



**UNIVERSIDAD VERACRUZANA**  
**CENTRO DE INVESTIGACIONES TROPICALES**



**DIVERSIDAD, DISTRIBUCIÓN Y ADAPTACIONES ECOLÓGICAS DE  
HELECHOS Y LICÓFITOS A LO LARGO DE GRADIENTES DE ALTITUD E  
INFLUENCIA ANTRÓPICA EN LAS FALDAS DEL COFRE DE PEROTE,  
VERACRUZ**

Presenta

**César Isidro Carvajal Hernández**

**Comité Tutorial**

Dr. Thorsten Krömer

Dr. Juan Carlos López Acosta

Dr. Michael Kessler

Xalapa, Veracruz, febrero 2016

El trabajo de investigación titulado “Diversidad, distribución y adaptaciones ecológicas de helechos y licófitos a lo largo de gradientes de altitud e influencia antrópica en las faldas del Cofre de Perote, Veracruz” cuyos resultados se encuentran contenidos en esta tesis, fue realizado por César Isidro Carvajal Hernández como estudiante del Doctorado en Ecología Tropical, en el periodo agosto 2012-febrero 2016

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



**M en C. César Isidro Carvajal Hernández**

**Candidato**



**Dr. Thorsten Krömer**

**Director**

®2016

César Isidro Carvajal Hernández

Derechos Reservados

## Acta de aprobación de tesis

El presente documento Diversidad, distribución y adaptaciones ecológicas de helechos y licófitos a lo largo de gradientes de altitud e influencia antrópica en las faldas del Cofre de Perote, Veracruz, ha sido aprobado y aceptado como requisito parcial para obtener el grado de Doctor en Ecología Tropical.

### COMITÉ TUTORIAL:

**Dr. Thorsten Krömer**



**Dr. Juan Carlos López Acosta**



**Dr. Michael Kessler**



### SINODALES:

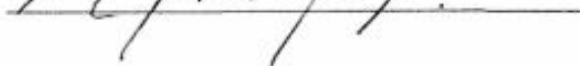
**Dr. Klaus Mehlreter**



**Dr. Mario Vázquez Torres**



**Dr. Fernando Nicolalde Morejon**



***A Samaria, Sabina y Jaén... mis mayores motivos para continuar en este camino.***

## **Agradecimientos**

A los miembros del comité tutorial, Thorsten Krömer, Juan Carlos López Acosta y Michael Kessler por guiar el camino a seguir en esta tesis, sus comentarios y consejos fueron de gran valor para enriquecer la investigación... todavía queda mucho por hacer.

A los cinco sinodales Klaus Mehlreter, Mario Vázquez Torres, Fernando Nicolalde Morejón, Gonzalo Castillo Campos y Francisco Lorea, por sus importantes sugerencias que sirvieron para mejorar el documento.

A Thorsten Krömer, Mario Vázquez y Fernando Nicolalde quiero agradecerles también la constante motivación que me brindan para continuar con mi carrera profesional.

A mis padres y hermano agradezco el apoyo brindado desde casa, siempre estuvieron cubriendo esas cosas que por ser cotidianas a veces no se reconocen, pero sin duda su ayuda ha sido de gran valor para seguir con mis estudios.

A mis amigos Jorge Gómez Díaz, Valeria Guzmán Jacob, Mauricio Juárez Fragoso, Roberto Castro Cortés por su ayuda en varios momentos de la tesis, desde el apoyo en el trabajo de campo hasta la ayuda con las bases de datos, sin su apoyo esta tarea hubiera sido más difícil.

Por último agradezco a Samaria Armenta, mi compañera de vida, por ser ese ejemplo de perseverancia, por la ayuda en el campo y en la casa... por estar siempre ahí...

## Contenido

CAPÍTULO 1 .....	8
Introducción General.....	8
Introducción .....	9
Diversidad y distribución a lo largo de gradientes altitudinales.....	12
Adaptaciones morfológicas .....	16
Preguntas de investigación.....	17
Hipótesis general.....	17
Objetivos .....	18
Área de estudio.....	18
CAPÍTULO 2 .....	27
Riqueza y distribución de helechos y licófitos en el gradiente altitudinal del Cofre de Perote, centro de Veracruz, México .....	27
Introducción .....	30
Materiales y métodos .....	32
<i>Área de estudio</i> .....	32
<i>Trabajo de campo</i> .....	34
<i>Análisis de datos</i> .....	35
Resultados .....	35
Discusión.....	38
Literatura citada .....	43
Apéndice 1 .....	51
CAPÍTULO 3 .....	59
Impacto de la perturbación antrópica en los helechos y licófitos en un gradiente altitudinal en Veracruz, México.....	59
Introducción .....	61
Materiales y métodos .....	63
<i>Área de estudio</i> .....	63
<i>Trabajo de campo</i> .....	65
<i>Análisis estadístico</i> .....	65
Resultados .....	66
<i>Riqueza de especies</i> .....	66

<i>Diversidad beta</i> .....	69
<i>Perturbación antropogénica</i> .....	70
<i>Variables climáticas</i> .....	72
<i>Especies indicadoras</i> .....	74
Discusión .....	76
<i>Riqueza de especies a lo largo del gradiente altitudinal</i> .....	76
<i>Diversidad beta entre altitudes</i> .....	78
<i>Perturbación antropogénica</i> .....	78
Literatura citada .....	82
CAPÍTULO 4 .....	90
Adaptaciones morfológicas de helechos y licófitos como respuesta a los factores ambientales ocasionados por la altitud e influencia antrópica .....	90
Introducción .....	91
Materiales y métodos .....	92
Área de estudio .....	92
<i>Trabajo de campo</i> .....	93
<i>Análisis de caracteres morfológicos</i> .....	93
<i>Análisis de datos</i> .....	95
Resultados .....	96
<i>Grupos funcionales</i> .....	96
<i>Rasgos funcionales</i> .....	97
<i>Variables climáticas</i> .....	100
Discusión .....	101
<i>Grupos funcionales en relación con la altitud</i> .....	101
<i>Influencia del disturbio en los rasgos funcionales</i> .....	104
Anexo 1. Tendencias de las especies de acuerdo a los rasgos funcionales evaluados a lo largo del gradiente de altitud .....	110
Anexo 2. Tendencias de las especies de acuerdo a los rasgos funcionales con respecto al gradiente de perturbación .....	117
CAPÍTULO 5 .....	120
Discusión y conclusiones generales .....	120

## **CAPÍTULO 1**

### **Introducción General**



## Introducción

Los patrones de riqueza y distribución de especies han sido objeto de estudio durante siglos, entre los que destacan los trabajos de von Humboldt en 1793 (Zamudio y Butanda, 1999), de Candolle en 1874 y Copeland en 1939 (Watkins *et al.*, 2006). El interés actual se ha centrado en la distribución de especies a lo largo de gradientes altitudinales y latitudinales, así como en los procesos que influyen en esta distribución, de esta forma se pueden estudiar características contrastantes delimitadas por la altitud, la cercanía al Ecuador o a las zonas cercanas a los polos que influyen directamente en las respuestas de las especies a los diferentes ambientes.

Este tipo de trabajos ha fomentado la comprensión de los patrones espaciales de la riqueza de especies y los mecanismos que subyacen estos patrones (Blackburn y Gaston, 1996). Se ha encontrado que varios factores influyen de manera directa en la distribución de las especies, tal es el caso de las variaciones climáticas principalmente relacionadas con la temperatura y la humedad (Bhattarai *et al.*, 2004; Kluge *et al.*, 2006); la disponibilidad energética y productividad del ecosistema (Currie *et al.*, 2004); así como los procesos históricos y evolutivos (Wiens y Donoghue, 2004). Estas son algunas de las razones por las que se puede explicar que las zonas tropicales contienen una gran biodiversidad, misma que decrece fuertemente con la cercanía a los polos.

Para el caso concreto de la distribución de especies a lo largo del gradiente de altitud, la diversidad disminuye con el aumento en la elevación en ecosistemas terrestres, sin embargo, esto varía de acuerdo al organismo en cuestión (Rohde, 1992; Gaston, 2000). Se ha corroborado que los patrones altitudinales de riqueza florística difieren entre los diferentes grupos taxonómicos o biotipos tales como árboles, arbustos y hierbas (Gentry, 1982; Kessler, 2001; Krömer *et al.*, 2005; Cardelús *et al.*, 2006; Kluge y Kessler, 2011).

En este sentido, los estudios con helechos y licófitos que se han realizado en regiones neotropicales muestran patrones comunes entre transectos altitudinales, por ejemplo que la mayor riqueza de especies se encuentra en elevaciones medias comprendidas entre 1500-2000 m (Kessler, 2001; Kluge y Kessler, 2006; Kluge *et al.*, 2006; Watkins *et al.*, 2006;

Kessler *et al.*, 2011; Kluge y Kessler, 2011; Salazar *et al.*, 2015). Sin embargo, dejan abiertos dos temas importantes: a) se sabe muy poco de cómo varía la riqueza de helechos en la zona transicional entre la regiones tropical y subtropical, como es el caso de México y especialmente el estado de Veracruz y b) muy pocos trabajos han analizado la influencia antrópica a lo largo del gradiente (Kessler *et al.*, 2001). Este último tema es de gran importancia ya que en la actualidad los paisajes antropizados dominan la superficie en México (Sánchez-Colón *et al.*, 2009), y el estado de Veracruz no es la excepción, con la pérdida de vegetación prístina en más del 85% (Castillo-Campos *et al.*, 2011). Por tal razón, es importante conocer cuál es la dinámica de las especies a lo largo del gradiente de elevación en los límites tropicales y si ésta se encuentra influenciada por los cambios antropogénicos que ocurren en los paisajes actuales.

En el presente estudio se evalúan los patrones de diversidad y distribución de los helechos y licófitos, a lo largo de un gradiente altitudinal que comienza en el Cofre de Perote a 3,500 m (N 19° 30', W 97° 08') y termina en la zona costera de la Mancha que se encuentra a nivel del mar (19° 35', W 96° 22'), en la zona que corresponde a la cuenca del río Actopan, cuya desembocadura se encuentra ubicada en el centro del estado de Veracruz en la vertiente del Atlántico. La región está ubicada en la zona de confluencia entre las regiones Neártica y Neotropical (ver Fig. 2), donde se encuentra una mezcla de elementos templados y tropicales que permite la presencia de ecosistemas cuyas características ambientales son en algunos casos contrastantes, desde los fríos húmedos hasta los calurosos secos, pasando por los templados muy húmedos.

El estudio de este gradiente comprende diferentes tipos de vegetación contrastantes (bosque de *Abies*, bosque de pino, bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña, selva mediana subcaducifolia y encinar tropical (*sensu* Miranda y Hernández X, 1963) como resultado de la amplia variación en el clima, humedad, precipitación, tipos de suelo y relieve que a su vez están dados por la accidentada topografía de la región (Soto-Esparza y Geissert, 2011).

Los helechos se han utilizado como un grupo de estudio importante para entender los patrones de riqueza de especies a nivel mundial, por encontrarse ampliamente distribuidos

en el planeta con entre 10,000 y 13,000 especies (Moran, 2008). Además, debido a su reproducción por esporas, la dispersión de especies depende de las condiciones ambientales como la temperatura, la humedad y el sustrato, minimizando la dependencia de factores bióticos. Por otro lado los helechos contienen especies adaptadas a ambientes con un alto grado de perturbación y otras sensibles a los cambios ambientales, razón por la cual se han utilizado para tratar de entender los procesos que ocurren en los ecosistemas cuando existe una perturbación (Paciencia y Prado, 2005; Rodríguez-Romero *et al.*, 2008; Haro-Carrión *et al.*, 2009; Mehltreter, 2008; Carvajal-Hernández *et al.*, 2014). Por lo anterior, en este trabajo se estudian los helechos con la finalidad de entender cómo se encuentra distribuida la riqueza de especies a lo largo del transecto altitudinal propuesto, al mismo tiempo que se analiza un gradiente de perturbación humana.

El estudio del gradiente de perturbación antrópica relacionado con el gradiente altitudinal es novedoso para México. Aunque Hietz y Hietz-Seifert (1995) estudiaron las plantas epífitas (incluyendo helechos) en la misma zona, en dicho estudio el transecto no fue analizado en su totalidad, debido a que solo se realizó en las partes medias (720-2,370 m); además las condiciones actuales son diferentes a las presentes hace casi 20 años debido a la transformación acelerada de los ecosistemas en la zona.

A lo largo del transecto altitudinal, se presentan diferentes condiciones climáticas, orográficas, sustratos y tipos de vegetación que permiten el establecimiento de especies adaptadas por su morfología y fisiología a la heterogeneidad ambiental. Se entiende la adaptación morfológica como la respuesta de las especies (morfológica y fisiológica) a las presiones selectivas que provoca el ambiente (Bock y von Wahlert, 1965; Halloy y Mark, 1996), por lo tanto, las características fenotípicas son una representación de las condiciones y presiones ambientales a las que se encuentra expuesto (Koehl, 1996). Por lo anterior, en el gradiente altitudinal se presenta una oportunidad para conocer las distintas adaptaciones de las especies de helechos a las diferentes condiciones ambientales establecidas por la elevación y los factores predominantes en cada altitud y las impuestas por los impactos antropogénicos.

El planteamiento de este trabajo permite que los resultados sirvan como base para desarrollar futuras estrategias de conservación. En primer lugar, al analizar el recambio de especies que ocurre entre diferentes elevaciones y entre diferentes ambientes cuando se cambian las condiciones de los ecosistemas naturales, proporciona información de las especies sensibles y las especies resistentes a los disturbios; permite además la delimitación en los rangos altitudinales de especies de importancia ecológica o protegidas por las leyes nacionales por encontrarse en alguna categoría de riesgo. Con este trabajo, también es posible ubicar los ecosistemas con mayor fragilidad de acuerdo a la composición de especies de helechos y se refuerza la investigación dirigida al análisis de la diversidad beta y sus implicaciones en la conservación de áreas naturales. De igual forma, el estudio de las adaptaciones morfo-ecofisiológicas permite entender la respuesta de las especies ante los cambios ambientales ya sean de origen natural o antrópico, lo que contribuye en los estudios de la ecología de la restauración.

### **Diversidad y distribución a lo largo de gradientes altitudinales**

Hasta el presente, se han realizado algunos estudios de distribución de helechos y licófitos a lo largo de gradientes altitudinales en el Neotrópico (Kessler *et al.*, 2011). En Costa Rica, en un gradiente de 100 a 3,400 m, se estudiaron los factores que intervienen en los patrones de diversidad (Kluge *et al.*, 2006). Se encontraron 484 especies siendo la parte media del gradiente (*ca.* 1700 m) la que tuvo una mayor concentración de especies. La explicación de los autores se basa en que en esta zona se mantienen la humedad y temperaturas más estables, mientras que la diversidad disminuye en el extremo superior por las bajas temperaturas y en la zona baja por la disminución de humedad ocasionada por temperaturas más altas.

En el mismo transecto, Kluge y Kessler (2006) estudiaron los patrones de distribución de helechos endémicos, encontrando que la humedad constante y un área reducida están directamente relacionadas con altos niveles de endemismo. Además, los hábitats fragmentados producen un alto grado de aislamiento de las poblaciones, lo que provoca una diferenciación de especies que favorece los procesos de especiación. La variabilidad climática regional puede influenciar las distribuciones de frecuencia de especies en

diferentes rangos. Los hábitats fragmentados, comúnmente encontrados en regiones montañosas, pueden almacenar pequeñas y aisladas poblaciones de especies que son más propensas a la especiación que aquellas que habitan en hábitats continuos sin barreras geográficas ni genéticas (Kluge y Kessler, 2011).

Kluge y Kessler (2011) investigaron cómo se comportan los ensamblajes de especies de helechos a lo largo del gradiente en función de sus características morfofisiológicas o sus procesos evolutivos. Con base en los rasgos morfológicos, así como la diversidad filogenética, los autores encontraron que contrario a la teoría ecológica, la diversidad filogenética y las características morfológicas son independientes.

Watkins *et al.*, (2006) en otro gradiente en Costa Rica que abarca desde 40 hasta 2,960 m, encontraron 264 especies de helechos de las cuales solo 69 fueron terrestres y el resto epífitos. Los autores encontraron también una diversidad mayor en elevaciones medias, relacionado con los factores de mayor humedad y precipitación, así como una menor intensidad lumínica, lo cual indica que estos factores ambientales son condicionantes de la diversidad de helechos.

En Bolivia, Kessler (2001) al estudiar diferentes grupos de plantas (Araceae, Melastomataceae, Arecaceae, Acanthaceae, Bromeliaceae y Pteridophyta), encontró diferentes patrones de distribución; para el caso de Araceae, Melastomataceae y Arecaceae, la riqueza máxima se encuentra a menos de 1,000 m de altitud, disminuyendo conforme aumenta la elevación. Para el caso de acantáceas, bromelias y helechos, la riqueza máxima se encuentra en elevaciones medias (1,000-2,000 m), disminuyendo en los extremos inferior y superior del gradiente. Además, concluyen que entre 500 - 1,500 m se presenta una mayor diversidad alfa, mientras que la diversidad beta parece ser independiente de la elevación. También en Bolivia, Krömer *et al.*, (2005) realizaron un estudio altitudinal de las plantas epífitas, encontrando un total de 800 especies, cuya riqueza se encontraba mejor representada en 1500 m de altitud. Los autores encuentran que las especies disminuyen en un 65% en el extremo inferior del gradiente realizado (300 m) y la disminución de especies en el extremo superior (4000 m) es de un 99%.

Una comparación latitudinal de la riqueza de helechos y licófitos desde 19°S (Bolivia) hasta Los Tuxtlas (18°30'N) muestra que entre 18°S y al menos 10°N, no hay diferencias notables entre los transectos altitudinales (Salazar *et al.*, 2015, Fig. 1). Solamente en los extremos de la región tropical disminuye notablemente la riqueza de helechos, ocasionado por la menor disponibilidad de agua y temperaturas bajas en estas regiones (Kessler *et al.*, 2011).

Particularmente en el estado de Veracruz, Hietz y Hietz-Seifert (1995) realizaron un estudio de las epífitas vasculares presentes en un gradiente altitudinal que corresponde de 720 a 2,370 m. En dicho trabajo relacionaron la riqueza de epífitas con respecto a las características del hábitat (especies arbóreas dominantes y condiciones microclimáticas), delimitadas por el piso altitudinal donde se encontraban. Los autores señalan que la mayor riqueza de bromelias se encontró en bosques bajos y más secos, mientras que en los bosques húmedos y con altitud intermedia dominaban los helechos y orquídeas, finalmente la diversidad disminuye con el aumento de altitud que coincide con los bosques de pino.

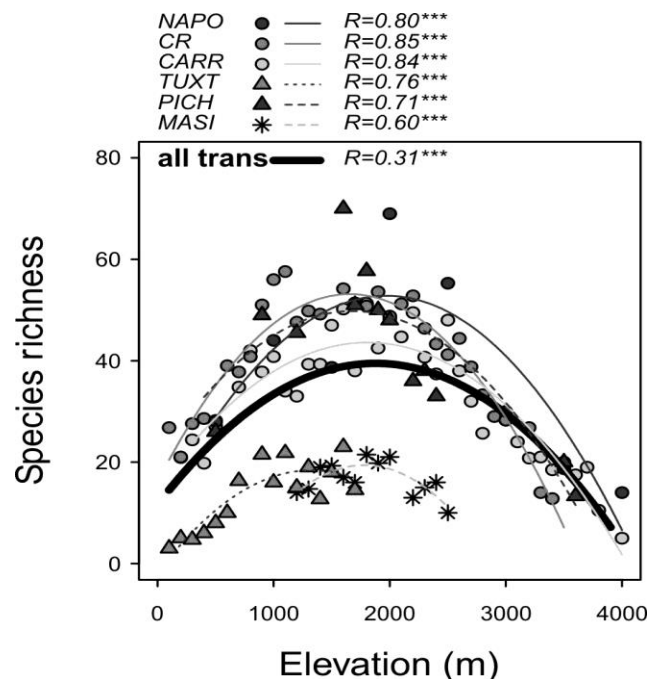


Figura. 1. Patrones altitudinales de la diversidad de helechos y licófitos desde Bolivia (MASI: 19°S, CARR: 17°S) a través de Ecuador (NAPO: 0°, PICH: 0°) y Costa Rica (CR: 10°N) hasta Los Tuxtlas, Veracruz, México (TUXT 18°30'N). La línea negra marca el patrón general de los seis transectos combinados. (Tomado de Salazar *et al.*, 2015).

Los estudios que explican patrones de distribución de helechos, relacionan la diversidad con variables ambientales presentes a lo largo de gradientes altitudinales como el clima o la precipitación. Son pocos los trabajos que incluyen el impacto que la influencia humana tiene hacia las comunidades bióticas, tal es el caso del estudio realizado por Kessler *et al.*, (2001), donde corroboran que las especies se ven afectadas por la perturbación humana. Marini *et al.*, (2011) relacionaron la influencia antrópica y los factores climáticos sobre la diversidad de helechos en un gradiente altitudinal en el noreste de Italia, basados en registros contenidos en una base de datos obtenidos previamente; de acuerdo a sus resultados, tanto los factores climáticos como antropogénicos tienen influencia en la diversidad de helechos, por lo que mencionan la importancia de tener en cuenta los factores antropogénicos al describir los procesos ecológicos a lo largo de gradientes de elevación.

En cuanto a los estudios que refieren al impacto antrópico sobre la diversidad de helechos, se ha encontrado que los sistemas con un alto grado de disturbio presentan una disminución notable de especies, mostrando una drástica reducción en ambientes con un mayor grado de perturbación que van desde un 40 al 70% de los taxa registrados en un ecosistema primario (Paciencia y Prado, 2005; Rodríguez-Romero *et al.*, 2008; Haro-Carrión *et al.*, 2009, Carvajal-Hernández *et al.*, 2014). También se conoce que agroecosistemas que mantienen una estructura similar a la de un bosque natural, como los cafetales bajo sombra también son capaces de mantener una diversidad de helechos considerable (Paciencia y Prado, 2005; Mehlreter, 2008; Carvajal-Hernández *et al.*, 2014).

Los trabajos anteriormente mencionados, muestran cuál es el comportamiento de las especies de helechos a lo largo de gradientes altitudinales en los trópicos, sin embargo la información no es concluyente, debido a que existe variación en diferentes grupos de organismos y en diferentes regiones del mundo, por lo que, su dinámica también podría ser diferente (Gaston, 2000). En este contexto, se conoce muy poco respecto al impacto de la perturbación humana en la diversidad y los patrones de helechos y licófitos en diferentes altitudes y bajo las distintas condiciones que se presentan en el transecto altitudinal.

## **Adaptaciones morfológicas**

Se han publicado algunos trabajos que explican las relaciones entre las tendencias de los caracteres morfológicos como resultado de la adaptación a las condiciones del ambiente; por ejemplo, Halloy y Mark (1996) analizaron las formas de las hojas correlacionando diferentes caracteres (p. ej. Número de hojas, dimensiones de la hoja, división, forma del margen, etc) y sus estados (es decir, la variación de los caracteres evaluados) con variables climáticas en diferentes regiones montañosas del mundo (Los Alpes, Los Andes y Nueva Zelanda). Estas investigaciones parten de la premisa que la morfología de las hojas responde a las presiones ambientales a pesar de que las regiones de estudio tengan diferentes edades y orígenes geológicos y que aún con las diferencias biogeográficas y ambientales presentadas, los parámetros morfológicos medidos fueron similares, lo que sugiere que la variación morfológica de las plantas está limitada por las condiciones del medio.

El estudio de las características morfológicas además de brindar información acerca de las condiciones ambientales, también permite reconstruir historias evolutivas (Koehl, 1996). Lo más comúnmente utilizado para ello son las analogías con el registro fósil, con lo cual se pueden inferir las funciones de ciertas estructuras morfológicas de organismos extintos y de esta forma relaciones filogenéticas de los organismos vivientes, de acuerdo a los estados de caracteres ancestrales o simplesiomorfías (Koehl, 1996).

Si bien es cierto que se ha investigado acerca del tema en general, se sabe poco de las características morfológicas de los helechos y su relación con el medio en el que se desarrollan. Dubuisson *et al.*, (2003) realizaron un estudio sobre las tendencias adaptativas del género *Trichomanes* L. (Hymenophyllaceae) analizando diferentes formas de vida: terrestres, epífitos y trepadores. Encontraron que las especies trepadoras presentan largos entrenudos en el rizoma que los diferencian de las especies terrestres, lo que sugiere que esto puede ser un carácter que evolucionó y contribuyó al hábito trepador de la planta.



Los esfuerzos por explicar patrones y causas de las características morfológicas de helechos han sido pocos. Kluge y Kessler (2007) estudiaron en un gradiente de elevación en Costa Rica los patrones del ensamble de especies y de factores ambientales. Los autores encuentran tendencias de algunas características morfológicas interpretadas como estrategias adoptadas a las presiones ambientales, por ejemplo un mayor grosor de la hoja contra climas extremos, o la alta densidad estomática en mayores altitudes con menor concentración de CO<sub>2</sub>. En ese sentido Kessler *et al.*, (2007), reportan tendencias similares en los helechos estudiados en un gradiente altitudinal en Bolivia.

A pesar de los trabajos realizados, la investigación en este sentido con los helechos es todavía incipiente comparada con los realizados con otros grupos de plantas vasculares. El estudio del gradiente altitudinal propuesto en el presente trabajo, brinda la oportunidad de analizar algunas tendencias de la morfología de los helechos en una zona subtropical con ambientes contrastantes presentados a lo largo del transecto.

