | | 71.466 | | 61.497 | | 13.353 | | 16.097 | | 51.355 | | 22.465 | | 49.969 | | 11.901 |
| 367 | | 29.128 | | 71.468 | | 61.498 | | 13.353 | | 16.098 | | 51.356 | | 22.465 | | 49.97 | | 11.901 |
| 368 | | 29.128 | | 71.469 | | 61.499 | | 13.353 | | 16.098 | | 51.357 | | 22.466 | | 49.97 | | 11.901 |
| 369 | | 29.129 | | 71.47 | | 61.5 | | 13.353 | | 16.099 | | 51.357 | | 22.467 | | 49.971 | | 11.901 |
| 370 | | 29.129 | | 71.472 | | 61.501 | | 13.353 | | 16.099 | | 51.358 | | 22.468 | | 49.972 | | 11.902 |
| 371 | | 29.13 | | 71.473 | | 61.501 | | 13.354 | | 16.099 | | 51.359 | | 22.469 | | 49.972 | | 11.902 |
| 372 | | 29.13 | | 71.474 | | 61.502 | | 13.354 | | 16.1 | | 51.36 | | 22.47 | | 49.973 | | 11.902 |
| 373 | | 29.131 | | 71.475 | | 61.503 | | 13.354 | | 16.1 | | 51.361 | | 22.471 | | 49.974 | | 11.902 |
| 374 | | 29.131 | | 71.477 | | 61.504 | | 13.354 | | 16.101 | | 51.361 | | 22.471 | | 49.974 | | 11.903 |
| 375 | | 29.132 | | 71.478 | | 61.505 | | 13.354 | | 16.101 | | 51.362 | | 22.472 | | 49.975 | | 11.903 |
| 376 | | 29.132 | | 71.479 | | 61.506 | | 13.354 | | 16.101 | | 51.363 | | 22.473 | | 49.976 | | 11.903 |
| 377 | | 29.133 | | 71.481 | | 61.507 | | 13.355 | | 16.102 | | 51.364 | | 22.474 | | 49.976 | | 11.904 |
| 378 | | 29.133 | | 71.482 | | 61.508 | | 13.355 | | 16.102 | | 51.364 | | 22.475 | | 49.977 | | 11.904 |
| 379 | | 29.134 | | 71.483 | | 61.509 | | 13.355 | | 16.102 | | 51.365 | | 22.476 | | 49.978 | | 11.904 |
| 380 | | 29.135 | | 71.484 | | 61.509 | | 13.355 | | 16.103 | | 51.366 | | 22.476 | | 49.978 | | 11.904 |
| 381 | | 29.135 | | 71.486 | | 61.51 | | 13.355 | | 16.103 | | 51.366 | | 22.477 | | 49.979 | | 11.905 |
| 382 | | 29.136 | | 71.487 | | 61.511 | | 13.355 | | 16.104 | | 51.367 | | 22.478 | | 49.98 | | 11.905 |
| 383 | | 29.136 | | 71.488 | | 61.512 | | 13.356 | | 16.104 | | 51.368 | | 22.479 | | 49.98 | | 11.905 |
| 384 | | 29.137 | | 71.489 | | 61.513 | | 13.356 | | 16.104 | | 51.369 | | 22.48 | | 49.981 | | 11.905 |
| 385 | | 29.137 | | 71.491 | | 61.514 | | 13.356 | | 16.105 | | 51.369 | | 22.481 | | 49.982 | | 11.906 |
| 386 | | 29.138 | | 71.492 | | 61.515 | | 13.356 | | 16.105 | | 51.37 | | 22.481 | | 49.982 | | 11.906 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 387 | | 29.138 | | 71.493 | | 61.515 | | 13.356 | | 16.105 | | 51.371 | | 22.482 | | 49.983 | | 11.906 |
| 388 | | 29.139 | | 71.494 | | 61.516 | | 13.356 | | 16.106 | | 51.371 | | 22.483 | | 49.983 | | 11.906 |
| 389 | | 29.139 | | 71.495 | | 61.517 | | 13.357 | | 16.106 | | 51.372 | | 22.484 | | 49.984 | | 11.907 |
| 390 | | 29.14 | | 71.497 | | 61.518 | | 13.357 | | 16.107 | | 51.373 | | 22.484 | | 49.985 | | 11.907 |
| 391 | | 29.14 | | 71.498 | | 61.519 | | 13.357 | | 16.107 | | 51.374 | | 22.485 | | 49.985 | | 11.907 |
| 392 | | 29.141 | | 71.499 | | 61.52 | | 13.357 | | 16.107 | | 51.374 | | 22.486 | | 49.986 | | 11.907 |
| 393 | | 29.141 | | 71.5 | | 61.52 | | 13.357 | | 16.108 | | 51.375 | | 22.487 | | 49.987 | | 11.908 |
| 394 | | 29.141 | | 71.501 | | 61.521 | | 13.357 | | 16.108 | | 51.376 | | 22.488 | | 49.987 | | 11.908 |
| 395 | | 29.142 | | 71.503 | | 61.522 | | 13.358 | | 16.108 | | 51.376 | | 22.488 | | 49.988 | | 11.908 |
| 396 | | 29.142 | | 71.504 | | 61.523 | | 13.358 | | 16.109 | | 51.377 | | 22.489 | | 49.988 | | 11.908 |
| 397 | | 29.143 | | 71.505 | | 61.524 | | 13.358 | | 16.109 | | 51.378 | | 22.49 | | 49.989 | | 11.909 |
| 398 | | 29.143 | | 71.506 | | 61.524 | | 13.358 | | 16.109 | | 51.378 | | 22.491 | | 49.989 | | 11.909 |
| 399 | | 29.144 | | 71.507 | | 61.525 | | 13.358 | | 16.11 | | 51.379 | | 22.491 | | 49.99 | | 11.909 |
| 400 | | 29.144 | | 71.508 | | 61.526 | | 13.358 | | 16.11 | | 51.38 | | 22.492 | | 49.991 | | 11.909 |
| 401 | | 29.145 | | 71.509 | | 61.527 | | 13.359 | | 16.111 | | 51.38 | | 22.493 | | 49.991 | | 11.909 |
| 402 | | 29.145 | | 71.51 | | 61.527 | | 13.359 | | 16.111 | | 51.381 | | 22.494 | | 49.992 | | 11.91 |
| 403 | | 29.146 | | 71.512 | | 61.528 | | 13.359 | | 16.111 | | 51.382 | | 22.494 | | 49.992 | | 11.91 |
| 404 | | 29.146 | | 71.513 | | 61.529 | | 13.359 | | 16.112 | | 51.382 | | 22.495 | | 49.993 | | 11.91 |
| 405 | | 29.147 | | 71.514 | | 61.53 | | 13.359 | | 16.112 | | 51.383 | | 22.496 | | 49.994 | | 11.91 |
| 406 | | 29.147 | | 71.515 | | 61.531 | | 13.359 | | 16.112 | | 51.384 | | 22.496 | | 49.994 | | 11.911 |
| 407 | | 29.148 | | 71.516 | | 61.531 | | 13.36 | | 16.113 | | 51.384 | | 22.497 | | 49.995 | | 11.911 |
| 408 | | 29.148 | | 71.517 | | 61.532 | | 13.36 | | 16.113 | | 51.385 | | 22.498 | | 49.995 | | 11.911 |
| 409 | | 29.148 | | 71.518 | | 61.533 | | 13.36 | | 16.113 | | 51.385 | | 22.499 | | 49.996 | | 11.911 |
| 410 | | 29.149 | | 71.519 | | 61.534 | | 13.36 | | 16.114 | | 51.386 | | 22.499 | | 49.996 | | 11.912 |
| 411 | | 29.149 | | 71.52 | | 61.534 | | 13.36 | | 16.114 | | 51.387 | | 22.5 | | 49.997 | | 11.912 |
| 412 | | 29.15 | | 71.521 | | 61.535 | | 13.36 | | 16.114 | | 51.387 | | 22.501 | | 49.997 | | 11.912 |
| 413 | | 29.15 | | 71.523 | | 61.536 | | 13.36 | | 16.115 | | 51.388 | | 22.501 | | 49.998 | | 11.912 |
| 414 | | 29.151 | | 71.524 | | 61.537 | | 13.361 | | 16.115 | | 51.389 | | 22.502 | | 49.999 | | 11.912 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------------------------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|--|--------|
| 415 | | 29.151 | | 71.525 | | 61.537 | | 13.361 | | 16.115 | | 51.389 | | 22.503 | | 49.999 | | 11.913 |
| 416 | | 29.151 | | 71.526 | | 61.538 | | 13.361 | | 16.115 | | 51.39 | | 22.504 | | 50 | | 11.913 |
| 417 | | 29.152 | | 71.527 | | 61.539 | | 13.361 | | 16.116 | | 51.39 | | 22.504 | | 50 | | 11.913 |
| Núm. Sp. estimado | | 29.3 | | 71.85 | | 61.76 | | 13.41 | | 16.27 | | 51.65 | | 22.79 | | 50.16 | | 12 |

Apéndice B3. Lista de especies de helechos y licófitos epífitas de Los Tuxtlas, Veracruz, México, indicando el número de registros por tipo de vegetación (SAP: selva alta perennifolia, TRA: bosque de transición y BMM: bosque mesófilo de montaña) en que se encontraron al menos cinco veces en alguna de las zonas de Johansson y/o sotobosque. Tablas de contingencia y valores de probabilidad mediante la prueba exacta de Fisher two-sided para los taxa con preferencias de hábitat; significativo ($P < 0.05$); NS = no significativo. Las cuatro categorías de tipos ecológicos: generalistas (gen-registrados en tres o más zonas), hemiepífitas (hemi), epífitas de tronco (registrados hasta tres zonas continuas en el tronco), y epífitas del dosel (registrados hasta tres zonas continuas dentro del dosel). ASPL: Aspleniaceae; DRYO: Dryopteridaceae; HYME: Hymenophyllaceae; LYCO: Lycopodiaceae; POLY: Polypodiaceae; PTER: Pteridaceae.