### **Preguntas de investigación**

- ¿Cuál es el patrón de diversidad y distribución de helechos a lo largo del gradiente altitudinal en Veracruz, en comparación con el presentado en latitudes más tropicales en otros países neotropicales?
- ¿Cuál es el impacto de la alteración del hábitat sobre la diversidad de helechos y licófitos?
- ¿Existen cambios en la morfología de las especies relacionados con los cambios microclimáticos derivados de la altitud y/o perturbación?

### **Hipótesis general**

Los factores abióticos relacionados con parámetros climáticos como la temperatura, radiación solar y humedad relativa, influyen en los patrones de distribución de las especies. Se ha comprobado que en presencia de disturbio antrópico, las condiciones climáticas se modifican, lo cual ejerce una presión sobre la diversidad de especies. Ante

esta situación, en el presente estudio se espera que las condiciones climáticas presentes a lo largo del gradiente altitudinal, así como la modificación de las mismas ocasionada por la perturbación antrópica, influyan en los patrones de distribución de la diversidad de especies de helechos y licófitos. Además, de acuerdo a la literatura, los rasgos funcionales representan la respuesta de las especies a las presiones selectivas del medio (p. ej. las condiciones climáticas), por lo tanto, se prevé que las variables microclimáticas presentes en los gradientes de altitud e influencia antrópica, están relacionadas con los rasgos morfológicos de las especies de helechos y licófitos.

### **Objetivos**

- Evaluar los patrones de diversidad y distribución de helechos a lo largo del gradiente de altitud (20 a 3,500 m) en el centro de Veracruz.
- Evaluar el efecto de la influencia antrópica sobre los patrones de riqueza y composición de especies.
- Analizar las potenciales adaptaciones morfo-ecofisiológicas de los helechos a lo largo del gradiente altitudinal y de disturbio antrópico.

### **Área de estudio**

El gradiente altitudinal -que incluye ocho sitios de estudio- se encuentran en un intervalo que va desde el nivel de mar hasta los 3,500 m (Fig. 2); la longitud del transecto en línea recta desde la cima del volcán Cofre de Perote hasta el nivel del mar es de aproximadamente 81 km. La zona alta (superior a 1,500 m) forma parte del eje neovolcánico transversal; el resto del transecto, son pequeños lomeríos, en tanto que al extremo más bajo del transecto se encuentra en la planicie costera del Golfo, además de la Sierra de Manuel Díaz, una formación montañosa ubicada frente al mar, cuyo origen se debe a flujos piroclásticos del Terciario (Geissert y Enríquez, 2011), finalmente, a nivel del mar se encuentran las lagunas costeras “La Mancha-El Llano” que forman parte de la zona decretada como sitio Ramsar.

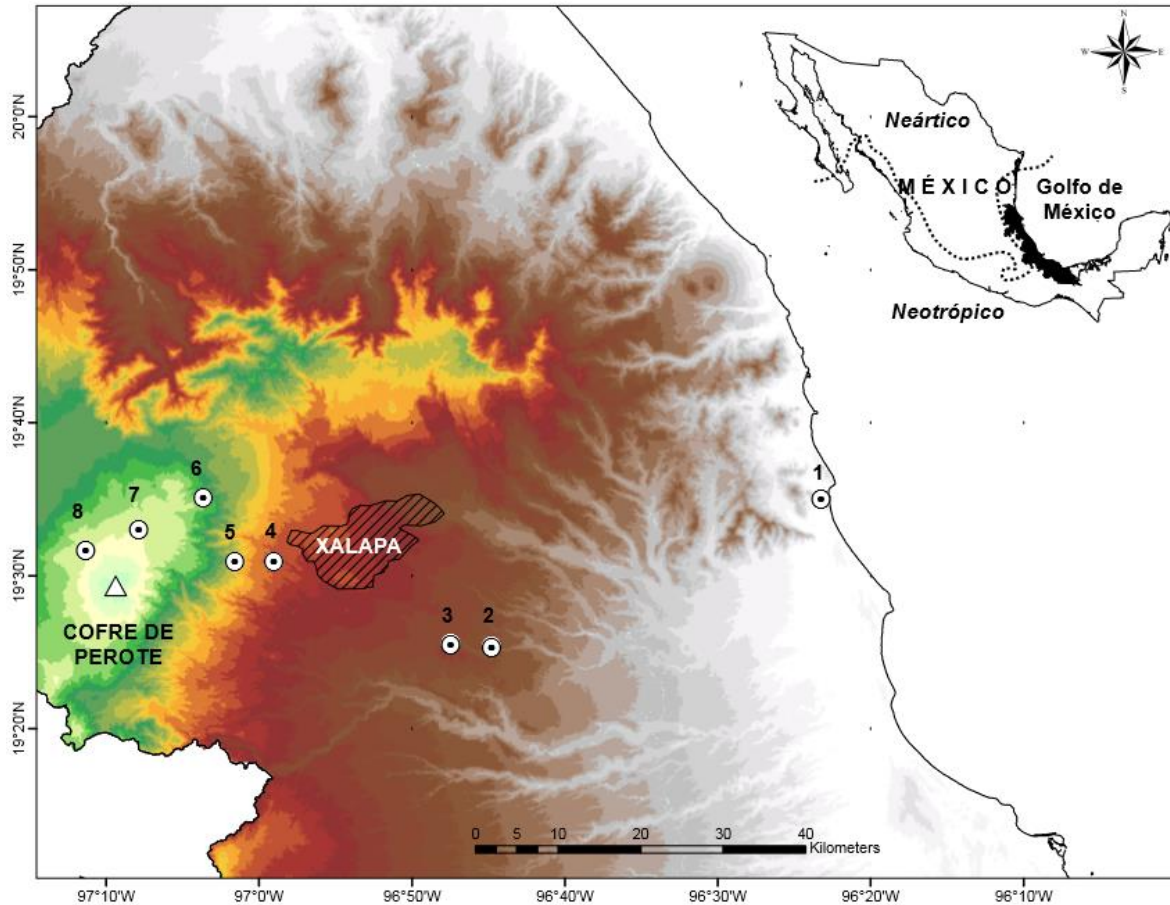


Figura. 2. Ubicación de los ocho sitios de estudio a lo largo del gradiente de altitud en la vertiente del Golfo de México, centro del estado de Veracruz, México.

Debido a las condiciones geomorfológicas la zona presenta una amplia variación de climas, desde los cálidos en la parte baja, los templados en las zonas medias montañosas y los fríos en la parte alta (Soto-Esparza y Giddings, 2011). La temperatura muestra una disminución lineal con el aumento de altitud, en tanto, que la precipitación promedio varía de acuerdo a la elevación, siendo esta mayor en las partes medias y disminuyendo en los extremos del gradiente (Fig. 3; CONAGUA, 2010).

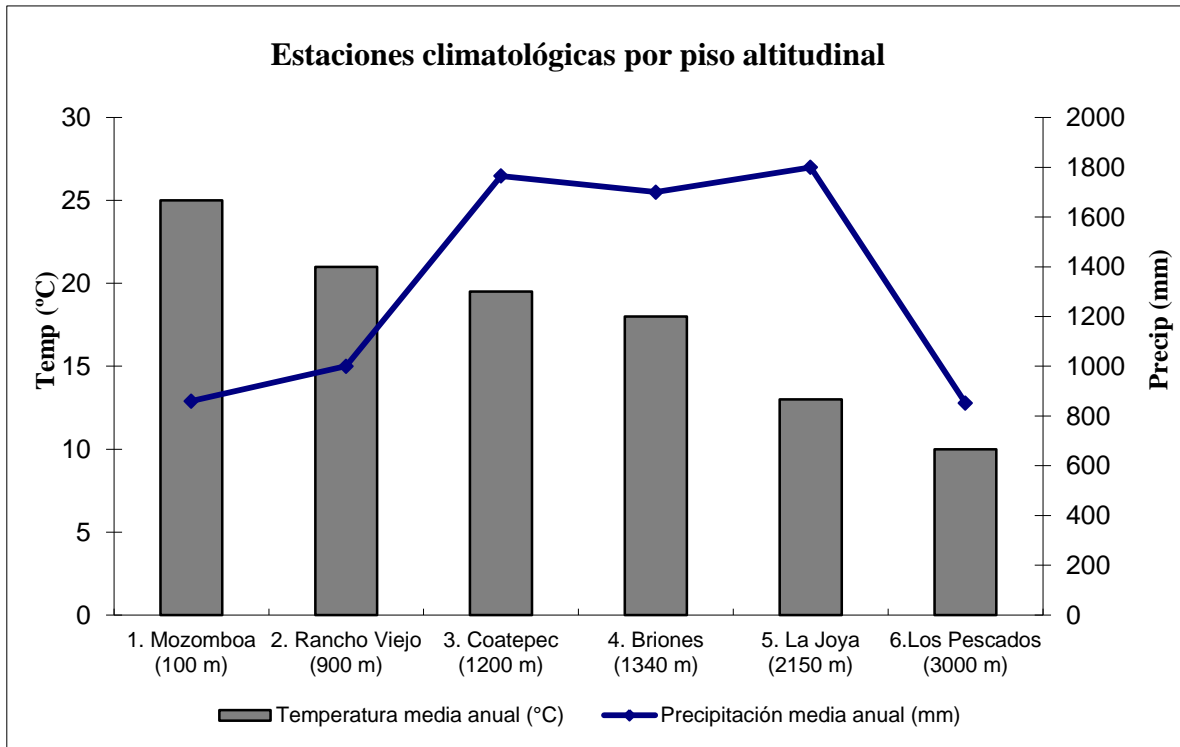


Figura 3. Temperatura y precipitación promedio anuales en diferentes estaciones climatológicas que operan a lo largo del gradiente altitudinal (cerca de los puntos de muestreo).

Las diferencias orográficas y climáticas que se presentan a lo largo del transecto, permiten la presencia de diferentes tipos de vegetación, desde los ambientes secos con mayores temperaturas (selva baja caducifolia y encinar tropical) hasta los húmedos y fríos en la parte alta del gradiente (bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino y bosque de pino) (Fig. 4). A continuación se describen los diferentes tipos de vegetación de acuerdo a las observaciones de campo y en concordancia con lo citado por Castillo-Campos *et al.*, (2011):

**Bosque de *Abies*:** Estos bosques están confinados a los sitios de alta montaña, entre 3,100 y 3,600 m. Esta comunidad vegetal está compuesta por elementos arbóreos cuya altura varía entre los 20 y 40 m, la característica peculiar de sus elementos dominantes es la forma triangular típica de sus copas. El bosque de *Abies religiosa* (Kunth) Schldl. & Cham. se encuentra bien representado en el Cofre de Perote, donde los estratos arbustivo y herbáceo, son escasos.

**Bosque de *Pinus*:** Se localiza en altitudes mayores a 2,700 hasta 3000 m. Es un tipo de vegetación con poca riqueza vegetal, las especies de árboles más representativas son *Pinus pseudostrobus* Lindl., *Pinus montezumae* Lamb. y *Arbutus xalapensis* Kunth. En el estrato arbustivo destaca *Baccharis conferta* Kunth. El estrato herbáceo se encuentra mayormente representado por especies de la familia Poaceae, Asteraceae, Crassulaceae principalmente del género *Echeveria* DC., y helechos del género *Dryopteris* Adans. El epifitismo es escaso, representado en su mayoría por dos especies de helechos (*Pleopeltis polylepis* (Roem. ex Kunze) T. Moore y *Polypodium plebeium* Schltld. & Cham.) (Obs. pers.).

**Bosque de *Pinus-Quercus*:** Se encuentra entre 2,300 y 2,600 m de altitud. Las especies de *Quercus crassifolia* Bonpl. y *Quercus laurina* Bonpl., *Pinus patula* Schltld. & Cham. y *Taxus globosa* Schltld. son las que destacan en el estrato arbóreo y el estrato arbustivo está representado principalmente por especies del género *Senecio* L. En el estrato herbáceo dominan especies de la familia Asteraceae, Poaceae y helechos de diferentes géneros.

**Bosque mesófilo de montaña:** Aunque este tipo de vegetación de acuerdo a la literatura se encuentra desde 1000 m, en el gradiente estudiado se ubica entre 1,300 - 2,200 m de altitud. Se caracteriza por la presencia de *Carpinus caroliniana* Walter, *Liquidambar styraciflua* L., *Clethra mexicana* DC., *Meliosma alba* (Schltld.) Walp., *Styrax glabrescens* Benth. y *Quercus* L., dominando el estrato arbóreo. Los arbustos más comunes son *Psychotria* L. y helechos arborescentes de los géneros *Cyathea* Kaulf. y *Alsophila* R.Br. Las hierbas epífitas sobresalen en este ambiente, destacando los helechos representados por varios géneros, las familias Bromeliaceae y Orchidaceae sobresalen por su diversidad de especies (Obs. pers.).

**Encinar:** Se trata de una zona de ecotonía entre el bosque mesófilo de montaña y selva baja caducifolia. Se ubica en el gradiente altitudinal entre 500 y 1,200m de altitud. Para fines prácticos, en este estudio se hace referencia a este tipo de vegetación como encinar, debido a que en la zona específica de muestreo el estrato arbóreo se encuentra dominado por especies que no sobrepasan los 15 m de altura, las especies más representativas son: *Quercus oleoides* Schltld. & Cham., *Quercus peduncularis* Née, *Quercus sapotifolia* Liebm. en combinación con algunas especies de selva baja, como *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth y *Pouteria campechiana* (Kunth) Baehni. Hay orquídeas epífitas como

*Brassavola nodosa* (L.) Lindl., *Epidendrum ciliare* L. y *Prosthechea radiata* (Lindl.) W.E. Higgins, además de una gran densidad de bromelias (p. ej. *Tillandsia ionantha* Planch., *Tillandsia paucifolia* Baker y *Tillandsia filifolia* Schltld. & Cham.) y lianas (*Smilax regelii* Killip & C.V. Morton). En el estrato arbustivo crece *Acacia cornigera* (L.) Willd., *Acacia pennatula* (Schltld. & Cham.) Benth., *Malvaviscus arboreus* Cav., *Erythrina herbácea* L., *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Bent. y *Bambusa amplexifolia* (J. Presl) Schult. En el estrato herbáceo sobresalen *Bromelia pinguin* L. y *Blechnum occidentale* L. (Obs. pers.).

**Selva mediana subcaducifolia:** en el gradiente altitudinal estudiado, se encuentra desde el nivel del mar hasta 600 m, representada en fragmentos aislados por la actividad antrópica. En el estrato arbóreo sobresale *Bursera simaruba* (L.) Sarg, *Comocladia engleriana* Loes. y *Plumeria rubra* L., por encontrarse en las cercanías a la zona de transición con el encinar tropical, también es posible encontrar individuos del género *Quercus*. El estrato arbustivo en la zona se encuentra dominado por *Dioon edule* Lindl., *Chusquea* Kunth., y algunas especies de *Chamaedorea* Liebm. ex Mart. El estrato herbáceo se encuentra dominado por especies de helechos de los géneros *Adiantum* L. y *Tectaria* Cav. Las hemiepifitas también se encuentran representadas por *Monstera* Adans. y *Philodendron* Schott. (Obs. pers.)

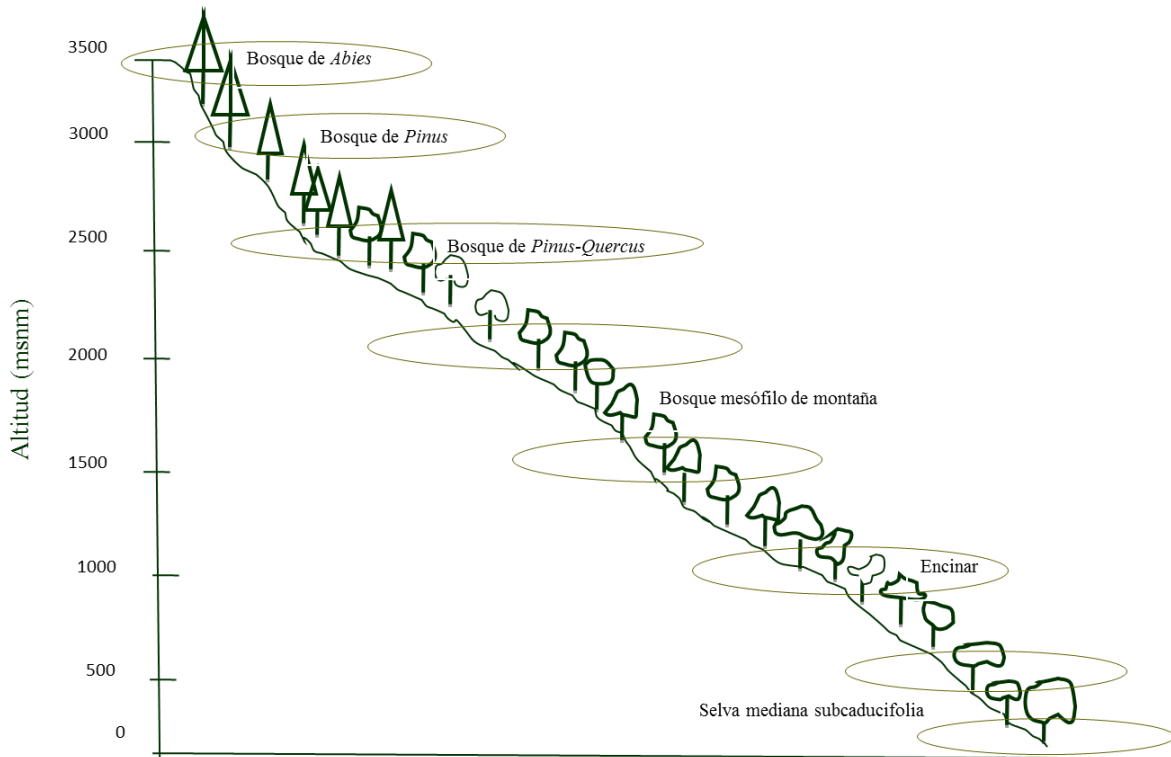


Figura 4. Diferentes tipos de vegetación (*sensu* Miranda y Hernández X. (1963) y su presencia en los ocho pisos altitudinales (óvalos en verde) presentes en el gradiente de estudio.

### Literatura citada

Bhattarai K.R., Vetaas O. R. y Grytnes J.A. 2004. Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography* 31: 389-400.

Blackburn T. y Gaston K.J. 1996. A sideways look at patterns in species richness, or why there are so few species outside the tropics. *Biodiversity Letters* 3: 44-53.

Bock W.J. y von Wahlert G. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19:269-299.

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

Carvajal-Hernández C.I., 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., Avendaño-Reyes S. y Medina-Abreo M. 2011. Flora y Vegetación En: Conabio (ed.): La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México. Pp. 163-179.

Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). 2010. Normales climatológicas por estación. [http://smn.cna.gob.mx./index.php?option=com\\_content&view=article&id=42&Itemid=75](http://smn.cna.gob.mx./index.php?option=com_content&view=article&id=42&Itemid=75). (consultado el 17 de octubre de 2012).

Currie D.J., Mittelbach G.G., Cornell H.V., Field R., Guégan J.F., Hawkins B.A., Kaufman D.M., Kerr J.T., Oberdorff T., O'Brien E. y Turner J.R.G. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7: 1121-1134.

Dubuisson J.Y., Hennequin S., Rakotondrainibe F. y Schneider H. 2003. Ecological diversity in *Trichomanes* (Hymenophyllaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 142: 41-63.

Gaston K. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.

Geissert K.D. y Enríquez E. 2011. Geomorfología. En: Conabio (ed.): La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México. Pp. 53-68.

Gentry A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557-593.

Halloy S.R.P. y Mark A.F. 1996. Comparative leaf morphology spectra of plant communities in New Zealand, the Andes and the European Alps. *Journal of The Royal Society of New Zealand* 26: 41-78.

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

Hietz P. y Hietz-Seifert U. 1995. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6: 487-498.

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., Herzog S., Fjeldsa J. y Bach K. 2001. Species richness and endemism of plant and bird communities along two gradients of elevation, humidity and land use in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Distributions* 7: 61-77.

Kessler M., Siorak Y., Wunderlich M. y Wegner C. 2007. Patterns of morphological leaf traits among pteridophytes along humidity and temperature gradients in the Bolivian Andes. *Functional Plant Biology* 34:963-971.

Kessler M., Kluge J., Hemp A. y Ohlemüller R. 2011. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* 20: 868-880.

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. 2007. Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: patterns and causes. *Ecotropica* 13: 27-43.

Kluge J. y Kessler M. 2011. Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeography* 38: 394-405.

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

Koehl M.A.R. 1996. When does morphology matter? *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 27: 501-542.

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.

Marini L., Bona E., Kunin W. y Gaston K. 2011. Exploring anthropogenic and natural processes shaping fern species richness along elevational gradients. *Journal of Biogeography* 38: 78-88.

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

Miranda F. y Hernández X.E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación, *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-72

- Moran R. 2008. Diversity, biogeography, and floristics. En: Ranker T. y Hauffler C. (eds). *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge Press. U.K. Pp. 367-394.
- 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.
- Rodríguez-Romero M. L., Pacheco L. y Zavala H. J. 2008. Pteridofitas indicadoras de alteración ambiental en el bosque templado de San Jerónimo Amanalco, Texcoco, México. *Revista de Biología Tropical* 56(2): 641-656.
- Rohde K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65(3): 514-527.
- 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.
- Sánchez Colón S., Flores Martínez A., Cruz-Leyva I. A. y Velázquez A. 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. En *Capital natural de México*, vol. II: *Estado de conservación y tendencias de cambio*. Conabio, México. Pp. 75-129.
- Soto-Esparza M. y Geissert D. 2011. Geografía. En Conabio (ed.): *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México. Pp. 163-179.
- Soto Esparza M. y Giddings B. L. 2011. Clima. En Conabio (ed.): *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México. Pp. 35-52.
- Watkins J. E., Cardelús C., Colwell R. y Moran R. 2006. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* 93: 73-83.
- Wiens J. y Donoghue M.J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 639-644.
- Zamudio G. y Butanda A. 1999. Humboldt y la botánica Americana. *Ciencias* 55: 37-43.

## **CAPÍTULO 2**

### **Riqueza y distribución de helechos y licófitos en el gradiente altitudinal del Cofre de Perote, centro de Veracruz, México**

Publicado en Botanical Sciences 93:601-614.

**Resumen:** Se presenta el listado de las especies de helechos y licófitos registrados a lo largo del gradiente altitudinal (20-3,500 m) del Cofre de Perote, Veracruz, abarcando ambientes contrastantes y bosques con diferentes grados de perturbación, así como vegetación azonal. Se establecieron 15 a 25 parcelas de 20 x 20 m en ocho pisos altitudinales, separados por 500 m de altitud. En cada parcela, se registraron las especies terrestres y epífitas del sotobosque (hasta una altura aproximada de 8 m). En 135 parcelas, se registraron 140 especies y cuatro variedades de helechos (22 familias, 59 géneros), así como 11 especies de licófitos (dos familias, tres géneros), representando el 27% de la pteridoflora de Veracruz. Dos especies del género *Elaphoglossum* (*E. pallidum*, *E. squarrosum*) y *Polystichum muricatum*, registradas a 2,500 m, son nuevos registros para el estado. El número de especies es contrastante en diferentes pisos altitudinales del gradiente y en las elevaciones medias con bosque mesófilo de montaña entre 1,500 y 2,500 m se presentan los valores máximos de riqueza. En los extremos superior e inferior del gradiente, caracterizado por bosque de coníferas y selva mediana subcaducifolia respectivamente, el número de especies disminuye. Se destaca la riqueza del bosque mesófilo y la pérdida de especies del mismo cuando existe una perturbación de origen antrópico. Además, la vegetación azonal en cañadas y al lado de ríos representa un reservorio importante de la pteridoflora, lo que resalta su valor para la conservación.

**Palabras clave:** bosque de *Pinus-Quercus*, bosque mesófilo de montaña, inventario florístico, perturbación antrópica, pteridoflora.

**Abstract:** We present a list of ferns and lycophytes recorded along the elevational gradient (20-3,500 m) at the Cofre de Perote, Veracruz, including contrasting environments with different degrees of forest disturbance as well as azonal vegetation. We established 15-25 plots of 20 x 20 m each at eight elevational steps separated by 500 m in elevation. In each plot we recorded all terrestrial and epiphytic understory species (up to a height of 8 m). In the 135 plots, we found 140 species and four varieties of ferns (22 families, 58 genera) and 11 species of lycophytes (two families, three genera), representing 27% of the pteridophytes of Veracruz. Two species of the genus *Elaphoglossum* (*E. pallidum*, *E. squarrosum*) and *Polystichum muricatum*, found at 2,500 m are new state records. The

number of species is contrasting at different elevational steps of the gradient and mid-elevations with humid montane forest between 1,500 and 2,500 m showed maximum richness values. At the upper and lower ends of the gradient, characterized by coniferous forest and deciduous forest, respectively, the number of species decreased. The richness of the humid montane forest and its loss of species caused by anthropogenic disturbance are noteworthy. Furthermore, the azonal vegetation at ravines and riversides represents an important reservoir for the pteridophyte flora, which highlights its conservation value.

**Key words:** anthropogenic disturbance, floristic inventory, humid montane forest, *Pinus-Quercus* forest, pteridophyte flora.

## Introducción

La falta de conocimiento sobre las especies de plantas que habitan en determinadas regiones de México, es una necesidad urgente de atender (Magaña y Villaseñor, 2002). Veracruz, además de ser uno de los tres estados más biodiversos de México, es una de las entidades del país donde se han realizado grandes esfuerzos por conocer su flora, reflejados en los avances de la Flora de Veracruz (Gómez-Pompa, 2010). Sin embargo estos trabajos aún distan mucho de ser concluyentes, debido a la falta de tratamientos y actualizaciones taxonómicas de diversas familias. Este es el caso de los helechos y licófitos, de los cuales solo se han publicado nueve de las 28 familias que están representadas en Veracruz (Instituto de Ecología A.C., 2014). Además una parte sustancial de esta información es desactualizada debido a que se publicaron en las décadas de 1980 y 1990.