| Familia | Especies | Tipo Veg. | Registros totales (u+ZJ) | U | Presente tronco | Ausente tronco | Presente dosel | Ausente dosel | P | Tipo ecológico |
|---------|---|-----------|--------------------------|---|-----------------|----------------|----------------|---------------|--------|----------------|
| POLY | <i>Campyloneurum angustifolium</i> | SAP | 16 | 0 | 4 | 3 | 6 | 1 | NS | gen |
| POLY | <i>Pleopeltis astrolepis</i> | SAP | 15 | 0 | 1 | 6 | 6 | 1 | 0.0291 | dosel |
| POLY | <i>Polypodium polypodioides</i> var. <i>aciculare</i> | SAP | 11 | 0 | 2 | 5 | 5 | 2 | NS | dosel |
| DRYO | <i>Bolbitis bernoullii</i> | SAP | 5 | 4 | 1 | 4 | 0 | 5 | NS | hemi |
| ASPL | <i>Asplenium auriculatum</i> | TRA | 8 | 3 | 3 | 4 | 0 | 7 | NS | tronco |
| ASPL | <i>Asplenium cuspidatum</i> | TRA | 10 | 2 | 3 | 4 | 3 | 4 | NS | gen |
| POLY | <i>Campyloneurum xalapense</i> | TRA | 14 | 6 | 4 | 3 | 2 | 5 | NS | gen |
| DRYO | <i>Elaphoglossum guatemalense</i> | TRA | 14 | 2 | 3 | 4 | 4 | 3 | NS | gen |
| DRYO | <i>Elaphoglossum peltatum</i> | TRA | 8 | 2 | 1 | 6 | 2 | 5 | NS | gen |
| DRYO | <i>Elaphoglossum petiolatum</i> | TRA | 6 | 0 | 0 | 7 | 4 | 3 | NS | dosel |
| DRYO | <i>Elaphoglossum sartorii</i> | TRA | 6 | 2 | 1 | 6 | 2 | 5 | NS | gen |
| DRYO | <i>Elaphoglossum vestitum</i> | TRA | 17 | 2 | 4 | 3 | 5 | 2 | NS | gen |
| HYME | <i>Hymenophyllum polyanthos</i> | TRA | 13 | 1 | 3 | 4 | 3 | 4 | NS | gen |
| POLY | <i>Pecluma consimilis</i> | TRA | 8 | 2 | 4 | 3 | 0 | 7 | NS | tronco |
| POLY | <i>Pecluma sursumcurrens</i> | TRA | 7 | 1 | 3 | 4 | 2 | 5 | NS | gen |
| POLY | <i>Pleopeltis angusta</i> var. <i>stenoloma</i> | TRA | 7 | 0 | 1 | 6 | 3 | 4 | NS | dosel |

| | | | | | | | | | | |
|-------------|--|-----|----|---|---|---|---|---|---------|--------|
| POLY | <i>Pleopeltis crassinervata</i> | TRA | 11 | 0 | 0 | 7 | 5 | 2 | 0.021 | dosel |
| POLY | <i>Polypodium echinolepis</i> | TRA | 6 | 2 | 2 | 5 | 1 | 6 | NS | gen |
| POLY | <i>Polypodium plebeium</i> | TRA | 10 | 2 | 1 | 6 | 3 | 4 | NS | gen |
| PTER | <i>Polytaenium feei</i> | TRA | 7 | 7 | 7 | 0 | 0 | 7 | < 0.001 | tronco |
| PTER | <i>Scoliosorus ensiformis</i> | TRA | 11 | 7 | 2 | 5 | 1 | 6 | NS | tronco |
| PTER | <i>Vittaria flavicosta</i> | TRA | 11 | 2 | 4 | 3 | 3 | 4 | NS | gen |
| ASPL | <i>Asplenium auriculatum</i> | BMM | 12 | 6 | 3 | 6 | 0 | 9 | NS | tronco |
| ASPL | <i>Asplenium cuspidatum</i> | BMM | 23 | 6 | 5 | 4 | 5 | 4 | NS | gen |
| POLY | <i>Campyloneurum xalapense</i> | BMM | 10 | 6 | 4 | 5 | 0 | 9 | NS | tronco |
| POLY | <i>Cochlidium linearifolium</i> | BMM | 11 | 3 | 2 | 7 | 3 | 6 | NS | gen |
| DRYO | <i>Elaphoglossum erinaceum</i> var. <i>erinaceum</i> | BMM | 7 | 3 | 2 | 7 | 1 | 8 | NS | tronco |
| DRYO | <i>Elaphoglossum guatemalense</i> | BMM | 14 | 5 | 1 | 8 | 4 | 5 | NS | gen |
| DRYO | <i>Elaphoglossum muscosum</i> | BMM | 5 | 2 | 0 | 9 | 3 | 6 | NS | gen |
| DRYO | <i>Elaphoglossum peltatum</i> | BMM | 8 | 2 | 2 | 7 | 1 | 8 | NS | gen |
| DRYO | <i>Elaphoglossum petiolatum</i> | BMM | 12 | 2 | 1 | 8 | 5 | 4 | NS | gen |
| DRYO | <i>Elaphoglossum sartorii</i> | BMM | 7 | 2 | 4 | 5 | 1 | 8 | NS | gen |
| DRYO | <i>Elaphoglossum vestitum</i> | BMM | 12 | 3 | 1 | 8 | 4 | 5 | NS | gen |
| DRYO | <i>Elaphoglossum viride</i> | BMM | 5 | 2 | 2 | 7 | 1 | 8 | NS | tronco |
| LYCO | <i>Huperzia pithyoides</i> | BMM | 5 | 1 | 0 | 9 | 4 | 5 | NS | dosel |
| LYCO | <i>Huperzia taxifolia</i> | BMM | 9 | 1 | 0 | 9 | 5 | 4 | 0.0294 | dosel |
| HYME | <i>Hymenophyllum fucoides</i> | BMM | 7 | 2 | 1 | 8 | 2 | 7 | NS | gen |
| HYME | <i>Hymenophyllum maxonii</i> | BMM | 7 | 3 | 2 | 7 | 0 | 9 | NS | tronco |
| HYME | <i>Hymenophyllum tunbrigense</i> | BMM | 8 | 2 | 2 | 7 | 1 | 8 | NS | tronco |
| HYME | <i>Hymenophyllum polyanthos</i> | BMM | 14 | 5 | 4 | 5 | 3 | 6 | NS | gen |
| POLY | <i>Melpomene xiphopteroides</i> | BMM | 5 | 2 | 0 | 9 | 2 | 7 | NS | gen |
| POLY | <i>Pecluma consimilis</i> | BMM | 7 | 4 | 3 | 6 | 0 | 9 | NS | tronco |
| POLY | <i>Pecluma sursumcurrens</i> | BMM | 26 | 7 | 5 | 4 | 5 | 4 | NS | gen |
| POLY | <i>Pleopeltis crassinervata</i> | BMM | 16 | 2 | 0 | 9 | 6 | 3 | < 0.001 | dosel |
| POLY | <i>Polypodium collinsii</i> | BMM | 25 | 4 | 1 | 8 | 9 | 0 | < 0.001 | gen |
| POLY | <i>Polypodium longepinnulatum</i> | BMM | 18 | 8 | 7 | 2 | 0 | 9 | 0.0023 | tronco |

| | | | | | | | | | | |
|-------------|-------------------------------------|-----|----|---|---|---|---|---|--------|--------|
| POLY | <i>Polypodium plebeium</i> | BMM | 28 | 7 | 1 | 8 | 8 | 1 | 0.0034 | gen |
| POLY | <i>Polypodium rhodopleuron</i> | BMM | 18 | 6 | 5 | 4 | 5 | 4 | NS | gen |
| PTER | <i>Scoliosorus ensiformis</i> | BMM | 9 | 5 | 2 | 7 | 1 | 8 | NS | tronco |
| HYME | <i>Trichomanes hymenophylloides</i> | BMM | 5 | 2 | 2 | 7 | 0 | 9 | NS | tronco |
| PTER | <i>Vittaria flavicosta</i> | BMM | 6 | 2 | 2 | 7 | 2 | 7 | NS | gen |
| PTER | <i>Vittaria graminifolia</i> | BMM | 15 | 4 | 4 | 5 | 3 | 6 | NS | gen |

Apéndice C1. Matrices de los índices de Wilson y Schmida entre parcelas para cada área A1: San Martín noreste (SME), A2: San Martín suroeste (SMO) y A3: Santa Marta suroeste (SMS). En negrita valores máximos.