Actualmente se estima que en Veracruz existen cerca de 7,800 especies de plantas vasculares (Castillo-Campos *et al.*, 2011), de las cuales 568 especies corresponden a helechos y licófitos (Tejero-Díez *et al.*, 2011; Krömer *et al.*, 2013a; Acebey *et al.*, 2015); esto representa el 55% de la pteridoflora de México y lo coloca en el tercer estado con mayor riqueza de especies de este grupo, solo después de Oaxaca y Chiapas (Mickel y Smith, 2004). Sin embargo, muchas de estas especies en Veracruz son consideradas como raras y amenazadas por factores antropogénicos, ya que algunas solo se registran de pocas y/o antiguas colectas y el conocimiento de su distribución es fragmentario (Tejero-Díez *et al.*, 2011; Krömer *et al.*, 2013a; Carvajal-Hernández *et al.*, 2014; Acebey *et al.*, 2015).

La alta riqueza de especies registradas en Veracruz es producto de una gran heterogeneidad ambiental, originada por una topografía accidentada, un amplio intervalo altitudinal (desde el nivel del mar hasta más de 5,000 m) y la confluencia de una amplia variedad de climas y suelos (Soto-Esparza y Geissert, 2011). Estas condiciones permiten la presencia de diferentes tipos de vegetación, desde los fríos y secos en zonas de alta montaña hasta los cálido-húmedos en zonas bajas.

Un gradiente altitudinal de Veracruz que permite observar dichos cambios en el clima y la vegetación es el que inicia en la llanura costera del centro del estado y termina en las partes altas del Cofre de Perote en dirección este. El contraste en la vegetación de este gradiente ha sido reconocido incluso desde Alexander von Humboldt en 1804, quien lo cita señalando

lo siguiente: “En ninguna parte se deja ver mejor el admirable orden con que las diferentes asociaciones de vegetales van sucediéndose, unas arriba de las otras, que cuando uno va subiendo desde Veracruz hacia la meseta de Perote (...) en el espacio de pocas horas, recorre el hombre de ciencia toda la escala de vegetación” (Zamudio y Butanda, 1999; von Humboldt, 2004).

Dos siglos después, la vegetación natural a lo largo del gradiente del Cofre de Perote se encuentra reducida drásticamente y en la actualidad solo se encuentran fragmentos aislados de la vegetación original (Ellis *et al.*, 2011). Esta situación ha sido motivo para que la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad designara dos sitios prioritarios para la conservación en la zona, el primero corresponde a la parte alta de la cuenca del río La Antigua, la cual es una zona con bosque mesófilo de montaña de prioridad crítica para su conservación, debido a las amenazas provocadas por las actividades antropogénicas (CONABIO, 2010). El segundo se encuentra en la zona baja del gradiente y forma parte de la cuenca del río Actopan, con fragmentos aislados de encinares tropicales, los cuales constituyen remanentes del Pleistoceno de origen boreal que sustituyeron la vegetación tropical durante las últimas glaciaciones (Arriaga *et al.*, 2000).

Algunas zonas de este gradiente altitudinal han sido estudiadas desde diferentes aspectos botánicos y éstas cuentan con listados florísticos locales que incluyen especies de helechos y licófitos (p. ej. Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Gómez-Díaz, 2010; Hernández-Rojas, 2010; Salazar-Rodríguez, 2010), aunque en su mayoría, se trata de tesis que no han sido publicadas. A pesar de esos esfuerzos particulares, no existen trabajos que aborden inventarios florísticos realizados a través de un muestreo sistemático que incluya un área tan amplia y heterogénea. Tampoco existe un listado completo y actualizado para estos importantes grupos, el cual conforma el segundo más diverso de las plantas vasculares (Kreft *et al.*, 2010) y se sabe que alcanza su mayor riqueza y abundancia en regiones húmedo montañosas del Neotrópico (Moran, 1995; Kluge y Kessler, 2005; Watkins *et al.*, 2006a; Kessler *et al.*, 2011a; Salazar *et al.*, 2015).

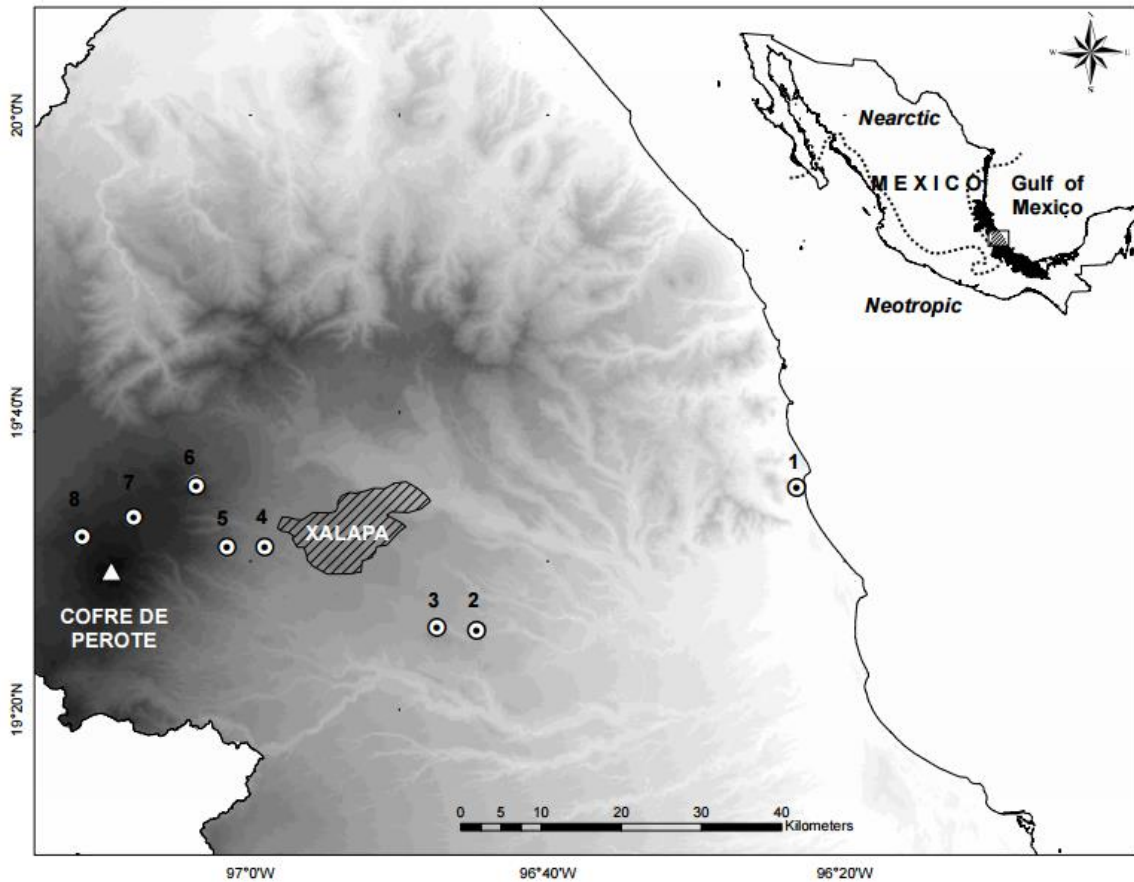
En México se han realizado pocos estudios que documenten la riqueza de la flora vascular o de grupos específicos en gradientes de altitud (Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Vázquez y Givnish, 1998; Campos-Salas, 2011; Krömer *et al.*, 2013b). Sin embargo, estos no se

realizaron en gradientes completos (desde el nivel del mar hasta las zonas altas y frías de las montañas) y además solo la tesis de Campos-Salas (2011) se centra en el estudio de helechos y licófitos. Ante ese vacío de conocimiento florístico, en el presente trabajo se incluye el listado de especies de estos grupos registradas a lo largo del gradiente altitudinal del Cofre de Perote, ubicado en el centro de Veracruz, abarcando ambientes y composición florística contrastantes a lo largo de las distintas elevaciones. Además se documentan las especies en vegetación con perturbación de origen antrópico en cada piso altitudinal estudiado. El objetivo de este trabajo es actualizar el conocimiento de la pteridoflora de Veracruz en una región fuertemente antropizada, pero de gran importancia ecológica, razones que la convierten en prioritaria para su conservación.

### **Materiales y métodos**

*Área de estudio.* El gradiente altitudinal estudiado se encuentra en la región central del estado de Veracruz. El intervalo de altitud tiene como límite superior la ladera alta del Cofre de Perote en 3,500 m (19° 31' 10'' N -97° 09' 27'' O), mientras que el extremo inferior se localiza en el nivel del mar, específicamente en el Centro de Investigaciones Costeras "La Mancha" (19° 36' 02'' N -96° 22' 36'' O), perteneciente al Instituto de Ecología, A.C. (Figura 1). En la descripción geomorfológica de Veracruz, Geissert y Enríquez (2011) ubican a la zona como parte del Cinturón Neovolcánico Transversal y la caracterizan de la siguiente forma: "las montañas de laderas abruptas presentes en la parte alta del gradiente (superior a 1,400 m) están formadas por acumulaciones de andesita/basalto y flujos piroclásticos del Terciario; en el resto del transecto, se encuentran pequeños lomeríos formados por rocas volcánicas, paleogénicas a cuaternarias; en el extremo inferior se encuentra una planicie formada por acumulaciones fluviales y lagunas costeras como la de La Mancha".





**Figura. 1.** Ubicación de los ocho sitios de estudio a lo largo del gradiente altitudinal en la vertiente del Golfo de México, centro del estado de Veracruz, México. Localidades de estudio: 1. La Mancha (20 m); 2. Palmarejo (500 m); 3. Chavarrillo (1,000 m); 4. Los Capulines (1,500 m); 5. El Zapotal (2,000 m); 6. El Encinal (2,500 m); 7. Los Pescados (3,000 m); 8. El Conejo (3,500 m).

A lo largo del gradiente de estudio las condiciones climáticas muestran una gama muy amplia, (Soto-Esparza y Giddings, 2011). La temperatura media anual tiene una disminución lineal con el aumento de la altitud, mientras que la precipitación anual es mayor en las partes medias y disminuye en los extremos del gradiente (Comisión Nacional del Agua, 2010) (Cuadro 2). Basados en la clasificación de Miranda y Hernández-X. (1963), a lo largo del gradiente se encuentran seis diferentes tipos de vegetación natural: (i) bosque de *Abies* (3,600-3,500 m), (ii) bosque de *Pinus* (3,500-2,800 m), (iii) bosque de *Pinus-Quercus* (2,800-2,400 m), (iv) bosque mesófilo de montaña (2,400-1,300 m), (v) encinares tropicales (1,200-500 m) y (vi) selva mediana subcaducifolia (500 m hasta el nivel del mar). Estos tipos de vegetación forman parte de un mosaico paisajístico que

comprende fragmentos aislados de vegetación natural o bosque conservado (BC), zonas con vegetación azonal (VA) en cañadas y al lado de ríos (vegetación ribereña), así como sitios con diferentes grados de perturbación antrópica, como son el bosque perturbado (BP), el cual es un ambiente sometido a tala parcial, impacto por animales (cabras, borregos, vacas), eliminación del sotobosque, etc., y la vegetación secundaria (VS), que comprende bosques secundarios en etapas intermedias de sucesión (15-25 años).

*Trabajo de campo.* El muestreo de los helechos y licófitos se realizó entre los meses de febrero del 2012 y enero del 2014. A lo largo del transecto se establecieron de 15 a 25 parcelas no permanentes de 20 x 20 m (Kessler y Bach, 1999) en cada uno de los ocho sitios de estudio ubicados en diferentes pisos altitudinales, separados por 500 m de altitud (20-500 m, 500-1,000 m, 1,000-1,500 m, 1,500-2,000 m, 2,000-2,500 m, 2,500-3,000 m, 3,000-3,500 m, 3,500-3,600 m; Figura 1). Para simplificar, en el texto, se menciona solo el límite altitudinal inferior de cada piso. En cada una de las elevaciones y en los diferentes tipos de vegetación presentes en los pisos altitudinales, las parcelas fueron distribuidas por igual en diferentes ambientes naturales y derivados de la acción humana, es decir, se establecieron cinco en bosque conservado, cinco en bosque perturbado y cinco en zonas con vegetación secundaria. Además en los pisos de 500 m, 1,500 m y 2,000 m existen cañadas y vegetación ribereña donde también se estableció la misma cantidad de parcelas por ambiente, en el resto de los pisos altitudinales estudiados no se encuentra esta vegetación azonal.

En cada una de las parcelas se registró la presencia/ausencia de las especies terrestres y además las epífitas del sotobosque, es decir las plantas que crecen sobre los troncos de los árboles grandes y en árboles jóvenes o arbustos hasta una altura aproximada de 8 m (Krömer *et al.*, 2007), las cuales fueron colectadas mediante una garrocha. La colecta de muestras botánicas se realizó en cada piso altitudinal y de acuerdo a Lot y Chiang (1986). Los ejemplares fueron identificados con base en Mickel y Smith (2004), comparaciones con ejemplares de herbario, y la consulta a especialistas (ver agradecimientos). La clasificación taxonómica se realizó de acuerdo a Mickel y Smith (2004) y Smith *et al.* (2006), las actualizaciones nomenclaturales se uniformizaron según los siguientes autores:

Ranker *et al.* (2004), Ebihara *et al.* (2006), Kessler *et al.* (2011b), Li *et al.*, (2012), Øllgaard (2012), Grusz y Windham (2013) y Smith y Tejero-Díez (2014). Los duplicados fueron depositados en el Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología de la UNAM, así como parcialmente en los herbarios de la Universidad Veracruzana (CIB), de la Universidad de California (UC), Berkeley, E.E. UU y/o del Instituto de Ecología, A.C. (XAL).

*Análisis de datos.* Se presenta un listado de especies que incluye datos referentes al rango altitudinal, hábito (terrestre, epífita, rupícola y escandente) y tipo de vegetación donde fueron registradas (Apéndice 1). Se señalan también las especies que se encuentran protegidas por la NOM-059-SEMARNAT-2010, los nuevos registros para el estado y las especies endémicas de Veracruz y/o México, así como el número de parcelas en las cuales fue encontrado cada taxón. Se utilizó el estimador Chao2 obtenido en el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2013) para conocer el número total de especies estimadas en cada piso altitudinal.

## **Resultados**

En total, para las 135 parcelas muestreadas a lo largo del gradiente altitudinal, se registraron 140 especies y cuatro variedades de helechos agrupadas en 59 géneros y 22 familias, así como 11 especies de licófitos distribuidas en tres géneros y dos familias (Apéndice 1). Los géneros con un mayor número de especies fueron: *Asplenium* (12), *Elaphoglossum* (11) y *Pleopeltis* (9). La familia Polypodiaceae es la más rica con 33 especies, seguida de Dryopteridaceae (24) y Pteridaceae (20) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Familias y géneros de helechos y licófitos con mayor representatividad a lo largo del gradiente altitudinal del Cofre de Perote, centro de Veracruz, México.

<b>Familia</b>	<b>No. de especies</b>	<b>%</b>	<b>Género</b>	<b>No de especies</b>	<b>%</b>
Polypodiaceae	33	21.3	<i>Asplenium</i>	12	7.7
Dryopteridaceae	24	15.5	<i>Elaphoglossum</i>	11	7.1
Pteridaceae	20	12.9	<i>Pleopeltis</i>	9	5.8
Aspleniaceae	13	8.4	<i>Blechnum</i>	8	5.2
Hymenophyllaceae	11	7.1	<i>Polypodium</i>	8	5.2
Blechnaceae	8	5.2	<i>Hymenophyllum</i>	6	3.9
Dennstaedtiaceae	7	4.5	<i>Selaginella</i>	6	3.9
Thelypteridaceae	6	3.9	<i>Thelypteris</i>	5	3.2
Woodsiaceae	6	3.9	<i>Adiantum</i>	5	3.2
Lycopodiaceae	5	3.2	<i>Diplazium</i>	4	2.6

Se registraron 79 especies terrestres y 65 epífitas, siete rupícolas, dos terrestres o rupícolas, una terrestre o epífita y una escandente. Dos especies del género *Elaphoglossum* (*E. pallidum* y *E. squarrosum*) y *Polystichum muricatum* son nuevos registros para el estado de Veracruz, las cuales se registraron en el bosque de *Pinus-Quercus* a una elevación de 2,500 m. De la lista total de especies, nueve están protegidas por la NOM-059-SEMARNAT-2010, éstas en su mayoría (7 especies) se encontraban en el bosque mesófilo de montaña y la vegetación de *Pinus-Quercus*, de las cuales cinco corresponden a helechos arborescentes. Los valores del estimador Chao2 muestran que se tiene entre el 77 y 100% de las especies estimadas en cada uno de los pisos altitudinales, sin embargo, en el piso de 1,000 m se obtuvo apenas el 62% (Cuadro 2).

Cuadro 2. Riqueza de especies de helechos y licófitos por piso altitudinal (Alt) y tipo de vegetación (TV): selva mediana subcaducifolia (SMS), encinar (E), bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque de *Pinus-Quercus* (BPQ), bosque de *Pinus* (BP) y bosque de *Abies* (BA), en diferentes ambientes naturales y derivados de la acción antrópica: bosque conservado (BC), bosque perturbado (BP), vegetación secundaria (VS) y vegetación azonal (VA; ríparia y cañadas). Se indica el número de especies totales, de epífitas (Epi) y terrestres (Ter), así como la riqueza estimada (Est) por Chao2 y el porcentaje que representan las especies observadas con respecto a las estimadas (%). Se presentan datos de temperatura (T) y precipitación anual (Prec).

Sitio de parcelas	(No.)	Alt (m)	TV	T (°C)	Prec (mm)	No de especies				Total (Epi/Ter)	Est (Chao2)	%
						BC	BP	VS	VA			
La Mancha (15)		20	SMS	25	800	3	3	3	—	4 (2/2)	4	100
Palmarejo (15)		500	SMS/E	21	900	11	7	7	26	28 (5/20)	35.5	78
Chavarrillo (15)		1,000	E	21	900	7	7	8	—	14 (8/6)	21.3	65
Los Capulines (25)		1,500	BMM	19	1,800	44	23	22	44	66 (34/32)	67.6	97
El Zapotal (15)		2,000	BMM	18	1,800	46	35	29	—	62 (31/30)	73.5	84
El Encinal (20)		2,500	BPQ	12	1,900	39	35	32	31	46 (24/21)	46.7	98
Los Pescados (15)		3,000	BP	10	800	7	6	6	—	9 (3/6)	9	100
El Conejo (15)		3,500	BA	9	800	4	3	7	—	7 (1/6)	7	100

La riqueza de especies fue contrastante en diferentes pisos altitudinales del gradiente, ya que en elevaciones medias (1,500 m a 2,500 m) se presentaron los valores máximos, mientras que los extremos superior e inferior del gradiente contienen muy pocas especies. Los tipos de vegetación con mayor registro de helechos y licófitos fueron el bosque mesófilo de montaña (96 especies), seguido del bosque de *Pinus-Quercus* (46) y la selva mediana subcaducifolia presente a 500 m de altitud (28). En la zona que se encuentra cercana al nivel del mar, así como en las partes altas del Cofre de Perote, la riqueza disminuyó hasta un 98 y 96% respectivamente (Cuadro 2).

Con respecto a la relación de especies epífitas y terrestres a lo largo del gradiente altitudinal, se observó que en las elevaciones medias de 1,000 a 2,500 m, la proporción de

estas se mantiene entre el 47 y 52% en relación a la riqueza de cada piso altitudinal, mientras que hacia los extremos del gradiente, los helechos y licófitos epífitos disminuyeron fuertemente; sin embargo, en La Mancha (20 m) esta proporción se encontró en un 50%, aunque en base a un número de especies muy reducido (Cuadro 2). Los bosques conservados en las elevaciones medias fueron los ambientes con la mayor cantidad de especies en comparación con la vegetación derivada de la acción antrópica, mientras que en los extremos del gradiente los valores de riqueza fueron similares en bosques naturales y perturbados. Se destaca el hecho de que en los pisos donde existe vegetación azonal, la cantidad de especies registradas fue mayor si se compara con el resto de los ambientes, incluso con el bosque conservado (Cuadro 2).

## **Discusión**

*Riqueza de especies.* La riqueza de 155 taxa registrados en este trabajo, representa el 27% de los helechos y licófitos de Veracruz (Tejero-Díez *et al.*, 2011; Acebey *et al.*, (2015) y el 15% de las especies de México (Mickel y Smith, 2004; Tejero-Díez *et al.*, 2014). Considerando que esta riqueza se registró en una superficie de muestra pequeña, el gradiente altitudinal estudiado resguarda una importante proporción de la pteridoflora del país. Los valores de las especies observadas son cercanos a las estimadas por Chao2 (en general más del 80%), lo cual indica un muestreo satisfactorio (Cuadro 2), únicamente en el encinar (500 y 1,000 m) se obtuvieron valores por debajo del 80% de las especies estimadas, debido al alto número de taxa únicos y duplicados. Estos bajos valores pueden explicarse por la homogeneidad de microambientes y la poca disponibilidad de nichos en el encinar, lo que limita la presencia de especies (Kluge y Kessler, 2011), caso contrario a lo que sucede en el bosque mesófilo de montaña, en donde el estimador indica que las especies observadas representan más del 80% de las estimadas.

Campos-Salas (2011) registra para un gradiente altitudinal de 1,500-3,700 m ubicado en el estado de México una riqueza de 125 helechos y licófitos, cifra que coincide con el número de especies registradas en el presente estudio en esa franja altitudinal (126 especies entre 1,500 y 3,500 m). Krömer *et al.* (2013b), en un gradiente altitudinal de 140-1,650 m en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, registraron 108 especies y no incluyeron vegetación perturbada; esta riqueza es mayor si se compara con la registrada en el presente estudio (99

especies entre 20 m y 1,500 m). Esto debido a que Los Tuxtlas es un área con una elevada precipitación (> 4,000 mm) y humedad ambiental, factores que favorecen una alta riqueza de helechos (Krömer *et al.*, 2013b; Acebey *et al.*, 2015). Por otro lado, Hietz y Hietz-Seifert (1995) registraron 33 especies de helechos epífitos en árboles mayores a 10 cm de diámetro que fueron muestreados en fragmentos de bosque natural, ubicados entre los 720-2,370 m en el mismo gradiente altitudinal del presente estudio; sin embargo, dicha riqueza epifítica es menor a la registrada en este trabajo (61 especies) entre 500-2,500 m, lo que confirma la importancia del sotobosque como hábitat para los helechos epífitos (Krömer *et al.*, 2007).

Los datos de la alta riqueza de especies presentados, muestran la importancia de este gradiente por su gran aporte a la pteridoflora a nivel regional. Sin embargo, si contrastamos estos datos con otras zonas del Neotrópico cercanas al Ecuador resultan notablemente menores (Cuadro 3). Esto coincide con el gradiente de diversidad latitudinal, en el cual el número de especies de helechos y licófitos por unidad de área aumenta conforme se acerca al Ecuador y se aleja de los polos (Moran, 2008; Salazar *et al.*, 2015), aunque los estudios realizados en Bolivia entre 14-16° de latitud Sur demuestran la extraordinaria riqueza de los bosques húmedos de los Andes (Krömer *et al.*, 2005; Kessler *et al.*, 2011a).

Cuadro 3. Riqueza de especies de helechos y licófitos registrada en gradientes altitudinales ubicados en diferentes regiones del Neotrópico, indicando su rango altitudinal y latitud.

<b>Región, País</b>	<b>Elevación (m)</b>	<b>Latitud</b>	<b>No de especies</b>	<b>de Autores</b>
Parque Nacional Carrasco, Bolivia	300-3,950	17°26' S	473	Kessler <i>et al.</i> , 1999
Yungas de La Paz, Bolivia	350-4,000	16°13' S	264	(solo Krömer <i>et al.</i> , 2005
Napo, Ecuador	400-4,000	0°20' S	350	epífitas) Salazar <i>et al.</i> , 2015
Pichincha, Ecuador	450-3,600	0°09' N	319	Salazar <i>et al.</i> , 2015
La Selva-Volcán Barva, Costa Rica	30-2,300	10°08' N	246	Watkins <i>et al.</i> , 2006a
Braulio Carrillo-La Selva y Cerro de la Muerte, Costa Rica	70-3,400	10°24' N	484	Kluge y Kessler, 2005
Centro de Veracruz, México	20-3,500	19°31' N	155	Este estudio

En el presente estudio, se observó que las elevaciones medias (1,500-2,500 m) son las zonas con mayor riqueza de especies, situación que coincide con lo reportado en otros países Neotropicales (Salazar *et al.*, 2015). En esta franja altitudinal, se encuentra el bosque mesófilo de montaña el cual es el tipo de vegetación más diverso por unidad de superficie en México y en el cual los helechos y licófitos son un componente conspicuo (Rzedowski, 1996, Tejero-Díez *et al.*, 2014). En este tipo de vegetación predominan las condiciones climáticas de temperaturas templadas y alta humedad ambiental que favorecen el desarrollo de una gran riqueza de helechos (Kluge *et al.*, 2006; Watkins *et al.*, 2006a; Salazar *et al.*, 2015). De acuerdo a Tejero-Díez *et al.* (2011) el bosque de *Pinus-Quercus* es otro tipo de vegetación con alta riqueza de helechos en Veracruz, y en concordancia en este estudio fue el segundo más diverso. Por otro lado, los bosques de coníferas y los encinares fueron los tipos de vegetación con menor número de especies, esto se debe a que la sequía estacional y los climas cálido-secos en la parte baja y fríos en la parte alta del gradiente limitan la presencia de helechos (Tejero-Díez *et al.*, 2011), ya que en estos extremos del gradiente sobreviven únicamente las especies que desarrollan estrategias fisiológicas como la tolerancia a la desecación, poiquilohidría o fotoinhibición a través del desarrollo de escamas y tricomas (Watkins *et al.*, 2006b; Hietz, 2010).