| SME | A11060 | A11190 | A11220 | A11280 | A11340 | A11380 | A11420 | A11480 | A11500 | A11550 | A11590 | A11650 | A11675 |
|---------------|---------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| A11060 | 0 | | | | | | | | | | | | |
| A11190 | 0.4375 | 0 | | | | | | | | | | | |
| A11220 | 0.4 | 0.1333 | 0 | | | | | | | | | | |
| A11280 | 0.4546 | 0.3333 | 0.2903 | 0 | | | | | | | | | |
| A11340 | 0.5 | 0.25 | 0.2 | 0.2727 | 0 | | | | | | | | |
| A11380 | 0.6 | 0.36 | 0.3044 | 0.3846 | 0.36 | 0 | | | | | | | |
| A11420 | 0.5758 | 0.3939 | 0.3548 | 0.2353 | 0.2727 | 0.3846 | 0 | | | | | | |
| A11480 | 0.6667 | 0.4444 | 0.4118 | 0.5676 | 0.4444 | 0.5862 | 0.4054 | 0 | | | | | |
| A11500 | 0.75 | 0.5625 | 0.5333 | 0.6364 | 0.625 | 0.6 | 0.5152 | 0.3333 | 0 | | | | |
| A11550 | 0.7222 | 0.6111 | 0.5882 | 0.7297 | 0.6111 | 0.6552 | 0.5676 | 0.25 | 0.2222 | 0 | | | |
| A11590 | 0.7619 | 0.5714 | 0.55 | 0.6744 | 0.5714 | 0.6571 | 0.5349 | 0.3044 | 0.2381 | 0.2174 | 0 | | |
| A11650 | 0.8788 | 0.5758 | 0.6129 | 0.7059 | 0.697 | 0.6154 | 0.5882 | 0.3514 | 0.3333 | 0.3514 | 0.2558 | 0 | |
| A11675 | 0.7143 | 0.3571 | 0.3846 | 0.5172 | 0.5 | 0.3333 | 0.3793 | 0.4375 | 0.2857 | 0.4375 | 0.4211 | 0.3103 | 0 |

| SMO | A21060 | A21230 | A21260 | A21290 | A21340 | A21360 | A21525 | A21550 | A21590 | A21660 |
|---------------|---------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| A21060 | 0 | | | | | | | | | |
| A21230 | 0.52381 | 0 | | | | | | | | |
| A21260 | 0.4 | 0.2381 | 0 | | | | | | | |
| A21290 | 0.6 | 0.3333 | 0.3 | 0 | | | | | | |
| A21340 | 0.7 | 0.4286 | 0.3 | 0.3 | 0 | | | | | |
| A21360 | 0.56522 | 0.1667 | 0.3044 | 0.2174 | 0.3044 | 0 | | | | |
| A21525 | 0.73913 | 0.5 | 0.5652 | 0.5652 | 0.4783 | 0.4615 | 0 | | | |
| A21550 | 0.66667 | 0.68 | 0.6667 | 0.6667 | 0.5833 | 0.5556 | 0.4074 | 0 | | |
| A21590 | 0.69697 | 0.5294 | 0.5152 | 0.5152 | 0.4546 | 0.4444 | 0.3333 | 0.4054 | 0 | |

| | | | | | | | | | | |
|---------------|---------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---|
| A21660 | 0.69231 | 0.5556 | 0.5385 | 0.5385 | 0.4615 | 0.5172 | 0.1724 | 0.3333 | 0.2821 | 0 |
|---------------|---------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---|

| SMS | A31050 | A31100 | A31130 | A31280 | A31310 | A31320 | A31350 | A31390 | A31415 | A31480 | A31545 | A31570 |
|---------------|----------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| A31050 | 0 | | | | | | | | | | | |
| A31100 | 0.48571 | 0 | | | | | | | | | | |
| A31130 | 0.38462 | 0.5152 | 0 | | | | | | | | | |
| A31280 | 0.57143 | 0.4286 | 0.61538 | 0 | | | | | | | | |
| A31310 | 0.54839 | 0.4737 | 0.58621 | 0.2258 | 0 | | | | | | | |
| A31320 | 0.58824 | 0.4634 | 0.625 | 0.2941 | 0.2973 | 0 | | | | | | |
| A31350 | 0.61111 | 0.4419 | 0.64706 | 0.3333 | 0.3333 | 0.1905 | 0 | | | | | |
| A31390 | 0.64706 | 0.5122 | 0.5 | 0.3529 | 0.3514 | 0.2 | 0.1905 | 0 | | | | |
| A31415 | 0.53333 | 0.6216 | 0.5 | 0.4667 | 0.4546 | 0.3889 | 0.4211 | 0.2778 | 0 | | | |
| A31480 | 0.76923 | 0.8182 | 0.58333 | 0.6923 | 0.7931 | 0.6875 | 0.7059 | 0.5625 | 0.35714 | 0 | | |
| A31545 | 0.74194 | 0.7895 | 0.65517 | 0.6774 | 0.5882 | 0.5676 | 0.5385 | 0.4054 | 0.39394 | 0.3103 | 0 | |
| A31570 | 0.93103 | 0.8333 | 0.77778 | 0.7931 | 0.8125 | 0.6571 | 0.6216 | 0.4857 | 0.6129 | 0.4074 | 0.25 | 0 |

Apéndice C2. Lista de especies de helechos y licófitos en tres áreas de bosque mesófilo SME: ladera noreste volcán San Martín Tuxtla, SMO: ladera suroeste volcán San Martín Tuxtla y SMS: ladera suroeste del volcán Santa Marta. X = presencia y en paréntesis (Categoría de sustrato) en cada área: T: terrestre, E: epífita, He: hemiepífita, R: rupícola, E/T: epífita-terrestre, T/E:terrestre-epífita, E/R: epífitas-rupícolas).

| Especies | SME | SMO | SMS |
|---|------------|------------|------------|
| LYCOPODIOPHYTA [Licófitos] | | | |
| Lycopodiaceae | | | |
| <i>Huperzia pithyoides</i> (Schltdl. & Cham.) Holub | X (E) | X (E) | |
| <i>Huperzia pringlei</i> (Underw. & F. E. Lloyd) Holub | X (E) | X (E) | |
| <i>Huperzia taxifolia</i> (Sw.) Trevis. | X (E) | X (E) | X (E) |
| POLYPODIOPHYTA [Helechos] | | | |
| Aspleniaceae | | | |
| <i>Asplenium abscissum</i> Willd. | X (T) | X (T) | |
| <i>Asplenium achilleifolium</i> (M. Martens & Galeotti) Liebm. | | X (T) | |
| <i>Asplenium auriculatum</i> Sw. | X (E) | X (E) | |
| <i>Asplenium cuspidatum</i> Lam. | X (E) | X (E/T) | X (E) |
| <i>Asplenium fragrans</i> Sw. | X (E/T) | | |
| <i>Asplenium miradorensis</i> Liebm. | X (T) | X (T) | |
| <i>Asplenium monanthes</i> L. | | X (T) | |
| <i>Asplenium pteropus</i> Kaulf. | X (E) | | |
| Blechnaceae | | | |
| <i>Blechnum appendiculatum</i> Willd. | X (T) | X (T) | |
| <i>Blechnum occidentale</i> L. | | | X (T) |
| <i>Blechnum schiedeianum</i> (Schltdl. ex C. Presl) Hieron. | | | X (T) |
| <i>Woodwardia spinulosa</i> M. Martens & Galeotti | | X (T) | |
| Cyatheaceae | | | |
| <i>Alsophila firma</i> (Baker) D.S. Conant | X (T) | | |
| Dennstaedtiaceae | | | |
| <i>Pteridium caudatum</i> (L.) Maxon | | | X (T) |
| Dryopteridaceae | | | |
| <i>Arachniodes denticulata</i> (Sw.) Ching | X (T) | | |
| <i>Bolbitis bernoullii</i> (Kuhn ex Christ) Ching | X(He) | X (He) | |
| <i>Elaphoglossum erinaceum</i> var. <i>erinaceum</i> (Fée) T. Moore | X (E) | X (E) | X (E) |
| <i>Elaphoglossum glabellum</i> J. Sm. | | | X (E) |
| <i>Elaphoglossum guatemalense</i> (Klotzsch) T. Moore | X (E) | X (E) | X (E) |
| <i>Elaphoglossum muscosum</i> (Sw.) T. Moore | X (E) | | |

| | | | |
|--|---------|---------|---------|
| <i>Elaphoglossum peltatum</i> (Sw.) Urb. | X (E/T) | | X (E/T) |
| <i>Elaphoglossum petiolatum</i> (Sw.) Urb. | X (E) | X (E) | |
| <i>Elaphoglossum pringlei</i> (Davenp.) C. Chr. | | | X (E/T) |
| <i>Elaphoglossum sartorii</i> (Liebm.) Mickel | X (T/E) | X (T) | X (E/T) |
| <i>Elaphoglossum vestitum</i> (Schltdl. & Cham.) T. Moore | X (E) | X (E) | X (E/R) |
| <i>Elaphoglossum viride</i> (E. Fourn.) C. Chr. | X (T/E) | X (E/T) | |
| <i>Polystichum mickelii</i> A. R. Sm. | | X (T) | X (T) |
| Hymenophyllaceae | | | |
| <i>Hymenophyllum fucoides</i> (Sw.) Sw. | X (E) | X (E) | |
| <i>Hymenophyllum maxonii</i> Christ ex C.V. Morton | X (E) | X (E) | |
| <i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw. | X (E) | X (E) | X (E) |
| <i>Hymenophyllum myriocarpum</i> Hook. | | | X (E) |
| <i>Hymenophyllum trapezoidale</i> Liebm. | | | X (E) |
| <i>Hymenophyllum tunbrigense</i> (L.) Sm. | X (E) | | |
| <i>Trichomanes hymenoides</i> Hedw. | | | X (E) |
| <i>Trichomanes hymenophylloides</i> Bosch | X (E) | | |
| <i>Trichomanes radicans</i> Sw. | X (E) | | X (E) |
| Lindsaeaceae | | | |
| <i>Odontosoria schlechtendalii</i> (C. Presl.) C. Chr. | | | X (T) |
| Lomariopsidaceae | | | |
| <i>Lomariopsis mexicana</i> Holttum | X(T/He) | | |
| <i>Nephrolepis pectinata</i> (Willd.) Schott | | | X (T) |
| Polypodiaceae | | | |
| <i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée | | | X (E) |
| <i>Campyloneurum xalapense</i> Fée | X (E) | X (E) | X (E) |
| <i>Cochlidium linearifolium</i> (Desv.) Maxon ex C. Chr. | X (E) | X (E) | X (E) |
| <i>Lellingeria prionodes</i> (Mickel & Beitel) A.R. Sm. & R.C. Moran | | | X (E) |
| <i>Melpomene xiphopteroides</i> (Liebm.) A.R. Sm. & R.C. Moran | X (E) | X (E) | X (E) |
| <i>Micropolypodium trichomanoides</i> (Sw.) A. R. Sm. | | | X (E) |
| <i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger | | | X (E) |
| <i>Pecluma consimilis</i> (Mett.) M.G. Price | X (E) | X (E) | R |
| <i>Pecluma sursumcurrens</i> (Copel.) M.G. Price | X (E) | X (E) | X (E/R) |
| <i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger | X (E) | X (E/T) | X (E) |
| <i>Pleopeltis angusta</i> var. <i>stenoloma</i> (Fée) Farw. | | | X (E) |
| <i>Polypodium collinsii</i> Maxon | X (E) | X (E/T) | X (E/T) |
| <i>Pleopeltis crassinervata</i> (Fée) T. Moore | X (E) | X (E) | X (E) |
| <i>Polypodium furfuraceum</i> Schltdl. & Cham. | | | X (E) |