El componente epifítico representa casi el 50% de la riqueza total registrada, sin embargo, su proporción cambia de acuerdo a la altitud. En la franja media del gradiente (1,000 m-2,500 m), las epífitas están representadas con cerca del 50% del total de especies registradas en cada piso altitudinal, mientras que los valores decrecen en los extremos del gradiente. Esto coincide con los resultados obtenidos en la región de Los Tuxtlas por Acebey *et al.*, (2015), en el cual la riqueza de especies terrestres es mayor en las selvas tropicales de las zonas bajas y las epífitas son más numerosas en el bosque mesófilo de montaña de elevación media. Lo anterior indica que las condiciones de sequía y temperaturas extremas presentes en los límites superior e inferior del gradiente, limitan a los helechos y licófitos en general y específicamente a los epífitos (Kessler, 2001b; Krömer *et al.*, 2005).

*Riqueza por tipo de hábitat.* Los ambientes con bosque conservado entre los 1,500 m-2,500 m, contienen la mayor cantidad de especies, mientras que el bosque perturbado y las zonas



con vegetación secundaria de esta franja muestran valores más bajos. Lo anterior indica que las modificaciones en la estructura de los bosques húmedos causados por la acción humana afectan de manera considerable a las especies de helechos y licófitos, ya que al existir cambios en el microclima y fisonomía del bosque como producto de la perturbación (Barthlott *et al.*, 2001; Krömer y Gradstein, 2003; Köster *et al.*, 2009), la riqueza de éstas se pierde desde el 40 hasta 70%. Esta pérdida pudiera deberse a la vulnerabilidad de las especies higrófilas y umbrófilas que habitan principalmente en el sotobosque de los bosques conservados en relación al microclima más seco y caliente causado por la mayor entrada de luz en los ambientes antropizados (Acebey *et al.*, 2003; Paciencia y Prado, 2005; Krömer *et al.*, 2007; Larrea y Werner, 2010; Carvajal-Hernández *et al.*, 2014). Sin embargo, en los pisos altitudinales de 1,000 y 3,500 m, la vegetación secundaria contiene una riqueza similar a la del bosque conservado, debido a la presencia de especies adaptadas a condiciones extremas de sequía y temperatura, las cuales no se ven afectadas por la perturbación (Hietz, 2010). Como ejemplos de lo anterior se destacan las especies de *Adiantum*, *Anemia* y *Myriopteris* en 1,000 m, los cuales son comunes en bosques secos y presentan rizomas subterráneos capaces de sobrevivir al fuego; por otro lado, en 3,500 m se encuentran especies de *Pleopeltis* y *Polystichum*, que como estrategia adaptativa crecen sobre o entre rocas y presentan escamas y abundantes tricomas que les permiten tolerar altos niveles de radiación (Hietz, 2010).

En la vegetación azonal (cañadas y al lado de ríos), la riqueza de helechos y licófitos encontrada es similar a la de los bosques conservados, incluso en ocasiones es mayor. Para el caso del piso de 500 m, la riqueza registrada en vegetación ribereña fue el doble de la que se observó en selva mediana subcaducifolia y encinar conservado, destacándose que la mayoría de las especies adicionales son terrestres o rupícalfaolas. Lo anterior concuerda con lo encontrado por Kessler (2001a) en Bolivia y por Kluge y Kessler (2011) en Costa Rica, donde registran una mayor riqueza de especies en las orillas de ríos y confirman la preferencia de los helechos por habitar en zonas con influencia de agua y humedad ambiental alta.

*Nuevos registros y conservación.* A pesar de que el estado de Veracruz en el pasado y recientemente ha sido motivo de diferentes estudios sobre la riqueza y distribución de

helechos y licófitos (p. ej., Lira y Riba, 1984; Palacios-Ríos, 1992; Tejero-Díez *et al.*, 2011; Carvajal-Hernández *et al.*, 2014; Acebey *et al.*, (2015), aún es posible aportar nuevas contribuciones a la pteridoflora del estado. Los tres nuevos registros del presente estudio pertenecen a los géneros *Elaphoglossum* y *Polystichum*, los cuales fueron encontrados en el bosque de *Pinus-Quercus* en la franja altitudinal de 2,500 m. El primero de ellos, *E. pallidum* se distribuye en bosque mesófilo y bosque de *Pinus-Quercus* en cinco estados (Chiapas, Oaxaca, Guerrero, Michoacán y Morelos); el segundo, *E. squarrosus* estaba registrado en los estados de Chiapas, Oaxaca, Guerrero y México, en bosques húmedos montañosos, mientras que *Polystichum muricatum* se tenía reportado en los estados de Oaxaca y Chiapas en altitudes menores (1,350-1,850 m). El hallazgo de estas especies en Veracruz, aumenta el número de taxa de helechos y licófitos registrados a 571 y reafirma la necesidad de continuar con la elaboración de inventarios florísticos en general y estudios de la pteridoflora en particular, sobre todo en zonas poco exploradas como la Sierra de Huayacocotla y la Sierra de Otontepec al norte del estado, así como en zonas con cañadas que por su difícil acceso han sido poco estudiadas.

El gran número de especies de helechos y licófitos registrado, confirma que la región montañosa del centro de Veracruz es una de las de mayor riqueza de estos grupos en el estado (Tejero-Díez *et al.*, 2011). Además se documenta la disminución de especies en ambientes sometidos a perturbación antrópica y la alta riqueza de helechos en vegetación azonal. Debido a que todos los tipos de vegetación natural presentes a lo largo del gradiente altitudinal se encuentran fuertemente alterados (Ellis *et al.*, 2011), la situación de muchos helechos y licófitos en la zona es vulnerable, sobre todo de las especies protegidas por la NOM-059-SEMARNAT-2010 y endémicas de Veracruz (*Asplenium venturae* y *Cibotium schiedei*), las cuales son de distribución restringida en el centro del estado. Sumado a estas, se encuentran las especies de Hymenophyllaceae, *Phlegmariurus* y helechos gramitoides que se encuentran principalmente en el bosque mesófilo y se ha demostrado su vulnerabilidad cuando existen cambios en el ambiente provocados por las actividades antrópicas (Tejero-Díez *et al.*, 2011; Gehrig-Downie *et al.*, 2012; Krömer *et al.*, 2013a). Sin embargo, la vegetación azonal representa un reservorio importante de la pteridoflora, por lo tanto la conservación de fragmentos de estos ambientes en Veracruz y México, puede y debería considerarse en futuros planes de conservación.

## **Agradecimientos**

Agradecemos a Jorge Gómez-Díaz, Valeria Guzmán-Jacob y Samaria Armenta-Montero por su apoyo en campo, a esta última se agradece además la realización del mapa. A Amparo R. Acebey, Juan C. López-Acosta y Michael Kessler por sus comentarios útiles para el enriquecimiento del documento. Al Instituto de Ecología, A.C. por su autorización para realizar el muestreo en “La Mancha”. A Alan R. Smith (UC-Berkeley) y Robbin C. Moran (NY Botanical Garden) por la corroboración de las identificaciones del material de herbario. A los dos revisores anónimos por las sugerencias que permitieron mejoras sustanciales del manuscrito. Al CONACyT por la beca (No. 224291) otorgada al primer autor.

## **Literatura citada**

**Acebey A.R., Gradstein S.R. y Krömer T. 2003.** Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19:9-18.

**Acebey A.R., Krömer T., Vázquez-Torres M. y Tejero-Díez J.D. 2015.** Helechos y licófitos de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Botanical Sciences* 93:601-614.

**Arriaga L., Espinoza J.M., Aguilar C., Martínez E., Gómez L. y Loa E. 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/Tsureste.html>>  
(consultado el 25 febrero 2014).

**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.

**Campos-Salas N. 2011.** Diversidad y distribución de helechos y licopodios en la cuenca alta del río Chiquihuitero, Coatepec Harinas, México, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Tlalnepantla, México. 75 pp.

**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., Avendaño-Reyes S. y Medina-Abreo M.E. 2011.** Flora y vegetación. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ed. La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Volumen I, pp. 163-179, CONABIO-Gobierno del Estado de Veracruz-Universidad Veracruzana-Instituto de Ecología, A. C. México.

**Colwell R.K. 2013.** EstimateS 9.1.0: Statical estimation of species richness and shared species from samples.

<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> (consultado el 22 de enero de 2014).

**Comisión Nacional del Agua. 2010.** Normales climatológicas por estación. [http://smn.cna.gob.mx./index.php?option=com\\_content&view=article&id=42&Itemid=75](http://smn.cna.gob.mx./index.php?option=com_content&view=article&id=42&Itemid=75). (consultado el 17 de octubre de 2012).

**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.

**Ebihara A., Dubuisson J.Y., Iwatsuki K., Hennequin S. e Ito M. 2006.** A taxonomic revision of Hymenophyllaceae. *Blumea* 51:221-280.

**Ellis E.A., Martínez-Bello M. y Monroy-Ibarra R. 2011.** Focos rojos para la conservación de la biodiversidad. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ed. La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado.

Volumen I, pp. 351-367, CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México.

**Gehrig-Downie C., Marquardt J., Obregón A., Bendix J. y Gradstein S.R. 2012.** Diversity and vertical distribution of filmy ferns as a tool for identifying the novel forest type “tropical lowland cloud forest”. *Ecotropica* 18:35-44.

**Geissert K.D. y Enríquez-Fernández E. 2011.** Geomorfología. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ed. La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Volumen I, pp.53-68, CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México.

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

**Gómez-Pompa A. 2010.** Programa Flora de Veracruz. En: Gómez-Pompa A., Krömer T. y Castro-Cortés R. Eds. Atlas de la Flora de Veracruz: Un Patrimonio Natural en Peligro, pp. 43-56, Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana, Xalapa, México.

**Grusz A.L. y Windham M.D. 2013.** Toward a monophyletic Cheilanthes: The resurrection and recircumscription of *Myriopteris* (Pteridaceae). *Phytokeys* 32:49-64.

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

**Hietz P. y Hietz-Seifert U. 1995.** Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6:487-498.

**Hietz P. 2010.** Fern adaptations to xeric environments. En: Mehltrreter K., Walker R.L. y Sharpe J.M. Eds. *Fern Ecology*, pp.140-176, Cambridge University Press, New York.

Instituto de Ecología, A.C. 2014. Flora de Veracruz.

[http://www1.inecol.edu.mx/publicaciones/LISTADO\\_FLOVER.htm](http://www1.inecol.edu.mx/publicaciones/LISTADO_FLOVER.htm) (consultado el 25 de abril de 2014).

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

**Kessler M., Smith A.R. y González J. 1999.** Inventario de pteridofitos en un transecto altitudinal en el Parque Nacional Carrasco, dpto, Cochabamba, Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 2:227-250.

**Kessler M. 2001a.** Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* 10:1897-1920.

**Kessler M. 2001b.** Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 10:1473-1495.

**Kessler M., Kluge J., Hemp A. y Ohlemüller R. 2011a.** A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* 20:868-880.

**Kessler M., Moguel V.A.L., Sundue M. y Labiak P.H. 2011b.** *Alansmia*, a new genus of grammitid ferns (Polypodiaceae) segregated from *Terpsichore*. *Brittonia* 63:233-244.

**Kluge J. y Kessler M. 2005.** Inventory of pteridophytes along an elevational transect in Braulio Carrillo National Park, La Selva Biological Station and Cerro de la Muerte, Costa Rica. *Brenesia* 63:11-34.

**Kluge J., Kessler M. y Dunn R.R. 2006.** What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography* 15:358-37.

**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. 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.R. 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.

**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.

**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.

**Li F.W. Pryer K.M y Windham M.D. 2012.** *Gaga*, a new fern genus degregated from *Cheilanthes* (Pteridaceae). *Systematic Botany* 37:845-860.

**Lira R. y Riba R. 1984.** Aspectos fitogeográficos y ecológicos de la flora pteridofítica de la sierra de Santa Marta, Veracruz, México. *Biótica* 9:451-467.

**Lot A. y Chiang F. 1986.** Manual de Herbario. Administración y Manejo de Colecciones, Técnicas de Recolección y Preparación de Ejemplares Botánicos. Consejo Nacional de la Flora de México, A.C., México, D.F.

**Magaña P. y Villaseñor J.L. 2002.** La flora de México ¿Se podrá conocer completamente? Ciencias 66:24-26.

**Mickel J. y Smith A.R. 2004.** The pteridophytes of Mexico. Memoirs of the New York Botanical Garden 88:1-1054.

**Miranda F. y Hernández-X. E. 1963.** Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28:29-72.

**Moran R.C. 1995.** The importance of mountains to pteridophytes, with emphasis on Neotropical montane forests. En. Churchill S.P., Balslev H., Forero E. y Luteyn J.L. Eds. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. Proceedings of a Symposium, pp. 359-363, New York Botanical Garden, New York.

**Moran R.C. 2008.** Diversity, biogeography and floristics. En. Ranker T.A. y Haufler C.H. Eds. Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes, pp 367-394, Cambridge University Press, New York.

**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.

**Palacios-Ríos M. 1992.** Las pteridofitas del Estado de Veracruz. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 364pp.

**Ranker T., Smith A.R., Parris B.S., Geiger J. M.O, Haufler C. H., Straub S.C.K. y Schneider H. 2004.** Phylogeny and evolution of grammitid ferns (Grammitidaceae): A case of rampant morphological homoplasy. Taxon 53:415-428.

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



**Salazar-Rodríguez J.L. 2010.** Holoepífitas vasculares del bosque mesófilo de montaña del municipio de Acajete, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz. 42 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.

**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-Esparza M. y Geissert K.D. 2011.** Geografía. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ed. La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Volumen I, pp. 31-34, CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México.

**Soto-Esparza M. y Giddings B.L. 2011.** Clima. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ed. La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Volumen I, pp. 35-52, CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México.

**Tejero-Díez D., Torres-Díaz A., Mickel J.T., Mehltreter K. y Krömer T. 2011.** Helechos y licopodios. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ed. La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Volumen II. pp. 97-115. CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México.

**Tejero-Díez D., Torres-Díaz A. y Gual-Díaz M. 2014.** Licopodios y helechos en el bosque mesófilo de montaña de México. En: Gual-Díaz M. y Rendón-Correa A. Comp. Bosques Mesófilos de Montaña de México, Diversidad, Ecología y Manejo. pp. 197-220. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.

**Vázquez G.J. y Givnish T.J. 1998.** Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86:999-1020.

**von Humboldt A. 2004.** Ensayo político sobre el Reino de la Nueva España. 7<sup>a</sup> ed. Porrúa. México, D.F.

**Watkins J.E. Jr., Cardelús C.L., 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 J.E. Jr., 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.

**Zamudio G. y Butanda A. 1999.** Humboldt y la botánica americana. *Ciencias* 62:55-56.

**Apéndice 1.** Relación de especies de helechos y licófitos registradas a lo largo del gradiente altitudinal del Cofre de Perote, centro de Veracruz, México. Colector: César I. Carvajal-Hernández (CICH); Herbario: MEXU: Instituto de Biología, UNAM; UC: Universidad de California-Berkeley; CIB: Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana y XAL: Instituto de Ecología, A.C.; Háb: hábito (T: terrestre; E: epífito; R: rupícola; ES: escandente); Tipo de vegetación (BA: bosque de *Abies*; BP: bosque de *Pinus*; BPQ: bosque de *Pinus-Quercus*; BMM: bosque mesófilo de montaña; E: encinar; SMS: selva mediana subcaducifolia); No: número de parcelas donde la especie fue registrada; Obs: observaciones (EV: endémica a Veracruz; EM: endémica a México; NR: nuevo registro para Veracruz; Categorías de riesgo de acuerdo a la NOM-059-Semarnat-2010 (P: en peligro; Pr: sujeta a protección especial; A: amenazada).

Familia/Especie (ejemplar de referencia)	Háb	Elevación (m)	Tipo de veg	No	Obs
<b>EQUISETOPSIDAE</b>					
<b>LYCOPODIIDAE (Licófitos)</b>					
<b>LYCOPODIACEAE</b>					
<i>Lycopodium clavatum</i> L. (CICH 357 MEXU)	T	2500	BPQ	6	
<i>Lycopodium thyoides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. (CICH 401 MEXU, UC)	T	2500	BPQ	1	
<i>Phlegmariurus linifolius</i> (L.) B.Øllg. (CICH 795 CIB)	E	2000	BMM	1	
<i>Phlegmariurus pringlei</i> (Underw. & F.E. Lloyd) B.Øllg. (CICH 355 MEXU; CICH 434 MEXU, UC)	E	1500, 2500	BMM, BPQ	1	
<i>Phlegmariurus taxifolius</i> (Sw.) Á. Löve & D. Löve (CICH 353 MEXU, UC; CICH 433 MEXU, UC)	E	1500, 2500	BMM, BPQ	8	
<b>SELAGINELLACEAE</b>					
<i>Selaginella harrisii</i> Underw. & Hieron. (CICH 506 MEXU, UC)	T	500	SMS	1	
<i>Selaginella hoffmannii</i> Hieron (CICH 530 CIB)	T	500	SMS	1	
<i>Selaginella stellata</i> Spring (CICH 430 MEXU, UC; CICH 659 MEXU)	T	1500, 2000	BMM	31	
<i>Selaginella stenophylla</i> A.Braun (CICH 501 MEXU, UC)	T	500	SMS	3	
<i>Selaginella silvestris</i> Asplund (CICH 351 MEXU, UC)	T	2500	BPQ	3	
<i>Selaginella pallescens</i> (C.Presl) Spring (CICH 506 MEXU)	T	500	SMS	6	
<b>POLYPODIIDAE (Helechos)</b>					
<b>ANEMIACEAE</b>					
<i>Anemia adiantifolia</i> (L.) Sw. (CICH485 CIB, CICH536 MEXU)	T	500, 1000	SMS, E	10	
<b>ASPLENIACEAE</b>					
<i>Asplenium auriculatum</i> Sw. (CICH 439 MEXU, UC, CICH 641 CIB)	E	1500, 2000	BMM	5	
<i>Asplenium blepharophorum</i> Bertol. (CICH366	T	2500	BPQ	6	

MEXU)								
<i>Asplenium castaneum</i> Schltdl. & Cham. (CICH 509 MEXU, UC, CIB )	T	3500	BA	3				
<i>Asplenium cuspidatum</i> Lam. (CICH 443 MEXU,UC)	E	1500	BMM	1				
<i>Asplenium hallbergii</i> Mickel & Beitel (CICH 511 MEXU)	T	3000, 3500	BA	10				
<i>Asplenium harpeodes</i> Kunze (CICH 449 MEXU, UC, CICH670 MEXU)	E	1500, 2000	BMM	20				
<i>Asplenium miradoreense</i> Liebm. (CICH 482 MEXU)	T	1500	BMM	2				
<i>Asplenium monanthes</i> L. (CICH 336 MEXU, UC; CICH438 MEXU, UC)	T	1500, 2000, 2500, 3500	BMM, BPQ, BP, BA	29				
<i>Asplenium riparium</i> Liebm. (CICH 674 MEXU, UC)	T R	y 2000	BMM	4				
<i>Asplenium serra</i> Langsd. & Fisch. (CICH 460 MEXU, CICH 643 MEXU)	T E	y 1500, 2000	BMM	7				
<i>Asplenium sessilifolium</i> Desv var. <i>sessilifolium</i> (CICH 335 MEXU, UC)	T R	y 2500	BPQ	3				
<i>Asplenium venturae</i> A.R.Sm. (CICH 645 MEXU)	T	2000	BMM	1				EV
<i>Schaffneria nigripes</i> Fée (CICH 555 MEXU, CIB)	R	500	SMS	1				
BLECHNACEAE								
<i>Blechnum appendiculatum</i> Willd. (CICH 444 MEXU; CICH 638 MEXU)	T	1500, 2000	BMM	16				
<i>Blechnum falcatiforme</i> (Liebm.) C.Chr. (CICH 362 MEXU, CIB; CICH 649 CIB)	T	2000, 2500	BMM, BPQ	12				
<i>Blechnum fragile</i> (Liebm.) C.V. Morton & Lellinger (CICH 450 MEXU; CICH 672 CIB)	E	1500, 2000	BMM	5				
<i>Blechnum gracile</i> Kaulf. (CICH 540 MEXU, CIB)	R	500	SMS	1				
<i>Blechnum occidentale</i> L.(CICH 818 CIB)	T	500	SMS	3				
<i>Blechnum schiedeianum</i> (Schltdl. ex C.Presl) (CICH 414 MEXU)	T	1500	BMM	13				
<i>Blechnum stoloniferum</i> (Mett. ex E.Fourn.) C. (CICH 354 MEXU, UC; CICH 671 MEXU, CIB)	T	2000, 2500	BMM, BPQ	20				
<i>Blechnum wardiae</i> Mickel & Beitel (CICH 478 MEXU, UC; CICH 656 MEXU, CIB)	T	1500, 2000	BMM	6				
CIBOTIACEAE								
<i>Cibotium schiedei</i> Schltdl. & Cham. (CICH 630 MEXU, CIB)	T	2000	BMM	6				EV, P
CYATHEACEAE								
<i>Alsophila firma</i> (Baker) D.S.Conant (CICH 411 MEXU, UC)	T	1500, 2000	BMM	20				Pr
<i>Cyathea bicrenata</i> Liebm. (CICH 481MEXU, UC)	T	1500	BMM	6				Pr
<i>Cyathea tuerckheimii</i> Maxon (CICH 410 MEXU, UC)	T	1500, 2000	BMM	29				Pr
<i>Cyathea fulva</i> (M. Martens & Galeotti) Fée (CICH	T	2500	BPQ	7				Pr

369 CIB)

DENNSTAEDTIACEAE

<i>Dennstaedtia cicutaria</i> (Sw.) T. Moore (CICH 531 CIB)	T	500	SMS	1
<i>Dennstaedtia cornuta</i> (Kaulf.) Mett. (CICH 480 MEXU, UC; CICH 699 CIB)	T	1500, 2000	BMM	5
<i>Hypolepis blepharochlaena</i> Mickel & Beitel (CICH 349 MEXU, CIB)	T	2500	BPQ	5
<i>Hypolepis repens</i> (L.) C.Presl (CICH 465 CIB, CICH 751 CIB)	T	1500, 2000	BMM	10
<i>Pteridium aquilinum</i> var. <i>feei</i> (W.Schaffn. ex Fée) (CICH 464 MEXU)	T	1500, 2000	BMM	6
<i>Pteridium caudatum</i> (L.) Maxon (CICH 486 MEXU)	T	1000	E	1

DICKSONIACEAE

<i>Lophosoria quadripinnata</i> (J.F.Gmel.) C.Chr. (CICH 363 MEXU, CIB; CICH 413 MEXU; CICH 634 CIB)	T	1500, 2500	2000, BMM, BPQ	33
--	---	------------	----------------	----

DRYOPTERIDACEAE

<i>Arachniodes denticulata</i> (Sw.) Ching (CICH 345 MEXU, UC CIB; CICH 605 MEXU, CIB)	T	2000, 2500	BMM, BPQ	32
<i>Bolbitis portoricensis</i> (Spreng.) Hennipman (CICH 552 MEXU)	T	500	SMS	1
<i>Megalastrum pulverulentum</i> (Poir.) A.R.Sm. & R.C.Moran (CICH 425 UC, CIB)	T	1500	BMM	5
<i>Ctenitis hemsleyana</i> (Baker) Copel. (CICH 606 MEXU, CIB)	T	2000	BMM	10
<i>Ctenitis</i> sp. (CICH 314 MEXU)	T	1500	BMM	1
<i>Dryopteris wallichiana</i> (Spreng.) Hyl. (CICH 340 MEXU, UC, CIB)	T	2000, 3000	2500, BMM, BPQ, BP	30
<i>Elaphoglossum erinaceum</i> (Fée) T. Moore (CICH 640 CIB)	R	2000	BMM	2
<i>Elaphoglossum glaucum</i> T. Moore (CICH 386 MEXU, UC, CIB)	E	2500	BPQ	4
<i>Elaphoglossum lonchophyllum</i> (Fée) T. Moore (CICH 431 MEXU, UC)	E	1500	BMM	3
<i>Elaphoglossum muscosum</i> (Sw.) T. Moore (CICH 678 CIB)	E	2000	BMM	2
<i>Elaphoglossum pallidum</i> (Baker ex Jenman) C. (CICH 387 MEXU, UC; CICH 673 CIB)	E	2000, 2500	BMM, BPQ	3 NR
<i>Elaphoglossum peltatum</i> (Sw.) Urb. (CICH 422, MEXU, UC, CIB)	E	1500, 2000	BMM	11
<i>Elaphoglossum pringlei</i> (Davenp.) C.Chr. (CICH 675 MEXU, CIB)	E	2000	BMM	2
<i>Elaphoglossum sartorii</i> (Liebm.) Mickel (CICH	E	1500, 2000,	BMM,	13

389 MEXU, UC)		2500	BPQ		
<i>Elaphoglossum squamipes</i> (Hook.) T. Moore (CICH 352 MEXU, UC, CIB)	E	2500	BPQ	2	
<i>Elaphoglossum squarrosus</i> (Klotzsch) T. Moore (CICH 385 MEXU, UC, CIB)	R	2500	BPQ	2	NR
<i>Elaphoglossum vestitum</i> (Schltdl. & Cham.) T. Moore (CICH 428 MEXU, UC)	E	1500	BMM	16	EM
<i>Phanerophlebia macrosora</i> (Baker) Underw. (CICH 348 MEXU, UC, CIB)	T	2000	BMM	5	
<i>Phanerophlebia</i> sp. (CICH 801 CIB)	T	2500	BPQ	1	
<i>Polystichum distans</i> E.Fourn. (CICH 332 MEXU, UC)	T	2500	BPQ	3	
<i>Polystichum hartwegii</i> (Klotzsch) Hieron. (CICH 344 MEXU, UC; CICH 442 MEXU, UC)	T	1500, 2500	BMM, BPQ	31	
<i>Polystichum muricatum</i> (L.) Fée (CICH 344 MEXU, UC)	T	2500	BPQ	3	NR
<i>Polystichum speciosissimum</i> (A. Braun ex Kunze) Copel. (CICH 392 MEXU, CIB)	T	3000, 3500	BP, BA	5	
<i>Polystichum</i> sp. (CICH 631 CIB)	T	2000	BMM	1	
GLEICHENIACEAE					
<i>Sticherus palmatus</i> (W.Schaffn. ex E.Fourn.) Copel. (CICH 429 MEXU, CIB; CICH 752 CIB)	T	1500, 2000	BMM	10	
HYMENOPHYLLACEAE					
<i>Didymoglossum reptans</i> (Sw.) C.Presl (CICH 484 MEXU, UC; CICH 658 MEXU, CIB)	E	1500, 2000	BMM	13	
<i>Hymenophyllum crispum</i> Kunth (CICH 735 CIB)	E	2000	BMM	1	
<i>Hymenophyllum fucoides</i> (Sw.) Sw. (CICH 376 MEXU, UC; CICH 646 MEXU, CIB)	E	2000, 2500	BMM, BPQ	18	
<i>Hymenophyllum polyanthos</i> Bosch (CICH 650 CIB)	E	2000	BMM	2	
<i>Hymenophyllum tegularis</i> (Desv.) Proctor & Lourteig (CICH 359 MEXU, UC; CICH 660 MEXU)	E	2000, 2500	BMM, BPQ	8	
<i>Hymenophyllum trapezoidale</i> Liebm. (CICH 403 MEXU, UC)	E	2500	BPQ	5	
<i>Hymenophyllum tunbrigense</i> (L.) Sm. (CICH 343 MEXU, UC)	E	2500	BPQ	2	
<i>Polyphlebium capillaceum</i> (L.) Ebihara & Dubuisson (CICH 432 MEXU, UC; CICH 623 MEXU)	E	1500, 2000	BMM	16	
<i>Polyphlebium hymenophylloides</i> (Bosch) Ebihara & Dubuisson (CICH 662 CIB; CICH 663 CIB)	E	2000	BMM	4	
<i>Polyphlebium pyxidiferum</i> (L.) Ebihara & Dubuisson (CICH 453 MEXU)	E	1500	BMM	4	
<i>Vandenboschia radicans</i> (Sw.) Copel. (CICH 405 MEXU, UC; CICH 657 MEXU)	E	2000, 2500	BMM, BPQ	4	
LINDSAEACEAE					

<i>Lonchitis hirsuta</i> L. (CICH 520 MEXU, CIB)	T	500	SMS	1	
LYGODIACEAE					
<i>Lygodium venustum</i> Sw. (CICH 701 CIB)	ES	20	SMS	9	
MARATTIACEAE					
<i>Marattia laxa</i> Kunze (CICH 412 MEXU, UC; CICH 635 CIB)	T	1500, 2000	BMM	25	Pr
OPHIOGLOSSACEAE					
<i>Botrychium decompositum</i> M. Martens & Galeotti (CICH 458 MEXU, UC)	T	1500	BMM	1	
<i>Botrychium virginianum</i> (L.) Sw. (CICH 451 MEXU, UC; CICH 628 CIB)	T	1500, 2000	BMM	2	
PLAGIOGYRIACEAE					
<i>Plagiogyria pectinata</i> (Liebm.) Lellinger (CICH 333 MEXU, UC)	T	2500	BPQ	18	
POLYPODIACEAE					
<i>Alansmia cultrata</i> (Willd.) Moguel & M. Kessler (CICH 326 XAL, CICH 951 CIB)	E	1500, 2000	BMM	2	
<i>Campyloneurum amphostenon</i> (Kunze ex Klotzsch) Fée (CICH 346 MEXU, UC)	E	2000, 2500	BMM, BPQ	17	
<i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée (CICH 368 MEXU, UC; CICH 454 MEXU, UC)	E	1500, 2500	BMM, BP	10	
<i>Campyloneurum phyllitidis</i> (L.) C.Presl (CICH 733 CIB; CICH 518 MEXU)	E	500, 1000	SMS, E	14	A
<i>Cochlidium linearifolium</i> (Desv.) Maxon ex C.Chr. (CICH 371 MEXU, CIB)	E	2500	BPQ	3	
<i>Melpomene leptostoma</i> (Fée) A.R.Sm. & R.C. Moran (CICH 328 MEXU, UC)	E	1500	BMM	1	
<i>Melpomene pilosissima</i> (M. Martens & Galeotti) A.R.Sm. & R.C. Moran (CICH 329 MEXU, UC; CICH 372 MEXU, UC)	E	1500, 2500	BMM, BPQ	9	
<i>Melpomene xiphopteroides</i> (Liebm.) A.R.Sm. & R.C. Moran (CICH 665 MEXU)	E	1500, 2000	BMM	5	
<i>Microgramma nitida</i> (J.Sm.) A.R.Sm. (CICH 487 MEXU, UC)	E	20, 500, 1000	SMS, E	9	
<i>Pecluma atra</i> (A.M.Evans) M.G. Price (CICH 532 CIB; CICH 498 MEXU, UC)	E	500, 1000	SMS, E	6	
<i>Pecluma divaricata</i> (E.Fourn.) Mickel & Beitel (CICH 489 CIB)	E	1000	E	8	
<i>Pecluma sursumcurrens</i> (Copel.) M.G. Price (CICH 435 MEXU, UC)	E	1500	BMM	18	
<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger (CICH 419 MEXU)	E	1000, 2000	1500, E, BMM	37	
<i>Pleopeltis angusta</i> var. <i>stenoloma</i> (Fée) Farw. (CICH 416 MEXU)	E	1500	BMM	22	
<i>Pleopeltis crassinervata</i> (Fée) T. Moore (CICH 423 MEXU, UC)	E	1500	BMM	17	

<i>Pleopeltis furfuracea</i> (Schltdl. & Cham.) A.R.Sm. & Tejero (CICH 457 MEXU)	E	500, 1500	1000,	SMS, E, BMM	22	
<i>Pleopeltis lepidotricha</i> (Fée) A.R.Sm. & Tejero (CICH 456 MEXU, UC)	E	1500		BMM	5	
<i>Pleopeltis mexicana</i> (Fée) Mickel & Beitel (CICH 318 MEXU, UC)	E	1500, 2000		BMM	5	
<i>Pleopeltis plebeia</i> (Schltdl. & Cham.) A.R.Sm. & Tejero (CICH 338 MEXU)	E	1500, 2500, 3500	2000, 3000,	BMM, BPQ, BP, BA	68	
<i>Pleopeltis polylepis</i> var. <i>interjecta</i> (Weath.) E.A.Hooper (CICH 648 MEXU)	E	2000, 3500	2500,	BMM, BPQ, BA	24	
<i>Pleopeltis polylepis</i> var. <i>polylepis</i> (Roem. ex Kunze) T. Moore (CICH 395 MEXU, UC)	E	3000		BP	15	
<i>Pleopeltis polypodioides</i> (L.) E.G. Andrews & Windham (CICH 681 MEXU, UC)	E	20, 2000		SMS, BMM	8	
<i>Polypodium californicum</i> Kaulf. (CICH 719 CIB)	R	3500		BA	1	
<i>Polypodium conterminans</i> E. Fourn. (CICH 653 MEXU)	E	2000		BMM	17	
<i>Polypodium hartwegianum</i> Hook. (CICH 370 MEXU, UC)	E	3000		BPQ, BP	3	
<i>Polypodium longepinnulatum</i> E. Fourn. (CICH 322 MEXU, UC)	E	1500, 2000		BMM	3	
<i>Polypodium martensii</i> Mett. (CICH 397 MEXU, UC)	E	2500		BPQ	19	
<i>Polypodium plesiosorum</i> Kunze (CICH 342 MEXU)	E	2500		BPQ	14	
<i>Polypodium puberulum</i> Schltdl. & Cham. (CICH 463 MEXU)	E	1500, 2500	2000,	BMM, BPQ	17	
<i>Polypodium rhodopleuron</i> Kunze (CICH 437 MEXU)	E	1500		BMM	4	
<i>Serpocaulon falcaria</i> (Kunze) A.R.Sm. (CICH 426 MEXU, UC)	E	1500, 2000		BMM	22	
<i>Serpocaulon triseriale</i> (Sw.) A.R.Sm. (CICH 493 MEXU, UC)	E	500, 1000		SMS, E	8	A
<i>Terpsichore asplenifolia</i> (L.) A.R.Sm. (CICH 448 MEXU, UC)	E	1500		BMM	6	
PSILOACEAE						
<i>Psilotum complanatum</i> Sw. (CICH 415 MEXU, UC)	E	1500, 2000		BMM	13	A
PTERIDACEAE						
<i>Adiantum andicola</i> Liebm. (CICH 455 MEXU; CICH 527 MEXU)	T	500, 1500		E, BMM	18	
<i>Adiantum capillus-veneris</i> L. (CICH 522 CIB, 669	T	500, 2000		E,	9	



MEXU)				BMM	
<i>Adiantum concinnum</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. (CICH 537 MEXU)	T R	y 500		E	2
<i>Adiantum poiretii</i> Wikstr. (CICH 313 MEXU)	T	1500		BMM	1
<i>Adiantum tenerum</i> (CICH 491 MEXU, UC)	T	1000		E	9
<i>Anogramma leptophylla</i> (L.) Link (CICH 500 MEXU)	R	500		SMS	3
<i>Astrolepis sinuata</i> (Lag. ex Sw.) D.M. Benham & Windham (CICH 516 CIB)	R	3000		BP	1
<i>Gaga marginata</i> (Kunth) F.W. Li & Windham (CICH 384 MEXU, UC)	T	2500		BPQ	2
<i>Hemionitis palmata</i> L. (CICH 490 MEXU)	T	1000		E	1
<i>Myriopteris lendigera</i> (Cav.) J. Sm. (CICH 393 MEXU, UC)	T	3000		BP	1
<i>Myriopteris microphylla</i> (Sw.) Grusz & Windham (CICH 499 MEXU, UC)	T	500, 1000		SMS, E	11
<i>Pityrogramma dealbata</i> (C. Presl) Domin (CICH 534 MEXU)	T	500		SMS	1
<i>Polytaenium lineatum</i> (Sw.) J.Sm. (CICH 446 MEXU, UC)	E	1500		BMM	2
<i>Pteris longifolia</i> L. (CICH 539 CIB)	T	500		SMS	1
<i>Pteris muricata</i> Hook. (CICH 479 MEXU; CICH 612 MEXU)	T	1500, 2000		BMM	7
<i>Pteris orizabae</i> M. Martens & Galeotti (CICH 383 MEXU, UC)	T	1500, 2500		BMM, BPQ	13
<i>Pteris podophylla</i> Sw. (CICH 445 MEXU)	T	1500		BMM	4
<i>Scoliosorus ensiformis</i> (Hook.) T. Moore (CICH 331 MEXU, UC)	E	2000, 2500		BMM, BPQ	13
<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf. (CICH 320 MEXU; CICH 337 MEXU)	E	1500, 2000, 2500		BMM, BPQ	29
<i>Vittaria</i> sp. (CICH 802 CIB)	E	1000		E	1
SACCOLOMATACEAE					
<i>Saccoloma inaequale</i> (Kunze) Mett. (CICH 316 MEXU)	T	1500		BMM	5
TECTARIACEAE					
<i>Tectaria heracleifolia</i> (Willd.) Underw. (CICH 494 MEXU, UC; CICH 519 MEXU)	T	500, 1000		SMS, E	15
THELYPTERIDACEAE					
<i>Macrothelypteris torresiana</i> (Gaudich.) Ching (CICH 521 MEXU)	T	500		SMS	4
<i>Thelypteris dentata</i> (Forssk.) E.P. St. John (CICH 462 MEXU, UC)	T	1500		BMM	4
<i>Thelypteris kunthii</i> (Desv.) C.V. Morton (CICH 524 MEXU)	T	500		SMS	5
<i>Thelypteris melanochlaena</i> (C. Chr.) C.F. Reed (CICH 461 MEXU, UC)	T	500, 1500		SMS, BMM	10

<i>Thelypteris rudis</i> (Kunze) Proctor (CICH 315 MEXU; CICH 360 MEXU)	T	1500, 2500	2000,	BMM, BPQ	8
<i>Thelypteris</i> sp. (CICH 700 CIB)	T	20		SMS	5
WOODSIACEAE					
<i>Athyrium arcuatum</i> Liebm. (CICH 380 MEXU, UC)	T	2500		BMM	9
<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh. (CICH 377 CIB; CICH 394 MEXU)	T	2500, 3000		BPQ, BP	15
<i>Diplazium donnell-smithii</i> Christ (CICH 441 MEXU, UC)	T	1500		BMM	2
<i>Diplazium franconis</i> Liebm. (CICH 436 MEXU, UC; CICH 523 MEXU)	T	500, 2000	1500,	SMS, BMM	16
<i>Diplazium striatum</i> (L.) C. Presl (CICH 685 MEXU)	T	2000		BMM	4
<i>Diplazium ternatum</i> Liebm. (CICH 323 MEXU, UC; CICH 639 MEXU, UC)	T	2000, 2500		BMM, BPQ	12

## **CAPÍTULO 3**

### **Impacto de la perturbación antrópica en los helechos y licófitos en un gradiente altitudinal en Veracruz, México**

Sometido a Biodiversity and Conservation

## Resumen

El estudio de helechos y licófitos a lo largo de gradientes altitudinales indican una concentración de la diversidad en altitudes medias. Sin embargo, se conoce poco el patrón de distribución de especies en la zona subtropical y cuál es el efecto del disturbio antrópico hacia la diversidad de helechos. El objetivo del estudio es conocer el efecto de la influencia antrópica sobre los patrones de riqueza y composición de especies de helechos a lo largo de un gradiente altitudinal ubicado en la región central de Veracruz, México. El muestreo consistió en 120 parcelas de 20 x 20 m distribuidas en tres diferentes hábitats (bosque conservado, bosque perturbado y bosque secundario) en ocho altitudes (desde 20 msnm hasta 3500 m). Se registró la diversidad de especies y las condiciones microclimáticas (temperatura, humedad e iluminancia) en los tres diferentes hábitats a lo largo del gradiente. Las elevaciones medias presentaron la mayor diversidad, misma que disminuye hacia los extremos del gradiente. En la parte media se registraron los ecosistemas más vulnerables al disturbio, las mayores tasas de recambio de especies y los cambios microclimáticos fueron más contrastantes cuando existe perturbación antrópica. También, en esa zona del gradiente se registraron la mayoría de las especies indicadoras del bosque conservado. Lo anterior corrobora el patrón de distribución de helechos en la zona subtropical, similar a lo observado en otras partes del Neotrópico. La mayoría de las especies de helechos distribuidas en el gradiente altitudinal, son sensibles a los cambios ambientales provocados por el disturbio humano.

Palabras clave: bosque conservado, bosque secundario, bosque mesófilo de montaña, cambios microclimáticos, especies indicadoras.

## Introducción

El estudio de la distribución de especies a lo largo de gradientes altitudinales y latitudinales, así como los procesos que influyen en esta distribución, ha mejorado la comprensión de los patrones espaciales y factores que determinan la riqueza y abundancia de especies vegetales (Blackburn y Gaston, 1996; Ricklefs, 2015). Entre estos factores se incluyen: i) variaciones climáticas en la temperatura y humedad (Bhattarai *et al.*, 2004; Kluge *et al.*, 2006); ii) disponibilidad de energía y productividad del ecosistema (Currie *et al.*, 2004; Kessler *et al.*, 2014); y iii) procesos históricos y evolutivos presentes en las diferentes zonas a lo largo del gradiente (Wiens y Donoghue, 2004). En general estos factores explican que la diversidad decrece fuertemente con la cercanía a los polos, así como con el aumento en la altitud en ecosistemas terrestres. Sin embargo, esto varía de acuerdo al grupo taxonómico estudiado (Rohde, 1992; Gaston, 2000), p.e., árboles, arbustos y hierbas (Gentry, 1982; Kessler, 2001a; Krömer *et al.*, 2005; Cardelús *et al.*, 2006; Kluge y Kessler, 2011).

Los helechos y licófitos (en adelante en el texto para simplificar serán llamados únicamente helechos) son dos grupos taxonómicos con elevada riqueza y abundancia en los bosques tropicales húmedos de montaña del mundo, donde pueden aportar hasta un 19% a la diversidad florística local o regional (Whitmore *et al.*, 1985; Gentry y Dodson, 1987; Kessler, 2001a; Kreft *et al.*, 2010). Los helechos se han utilizado como modelos de estudio para tratar de entender patrones de diversidad, así como los procesos que ocurren en los ecosistemas cuando existe un disturbio antropogénico (Paciencia y Prado, 2005; Mehlreter, 2008; Rodríguez-Romero *et al.*, 2008; Haro-Carrión *et al.*, 2009; Carvajal-Hernández *et al.*, 2014), esto debido a características intrínsecas como: i) ser un grupo cosmopolita, presentan entre 10,000-13,000 especies a nivel mundial (Moran, 2008); ii) es relativamente fácil de conocer la identidad taxonómica de las especies (Mickel y Smith, 2004); iii) debido a su reproducción por esporas, la dispersión de especies depende casi exclusivamente de las condiciones ambientales, como la temperatura, la humedad y el sustrato, lo que minimiza su dependencia de factores bióticos (Page, 2002); y iv) son dos grupos que contienen tanto

especies sensibles a los cambios ambientales, como especies tolerantes a un alto grado de perturbación.

En regiones neotropicales los estudios de helechos a lo largo de gradientes altitudinales muestran patrones comunes, por ejemplo, que la mayor riqueza de especies se encuentra en altitudes medias de 1,500-2,000 m (Kessler, 2001a; Kluge *et al.*, 2006; Watkins *et al.*, 2006; Kessler *et al.*, 2011; Salazar *et al.*, 2015). Sin embargo, estos estudios dejan inexplorados dos temas importantes: i) el conocimiento de la riqueza de helechos en la zona transicional entre las regiones tropical y subtropical (como es el caso del sur de México); y ii) pocos trabajos han analizado la influencia antrópica a lo largo de gradientes altitudinales en el neotrópico (ver Kessler, 2001b; Kessler *et al.*, 2001). Este último punto es importante ya que en la actualidad los paisajes antropizados dominan la superficie en el trópico y especialmente en México (Sánchez-Colón *et al.*, 2009). Tan solo en el estado de Veracruz, la vegetación primaria disminuyó su superficie original en más del 85% (Castillo-Campos *et al.*, 2011), con claras consecuencias para el mantenimiento de la diversidad vegetal; por ejemplo, una de las consecuencias del disturbio antrópico es la apertura del dosel, lo cual además de provocar cambios en la estructura vegetal, también afecta las condiciones originales en el microclima, aumentando la intensidad de luz y temperatura (Scatena *et al.*, 2005).

Para algunos grupos específicos, como los helechos grammitidoides y el género *Phlegmariurus*, se ha demostrado que son especialmente vulnerables a la perturbación antropogénica (Krömer *et al.*, 2013; Armenta-Montero *et al.*, 2015), por lo cual se consideran bioindicadores de la calidad ambiental, asumiendo que estas reacciones están relacionadas a cambios del microclima en bosques perturbados, aunque faltan datos al respecto (Krömer *et al.*, 2014). El presente estudio tiene como objetivo conocer el efecto de la influencia antrópica sobre los patrones de riqueza y composición de especies de helechos a lo largo de un gradiente altitudinal ubicado en la región central de Veracruz, México. Este gradiente cubre un amplio rango de hábitats, desde bosques deciduos a elevaciones bajas hasta bosques de neblina a elevaciones intermedias y bosques de coníferas en altitudes superiores a 3,000 m. Por eso, el gradiente permite comparar la influencia del impacto humano en diferentes ecosistemas.

Las preguntas principales del presente estudio son: ¿Cómo cambian la riqueza de especies y la composición florística de comunidades de helechos en bosques naturales a lo largo del gradiente altitudinal y, en cada elevación, a lo largo de un gradiente de perturbación de bosque? ¿El impacto humano en diferentes tipos de bosque a lo largo del gradiente altitudinal, afecta de igual forma las comunidades de helechos? ¿Pueden las reacciones de las comunidades de helechos al impacto humano ser relacionadas con cambios microclimáticos? ¿Cuáles son las especies que presentan mayor sensibilidad a dichos cambios?

## **Materiales y métodos**

### *Área de estudio*

El gradiente altitudinal estudiado forma parte de las cuencas de los ríos La Antigua en la parte alta y Actopan en las partes media y baja, cuyas desembocaduras se encuentran ubicadas en el centro del estado de Veracruz (Fig. 1). Esta área inicia en la vertiente este del Cofre de Perote a 3,500 m (N 19° 30', W 97° 08') y termina a nivel del mar, en el Golfo de México (19° 35', W 96° 22'). Presenta una mezcla de elementos florísticos de afinidades neártica y neotropical, que hacen posible la presencia de tipos de vegetación contrastantes: bosques de coníferas en la zona alta, bosque de transición de *Pinus-Quercus*, el bosque mesófilo de montaña en la zona media y las selvas y bosques de *Quercus* tropicales en las partes bajas (Castillo-Campos *et al.*, 2011). A lo largo del gradiente, se presenta una amplia variación de climas, desde los cálidos-secos en la parte baja, los templados en las zonas medias montañosas, y los fríos en la parte alta. La temperatura muestra una disminución lineal con el aumento de altura, mientras que la precipitación promedio varía de acuerdo a la elevación, con valores mayores en las partes medias del transecto, que disminuyen en los extremos del gradiente (Soto-Esparza y Giddings, 2011).

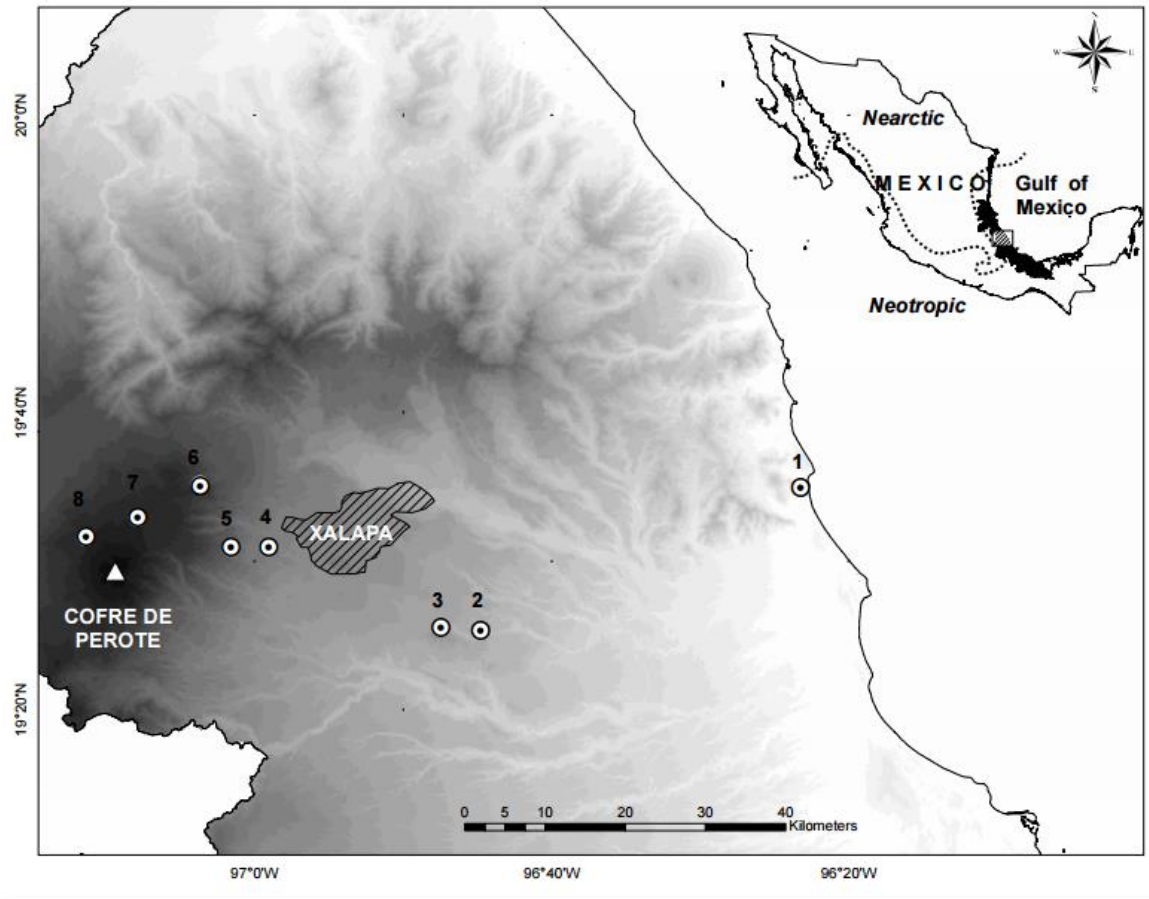


Figura 1. Ubicación de los ocho sitios de estudio a lo largo del gradiente de altitud en la vertiente este del Cofre de Perote, centro del estado de Veracruz, México. 1. La Mancha (20 m); 2. Palmarejo (500 m); 3. Chavarrillo (1,000 m); 4. Los Capulines (1,600 m); 5. El Zapotal (2,000 m); 6. El Encinal (2,500 m); 7. Los Pescados (3,000 m); El Conejo (3,500 m).