| | | | |
|---|-----------|-----------|-----------|
| <i>Polypodium fraternum</i> Schltl. & Cham. | | | X (E) |
| <i>Polypodium plebeium</i> Schltl. & Cham. | X (E/T) | X (E) | X (E/T) |
| <i>Polypodium polypodioides</i> (L.) Watt | X (E) | | X (E/R) |
| <i>Polypodium rhodopleuron</i> Kunze | X (E) | X (E) | X (E/T) |
| <i>Polypodium echinolepis</i> Fée | X (E) | | X (E) |
| <i>Polypodium longepinnulatum</i> E. Fourn. | X (E/T) | X (E/T) | X (E) |
| <i>Polypodium triseriale</i> Sw. | | | X (E) |
| Pteridaceae | | | |
| <i>Polytaenium feei</i> (W. Schaffn. ex Fée) Maxon | X (E) | | |
| <i>Pteris orizabae</i> M. Martens & Galeotti | X(T) | X (T) | X (T) |
| <i>Scoliosorus ensiformis</i> (Hook.) T. Moore | X (E) | X (E) | |
| <i>Vittaria flavicosta</i> Mickel & Beitel | X (E) | | |
| <i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf. | X (E) | X (E) | |
| Gleicheniaceae | | | |
| <i>Gleichenella pectinata</i> (Willd.) Ching | | | X (T) |
| <i>Sticherus palmatus</i> (W. Schaffn. ex E. Fourn.) Copel. | | | X (T) |
| Thelypteridaceae | | | |
| <i>Macrothelypteris torresiana</i> (Gaudich.) Ching | | | X (T) |
| <i>Thelypteris paucipinnata</i> (Donn. Sm.) C.F. Reed | | | X (T) |
| <i>Thelypteris tuxtzensis</i> T. Krömer, Acebey & A.R. Sm. | X(T) | X (T) | |
| Woodsiaceae | | | |
| <i>Diplazium striatastrum</i> Lellinger | X(T) | X (T) | |
| Total 74 | 47 | 38 | 46 |

Apéndice C3. Cálculo del ajuste del modelo de Clench para parcelas en áreas de bosque mesófilo SME: San Martín noreste, SMO: San Martín suroeste y SMS: Santa Marta suroeste. Obser: Promedio de especies observadas y las esperadas según el ajuste de Clench para cada área.

| Núm. Parcela | Obser. SME | Ajuste Clench | Obser. SMO | Ajuste Clench | Obser. SMO | Ajuste Clench |
|--------------|------------|---------------|------------|---------------|------------|---------------|
| 1 | 16.42 | 15.21167883 | 13.1 | 40.13110567 | 16.67 | 16.36619718 |
| 2 | 24.3 | 23.95402299 | 19.31 | 42.80012131 | 25.33 | 25.26086957 |
| 3 | 29.35 | 29.63033175 | 23.42 | 43.77047486 | 30.6 | 30.84955752 |
| 4 | 33.02 | 33.61290323 | 26.48 | 44.27234052 | 34.23 | 34.68656716 |
| 5 | 35.87 | 36.56140351 | 28.96 | 44.57902233 | 36.94 | 37.48387097 |
| 6 | 38.18 | 38.83229814 | 31.08 | 44.7858483 | 39.07 | 39.61363636 |
| 7 | 40.11 | 40.63509749 | 32.98 | 44.93476004 | 40.79 | 41.2893401 |
| 8 | 41.73 | 42.1010101 | 34.73 | 45.04709532 | 42.21 | 42.64220183 |
| 9 | 43.12 | 43.31639723 | 36.4 | 45.13485628 | 43.4 | 43.75732218 |
| 10 | 44.31 | 44.34042553 | 38 | 45.20531163 | 44.39 | 44.69230769 |
| 11 | 45.34 | 45.21499014 | | 45.26312074 | 45.25 | 45.48754448 |
| 12 | 46.23 | 45.97058824 | | 45.31140806 | 46 | 46.17218543 |
| 13 | 47 | 46.62994836 | | 45.35234711 | | 46.76780186 |
| 14 | | 47.21035599 | | 45.38749664 | | 47.29069767 |
| 15 | | 47.72519084 | | 45.41800368 | | 47.75342466 |
| 16 | | 48.1849711 | | 45.44473099 | | 48.16580311 |
| 17 | | 48.59807956 | | 45.46834005 | | 48.53562654 |
| 18 | | 48.97127937 | | 45.48934649 | | 48.86915888 |
| 19 | | 49.31008717 | | 45.50815818 | | 49.1714922 |
| 20 | | 49.61904762 | | 45.52510201 | | 49.44680851 |
| 21 | | 49.90193843 | | 45.54044302 | | 49.69857434 |
| 22 | | 50.1619256 | | 45.55439836 | | 49.9296875 |
| 23 | | 50.40168244 | | 45.56714767 | | 50.14258912 |
| 24 | | 50.62348178 | | 45.57884081 | | 50.33935018 |
| 25 | | 50.82926829 | | 45.58960379 | | 50.52173913 |
| 26 | | 51.02071563 | | 45.59954337 | | 50.69127517 |
| 27 | | 51.19927207 | | 45.60875055 | | 50.84927066 |
| 28 | | 51.36619718 | | 45.6173034 | | 50.9968652 |
| 29 | | 51.52259165 | | 45.62526929 | | 51.13505311 |
| 30 | | 51.66942149 | | 45.63270662 | | 51.26470588 |
| 31 | | 51.80753809 | | 45.63966633 | | 51.38659058 |
| 32 | | 51.9376947 | | 45.64619298 | | 51.50138504 |
| 33 | | 52.06056018 | | 45.65232577 | | 51.60969044 |
| 34 | | 52.17673049 | | 45.65809932 | | 51.71204188 |

| | | | | | | |
|----|--|-------------|--|-------------|--|-------------|
| 35 | | 52.28673835 | | 45.66354429 | | 51.8089172 |
| 36 | | 52.39106145 | | 45.66868796 | | 51.90074442 |
| 37 | | 52.49012934 | | 45.67355465 | | 51.9879081 |
| 38 | | 52.58432935 | | 45.67816616 | | 52.07075472 |
| 39 | | 52.67401167 | | 45.68254204 | | 52.14959724 |
| 40 | | 52.75949367 | | 45.68669991 | | 52.2247191 |
| 41 | | 52.8410637 | | 45.69065566 | | 52.29637761 |
| 42 | | 52.91898428 | | 45.69442367 | | 52.36480687 |
| 43 | | 52.99349497 | | 45.698017 | | 52.43022036 |
| 44 | | 53.06481481 | | 45.70144753 | | 52.49281314 |
| 45 | | 53.13314448 | | 45.70472608 | | 52.55276382 |
| 46 | | 53.19866815 | | 45.70786251 | | 52.61023622 |
| 47 | | 53.26155519 | | 45.71086589 | | 52.66538091 |
| 48 | | 53.32196162 | | 45.7137445 | | 52.71833648 |
| 49 | | 53.38003136 | | 45.71650595 | | 52.76923077 |
| 50 | | 53.43589744 | | 45.71915726 | | 52.81818182 |
| 51 | | 53.48968294 | | 45.72170488 | | 52.86529884 |
| 52 | | 53.54150198 | | 45.72415479 | | 52.91068301 |
| 53 | | 53.59146046 | | 45.72651249 | | 52.9544282 |
| 54 | | 53.63965682 | | 45.72878311 | | 52.99662162 |
| 55 | | 53.68618267 | | 45.73097136 | | 53.0373444 |
| 56 | | 53.73112339 | | 45.73308167 | | 53.0766721 |
| 57 | | 53.77455862 | | 45.73511811 | | 53.11467522 |
| 58 | | 53.81656278 | | 45.73708451 | | 53.15141956 |
| 59 | | 53.85720543 | | 45.7389844 | | 53.18696664 |
| 60 | | 53.89655172 | | 45.74082112 | | 53.22137405 |
| 61 | | 53.93466271 | | 45.74259776 | | 53.25469572 |
| 62 | | 53.97159566 | | 45.74431721 | | 53.28698225 |
| 63 | | 54.00740436 | | 45.74598221 | | 53.31828114 |
| 64 | | 54.04213938 | | 45.74759529 | | 53.34863702 |
| 65 | | 54.0758483 | | 45.74915884 | | 53.37809187 |
| 66 | | 54.10857592 | | 45.75067512 | | 53.40668524 |
| 67 | | 54.14036448 | | 45.75214623 | | 53.43445436 |
| 68 | | 54.17125382 | | 45.75357416 | | 53.46143437 |
| 69 | | 54.20128157 | | 45.75496079 | | 53.48765844 |
| 70 | | 54.23048327 | | 45.75630788 | | 53.51315789 |
| 71 | | 54.25889256 | | 45.7576171 | | 53.53796236 |
| 72 | | 54.28654124 | | 45.75889003 | | 53.56209987 |
| 73 | | 54.31345948 | | 45.76012815 | | 53.58559697 |
| 74 | | 54.33967583 | | 45.76133287 | | 53.6084788 |
| 75 | | 54.36521739 | | 45.76250552 | | 53.63076923 |