La longitud del transecto en línea recta desde la cima del volcán Cofre de Perote hasta el nivel del mar es de 81 km. La parte alta (por arriba de 1,500 m) forma parte del Eje Neovolcanico Transversal, que cruza el país de este a oeste. En el resto del transecto, los pequeños lomeríos dominan el paisaje, y en la parte baja se encuentra la Sierra de Manuel Díaz, la cual es una formación montañosa ubicada frente al mar (Geissert y Enríquez, 2011). En concordancia con el paisaje que domina el trópico en México (Sánchez-Colón *et al.*, 2009), a lo largo del gradiente altitudinal se encuentra un mosaico representado por fragmentos de vegetación original rodeados de vegetación modificada por las actividades antrópicas principalmente agricultura, ganadería y asentamientos humanos.



### *Trabajo de campo*

A lo largo del gradiente, entre febrero 2012 y octubre 2013, en cada uno de los ocho sitios de estudio, separados por aproximadamente 500 m de altitud (Fig. 1), se ubicaron tres diferentes hábitats: i) bosque conservado (BC), aquél que no ha recibido perturbación en al menos 40 años; ii) bosque perturbado (BP), es decir el que se encuentra sometido a tala parcial, forrajeo (cabras, borregos, vacas) y eliminación del sotobosque; y iii) bosques secundarios (BS) en regeneración (de 15 a 20 años), conocidos localmente como acahuales (Romero *et al.*, 2000).

Para realizar el muestreo florístico, en cada uno de los ocho sitios de muestreo se colocaron 15 parcelas de 20 x 20 m<sup>2</sup>, de acuerdo a lo sugerido por Kessler y Bach (1999), divididas en los tres hábitats (BC, BP, BS). En cada parcela se registraron los helechos terrestres y epífitos del sotobosque, es decir plantas que crecen sobre troncos y arbustos hasta una altura de aproximadamente 8 m (Krömer *et al.*, 2007).

Con la finalidad de correlacionar las variables climáticas con la riqueza y diversidad beta, se colocaron 42 data logger que registraron temperatura y humedad (HOBO PRO v2), así como intensidad lumínica (HOBO Pendant Temperature/Light Data Logger), en únicamente cinco diferentes altitudes (500, 1,000, 1,500, 2,500, 3,500 m) y en los tres hábitats (BC, BP, BS), durante un año (enero-diciembre 2014). Estos fueron colocados sobre los árboles a una altura de entre dos y tres metros. Estas cinco altitudes representan los diferentes tipos de vegetación presentes a lo largo del gradiente altitudinal.

### *Análisis estadístico*

Se elaboraron curvas de acumulación de especies para valorar el esfuerzo del muestreo, utilizando el estimador Chao 2 (95%) calculados por el programa EstimateS 9.1 (Colwell, 2013). Para cuantificar la similitud florística entre el total de parcelas de una elevación con respecto al resto de las parcelas de todas las altitudes, se aplicó el índice de Sørensen cualitativo.

Se realizó un ANDEVA anidado para saber si existen diferencias entre la riqueza presente a lo largo del transecto altitudinal, con respecto al gradiente de perturbación. Este análisis se

realizó también para los valores diarios de las variables climáticas de temperatura, humedad relativa e iluminancia.

Se aplicó el índice de diversidad beta de Whitaker para conocer el recambio de especies entre las diferentes altitudes y los diferentes grados de perturbación, con lo cual se elaboraron líneas de tendencia para el gradiente completo. Para corroborar estadísticamente lo que mostraron las líneas de tendencia, se realizó una comparación de pendientes a través de un modelo lineal generalizado (separate-slopes model) con ayuda del programa Infostat 2015e. Para conocer las especies indicadoras de los hábitats estudiados, se realizó el análisis Indval (Dufrêne y Legendre, 1997) con ayuda del programa R 3.1.2 usando el paquete labdsv 1.5-0.

## **Resultados**

### *Riqueza de especies*

En las 120 parcelas de muestreo se registraron 155 especies de helechos y licófitos agrupadas en 62 géneros y 24 familias (ver Carvajal-Hernández y Krömer, 2015). Las curvas de acumulación de especies comprueban que el muestreo implementado en los sitios a diferentes altitudes en general ha sido satisfactorio con respecto a las especies estimadas por Chao 2, ya que con excepción de las parcelas a 1,000 m donde se registró el 66% de las especies estimadas, en el resto de los sitios se obtuvieron valores de entre 80-100% (Fig. 2).

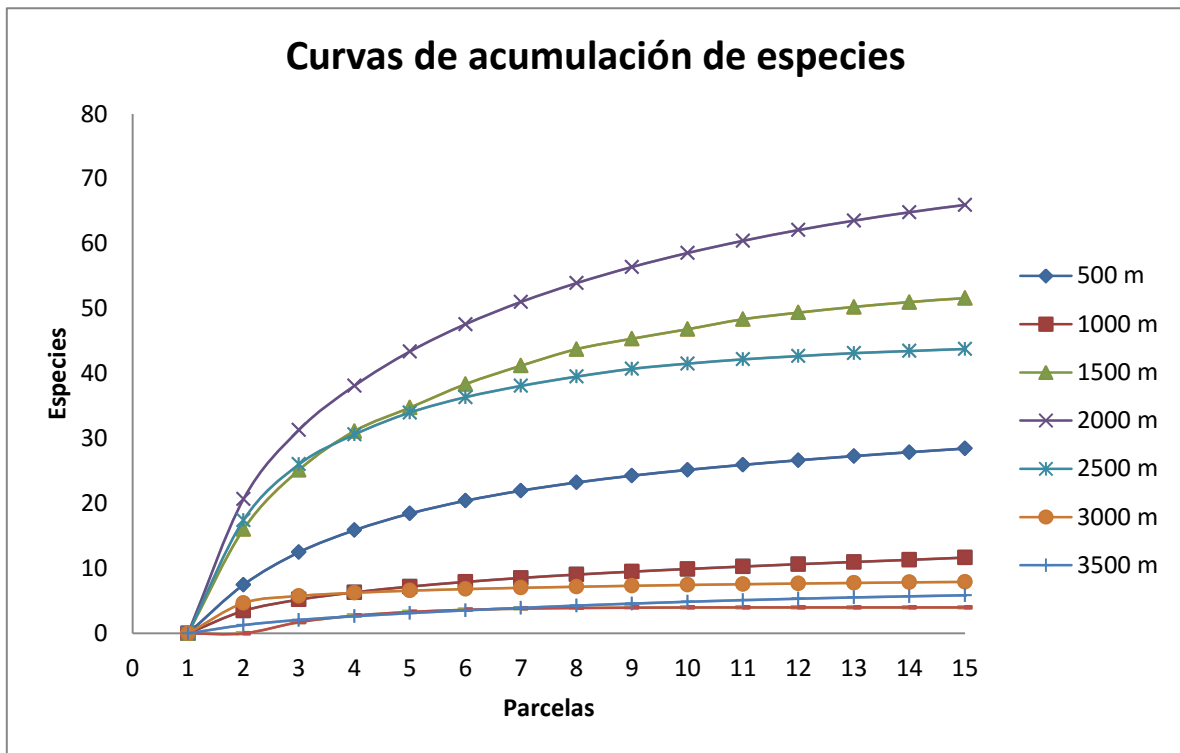


Figura 2. Curvas de acumulación de especies y valores estimados por Chao 2 para los tres hábitats estudiados en cada uno de los ocho sitios a lo largo del gradiente altitudinal en la vertiente este del Cofre de Perote, Veracruz.

La riqueza total de especies por sitio fue mayor en 1,500 m y 2,000 m (67 y 62 especies en total para los tres hábitats), mientras que los extremos superior e inferior del gradiente fueron los que menos especies presentaron, reduciéndose la riqueza hasta un 98 y 96 % (4 y 6 especies en total en 20 m y 3,500 m) (Fig. 3). Los tipos de vegetación con mayor riqueza fueron el bosque mesófilo de montaña (BMM), seguido del bosque de *Pinus-Quercus* (2,500 m) y la selva mediana subcaducifolia presente a 500 m de altitud.

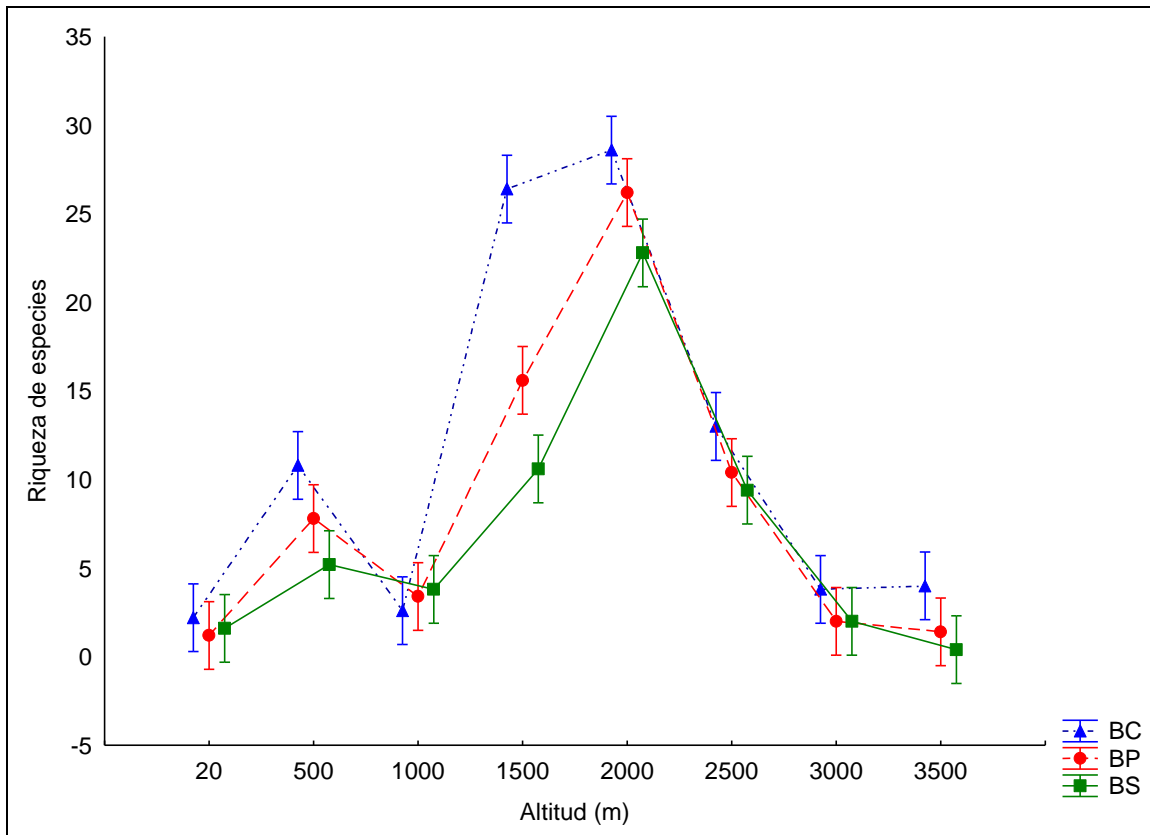


Figura 3. Patrones de riqueza de especies en los tres diferentes hábitats (BC: bosque conservado; BP: bosque perturbado; BS: bosque secundario) en cada sitio a lo largo del gradiente altitudinal en la vertiente este del Cofre de Perote, Veracruz. Los tipos de vegetación representados en cada una de las altitudes son los siguientes: i) 20 m y 500 m: selva mediana subperennifolia; ii) 1,000 m: encinar; iii) 1,500 m y 2,000 m: bosque mesófilo de montaña; iv) 2,500 m: bosque templado de *Pinus-Quercus*; v) 3,000 m y 3,500 m: bosque de coníferas. Por razones de visibilidad, los valores de los diferentes hábitats de cada altitud son presentados a elevaciones ligeramente diferentes.

En general, el bosque conservado fue el hábitat que tuvo la mayor riqueza. Se observó una mayor pérdida de especies en hábitats con perturbación en altitudes medias (1,500 m y 2,000 m). Los resultados del ANDEVA anidada, mostraron diferencias en la riqueza de especies que presentan las parcelas de los diferentes hábitats, en relación con la altitud ( $F=88.346$ ;  $df: 21$ ;  $P<0.001$ ), destacando las altitudes de 1,500, 2,000 y 2,500 m como las que mayores diferencias presentan en relación al resto de los sitios. Además, al comparar los tres hábitats estudiados en una misma altitud, los resultados del ANDEVA en general también mostraron diferencias significativas ( $F=44.189$ ;  $df: 2$ ;  $P< 0.001$ ), lo que se refleja

en una menor riqueza al aumentar el disturbio. Sin embargo, esto no aplica para las altitudes de 20, 1000 y 3500 m, donde los valores del ANDEVA no fueron significativos.

### *Diversidad beta*

De acuerdo al índice de Sørensen, los diferentes sitios de muestreo tuvieron valores de similitud relativamente bajos en el gradiente altitudinal. La mayor afinidad florística se presentó entre los sitios de 3,000 m y 3,500 m con un 53 % de similitud, y entre los sitios en 1,500 m y 2,000 m con un 49 %. El Índice de Whittaker indicó valores alrededor de 0.6 (en elevaciones contiguas p ej. 500-1,000 m; 2,000-2,500 m) y valores de 1 si se comparan las altitudes superiores a 2,000 m con las de 1,000 m o menores. Las altitudes medias (1,500 m y 2,000 m) presentaron mayor afinidad con las altitudes superiores, que con las que se encuentran en las zonas bajas (cuadro 1).

Cuadro 1. Índice de similitud de Sørensen entre pisos altitudinales, valores de 1= todas las especies compartidas, valores de 0=ninguna especie compartida. Los números en negrillas y cursivas corresponden al Índice de diversidad Beta Whittaker entre las diferentes elevaciones del gradiente. Valores de 0= 100% de especies compartidas, valores de 1= ninguna especie compartida.

<b>Altitud (m)</b>	<b>0</b>	<b>500</b>	<b>1000</b>	<b>1500</b>	<b>2000</b>	<b>2500</b>	<b>3000</b>	<b>3500</b>
<b>0</b>	1/0	<i>0.935</i>	<i>0.882</i>	<i>1</i>	<i>0.969</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<b>1</b>
<b>500</b>	0.06	1/0	<i>0.6</i>	<i>0.914</i>	<i>0.955</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<b>1</b>
<b>1000</b>	0.12	0.29	1/0	<i>0.925</i>	<i>0.973</i>	<i>1</i>	<i>1</i>	<b>1</b>
<b>1500</b>	0	0.06	0.08	1/0	<i>0.488</i>	<i>0.767</i>	<i>0.947</i>	<b>0.945</b>
<b>2000</b>	0	0	0.05	0.49	1/0	<i>0.663</i>	<i>0.915</i>	<b>0.911</b>
<b>2500</b>	0	0	0	0.23	0.33	1/0	<i>0.814</i>	<b>0.882</b>
<b>3000</b>	0	0	0	0.05	0.13	0.18	1/0	<b>0.6</b>
<b>3500</b>	0	0	0	0.05	0.08	0.11	0.53	1/0

### *Perturbación antropogénica*

En las altitudes de 1,500 m y 2,000 m, se registraron pérdidas notables en la riqueza de especies (entre el 30-53%) cuando existía una perturbación antropogénica en relación con el bosque conservado. Se registraron 44 y 46 especies en el bosque conservado de 1500 y 2000 m respectivamente, mientras que en los bosques secundarios a esas mismas altitudes se registraron 22 y 29 especies. En los extremos del gradiente altitudinal, el número de especies por hábitat se mantuvo relativamente constante, aun cuando existía perturbación humana. Al comparar el recambio de especies expresado por el Índice de Whittaker entre todas las parcelas del bosque conservado a lo largo del gradiente altitudinal, indicó un valor promedio bajo ( $0.38 \pm 0.2$ ), mismo que aumentó cuando se comparaba el bosque conservado con el bosque perturbado ( $0.50 \pm 0.23$ ). Los valores de recambio se incrementaron al comparar el ambiente de bosque conservado con el bosque secundario, es decir el ambiente con mayor perturbación, obteniendo un valor promedio de  $0.56 \pm 0.22$  (Fig. 4).

De acuerdo a los valores de diversidad beta de Whittaker, se observan correlaciones negativas entre el recambio de especies y el aumento en la altitud (Fig. 4). El recambio entre las parcelas de bosque conservado fue mayor en altitudes bajas y medias, mismo que decrece conforme aumenta la altitud. Una situación similar se observó al comparar el bosque conservado con el bosque secundario, sólo que con valores de recambio más altos. Para el caso de la comparación de bosque conservado con el bosque perturbado, la disminución en los valores de recambio fue más notoria, decreciendo en las altitudes superiores a los 2,500 m.

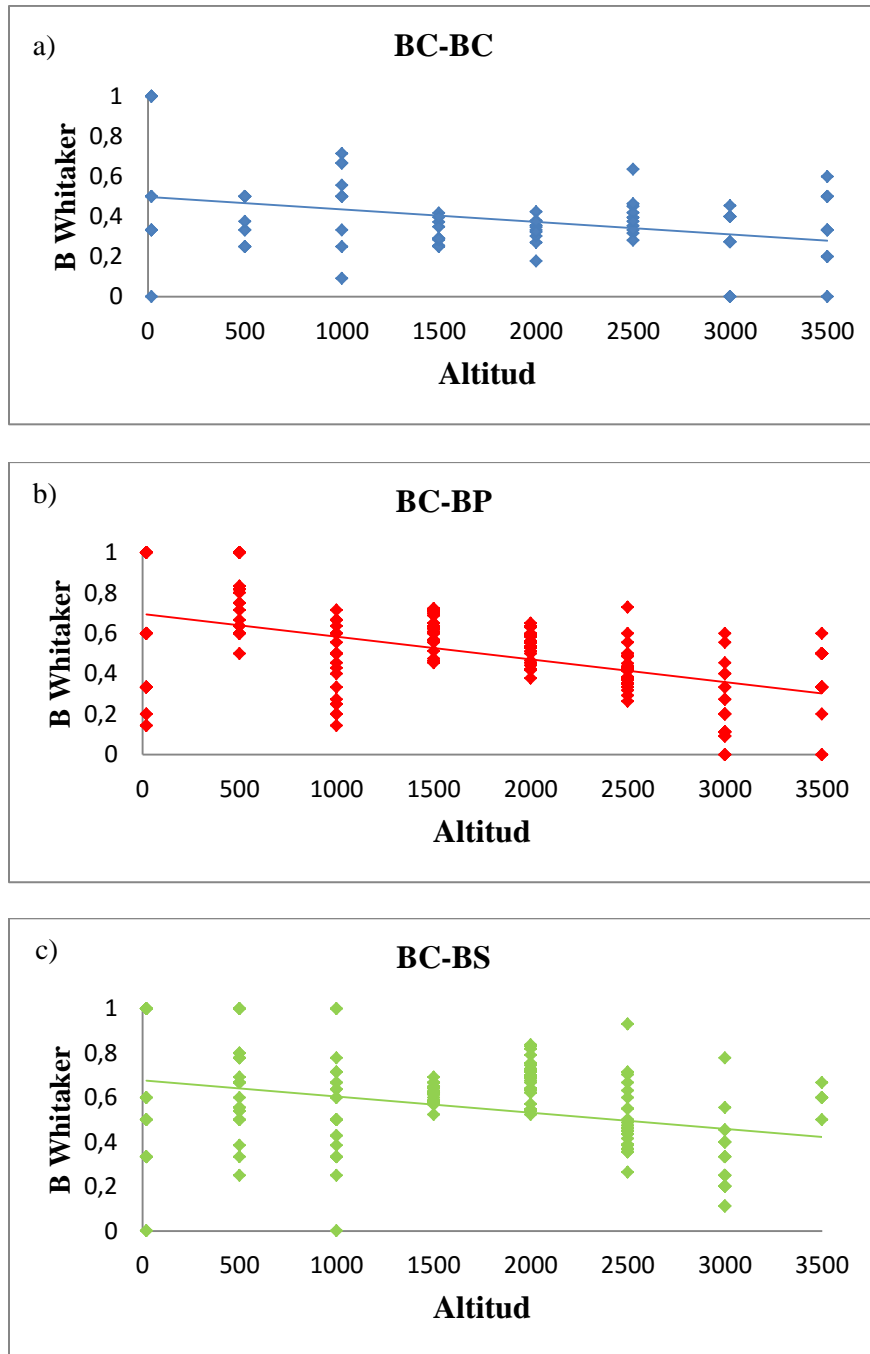


Figura 4. Modelos de regresión lineal basados en la diversidad beta de Whittaker ( $\beta_w$ ), para los tres diferentes hábitats a lo largo del gradiente altitudinal en la vertiente este del Cofre de Perote, Veracruz. a) BC-BC (bosque conservado vs bosque conservado), b) BC-BP (bosque conservado vs bosque perturbado), c) BC-BS (bosque conservado vs bosque secundario).

El resultado del modelo lineal generalizado para las líneas de regresión indicó que los dos factores estudiados tuvieron una fuerte interacción, es decir, la altitud y el hábitat influyeron en el recambio de especies a lo largo del gradiente ( $F=37.157$ ;  $df: 3$ ;  $P<0.001$ ), además de que existieron diferencias significativas entre hábitats presentes en una sola altitud ( $F=8.825$ ;  $df: 2$ ;  $P< 0.001$ ) (Cuadro 3).

Existió una relación lineal negativa entre el recambio de especies en diferentes hábitats en función de la altitud ( $R=0.50$ ;  $R^2$  ajustada= $0.25$ ;  $P<0.001$ ). Por lo tanto, un efecto del hábitat se tradujo en una menor diversidad beta entre parcelas de bosque conservado (BC-BC), disminuyendo con la altitud. Entre las parcelas de bosque conservado *vs.* bosque perturbado (BC-BP) esta diversidad disminuyó drásticamente con la altitud.

#### *Variables climáticas*

El ANDEVA anidado confirma que hay diferencias en la temperatura ( $F=2181.0$ ;  $df: 12$ ;  $P<0.001$ ), humedad ( $F=236.9$ ;  $df: 12$ ;  $P<0.001$ ) e iluminancia ( $F=209.9$ ;  $df: 11$ ;  $P<0.001$ ) cuando se comparó el gradiente de perturbación con respecto a la altitud. Así mismo, existieron diferencias en los valores de estas tres variables en el gradiente de perturbación de cada altitud: temperatura ( $F=32.7$ ;  $df: 2$ ;  $P<0.001$ ), humedad ( $F=74.1$ ;  $df: 2$ ;  $P<0.001$ ), iluminancia ( $F=814.4$ ;  $df: 2$ ;  $P<0.001$ ) (Fig. 5).

La temperatura aumentó alrededor de  $0.6^{\circ}\text{C}$  cuando se comparó el hábitat con mayor perturbación contra el bosque conservado para todas las altitudes. Únicamente en las altitudes bajas (500 m y 1,000 m) las temperaturas se mantuvieron constantes entre hábitats con fluctuaciones entre  $0.2^{\circ}\text{C}$  ( $20.9\text{-}21.1^{\circ}\text{C}$ ). Los grados centígrados de fluctuación de la temperatura entre el día y la noche, varían de acuerdo a la altitud, sin embargo se observa que en promedio, el bosque secundario es el que mayor fluctuación presenta ( $7.05^{\circ}\text{C}$ ), seguido del bosque conservado ( $6.9^{\circ}\text{C}$ ) y por último el bosque perturbado con menor fluctuación ( $6.72^{\circ}\text{C}$ ). El porcentaje de humedad relativa fue mayor en las altitudes menores, misma que disminuyó con el aumento de altitud. En los extremos superior e inferior del gradiente, los valores de humedad se mantuvieron relativamente constantes cuando hubo perturbación (72-74% y 90-94% respectivamente). Sin embargo, las mayores diferencias en la humedad se notaron en las altitudes medias, por ejemplo a 1,500 m la humedad en el bosque conservado fue alrededor de 90% y disminuyó hasta 69% cuando



hubo perturbación. Por otro lado, la intensidad lumínica fue mayor conforme aumentó la altitud, así mismo se observó que en los bosques secundarios la intensidad de luz fue mayor. Únicamente a los 1,000 m la iluminancia se mantuvo relativamente constante, mientras que en el resto del gradiente altitudinal, la intensidad lumínica aumentó en la medida de que el hábitat presentó perturbación (Fig. 5).