| | | | | | | |
|-----|--|-------------|--|-------------|--|-------------|
| 76 | | 54.39010989 | | 45.76364738 | | 53.65249089 |
| 77 | | 54.41437776 | | 45.76475963 | | 53.67366527 |
| 78 | | 54.43804421 | | 45.76584341 | | 53.6943128 |
| 79 | | 54.46113133 | | 45.7668998 | | 53.7144529 |
| 80 | | 54.48366013 | | 45.76792984 | | 53.73410405 |
| 81 | | 54.50565063 | | 45.76893448 | | 53.75328384 |
| 82 | | 54.52712189 | | 45.76991466 | | 53.77200903 |
| 83 | | 54.54809208 | | 45.77087127 | | 53.79029559 |
| 84 | | 54.56857855 | | 45.77180513 | | 53.80815877 |
| 85 | | 54.58859784 | | 45.77271706 | | 53.82561308 |
| 86 | | 54.60816575 | | 45.77360782 | | 53.84267241 |
| 87 | | 54.62729738 | | 45.77447814 | | 53.85935003 |
| 88 | | 54.64600715 | | 45.7753287 | | 53.87565859 |
| 89 | | 54.66430887 | | 45.77616018 | | 53.89161021 |
| 90 | | 54.68221574 | | 45.77697322 | | 53.90721649 |
| 91 | | 54.69974041 | | 45.77776841 | | 53.92248853 |
| 92 | | 54.71689498 | | 45.77854634 | | 53.93743693 |
| 93 | | 54.73369105 | | 45.77930757 | | 53.95207189 |
| 94 | | 54.75013974 | | 45.78005263 | | 53.96640316 |
| 95 | | 54.76625173 | | 45.78078203 | | 53.9804401 |
| 96 | | 54.78203724 | | 45.78149625 | | 53.99419167 |
| 97 | | 54.7975061 | | 45.78219577 | | 54.00766651 |
| 98 | | 54.81266774 | | 45.78288103 | | 54.02087287 |
| 99 | | 54.82753123 | | 45.78355247 | | 54.03381869 |
| 100 | | 54.84210526 | | 45.7842105 | | 54.04651163 |
| 101 | | 54.85639823 | | 45.78485551 | | 54.05895901 |
| 102 | | 54.87041817 | | 45.7854879 | | 54.07116788 |
| 103 | | 54.88417285 | | 45.78610803 | | 54.08314505 |
| 104 | | 54.89766971 | | 45.78671624 | | 54.09489705 |
| 105 | | 54.91091593 | | 45.78731289 | | 54.10643016 |
| 106 | | 54.92391845 | | 45.78789829 | | 54.11775044 |
| 107 | | 54.93668391 | | 45.78847277 | | 54.12886374 |
| 108 | | 54.94921875 | | 45.78903662 | | 54.13977567 |
| 109 | | 54.96152916 | | 45.78959014 | | 54.15049166 |
| 110 | | 54.9736211 | | 45.79013361 | | 54.16101695 |
| 111 | | 54.98550036 | | 45.7906673 | | 54.17135657 |
| 112 | | 54.99717248 | | 45.79119147 | | 54.1815154 |
| 113 | | 55.00864284 | | 45.79170637 | | 54.19149814 |
| 114 | | 55.01991663 | | 45.79221226 | | 54.20130933 |
| 115 | | 55.03099885 | | 45.79270935 | | 54.21095335 |
| 116 | | 55.04189435 | | 45.79319789 | | 54.22043443 |

| | | | | | | |
|-----|--|-------------|--|-------------|--|-------------|
| 117 | | 55.05260781 | | 45.79367808 | | 54.22975668 |
| 118 | | 55.06314375 | | 45.79415015 | | 54.23892405 |
| 119 | | 55.07350655 | | 45.79461429 | | 54.24794037 |
| 120 | | 55.08370044 | | 45.79507071 | | 54.25680934 |
| 121 | | 55.09372952 | | 45.79551959 | | 54.26553454 |
| 122 | | 55.10359775 | | 45.79596112 | | 54.27411945 |
| 123 | | 55.11330897 | | 45.79639547 | | 54.28256741 |
| 124 | | 55.12286689 | | 45.79682284 | | 54.29088169 |
| 125 | | 55.13227513 | | 45.79724337 | | 54.29906542 |
| 126 | | 55.14153717 | | 45.79765723 | | 54.30712166 |
| 127 | | 55.15065639 | | 45.79806458 | | 54.31505337 |
| 128 | | 55.15963606 | | 45.79846558 | | 54.3228634 |
| 129 | | 55.16847938 | | 45.79886036 | | 54.33055455 |
| 130 | | 55.17718941 | | 45.79924908 | | 54.3381295 |
| 131 | | 55.18576915 | | 45.79963187 | | 54.34559086 |
| 132 | | 55.19422151 | | 45.80000887 | | 54.35294118 |
| 133 | | 55.20254929 | | 45.8003802 | | 54.36018291 |
| 134 | | 55.21075524 | | 45.800746 | | 54.36731844 |
| 135 | | 55.218842 | | 45.80110638 | | 54.37435009 |
| 136 | | 55.22681216 | | 45.80146147 | | 54.38128011 |
| 137 | | 55.23466821 | | 45.80181138 | | 54.38811069 |
| 138 | | 55.2424126 | | 45.80215623 | | 54.39484396 |
| 139 | | 55.25004768 | | 45.80249612 | | 54.40148198 |
| 140 | | 55.25757576 | | 45.80283115 | | 54.40802676 |
| 141 | | 55.26499906 | | 45.80316144 | | 54.41448024 |
| 142 | | 55.27231976 | | 45.80348709 | | 54.42084433 |
| 143 | | 55.27953997 | | 45.80380818 | | 54.42712086 |
| 144 | | 55.28666175 | | 45.80412482 | | 54.43331165 |
| 145 | | 55.2936871 | | 45.80443709 | | 54.43941842 |
| 146 | | 55.30061796 | | 45.80474509 | | 54.44544288 |
| 147 | | 55.30745622 | | 45.80504891 | | 54.45138668 |
| 148 | | 55.31420373 | | 45.80534862 | | 54.45725142 |
| 149 | | 55.32086228 | | 45.80564431 | | 54.46303869 |
| 150 | | 55.32743363 | | 45.80593607 | | 54.46875 |
| 151 | | 55.33391947 | | 45.80622396 | | 54.47438684 |
| 152 | | 55.34032145 | | 45.80650807 | | 54.47995065 |
| 153 | | 55.34664121 | | 45.80678847 | | 54.48544284 |
| 154 | | 55.3528803 | | 45.80706523 | | 54.4908648 |
| 155 | | 55.35904027 | | 45.80733843 | | 54.49621785 |
| 156 | | 55.36512262 | | 45.80760812 | | 54.50150331 |
| 157 | | 55.37112879 | | 45.80787438 | | 54.50672244 |