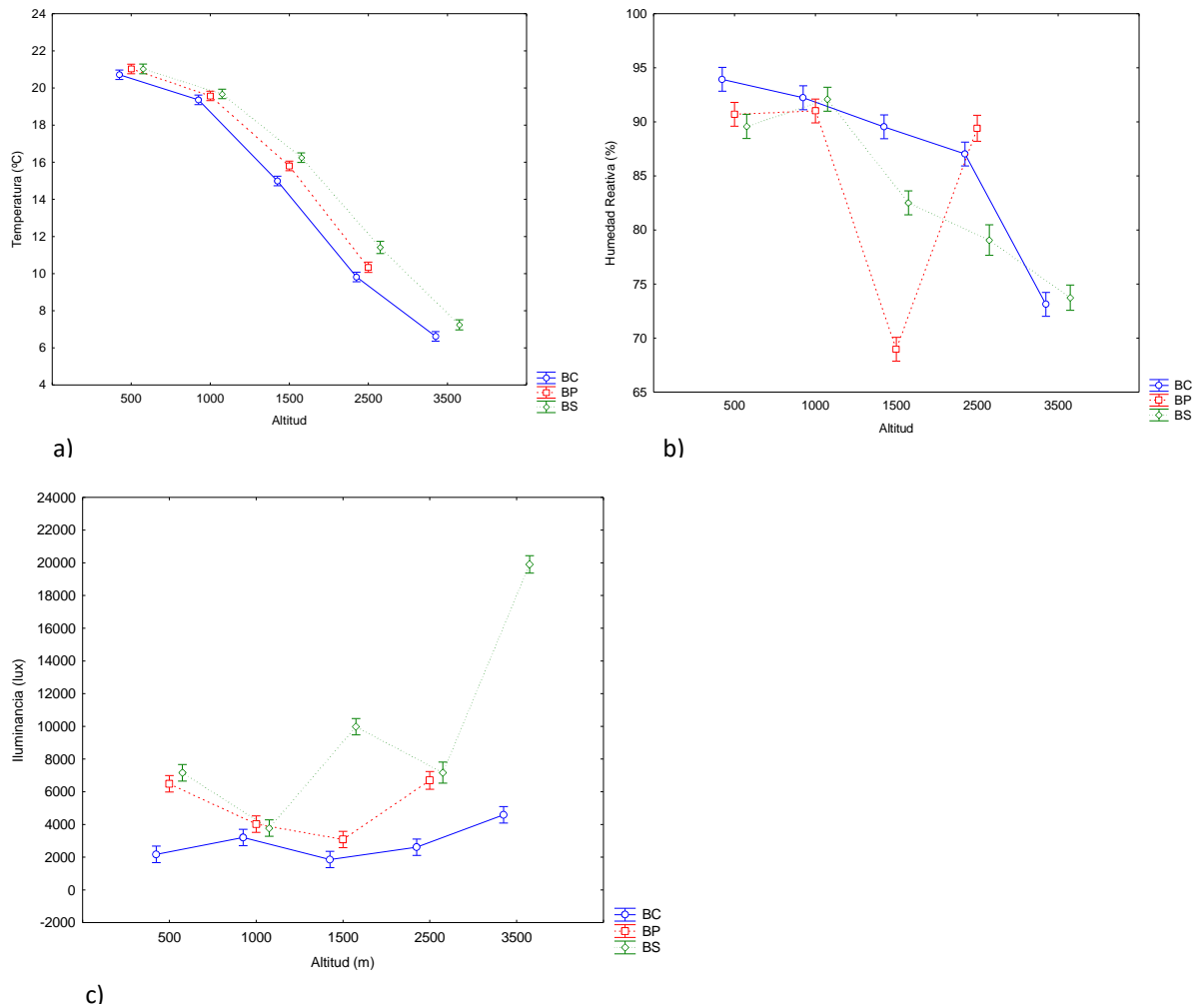


Figura 5. Análisis del cambio microclimático en diferentes altitudes en relación con el gradiente de perturbación antropogénica, con base en valores de los promedios diarios. a) Temperatura; b) Humedad relativa; c) Iluminancia.

### *Especies indicadoras*

De las 155 especies registradas, el análisis de especies indicadoras separó únicamente 32 especies significativamente asociadas con un tipo de hábitat y altitud (Cuadro 2), el resto corresponden a especies cuya frecuencia de aparición en los diferentes ambientes no arroja información adecuada para ser consideradas indicadoras. De estas, 23 (71.8%) son especies indicadoras de bosques conservados, mientras que los bosques perturbados tuvieron 3 (9.3 %) especies indicadoras. Finalmente 6 (18.7%) especies fueron representantes de los hábitats secundarios. Entre las especies indicadoras de bosques conservados resaltan representantes de la familia Hymenophyllaceae y grupos como grammitidoides (Polypodiaceae) y vittarioides (Pteridaceae), mientras que en los hábitats perturbados sobresalen géneros como *Pteridium* Gled. ex Scop. (Dennstaedtiaceae) y *Thelypteris* Schmidel (Thelypteridaceae). En las altitudes de 20 m, 1,000 m y 3500 m no se registró ninguna especie que pueda ser considerada como indicadora.

Cuadro 2: Especies indicadoras de los tres ambientes estudiados y en las diferentes altitudes de acuerdo a los valores obtenidos por el análisis Indval (1= valor más alto, se trata de especies ideales para ser consideradas como indicadoras). BC: Bosque conservado; BP: Bosque perturbado; BS: Bosque secundario.

<b>Especie</b>	<b>Altitud (m)</b>	<b>Hábitat</b>	<b>Indval</b>	<b>p</b>
<i>Adiantum andicola</i> Liebm.	500	BC	1	0.002
<i>Alsophila firma</i> (Baker) D.S. Conant	1500	BC	0.857	0.004
<i>Asplenium harpeodes</i> Kunze	1500/2000	BC	0.75/0.75	0.018/0.007
<i>Blechnum falciforme</i> (Liebm.) C.Chr.	2000	BS	0.692	0.017
<i>Blechnum wardiae</i> Mickel & Beitel	2000	BC	0.8	0.01
<i>Campyloneurum amphostenon</i> (Kunze ex Klotzsch) Fée	2000	BC	0.7	0.032
<i>Campyloneurum phyllitidis</i> (L.) C.Presl	500	BC	0.812	0.003

<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	3000	BC	0.476	0.028
<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook.	2000	BC	0.9	0.002
<i>Diplazium franconis</i> Liebm.	2000	BC	0.647	0.025
<i>Diplazium striatum</i> (L.) C. Presl	2000	BC	0.8	0.006
<i>Didymoglossum reptans</i> (Sw.) C.Presl	1500/2000	BC	0.8/0.8	0.012/0.009
<i>Elaphoglossum sartorii</i> (Liebm.) Mickel	1500	BC	1	0.002
<i>Elaphoglossum vestitum</i> (Schltdl. & Cham.) T.Moore	1500	BC	0.833	0.003
<i>Hymenophyllum tegularis</i> (Desv.) Proctor & Lourteig	2000	BC	0.8	0.015
<i>Lophosoria quadripinnata</i> (J.F.Gmel.) C.Chr.	2500	BP	0.515	0.006
<i>Marattia laxa</i> Kunze	1500/2000	BC	0.800/0.558	0.017/0.016
<i>Pecluma sursumcurrens</i> (Copel.) M.G. Price	1500	BS	0.592	0.041
<i>Pleopeltis polylepis</i> (Roem. ex Kunze) T. Moore	2500	BC	0.777	0.004
<i>Polyphlebium capillaceum</i> (L.) Ebihara & Dubuisson	1500	BC	0.75	0.002
<i>Polypodium conterminans</i> E. Fourn.	1500/2000	BC	0.746/0.642	0.010/0.015
<i>Polypodium puberulum</i> Schltdl. & Cham.	1500/2000	BS	0.800/0.588	0.012/0.049
<i>Pteridium aquilinum</i> (W.Schaffn. ex Fée)	1500	BS	0.8	0.011
<i>Pteris orizabae</i> M. Martens & Galeotti	1500	BP	0.8	0.014

<i>Scoliosorus ensiformis</i> (Hook.) T. Moore	2000	BC	0.8	0.008
<i>Selaginella stellata</i> Spring	2000	BC	1	0.003
<i>Selaginella silvestris</i> Asplund	2500	BS	1	0.002
<i>Tectaria heracleifolia</i> (Willd.) Underw.	500	BC	0.947	0.004
<i>Terpsichore asplenifolia</i> (L.) A.R.Sm.	1500	BC	0.8	0.01
<i>Thelypteris dentata</i> (Forssk.) E.P. St. John	1500	BP	0.6	0.049
<i>Thelypteris rudis</i> Kunze) Proctor	1500/2000	BS	0.666/0.823	0.002/0.002
<i>Vittaria gramminifolia</i> Kaulf.	1500/2000	BC	1.000/0.628	0.003/0.029

---

## Discusión

### *Riqueza de especies a lo largo del gradiente altitudinal*

Los datos de este estudio muestran que el gradiente altitudinal representa un gran reservorio de especies de helechos presentes en Veracruz y México, ya que en solo 0.54 ha muestreadas se encontraron el 27.5 % de las 564 especies de helechos del estado y 15% de las 1,030 especies del país (Mickel y Smith, 2004; Tejero-Díez *et al.*, 2014; Krömer *et al.*, 2015). Sin embargo, si se compara con otras zonas húmedas y montañosas del neotrópico, la riqueza de especies es relativamente baja (Carvajal-Hernández y Krömer, 2015), lo que coincide con observaciones anteriores de que la riqueza de especies de helechos disminuye abruptamente en la transición del trópico al subtrópico (Moran 2008; Kessler *et al.*, 2011; Salazar *et al.*, 2015).

Las curvas de acumulación de especies indican, con excepción de la elevación de 1,000 m, una buena representatividad de las especies estimadas por Chao2 (80% en bosques en partes medias del gradiente altitudinal y 100% en los sitios con menor riqueza como en los bosques de coníferas), lo que demuestra que el muestreo ha sido satisfactorio.

En este estudio, considerando todas las especies registradas en los tres ambientes a lo largo del transecto, se muestra un patrón altitudinal de riqueza similar al encontrado en otras regiones neotropicales, con la mayor diversidad en la zona media del gradiente, misma que decrece fuertemente hacia los extremos (Kessler *et al.*, 2011; Krömer *et al.*, 2005; Kluge *et al.*, 2006; Watkins *et al.*, 2006). Este patrón de correlación entre la riqueza y las condiciones climáticas a lo largo del gradiente, con las temperaturas bajas a altitudes mayores y la poca disponibilidad de agua en altitudes menores, es comúnmente observado en helechos (Kreft *et al.*, 2010; Kessler *et al.*, 2011; Salazar *et al.*, 2015) aunque las razones para esto aún no están claras (Kessler *et al.*, 2014).

A pesar de lo anterior, se destaca que en la altitud de 1,000 m la riqueza de especies decrece de forma considerable, por lo tanto el patrón de distribución de especies difiere a esa altitud. Al observar los datos climáticos obtenidos en 1000 m, se observa el patrón esperado, que consiste en valores intermedios entre las altitudes contiguas (500 m y 1,500 m). Sin embargo, se observó homogeneidad en el tipo de vegetación, ya que se trata de un bosque tropical dominado por únicamente tres especies del género *Quercus* (C.I. Carvajal obs. pers.). Por lo tanto, aunque no hay razones climáticas que puedan explicar la baja diversidad de helechos a los 1,000 m, quizá puede relacionarse con la homogeneidad en la vegetación de la zona, o con otros factores como el suelo, sin embargo estos no fueron objetos de estudio de la presente tesis. Una situación similar de tipos de vegetación homogéneos relacionados con la baja riqueza de especies, se observa en los bosques de coníferas (3,000 m y 3,500 m), donde aparte de las condiciones de sequía resalta la presencia de solo tres especies de *Pinus* y una especie de *Abies* (Ávila-Bello, 2011; Castillo-Campos *et al.*, 2011). Estas tres altitudes tienen en común la baja diversidad de helechos y la homogeneidad en el relieve y composición arbórea de los sitios estudiados.

Por lo anterior, las altitudes con baja riqueza a lo largo del gradiente (20 m, 1,000 m, 3,000 m y 3,500 m) coinciden con climas en general más secos, esto relacionado también con la homogeneidad de especies arbóreas que se presentan en dichos sitios. En cambio en las altitudes con mayor diversidad (500 m; 1,500 m; 2,000 m y 2,500 m) hay una marcada heterogeneidad topográfica con distintos grados de pendiente, además de una gran variación en la composición arbórea.

### *Diversidad beta entre altitudes*

A lo largo del gradiente altitudinal se observa que la diversidad beta es alta, ya que la composición de especies de helechos totales (considerando los tres ambientes) es distinta entre diferentes altitudes. La similitud florística expresada por los índices de Sørensen y Whittaker muestra además que las especies cambian de forma considerable cuando se comparan con el inventario de otras altitudes. Las elevaciones que comparten un mismo tipo de bosque tienen el 49-50% de las especies compartidas (bosque mesófilo de montaña a 1,500 m y 2,000 m y bosques de coníferas a 3,000 m y 3,500 m). Estos valores son comparables a recambios de especies de aproximadamente 10% por cada 100 m de diferencia altitudinal observados en Bolivia (Kessler, 2000b; 2001a). Otros pisos altitudinales adyacentes tuvieron valores de intercambio mucho mayores (71-94 %), indicando un intercambio más evidente. Estos contrastes entre sitios altitudinales de muestreo corresponden a cambios entre tipos de bosque con cambios drásticos en la estructura y composición de la vegetación. Cambios comparables han sido observados en bosques subtropicales del sur de Bolivia, donde hay una transición similar de tipos de vegetación (bosque decíduo a bosque de neblina y a bosque de coníferas) (Kessler 2000a, b). Al parecer, en regiones con relativamente pocas especies arbóreas, la zonación altitudinal de la vegetación es más pronunciada que en regiones de alta diversidad e intercambio florístico gradual (Kessler, 2000a; Bach *et al.*, 2007).

### *Perturbación antropogénica*

El estado de conservación de los ecosistemas tiene una repercusión en la riqueza de helechos. En altitudes de 500, 1500, 2000 y 2500 m de altitud,) la riqueza de especies disminuyó entre un 37% y 63% si se comparan los bosques naturales con la vegetación secundaria. Una cifra similar se registra por Carvajal-Hernández *et al.* (2014) donde la disminución en el número de especies es hasta del 70% cuando cambian las condiciones naturales del bosque mesófilo hacia una plantación silvícola en la región central de Veracruz, donde desaparecieron sobre todo especies de la familia Hymenophyllaceae y del género *Phanerophlebia* C. Presl. Del primer grupo taxonómico se ha demostrado que sus especies requieren para sobrevivir condiciones de alta humedad y niveles bajos de luz (Saldaña *et al.*, 2014).

Para los sitios de 20, 1,000, 3,000 y 3,500 m, que en general fueron menos ricos en helechos, la pérdida de especies en vegetación antropizada no fue tan marcada (alrededor de 10%), e incluso en ocasiones fue observada una mayor riqueza en estos hábitats secundarios, representada principalmente por especies generalistas. Lo anterior es debido a que en estas altitudes se encontraron muchas especies generalistas resistentes a condiciones extremas de sequía y temperaturas altas y bajas, por ejemplo algunas especies de los géneros *Asplenium* L., *Pecluma* M.G. Price y *Polypodium* L., las cuales son menos vulnerables a la perturbación humana (Hietz, 2010) y los cambios de microclima (Larrea y Werner, 2010).

En cuanto a la afectación de la influencia antrópica en la composición de especies, se observa que los ecosistemas de las partes media y baja del gradiente (500 m, 1,500 m y 2,000 m) son más vulnerables, reflejado en la tasa de recambio (Fig. 5). En 500 m se registra la mayor tasa de recambio, que de acuerdo al índice de Whittaker, es del 78% comparando el bosque conservado con el bosque secundario. Lo anterior está relacionado con la pérdida de cobertura forestal, que a su vez incide en el incremento de temperatura y en la marcada diferencia en la iluminancia y en la humedad relativa entre el bosque conservado y el secundario (Scatena *et al.*, 2005; Zotz y Bader, 2009). También las zonas del gradiente con bosque mesófilo de montaña presentan tasas altas de recambio del 50 al 68% cuando existe un disturbio. Por ello se considera que la selva mediana subperennifolia y el bosque mesófilo, son dos tipos de vegetación natural que mantienen especies sensibles a los cambios microclimáticos drásticos que ocurren en estos ambientes al haber disturbios, así como a los marcados cambios estructurales.

Por otro lado, en los bosques de coníferas el índice de Whittaker disminuye mostrando valores de 20-30%. Lo anterior puede deberse a que estos bosques, particularmente los de *Pinus*, alteran a través de la caída de sus hojas los ciclos de nutrientes del suelo modificando la composición de materia orgánica (van Wesenbeeck *et al.*, 2003); además las especies de *Pinus* no favorecen el establecimiento de especies epífitas debido a sus ramas delgadas, inestabilidad de sus cortezas y poca capacidad para retener agua (Callaway *et al.*, 2002). Por estas razones particulares de los bosques de coníferas y por las condiciones microclimáticas extremas que prevalecen en esas altitudes, las especies que ahí sobreviven

están adaptadas a ambientes que resultan adversos para la mayoría de los helechos registrados en este estudio, por lo que se considera el cambio antropogénico como un factor de menos peso en este tipo de vegetación.

Al comparar la tasa de recambio de especies del bosque conservado vs. bosque perturbado o secundario, el índice de Whittaker muestra valores mayores al 50% en las elevaciones de 500, 1,500 y 2,000 m, lo que indica una diversidad beta alta. Esto concuerda con los cambios en el microclima, ya que la temperatura y la iluminancia aumentan con la perturbación, además dichas condiciones de entrada de luz y aumento de temperatura, se reflejan en una disminución de la humedad del aire (Scatena *et al.*, 2005). Esto evidencia la sensibilidad de las especies de helechos presentes en esas altitudes a los cambios ambientales, ya que basta con un aumento de la temperatura de 0.6°C en el promedio diario para que haya una pérdida considerable de especies. No obstante el porcentaje de pérdida dependerá también de la altitud, ya que la riqueza varía en función de las capacidades individuales de las especies para tolerar un conjunto de condiciones climáticas (Currie *et al.*, 2004). Por tal razón, en las altitudes medias, las especies encuentran factores climáticos favorables de temperaturas templadas y alta humedad, así como una mayor variedad de microhábitats como barrancas, árboles hospederos, vegetación ribereña entre otros (Moran 2008), mientras que en los extremos del gradiente prevalecen condiciones desfavorables de calor o frío y sequía. Por lo tanto, la comunidad más diversa de helechos es concentrada entre 1,500 y 2,000 m (Kluge *et al.*, 2006; Watkins *et al.*, 2006), y adaptada a ambientes propicios para su establecimiento, pero también demuestra mayor sensibilidad cuando dichas condiciones son modificadas por la influencia humana.

En 1,500 y 2,000 m, altitudes que corresponden al bosque mesófilo de montaña, se registran, además de la mayor diversidad, las mayores pérdidas en el número de especies y tasas de recambio altas. De acuerdo a los datos climáticos, en 1,500 m también existe un mayor contraste entre el bosque natural y antropizado, en donde la temperatura incrementa cerca de 1°C y la luz aumenta 8,000 lux. Lo anterior se relaciona con una pérdida de humedad ambiental del 20%, y representa un cambio suficiente para modificar las condiciones favorables para las especies, ocasionando la pérdida de muchas de ellas y un cambio en su composición (Larrea y Werner, 2010). De acuerdo al análisis Indval, en estas



elevaciones, desaparecen algunas especies de Hymenophyllaceae (*Didymoglossum reptans* Sw., *Hymenophyllum tegularis* (Desv.) Proctor & Lourteig y *Polyphlebium capillaceum* (L.) Ebihara & Dubuisson), o grammitoides como *Terpsichore asplenifolia* L.) A.R.Sm. además de algunos helechos vittarioides como *Scoliosorus ensiformis* (Hook.) T. Moore y *Vittaria graminifolia* Kaulf., así como especies de tallas mayores como *Alsophila firma* Baker) D.S.Conant y *Marattia laxa* Kunze, cuando existe disturbio. Se ha demostrado la vulnerabilidad de las especies de algunos de estos grupos cuando ocurren cambios microclimáticos ocasionados por distintas causas (Gehrig-Downie *et al.*, 2013; Krömer *et al.*, 2013b; Saldaña *et al.*, 2014). Cabe destacar que estas altitudes mencionadas son las que presentaron una mayor cantidad de especies indicadoras del bosque conservado, lo que corrobora la especificidad de condiciones que requieren algunas especies. Dicha situación aumenta la vulnerabilidad de los ecosistemas de esa zona, aunado a la disminución de los fragmentos remanentes del bosque mesófilo de montaña (CONABIO 2010). Hacia los extremos del gradiente, la cantidad de taxa indicadores de conservación disminuye, lo que indica un mayor número de especies generalistas adaptadas a condiciones adversas.

Dicha situación evidencia que el bosque mesófilo de montaña, también contiene las especies más sensibles a los cambios provocados por la acción antrópica. Sin embargo, la alta riqueza de especies de helechos presentes en esta zona media del transecto, se debe a la estabilidad en las condiciones climáticas sin valores extremos (Salazar *et al.*, 2015). En el presente estudio se observa que dicha estabilidad en el microclima se rompe con el disturbio antrópico, provocando una marcada pérdida de especies, similar a lo reportado en otros estudios (Larrea y Werner, 2010; Carvajal-Hernández *et al.*, 2014).

De las 155 especies registradas, solo el 20% son consideradas como indicadoras, debido a que algunas se encuentran distribuidas en los tres ambientes o en rangos altitudinales amplios (p. ej. *Asplenium serra* Langsd. & Fisch., *Campyloneurum angustifolium* Sw. Fée, *Pleopeltis plebeia* (Schltdl. & Cham.) A.R. Sm. & Tejero y *Phlebodium pseudoaureum* (Cav.) Lellinger), en tal situación no se pueden considerar como indicadoras de un ambiente en específico. En otros casos, algunas especies fueron registradas en una o dos ocasiones en un ambiente, con esto no se cuenta con evidencia suficiente para etiquetar a las especies como indicadoras de acuerdo al análisis Indval, ya que si una especie se

comporta como rara en un sitio, no necesariamente ocurre lo mismo con la misma especie en otra zona. Un ejemplo de lo anterior ocurre con *Schffneria nigripes* Fée, la cual fue registrada únicamente en dos ocasiones en el bosque conservado en 500 m, sin embargo, se ha reportado en otros estados habitando incluso en potreros (Obs. pers.)

Este estudio corrobora los patrones de diversidad y distribución de especies de helechos y licófitos observados en otras zonas del Neotrópico, con los bosques húmedos en la parte media del gradiente como los más diversos. En dichas altitudes también se presenta la mayor diversidad de especies, lo que indica que la mayoría de las especies de helechos distribuidas en el gradiente altitudinal, son sensibles a los cambios ambientales provocados por el disturbio humano, ocasionando una pérdida de su diversidad. Son minoría las especies generalistas como *Phlebodium pseudoaureum* (Cav.) Lellinger, los géneros *Blechnum* L., *Pleopeltis* Humb. & Bonpl. ex Willd., *Thelypteris* y algunas especies de los géneros *Asplenium* L. y *Polypodium* L., que toleran condiciones de sequía y temperaturas extremas que les permiten colonizar sitios degradados, y las cuales en este trabajo se encontraron en mayor número hacia los extremos del gradiente y en las zonas con mayor disturbio. Con este trabajo se hace patente el impacto del disturbio antrópico sobre algunos grupos taxonómicos específicos de helechos y licófitos, como la familia Hymenophyllaceae, los géneros *Phanerophlebia* C. Presl y *Phlegmariurus* Holub, algunas especies de *Elaphoglossum* Schott ex J. Sm. o los helechos gramitoides y vittarioides, ya que su vulnerabilidad a los cambios antropogénicos los coloca como elementos sensibles en los ecosistemas tropicales y por lo tanto se sugiere revalorar su estado de conservación.

### **Literatura citada**

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

**Ávila-Bello C. 2011.** Los bosques de oyamel (*Abies*). En: Conabio (ed.): La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la

Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México. Pp. 181-194.

**Bach, K., M. Kessler & S.R. Gradstein. 2007.** A simulation approach to determine statistical significance of species turnover peaks in a species-rich tropical cloud forest. *Diversity and Distributions* 13:863-870.

**Bhattarai K.R., Vetaas O.R. y Grytnes J.A. 2004.** Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography* 31:389-400.

**Blackburn T. y Gaston K.J. 1996.** A sideways look at patterns in species richness, or why there are so few species outside the tropics. *Biodiversity Letters* 3:44-53.

**Callaway R.M., Reinhart K.O., Moore G.W., Moore D.J. y Pennings S.C. 2002.** Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia* 132:221-230.

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

**Carvajal-Hernández C.I. y Krömer T. 2015.** Riqueza y distribución de helechos y licófitos en el gradiente altitudinal del Cofre de Perote, centro de Veracruz, México. *Botanical Sciences* 93:601-614.

**Carvajal-Hernández C.I., 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., Avendaño-Reyes S. y Medina-Abreo M. 2011.** Flora y vegetación En: Conabio (ed.): La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México. Pp. 163-179.

**Colwell R.K. 2013.** EstimateS 9.1.0: Statical estimation of species richness and shared species from samples. <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>> (consultado el 22 de enero de 2014).

**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.

**Currie D.J., Mittelbach G.G., Cornell H.V., Field R., Guégan J.F., Hawkins B.A., Kaufman D.M., Kerr J.T., Oberdorff T, O'Brien E. y Turner J.R.G. 2004.** Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7:1121-1134.

**Dufrêne M. y Legendre P. 1997.** Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs* 67:345-366.

**Gaston K. 2000.** Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.

**Geissert-Kientz D. y Enríquez E. 2011.** Geomorfología. En: Conabio (ed.): La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México. Pp. 53-68.

**Gentry A.H. 1982.** Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:557-593.

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

**Gehrig-Downie C., Marquardt J., Obregón A., Bendix J. y Gradstein S.R. 2012.** Diversity and vertical distribution of filmy ferns as a tool for identifying the novel forest type “tropical lowland cloud forest”. *Ecotropica* 18:35-44.

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

**Hietz P. 2010.** Fern adaptations to xeric environments. En: Mehltreter K., Walker L. R. y Sharpe J.M. (eds.): *Fern ecology*. Cambridge University Press, New York. Pp. 140-176.

**Hölscher D., Köhler L., van Dijkb 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.

**Kessler, M. 2000a.** Altitudinal zonation of Andean cryptogam communities. *Journal of Biogeography* 27:275-282.

**Kessler, M. 2000b.** Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecology* 149:181-193.

**Kessler M. 2001a.** 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. 2001b.** Maximum plant community endemism at intermediate intensities of anthropogenic disturbance in Bolivian montane forests. *Conservation Biology* 15:634-641.

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

**Kessler M., Herzog S., Fjeldsa J. y Bach C. 2001.** Species richness and endemism of plant and bird communities along two gradients of elevation, humidity and land use in the Bolivian Andes. *Diversity and Distributions* 7:61-77.

**Kessler M., Kluge J., Hemp A. y Ohlemüller R. 2011.** A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* 20:868-880.