| | | | | | | |
|-----|--|-------------|--|-------------|--|-------------|
| 158 | | 55.37706021 | | 45.80813728 | | 54.51187648 |
| 159 | | 55.38291827 | | 45.80839687 | | 54.51696666 |
| 160 | | 55.38870432 | | 45.80865322 | | 54.52199413 |
| 161 | | 55.39441968 | | 45.80890638 | | 54.52696007 |
| 162 | | 55.40006564 | | 45.80915643 | | 54.53186559 |
| 163 | | 55.40564345 | | 45.8094034 | | 54.53671178 |
| 164 | | 55.41115435 | | 45.80964737 | | 54.54149971 |
| 165 | | 55.41659952 | | 45.80988839 | | 54.54623044 |
| 166 | | 55.42198013 | | 45.8101265 | | 54.55090498 |
| 167 | | 55.42729734 | | 45.81036177 | | 54.55552432 |
| 168 | | 55.43255225 | | 45.81059423 | | 54.56008944 |
| 169 | | 55.43774595 | | 45.81082395 | | 54.56460128 |
| 170 | | 55.4428795 | | 45.81105096 | | 54.56906077 |
| 171 | | 55.44795394 | | 45.81127533 | | 54.57346883 |
| 172 | | 55.4529703 | | 45.81149709 | | 54.57782632 |
| 173 | | 55.45792955 | | 45.81171628 | | 54.58213413 |
| 174 | | 55.46283267 | | 45.81193296 | | 54.58639309 |
| 175 | | 55.46768061 | | 45.81214716 | | 54.59060403 |
| 176 | | 55.47247429 | | 45.81235893 | | 54.59476775 |
| 177 | | 55.47721462 | | 45.81256831 | | 54.59888505 |
| 178 | | 55.48190248 | | 45.81277534 | | 54.60295671 |
| 179 | | 55.48653875 | | 45.81298006 | | 54.60698346 |
| 180 | | 55.49112426 | | 45.81318251 | | 54.61096606 |
| 181 | | 55.49565985 | | 45.81338272 | | 54.61490522 |
| 182 | | 55.50014633 | | 45.81358073 | | 54.61880165 |
| 183 | | 55.50458449 | | 45.81377658 | | 54.62265605 |
| 184 | | 55.5089751 | | 45.8139703 | | 54.62646909 |
| 185 | | 55.51331893 | | 45.81416193 | | 54.63024142 |
| 186 | | 55.51761673 | | 45.8143515 | | 54.63397371 |
| 187 | | 55.52186921 | | 45.81453905 | | 54.63766658 |
| 188 | | 55.5260771 | | 45.8147246 | | 54.64132066 |
| 189 | | 55.53024108 | | 45.81490819 | | 54.64493655 |
| 190 | | 55.53436185 | | 45.81508985 | | 54.64851485 |
| 191 | | 55.53844007 | | 45.81526961 | | 54.65205614 |
| 192 | | 55.5424764 | | 45.81544749 | | 54.655561 |
| 193 | | 55.54647148 | | 45.81562354 | | 54.65902998 |
| 194 | | 55.55042594 | | 45.81579777 | | 54.66246363 |
| 195 | | 55.5543404 | | 45.81597021 | | 54.66586248 |
| 196 | | 55.55821545 | | 45.8161409 | | 54.66922708 |
| 197 | | 55.5620517 | | 45.81630985 | | 54.67255792 |
| 198 | | 55.56584972 | | 45.8164771 | | 54.67585551 |

| | | | | | | |
|-----|--|-------------|--|-------------|--|-------------|
| 199 | | 55.56961008 | | 45.81664267 | | 54.67912036 |
| 200 | | 55.57333333 | | 45.81680659 | | 54.68235294 |
| 201 | | 55.57702003 | | 45.81696887 | | 54.68555373 |
| 202 | | 55.58067072 | | 45.81712955 | | 54.68872321 |
| 203 | | 55.5842859 | | 45.81728865 | | 54.69186181 |
| 204 | | 55.58786611 | | 45.81744619 | | 54.69497 |
| 205 | | 55.59141184 | | 45.8176022 | | 54.69804822 |
| 206 | | 55.59492359 | | 45.81775669 | | 54.70109689 |
| 207 | | 55.59840186 | | 45.81790968 | | 54.70411644 |
| 208 | | 55.6018471 | | 45.81806121 | | 54.70710729 |
| 209 | | 55.6052598 | | 45.81821129 | | 54.71006984 |
| 210 | | 55.60864041 | | 45.81835994 | | |
| 211 | | 55.61198938 | | 45.81850718 | | |
| 212 | | 55.61530715 | | 45.81865304 | | |
| 213 | | 55.61859416 | | 45.81879752 | | |
| 214 | | 55.62185084 | | 45.81894066 | | |
| 215 | | 55.62507759 | | 45.81908247 | | |
| 216 | | 55.62827484 | | 45.81922296 | | |
| 217 | | 55.63144298 | | 45.81936216 | | |
| 218 | | 55.63458241 | | 45.81950008 | | |
| 219 | | 55.63769353 | | 45.81963675 | | |
| 220 | | 55.6407767 | | 45.81977217 | | |
| 221 | | 55.64383231 | | 45.81990637 | | |
| 222 | | 55.64686072 | | 45.82003936 | | |
| 223 | | 55.64986229 | | 45.82017116 | | |
| 224 | | 55.65283739 | | 45.82030178 | | |
| 225 | | 55.65578635 | | 45.82043124 | | |
| 226 | | 55.65870952 | | 45.82055956 | | |
| 227 | | 55.66160725 | | 45.82068675 | | |
| 228 | | 55.66447985 | | 45.82081282 | | |
| 229 | | 55.66732766 | | 45.82093779 | | |
| 230 | | 55.67015099 | | 45.82106168 | | |
| 231 | | 55.67295016 | | 45.82118449 | | |
| 232 | | 55.67572547 | | 45.82130624 | | |
| 233 | | 55.67847724 | | 45.82142696 | | |
| 234 | | 55.68120575 | | 45.82154664 | | |
| 235 | | 55.68391131 | | 45.8216653 | | |
| 236 | | 55.6865942 | | 45.82178295 | | |
| 237 | | 55.68925471 | | 45.82189962 | | |
| 238 | | 55.69189311 | | 45.8220153 | | |
| 239 | | 55.69450967 | | 45.82213002 | | |

| | | | | | | |
|-----|--|-------------|--|-------------|--|--|
| 240 | | 55.69710468 | | 45.82224378 | | |
| 241 | | 55.69967839 | | 45.8223566 | | |
| 242 | | 55.70223106 | | 45.82246849 | | |
| 243 | | 55.70476295 | | 45.82257946 | | |
| 244 | | 55.70727432 | | 45.82268951 | | |
| 245 | | 55.70976541 | | 45.82279867 | | |
| 246 | | 55.71223647 | | 45.82290694 | | |
| 247 | | 55.71468774 | | 45.82301434 | | |
| 248 | | 55.71711945 | | 45.82312087 | | |
| 249 | | 55.71953184 | | 45.82322655 | | |
| 250 | | 55.72192513 | | 45.82333138 | | |
| 251 | | 55.72429956 | | 45.82343537 | | |
| 252 | | 55.72665535 | | 45.82353854 | | |
| 253 | | 55.72899271 | | 45.8236409 | | |
| 254 | | 55.73131186 | | 45.82374245 | | |
| 255 | | 55.733613 | | 45.8238432 | | |
| 256 | | 55.73589636 | | 45.82394317 | | |
| 257 | | 55.73816214 | | 45.82404236 | | |
| 258 | | 55.74041053 | | 45.82414078 | | |
| 259 | | 55.74264174 | | 45.82423845 | | |
| 260 | | 55.74485597 | | 45.82433536 | | |
| 261 | | 55.7470534 | | 45.82443153 | | |
| 262 | | 55.74923423 | | 45.82452696 | | |
| 263 | | 55.75139864 | | 45.82462167 | | |
| 264 | | 55.75354682 | | 45.82471566 | | |
| 265 | | 55.75567895 | | 45.82480895 | | |
| 266 | | 55.75779521 | | 45.82490153 | | |
| 267 | | 55.75989578 | | 45.82499342 | | |
| 268 | | 55.76198083 | | 45.82508462 | | |
| 269 | | 55.76405053 | | 45.82517515 | | |
| 270 | | 55.76610505 | | 45.82526501 | | |
| 271 | | 55.76814456 | | 45.8253542 | | |
| 272 | | 55.77016922 | | 45.82544274 | | |
| 273 | | 55.7721792 | | 45.82553063 | | |
| 274 | | 55.77417464 | | 45.82561787 | | |
| 275 | | 55.77615572 | | 45.82570449 | | |
| 276 | | 55.77812258 | | 45.82579048 | | |
| 277 | | 55.78007537 | | 45.82587584 | | |
| 278 | | 55.78201425 | | 45.82596059 | | |
| 279 | | 55.78393936 | | 45.82604474 | | |
| 280 | | 55.78585086 | | 45.82612828 | | |

| | | | | | | |
|-----|--|-------------|--|-------------|--|--|
| 281 | | 55.78774888 | | 45.82621123 | | |
| 282 | | 55.78963357 | | 45.8262936 | | |
| 283 | | 55.79150506 | | 45.82637538 | | |
| 284 | | 55.7933635 | | 45.82645658 | | |
| 285 | | 55.79520902 | | 45.82653722 | | |
| 286 | | 55.79704175 | | 45.82661729 | | |
| 287 | | 55.79886183 | | 45.8266968 | | |
| 288 | | 55.80066939 | | 45.82677577 | | |
| 289 | | 55.80246456 | | 45.82685418 | | |
| 290 | | 55.80424746 | | 45.82693206 | | |
| 291 | | 55.80601822 | | 45.8270094 | | |
| 292 | | 55.80777696 | | 45.82708621 | | |
| 293 | | 55.80952381 | | 45.82716249 | | |
| 294 | | 55.81125888 | | 45.82723826 | | |
| 295 | | 55.8129823 | | 45.82731352 | | |
| 296 | | 55.81469417 | | 45.82738826 | | |
| 297 | | 55.81639463 | | 45.82746251 | | |
| 298 | | 55.81808377 | | 45.82753625 | | |
| 299 | | 55.81976171 | | 45.82760951 | | |
| 300 | | 55.82142857 | | 45.82768227 | | |
| 301 | | 55.82308445 | | 45.82775455 | | |
| 302 | | 55.82472947 | | 45.82782635 | | |
| 303 | | 55.82636372 | | 45.82789768 | | |
| 304 | | 55.82798731 | | 45.82796854 | | |
| 305 | | 55.82960035 | | 45.82803894 | | |
| 306 | | 55.83120294 | | 45.82810887 | | |
| 307 | | 55.83279518 | | 45.82817835 | | |
| 308 | | 55.83437717 | | 45.82824738 | | |
| 309 | | 55.83594902 | | 45.82831596 | | |
| 310 | | 55.8375108 | | 45.8283841 | | |
| 311 | | 55.83906263 | | 45.82845181 | | |
| 312 | | 55.8406046 | | 45.82851907 | | |
| 313 | | 55.8421368 | | 45.82858591 | | |
| 314 | | 55.84365933 | | 45.82865233 | | |
| 315 | | 55.84517227 | | 45.82871832 | | |
| 316 | | 55.84667571 | | 45.82878389 | | |
| 317 | | 55.84816975 | | 45.82884905 | | |
| 318 | | 55.84965447 | | 45.8289138 | | |
| 319 | | 55.85112997 | | 45.82897815 | | |
| 320 | | 55.85259631 | | 45.82904209 | | |
| 321 | | 55.8540536 | | 45.82910564 | | |

| | | | | | | |
|-----|--|-------------|--|-------------|--|--|
| 322 | | 55.85550191 | | 45.82916879 | | |
| 323 | | 55.85694133 | | 45.82923155 | | |
| 324 | | 55.85837194 | | 45.82929392 | | |
| 325 | | 55.85979381 | | 45.82935591 | | |
| 326 | | 55.86120704 | | 45.82941752 | | |
| 327 | | 55.86261169 | | 45.82947875 | | |
| 328 | | 55.86400785 | | 45.82953961 | | |
| 329 | | 55.86539558 | | 45.8296001 | | |
| 330 | | 55.86677498 | | 45.82966022 | | |
| 331 | | 55.86814611 | | 45.82971998 | | |
| 332 | | 55.86950904 | | 45.82977938 | | |
| 333 | | 55.87086386 | | 45.82983842 | | |
| 334 | | 55.87221063 | | 45.82989711 | | |
| 335 | | 55.87354942 | | 45.82995545 | | |
| 336 | | 55.87488031 | | 45.83001344 | | |
| 337 | | 55.87620336 | | 45.83007109 | | |
| 338 | | 55.87751864 | | 45.8301284 | | |
| 339 | | 55.87882623 | | 45.83018537 | | |
| 340 | | 55.88012618 | | 45.830242 | | |
| 341 | | 55.88141857 | | 45.83029831 | | |
| 342 | | 55.88270347 | | 45.83035428 | | |
| 343 | | 55.88398092 | | 45.83040993 | | |
| 344 | | 55.88525101 | | 45.83046525 | | |
| 345 | | 55.8865138 | | 45.83052025 | | |
| 346 | | 55.88776934 | | 45.83057494 | | |
| 347 | | 55.8890177 | | 45.83062931 | | |
| 348 | | 55.89025894 | | 45.83068337 | | |
| 349 | | 55.89149312 | | 45.83073711 | | |
| 350 | | 55.89272031 | | 45.83079056 | | |
| 351 | | 55.89394055 | | 45.83084369 | | |
| 352 | | 55.89515392 | | 45.83089653 | | |
| 353 | | 55.89636046 | | 45.83094906 | | |
| 354 | | 55.89756024 | | 45.8310013 | | |
| 355 | | 55.89875331 | | 45.83105325 | | |
| 356 | | 55.89993972 | | 45.8311049 | | |
| 357 | | 55.90111954 | | 45.83115626 | | |
| 358 | | 55.90229282 | | 45.83120734 | | |
| 359 | | 55.90345961 | | 45.83125813 | | |
| 360 | | 55.90461997 | | 45.83130864 | | |
| 361 | | 55.90577395 | | 45.83135887 | | |
| 362 | | 55.90692159 | | 45.83140883 | | |

| | | | | | | |
|--------------------------|--|-------------|--|-------------|--|-------|
| 363 | | 55.90806297 | | 45.83145851 | | |
| 364 | | 55.90919811 | | 45.83150791 | | |
| 365 | | 55.91032709 | | 45.83155705 | | |
| 366 | | 55.91144993 | | 45.83160591 | | |
| 367 | | 55.91256671 | | 45.83165451 | | |
| 368 | | 55.91367746 | | 45.83170285 | | |
| 369 | | 55.91478223 | | 45.83175092 | | |
| 370 | | 55.91588107 | | 45.83179874 | | |
| 371 | | 55.91697404 | | 45.8318463 | | |
| 372 | | 55.91806117 | | 45.8318936 | | |
| 373 | | 55.91914251 | | 45.83194064 | | |
| 374 | | 55.92021811 | | 45.83198744 | | |
| 375 | | 55.92128801 | | 45.83203399 | | |
| 376 | | 55.92235227 | | 45.83208029 | | |
| 377 | | 55.92341092 | | 45.83212634 | | |
| 378 | | 55.92446401 | | 45.83217215 | | |
| 379 | | 55.92551158 | | 45.83221772 | | |
| 380 | | 55.92655367 | | 45.83226305 | | |
| 381 | | 55.92759034 | | 45.83230814 | | |
| 382 | | 55.92862161 | | 45.83235299 | | |
| 383 | | 55.92964754 | | 45.83239761 | | |
| 384 | | 55.93066816 | | 45.832442 | | |
| 385 | | 55.93168351 | | 45.83248616 | | |
| 386 | | 55.93269364 | | 45.83253009 | | |
| 387 | | 55.93369859 | | 45.83257379 | | |
| 388 | | 55.9346984 | | 45.83261727 | | |
| 389 | | 55.93569309 | | 45.83266052 | | |
| 390 | | 55.93668273 | | 45.83270356 | | |
| 391 | | 55.93766733 | | 45.83274637 | | |
| 392 | | 55.93864695 | | 45.83278896 | | |
| 393 | | 55.93962161 | | 45.83283134 | | |
| 394 | | 55.94059136 | | 45.8328735 | | |
| 395 | | 55.94155624 | | 45.83291545 | | |
| 396 | | 55.94251627 | | 45.83295719 | | |
| 397 | | 55.9434715 | | 45.83299871 | | |
| 398 | | 55.94442196 | | 45.83304003 | | |
| 399 | | 55.94536769 | | 45.83308114 | | |
| 400 | | 55.94630872 | | 45.83312205 | | |
| Núm. Sp. Est. | | 56.06 | | 48.4 | | 54.71 |

Apéndice C4. Especies que contribuyen al 70% de la disimilitud de la composición de especies entre las áreas estudiadas SME: ladera noreste San Martín Tuxtla , SMO: ladera suroeste San Martín Tuxtla y SMS: ladera suroeste Santa Marta.

| Taxon | SME | SMO | Promedio disimilitud | Contribución% | Acumulativo % |
|--|------------|------------|-----------------------------|----------------------|----------------------|
| <i>Polypodium rhodopleuron</i> | 0.923 | 0.3 | 0.6692 | 4.459 | 4.459 |
| <i>Asplenium miradoreense</i> | 0.154 | 0.6 | 0.5692 | 3.793 | 8.252 |
| <i>Asplenium auriculatum</i> | 0.692 | 0.4 | 0.5385 | 3.588 | 11.84 |
| <i>Scoliosorus ensiformis</i> | 0.538 | 0.1 | 0.5308 | 3.537 | 15.38 |
| <i>Elaphoglossum guatemalense</i> | 0.615 | 0.4 | 0.5231 | 3.485 | 18.86 |
| <i>Elaphoglossum vestitum</i> | 0.538 | 0.3 | 0.5154 | 3.434 | 22.3 |
| <i>Asplenium achilleifolium</i> | 0 | 0.5 | 0.5 | 3.332 | 25.63 |
| <i>Campyloneurum xalapense</i> | 0.615 | 0.5 | 0.5 | 3.332 | 28.96 |
| <i>Elaphoglossum sartorii</i> | 0.462 | 0.4 | 0.4923 | 3.28 | 32.24 |
| <i>Vittaria graminifolia</i> | 0.538 | 0.6 | 0.4923 | 3.28 | 35.52 |
| <i>Hymenophyllum polyanthos</i> | 0.385 | 0.4 | 0.4769 | 3.178 | 38.7 |
| <i>Polypodium collinsii</i> | 0.692 | 0.6 | 0.4615 | 3.075 | 41.77 |
| <i>Phlebodium pseudoaureum</i> | 0.231 | 0.4 | 0.4462 | 2.973 | 44.75 |
| <i>Thelypteris tuxtlenis</i> | 0.385 | 0.2 | 0.4308 | 2.87 | 47.62 |
| <i>Elaphoglossum viride</i> | 0.385 | 0.1 | 0.4077 | 2.717 | 50.33 |
| <i>Pleopeltis crassinervata</i> | 0.615 | 0.9 | 0.4077 | 2.717 | 53.05 |
| <i>Elaphoglossum erinaceum</i> var. <i>erinaceum</i> | 0.385 | 0.1 | 0.4077 | 2.717 | 55.77 |
| <i>Hymenophyllum fucoides</i> | 0.308 | 0.1 | 0.3462 | 2.307 | 58.07 |
| <i>Cochlidium linearifolium</i> | 0.308 | 0.1 | 0.3462 | 2.307 | 60.38 |
| <i>Hymenophyllum maxonii</i> | 0.308 | 0.1 | 0.3462 | 2.307 | 62.69 |
| <i>Elaphoglossum petiolatum</i> | 0.231 | 0.2 | 0.3385 | 2.255 | 64.94 |
| <i>Pteris orizabae</i> | 0.769 | 0.8 | 0.3385 | 2.255 | 67.2 |
| <i>Asplenium cuspidatum</i> | 0.769 | 0.8 | 0.3385 | 2.255 | 69.45 |
| <i>Huperzia taxifolia</i> | 0.231 | 0.2 | 0.3385 | 2.255 | 71.71 |
| Total 23 | | | | | |
| | SME | SMS | Promedio disimilitud | Contribución% | Acumulativo % |
| <i>Polypodium longepinnulatum</i> | 0.923 | 0.0769 | 0.858 | 3.82 | 3.82 |
| <i>Asplenium auriculatum</i> | 0.692 | 0 | 0.6923 | 3.082 | 6.902 |
| <i>Elaphoglossum pringlei</i> | 0 | 0.692 | 0.6923 | 3.082 | 9.984 |
| <i>Polypodium fraternum</i> | 0 | 0.692 | 0.6923 | 3.082 | 13.07 |
| <i>Polypodium polypodioides</i> | 0.0769 | 0.692 | 0.6627 | 2.95 | 16.02 |
| <i>Asplenium cuspidatum</i> | 0.769 | 0.231 | 0.645 | 2.871 | 18.89 |
| <i>Blechnum occidentale</i> | 0 | 0.615 | 0.6154 | 2.74 | 21.63 |

| | | | | | |
|--|------------|------------|-----------------------------|----------------------|----------------------|
| <i>Pecluma sursumcurrens</i> | 0.923 | 0.385 | 0.5976 | 2.661 | 24.29 |
| <i>Melpomene xiphopteroides</i> | 0.0769 | 0.615 | 0.5976 | 2.661 | 26.95 |
| <i>Campyloneurum xalapense</i> | 0.615 | 0.154 | 0.5799 | 2.582 | 29.53 |
| <i>Vittaria graminifolia</i> | 0.538 | 0 | 0.5385 | 2.397 | 31.93 |
| <i>Scoliosorus ensiformis</i> | 0.538 | 0 | 0.5385 | 2.397 | 34.33 |
| <i>Polypodium rhodopleuron</i> | 0.923 | 0.462 | 0.5325 | 2.371 | 36.7 |
| <i>Hymenophyllum polyanthos</i> | 0.385 | 0.615 | 0.5266 | 2.345 | 39.04 |
| <i>Pteris orizabae</i> | 0.769 | 0.462 | 0.5207 | 2.318 | 41.36 |
| <i>Elaphoglossum sartorii</i> | 0.462 | 0.692 | 0.5148 | 2.292 | 43.65 |
| <i>Elaphoglossum guatemalense</i> | 0.615 | 0.462 | 0.5089 | 2.266 | 45.92 |
| <i>Elaphoglossum erinaceum</i> var. <i>erinaceum</i> | 0.385 | 0.462 | 0.4911 | 2.187 | 48.1 |
| <i>Cochlidium linearifolium</i> | 0.308 | 0.462 | 0.4852 | 2.16 | 50.26 |
| <i>Elaphoglossum vestitum</i> | 0.538 | 0.769 | 0.4793 | 2.134 | 52.4 |
| <i>Lellingeria prionodes</i> | 0 | 0.462 | 0.4615 | 2.055 | 54.45 |
| <i>Polypodium plebeium</i> | 1 | 0.538 | 0.4615 | 2.055 | 56.51 |
| <i>Polypodium collinsii</i> | 0.692 | 0.615 | 0.4556 | 2.028 | 58.54 |
| <i>Huperzia taxifolia</i> | 0.231 | 0.385 | 0.4379 | 1.949 | 60.48 |
| <i>Pleopeltis crassinervata</i> | 0.615 | 0.923 | 0.4024 | 1.791 | 62.28 |
| <i>Elaphoglossum peltatum</i> | 0.231 | 0.308 | 0.3964 | 1.765 | 64.04 |
| <i>Elaphoglossum viride</i> | 0.385 | 0 | 0.3846 | 1.712 | 65.75 |
| <i>Thelypteris tuxtensis</i> | 0.385 | 0 | 0.3846 | 1.712 | 67.47 |
| <i>Pteridium caudatum</i> | 0 | 0.385 | 0.3846 | 1.712 | 69.18 |
| <i>Phlebodium pseudoaureum</i> | 0.231 | 0.154 | 0.3136 | 1.396 | 70.57 |
| Total 30 | | | | | |
| | SMO | SMS | Promedio disimilitud | Contribución% | Acumulativo % |
| <i>Polypodium polypodioides</i> | 0.692 | 0 | 0.6923 | 3.413 | 3.413 |
| <i>Elaphoglossum pringlei</i> | 0.692 | 0 | 0.6923 | 3.413 | 6.826 |
| <i>Polypodium fraternum</i> | 0.692 | 0 | 0.6923 | 3.413 | 10.24 |
| <i>Polypodium longepinnulatum</i> | 0.0769 | 0.7 | 0.6692 | 3.299 | 13.54 |
| <i>Asplenium cuspidatum</i> | 0.231 | 0.8 | 0.6615 | 3.261 | 16.8 |
| <i>Blechnum occidentale</i> | 0.615 | 0 | 0.6154 | 3.034 | 19.83 |
| <i>Pecluma sursumcurrens</i> | 0.385 | 1 | 0.6154 | 3.034 | 22.87 |
| <i>Elaphoglossum vestitum</i> | 0.769 | 0.3 | 0.6077 | 2.996 | 25.86 |
| <i>Vittaria graminifolia</i> | 0 | 0.6 | 0.6 | 2.958 | 28.82 |
| <i>Asplenium miradorensis</i> | 0 | 0.6 | 0.6 | 2.958 | 31.78 |
| <i>Melpomene xiphopteroides</i> | 0.615 | 0.1 | 0.5923 | 2.92 | 34.7 |
| <i>Elaphoglossum sartorii</i> | 0.692 | 0.4 | 0.5385 | 2.655 | 37.35 |
| <i>Hymenophyllum polyanthos</i> | 0.615 | 0.4 | 0.5231 | 2.579 | 39.93 |
| <i>Pteris orizabae</i> | 0.462 | 0.8 | 0.5231 | 2.579 | 42.51 |

| | | | | | |
|---|-------|-----|--------|-------|-------|
| <i>Asplenium achilleifolium</i> | 0 | 0.5 | 0.5 | 2.465 | 44.98 |
| <i>Campyloneurum xalapense</i> | 0.154 | 0.5 | 0.5 | 2.465 | 47.44 |
| <i>Elaphoglossum guatemalense</i> | 0.462 | 0.4 | 0.4923 | 2.427 | 49.87 |
| <i>Polypodium rhodopleuron</i> | 0.462 | 0.3 | 0.4846 | 2.389 | 52.26 |
| <i>Polypodium collinsii</i> | 0.615 | 0.6 | 0.4769 | 2.351 | 54.61 |
| <i>Cochlidium linearifolium</i> | 0.462 | 0.1 | 0.4692 | 2.313 | 56.92 |
| <i>Elaphoglossum erinaceum</i> var. <i>erinaceum</i> | 0.462 | 0.1 | 0.4692 | 2.313 | 59.23 |
| <i>Lellingeria prionodes</i> | 0.462 | 0 | 0.4615 | 2.275 | 61.51 |
| <i>Polypodium plebeium</i> | 0.538 | 1 | 0.4615 | 2.275 | 63.78 |
| <i>Phlebodium pseudoaureum</i> | 0.154 | 0.4 | 0.4308 | 2.124 | 65.91 |
| <i>Huperzia taxifolia</i> | 0.385 | 0.2 | 0.4308 | 2.124 | 68.03 |
| <i>Asplenium auriculatum</i> | 0 | 0.4 | 0.4 | 1.972 | 70 |
| Total 26 | | | | | |

CURRICULUM VITAE

Amparo Rocío Acebey Dávalos nació en La Paz, Bolivia el 10 de junio de 1973. Recibió el grado de Licenciada en Biología en la Universidad Mayor de San Andrés en 1999. En el 2004 recibe el grado de Maestra en Ciencias (M. Sc.) de Agricultura Tropical e Internacional con especialidad en Manejo de Recursos Naturales en los Trópicos y Subtrópicos en la Universidad de Göttingen, Alemania. Ha participado en varios proyectos botánicos: “Diversidad y biogeografía de grupos seleccionados“ a cargo del Dr. M. Kessler, Göttingen, Alemania como tesista y asistente de campo (1996-1997); “Catálogo de plantas vasculares de Bolivia“, tratamiento de Araceae en coautoría con el Dr. Thomas Croat (2000-2014); “Catálogo de las plantas de Colombia“, tratamiento de briófitas y musgos a cargo del Prof. Dr. S.R. Gradstein en Göttingen, Alemania, en cooperación con la Universidad Nacional de Colombia (2004); “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”, colaboradora botánica en el proyecto de investigación posdoctoral del Dr. Thorsten Krömer (2005-2006); “Flora de Veracruz”, fascículo de Araceae en coautoría con el Dr. Thomas Croat (2006- a la fecha); “Atlas de la Flora Endémica, Notable y en Peligro de Extinción de Veracruz”, proyecto del Centro de Investigaciones Tropicales (CITRO) de la Universidad Veracruzana, Xalapa, como responsable de la identificación botánica (2008-2009). Ha realizado consultorías de biodiversidad para Conservation International y el Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés en La Paz, Bolivia. Ha participado en varios congresos internacionales y nacionales. Ha publicado diez artículos en revistas indizadas y otros siete en revistas arbitradas y siete capítulos de libros. Fue becaria del Servicio Alemán de Intercambio académico (DAAD) en 1997 y 1999 para realizar dos estancias cortas en la Universidad de Göttingen, Alemania para desarrollar un proyecto de investigación de briófitas a cargo del Dr. Gradstein. Durante sus estudios de Doctorado en el Posgrado en Ecología Tropical del Centro de Investigaciones Tropicales (CITRO) de la Universidad Veracruzana (2010-2014), fue becaria del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). Se han nombrado tres especies de plantas en su honor: *Anthurium acebeyae* Croat (Araceae), *Greigia acebeyi* B. Will, T. Krömer, M. Kessler (Bromeliaceae) y *Scelochiloides acebeyi* R. Vásquez & Dodson (Orchidaceae).