**Kessler, M., L. Salazar, J. Homeier & J. Kluge. 2014.** Species richness-productivity relationships of tropical terrestrial ferns at regional and local scales. *Journal of Ecology* 102:1623-1633.

**Kessler M., Smith A.R. y González J. 1999.** Inventario de pteridófitos en un transecto altitudinal en el Parque Nacional Carrasco, dpto, Cochabamba, Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 2:227-250.

**Kluge J. y Kessler M. 2011.** Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeography* 38:394-405.

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

**Kreft H., Jetz W., Mutke M. y Barthlott W. 2010.** Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity. *Ecography* 33:408-419.

**Krömer, T., A. Acebey, J. Kluge & M. Kessler. 2013a.** 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., Acebey A.R. y Smith A.R. 2013b.** Taxonomic update, distribution and conservation status of grammitid ferns (Polypodiaceae, Polyopsida) in Veracruz State, Mexico. *Phytotaxa* 82:29-44.

**Krömer T., Carvajal-Hernández C.I., Acebey A.R. y Smith A.R. 2015.** A decade of new pteridophyte records for the State of Veracruz, Mexico. *American Fern Journal* 105: 162-175.

**Krömer T., J.G. García-Franco y Toledo-Aceves T. 2014.** Epífitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. En: C.A. González-Zuarth, Vallarino A., Pérez-Jimenez J.C. y Low-Pfeng A.M. (eds.): *Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental*. Instituto Nacional de Ecología y

Cambio Climático (INECC) – El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), México, D. F. y Campeche. Pp. 606-623.

**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., 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.

**Larrea M.R y Werner F.A. 2010.** Response of vascular epiphyte diversity to different land-use intensities in a neotropical montane wet forest. *Forest Ecology and Management* 260:1950-1955.

**Mehlreter K. 2008.** Helechos. En: Manson R., Hernández-Ortiz V., Gallina S. y Mehlreter K. (eds). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto de Ecología A. C., Instituto Nacional de Ecología. México. Pp. 83-93.

**Mickel J. y Smith A.R. 2004.** The pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 88:1-1054.

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

**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. 2002.** Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119:1-33.

**Ricklefs R.E. 2015.** Intrinsic dynamics of the regional community. *Ecology Letters* 18:497-503.

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

**Rohde K. 1992.** Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65:514-527.

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

**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.

**Saldaña A., Parra M.J., Flores-Bavestrello A., Corcuera L.J. y Bravo L.A. 2014.** Effects of forest successional status on microenvironmental conditions, diversity, and distribution of filmy fern species in a temperate rainforest. *Plant Species Biology* 29:253-262.

**Sánchez-Colón S., Flores-Martínez A., Cruz-Leyva I.A. y Velázquez A. 2009.** Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. En Conabio (ed.): *Capital Natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. Pp. 75-129.

**Scatena F.N., Planos-Gutierrez E.O. y Schellekens J. 2005.** Natural disturbances and the hydrology of humid tropical forests. En Bonell M. y Bruijnzeel (Eds): *Forest, water and people in the humid tropics*. Cambridge University Press. USA. Pp. 489-512.

**Soto-Esparza M. y Giddings B.L. 2011.** Clima. En Conabio (ed.): *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México. Pp. 35-52.



**Tejero-Díez D., Torres-Díaz A. y Gual-Díaz M. 2014.** Licopodios y helechos en el bosque mesófilo de montaña en México. En Gual-Díaz M. y Rendón-Correa A. (Comps.): Bosques mesófilos de montaña de México, diversidad, ecología y manejo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pp. 199-220.

**Van Wesenbeck B.K., Van Mourik T., Duivenvoorden J.F. y Cleef A.M. 2003.** Strong effects of a plantation with *Pinus patula* on Andean subparamo vegetation: a case study from Colombia. *Biological Conservation* 114:207-218.

**Walker L.R. y Sharpe J.M. 2010.** Ferns, disturbance and succession. En: Mehltreter K., Walker L.R. y Sharpe J.M. (eds.): *Fern ecology*. Cambridge University Press, New York. Pp. 177-219.

**Watkins J.E., Cardelús C., Colwell R. y Moran R. 2006.** Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* 93:73-83.

**Whitmore T.C., Peralta R. y Brown K. 1985.** Total species count in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 1:375-378.

**Wiens J. y Donoghue M.J. 2004.** Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19:639-644.

**Zotz G. y Bader M.Y. 2009.** Epiphytic plants in a changing world: global change effects on vascular and non-vascular epiphytes. *Progress in Botany* 70:147-170.

## **CAPÍTULO 4**

### **Adaptaciones morfológicas de helechos y licófitos como respuesta a los factores ambientales ocasionados por la altitud e influencia antrópica**

## Introducción

Los helechos y licófitos son dos grupos taxonómicos cosmopolitas, que incluyen especies que se encuentran adaptadas a condiciones extremas, desde regiones cálidas a frías, tierras bajas y zonas alpinas y de ambientes xéricos a zonas acuáticas (Rathinasabapathi, 2006). Esta variedad de ambientes en los que se desarrollan los helechos, implica el despliegue de estrategias como respuesta a las presiones del ambiente, ante esto, Page (2002) documenta las ventajas evolutivas que han permitido su establecimiento en distintos hábitats, a saber: i) capacidad fotosintética en presencia de poca luz, ii) despliegue de defensas antiherbivoría, iii) tolerancia a sustratos con pocos nutrientes, iv) capacidad de las esporas para migrar por largas distancias, v) independencia biótica, entre otros.

Dentro de las adaptaciones morfológicas de los helechos, se han realizado estudios que explican algunas estructuras y su funcionalidad en el medio, por ejemplo las escamas laminares funcionan como fotoinhibidores ofreciendo una defensa contra el exceso de luz, además ayudan a retener agua y evitar la evaporación de la misma (Watkins *et al.*, 2006). En el caso de Hymenophyllaceae, Dubuisson *et al.* (2003) evalúan desde el punto de vista ecológico algunas estrategias morfológicas del género *Trichomanes* L., todo esto en función de la variación de los caracteres morfológicos que presenta este grupo taxonómico. Por otro lado, también se ha estudiado la tolerancia a la desecación de la fase gametofítica de algunos helechos tropicales, encontrado que dicha tolerancia está relacionada con el tamaño y complejidad del gametofito, así como de aspectos bioquímicos relacionados con la resistencia de la pared celular (Watkins *et al.*, 2007a).

Los esfuerzos hasta ahora realizados para entender las formas de adaptación morfológica de los helechos como respuesta a las diferentes presiones ambientales, al igual que las adaptaciones como respuesta al cambio ambiental en relación con la variación altitudinal han sido poco estudiados. En este contexto, existen pocos trabajos que correlacionan los caracteres morfológicos (p. e. el aumento en la densidad estomática, el grosor de la lámina y la limitada disección laminar a mayores elevaciones) de los organismos con un gradiente altitudinal (Kessler *et al.*, 2007; Kluge y Kessler, 2007; Creese *et al.*, 2011), y las adaptaciones morfo-ecofisiológicas como respuesta al ambiente en el cual se desarrollan (Bock y von Wahlert, 1965; Halloy y Mark, 1996; Gianolli y Valladares, 2012).

Por lo anterior, y considerando que a través del gradiente altitudinal del Cofre de Perote, Veracruz, se presentan diferentes escenarios ambientales, a saber: temperatura, precipitación, humedad, intensidad lumínica, orografía y cambio de uso de suelo (Carvajal-Hernández y Krömer, 2015), cabría esperar patrones de adaptaciones morfológicas definidas por las condiciones en cada piso altitud, todo esto basado en el análisis de los rasgos funcionales presentes en las especies, definido como una propiedad o característica medible a nivel individual y que influye en el rendimiento del organismo en el ecosistema (McGill *et al.*, 2006); así como en el análisis de los grupos o tipos funcionales, los cuales son definidos por Díaz y Cabido (2001) como un grupo de organismos que responden con respuestas similares a la presión ejercida por los factores ambientales como por ejemplo el clima.

Finalmente, los objetivos de este capítulo son: i) evaluar si los caracteres morfológicos que distinguen a las especies de helechos se relacionan con las variables ambientales en diferentes elevaciones, y ii) si estos rasgos morfológicos varían de acuerdo a las condiciones microclimáticas que cambian cuando existe un disturbio antrópico.

## **Materiales y métodos**

### *Área de estudio*

El gradiente altitudinal -que incluye ocho sitios de estudio- se encuentran en un intervalo que va desde el nivel de mar hasta los 3,500 m (Fig. 2); la longitud del transecto en línea recta desde la cima del volcán Cofre de Perote hasta el nivel del mar es de aproximadamente 81 km. La zona alta (superior a 1,500 m) forma parte de eje neovolcánico transversal; el resto del transecto, son pequeños lomeríos, en tanto que al extremo más bajo del transecto se encuentra la Sierra de Manuel Díaz, una formación montañosa ubicada frente al mar, cuyo origen se debe a flujos piroclásticos del Terciario (Geissert y Enríquez, 2011), finalmente, a nivel del mar se encuentran las lagunas costeras “La Mancha-El Llano” que forman parte de la zona decretada como sitio Ramsar.

Debido a las condiciones geomorfológicas, la zona presenta una amplia variación de climas desde los cálidos en la parte baja, los templados en las zonas medias montañosas y los fríos en la parte alta (Soto-Esparza y Giddings, 2011). Mientras que la temperatura muestra una disminución lineal con el aumento de altura, la precipitación promedio varía de acuerdo a la

elevación. En el transecto se observa que la precipitación es mayor en las partes medias, disminuyendo en los extremos del gradiente.

### *Trabajo de campo*

A lo largo del gradiente altitudinal se realizaron muestreos en las siguientes localidades: El Conejo (3,500 m), Los Pescados (3,000 m), El Encinal (2,500 m), El Zapotal (2,000 m), Los Capulines (1,600 m), Chavarrillo (1,000 m), Palmarejo (500 m) y La Mancha (20 m) (Carvajal-Hernández y Krömer, 2015). Adicionalmente, en cada piso altitudinal de aproximadamente 500 m se realizó el estudio de un gradiente de influencia antrópica. Se realizaron muestreos florísticos en un total de 120 parcelas de 20 x 20 m cada una, en cada una de las altitudes estudiadas, de acuerdo a lo sugerido por Kessler y Bach (1999). En cada altitud se realizaron 15 parcelas, cinco en cada uno de los ambientes definidos por su estado de conservación como: i) bosque conservado (BC), ii) bosque perturbado (BP) y iii) bosque secundario (BS) o acahual. En cada parcela se registraron los helechos terrestres y epífitos del sotobosque, es decir plantas que crecen sobre troncos y arbustos hasta una altura de *ca.* 8 m (Krömer *et al.*, 2007), que pueden ser alcanzados mediante una garrocha.

Para registrar temperatura y humedad (HOBO PRO v2), así como intensidad lumínica (HOBO Pendant Temperature/Light Data Logger), se colocaron 42 “*data logger*” en diferentes elevaciones (500, 1000, 1500, 2500, 3500 m) y en los tres ambientes a lo largo del gradiente (BC, BP, BS), con la finalidad de correlacionar las variables climáticas con la riqueza y con los rasgos funcionales considerados. La medición se realizó en tres periodos climáticos contrastantes: húmedo-frío (diciembre-febrero), cálido-seco (abril-mayo) y cálido-húmedo (junio-agosto). De igual forma, se tomaron fotografías hemisféricas a través de un lente “*fish eye*” para medir la apertura del dosel y transferencia de luz al interior del sotobosque, para relacionar los valores climáticos con la apertura del dosel en los dos ambientes de perturbación y el bosque conservado.

### *Análisis de caracteres morfológicos*

Para las especies de helechos registradas en el inventario florístico a lo largo del gradiente altitudinal y de perturbación, se evaluaron los caracteres morfológicos (ver Cuadro 1) que podrían representar expresiones de adaptación a las condiciones de humedad, temperatura,

intensidad lumínica, apertura del dosel y porcentaje de transferencia de radiación solar al interior del sotobosque. Para la obtención de datos se utilizaron los especímenes colectados en el muestreo florístico de herbario (colectados en este trabajo), así como la información disponible en la literatura (Moran y Riba, 1995; Mickel y Smith, 2004). Las variables consideradas se midieron de acuerdo la metodología aplicada por Kessler *et al.* (2007) y Kluge y Kessler (2007) (ver Cuadro 1).

Cuadro 1. Caracteres morfológicos evaluados en las especies de helechos registradas en el gradiente altitudinal del Cofre de Perote.

<b>Variable</b>	<b>Descripción</b>
Hábito	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Epífito</li> <li>• Terrestre</li> <li>• Hemiepífito</li> </ul>
Tipo de rizoma	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Rastrero</li> <li>• Cortamente rastrero</li> <li>• Tronco</li> </ul>
Tipo de indumento	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Sin indumento</li> <li>• Escamas</li> <li>• Tricomias</li> <li>• Farina</li> </ul>
Densidad de indumento en peciolo	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Ausente</li> <li>• Muy esparcido (&gt; 0%-1%)</li> <li>• Esparcido (1%-10%)</li> <li>• Numerosa (11%-50%)</li> <li>• Muy numerosa (&gt; 51%)</li> </ul>
Grosor de la lámina	Mm
Disección de la lámina	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Entera</li> <li>• Una vez pinnada (o pinnada pinnatifida)</li> <li>• Dos o mas veces pinnada</li> </ul>
Longitud de hoja	Cm
Morfología laminar	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Monomórfica</li> <li>• Hemidimórfica</li> <li>• Dimórfica (o heterofila)</li> </ul>
Textura	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Delgada (membranácea a delgada-membranácea)</li> <li>• Media (herbácea, cartácea)</li> <li>• Guesa (cartácea, coriácea, rígida)</li> </ul>

Densidad de indumento en lámina	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Ausente</li> <li>• Muy esparcido (&gt; 0%-1%)</li> <li>• Esparcido (1%-10%)</li> <li>• Numerosa (11%-50%)</li> <li>• Muy numerosa (&gt; 51%)</li> </ul>
Hidatodos	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Ausentes</li> <li>• Presentes</li> </ul>
Indusio	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Ausente</li> <li>• Presente</li> </ul>
Densidad de venas	número de venas en 1 cm lineal
Yemas	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Ausentes</li> <li>• Presentes</li> </ul>

Las variables de densidad de indumento en peciolo y lámina, fueron medidas considerando el área total de la estructura analizada, para el caso del peciolo se consideró la superficie comprendida entre el término del rizoma y el inicio de la estructura láminar. La evaluación de la densidad de venas, se realizó con base en el método empleado por Uhl y Moosbrugger (1999), el cual consiste en contar el número de venas que cruzan tres líneas de 1 cm colocadas de forma perpendicular al raquis en la zona media de la lámina o del segmento. El tipo de rizoma, tipo de indumento, disección de la lámina, textura, así como la presencia de hidatodos, indusios y yemas, fueron evaluados de forma directa mediante la observación de cada uno de los especímenes analizados, y con la ayuda de revisión de literatura especializada (Moran y Riba, 1995; Mickel y Smith, 2004). El grosor de la lámina fue medido con un micrómetro, considerando diferentes zonas de la lámina (zona basal, media y apical) en la zona media entre el raquis y el margen de la lámina, evitando además la presencia de venas prominentes, de las tres mediciones se obtuvo el promedio por individuo. La longitud de la hoja fue medida en centímetros desde la base del peciolo hasta el ápice.

#### *Análisis de datos*

Con el programa “fdiversity” (Casanoves *et al.*, 2010) se realizó un análisis cluster para separar los diferentes grupos funcionales que clasifican a las especies de acuerdo a los rasgos funcionales considerados, mediante el método de aglomeración de Ward y el coeficiente de correlación de Gower, el cual es utilizado en presencia de variables mixtas

(cuantitativas y cualitativas). Se realizó un análisis de covarianza con el programa Statistica 8.0, para conocer si hay diferencias en los rasgos estudiados con relación al ambiente donde se encuentran, anulando el efecto de la altitud. Este mismo análisis se realizó para conocer las diferencias en las variables medidas, solo que esta vez enfatizando el efecto de la altitud y eliminando el efecto del hábitat. Lo anterior se realizó para evaluar el efecto de los factores ambiente y altitud con relación a los rasgos medidos.

Los rasgos funcionales, fueron relacionados con los valores de temperatura, humedad, intensidad lumínica, registrados a lo largo del gradiente altitudinal, a través de un análisis de correlación de Spearman realizado en el programa Infostat 2015e. Las fotos hemisféricas fueron analizadas mediante el programa Gap Light Analyzer (v 2.0) (Fraser 1999), en el cual se integran los datos de las coordenadas geográficas, altitud, pendiente y orientación de cada una de las fotografías. De igual forma se estandarizaron los datos de la radiación solar global incidente sobre una superficie horizontal (radiación fotosintéticamente activa  $0.45 \text{ mols/m}^2/\text{d}$ ). Con base en los datos anteriores, se calcularon los valores del porcentaje de apertura del dosel y el porcentaje de transferencia de radiación solar hacia el sotobosque, con lo cual se realizaron correlaciones para conocer si la entrada de luz a los diferentes ambientes estudiados, se relaciona con la variación en el microclima y si ello tiene repercusiones que se manifiesten en la morfología de las especies.

## **Resultados**

### *Grupos funcionales*

En total fueron medidos 363 especímenes correspondientes a 155 especies de helechos y licófitos registradas a lo largo del gradiente altitudinal (Carvajal-Hernández y Krömer, 2015). El análisis cluster recupera seis grupos funcionales (figura 2). El primer grupo representan especies epífitas, unipinadas con indumento esparcido (1-10%) en la lámina, de textura herbácea-papirácea; estas se encuentran en las zonas medias del gradiente (únicamente *Polypodium californicum* se encuentra en 3500 m), correspondiente al bosque mesófilo de montaña. El segundo grupo corresponde a especies de lámina simple y textura coriácea, asociadas a las elevaciones medias, templadas y húmedas. En el tercer grupo se integran especies con numeroso indumento sobre la lámina (< 50%), de longitud media,



distribuidas en las zonas medias del gradiente (incluyendo zonas templadas y cálidas). El cuarto grupo lo constituyen especies de tallas mayores (helechos arborescentes), que se distribuyen en zonas templadas. El quinto grupo lo integran las especies de la familia Hymenophyllaceae, las cuales se encuentran presentes en las zonas templadas-húmedas y asociadas a los sitios sombreados. El último grupo incluye en su mayoría especies más de dos veces pinnadas, de grosor medio con indusio.

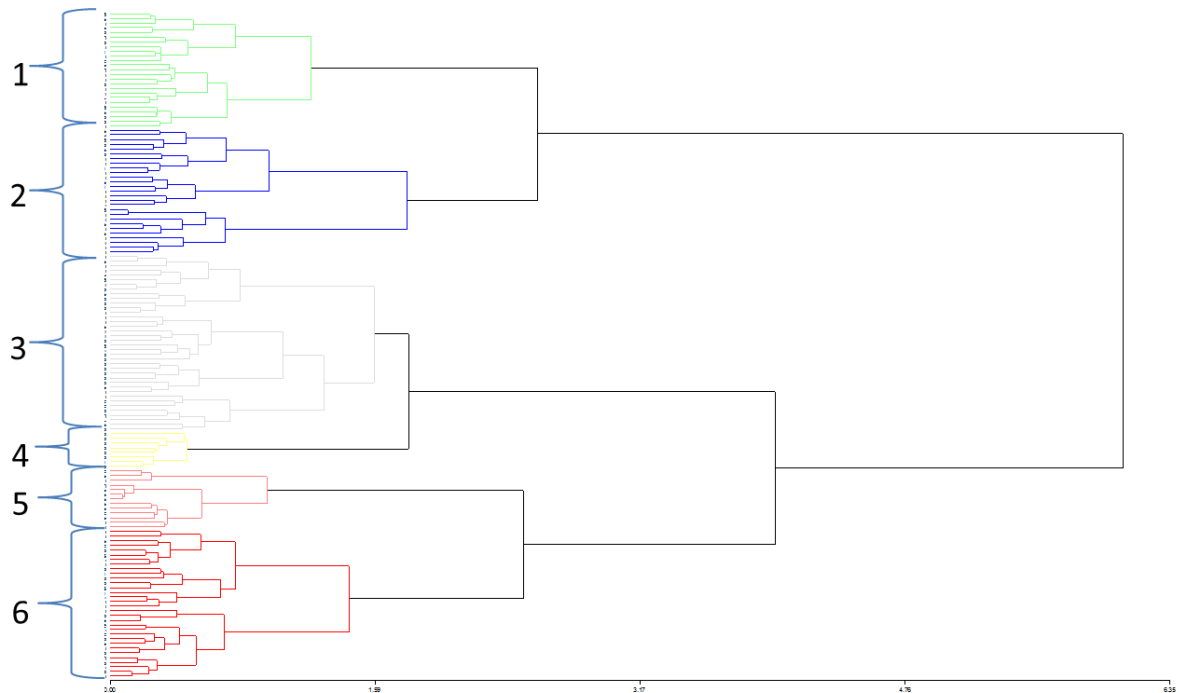


Figura 1: Grupos funcionales en relación con la altitud formados con base en las variables medidas a las 363 especímenes de helechos y licófitos: 1) epífitas, unipinadas con poco indumento; 2) lámina simple y textura coriácea; 3) denso indumento en lámina, de longitud media; 4) especies de tallas mayores (helechos arborescentes); 5) especies membranáceas (himenofiláceos); 6) especies 2 o más veces pinnadas, grosor medio, especies con indusio. Distancia: Coeficiente de Gower.

### *Rasgos funcionales*

De acuerdo a la prueba de Tukey realizada posteriormente al análisis de covarianza (ANCOVA), se observó que las variables que no presentaron diferencias significativas entre altitudes son: disección de la lámina, densidad de indumento en lámina, indusio y presencia de yemas (Cuadro 2). El resto de las variables tiene diferencias significativas, presentes en su mayoría entre altitudes contrastantes. De acuerdo al análisis de Spearman se

observaron correlaciones entre las variables y la altitud, sin embargo estas no son significativas y se explican en porcentajes muy bajos (desde 10 % hasta 23%) (Cuadro 3). El análisis de las variables indica que la dominancia de especies con rizomas rastreros se encuentra en elevaciones medias. Las especies con mayor grosor y textura coriácea se encuentran en elevaciones medias hacia las zonas con mayor altitud. Las especies con mayor longitud de hoja se encuentran en la zona media del gradiente, mientras que hacia los extremos la longitud disminuye. Las plantas con menor densidad de venas se encuentran en su mayoría en las zonas altas del gradiente (ver Anexo 1).

Cuadro 2. Altitudes en las cuales se presentan diferencias significativas ( $p \leq 0.05$ ) con relación a cada uno de los rasgos funcionales analizados, de acuerdo a la prueba de Tukey.

<b>VARIABLES / ALTITUD (m)</b>	<b>500</b>	<b>1000</b>	<b>1500</b>	<b>2500</b>	<b>3500</b>
Hábito	1500	—	500	500	1500
	2500	—	3500	3500	2500
Tipo de rizoma	1000	500	500	1000	1000
	1500	2500	2500	1500	1500
	—	3500	3500	—	—
Tipo de indumento	—	—	2500	3500	1500
	—	—	—	—	2500
Densidad de indumento en peciolo	—	2500	—	1000	2500
	—	—	—	3500	—
Grosor de lámina	1500	—	500	500	—
	2500	—	—	—	—
Disección de lámina	—	—	—	—	—
Longitud de hoja	—	3500	2500	1500	1000
	—	—	3500	—	1500
Morfología laminar	1000	500	1000	3500	1000
	—	1500	—	—	2500
	—	3500	—	—	—
Textura	1500	1500	500	1500	500
	3500	—	1000	—	1500
	—	—	2500	—	—
	—	—	3500	—	—
Densidad de indumento en lámina	—	—	—	—	—
Hidatodos	2500	2500	2500	500	—
	—	—	—	1000	—
	—	—	—	1500	—
Indusio	—	—	—	—	—

	1000	500	500	500	1000
Densidad de venas	1500	1500	1000	1000	
	2500	2500			
		3500			
Yemas	—	—	—	—	—

Cuadro 3. Correlaciones (Spearman) de las 14 variables medidas en relación con la altitud en el gradiente altitudinal Cofre de Perote.

<b>Variables</b>	<b>Coefficiente</b>	<b><i>p</i></b>
Hábito	-0.02	0.602
Tipo de rizoma	-0.13	0.023
Tipo de indumento	0.06	0.001
Densidad de indumento en peciolo	0.10	0.001
Grosor de lámina	0.23	0.001
Diseción de lámina	-0.15	0.281
Longitud de hoja	-0.16	0.001
Morfología laminar	0.05	0.352
Textura	0.15	0.001
Densidad de indumento en lámina	0.04	0.664
Hidatodos	0.19	0.001
Indusio	-0.02	0.311
Densidad de venas	-0.17	0.020
Yemas	0.05	0.001

Para el caso del ANCOVA enfatizando el efecto del hábitat y eliminando el efecto de la altitud, se obtuvo que de los 14 rasgos funcionales medidos, únicamente cuatro presentaron diferencias significativas: textura, densidad de indumento en lámina, indusio, densidad de venas y, yemas (Cuadro 4). Con respecto al indusio, se observa que las especies que no presentan este atributo se encuentran hacia la zona con mayor disturbio. Misma situación ocurre con la presencia de yemas, ya que las especies que no las presentan se encuentran en las zonas con vegetación secundaria. Las especies analizadas que presentan mayor densidad de indumento en la hoja, mayor densidad de venas y texturas más gruesas, se encuentran distribuidas mayormente en las zonas con mayor disturbio (ver Anexo 2).

Cuadro 4. Resultados de la prueba de Tukey para reconocer diferencias presentes en las especies con respecto a sus rasgos funcionales entre los diferentes habitats. En el cuadro se muestran los habitats que presentan diferencias con valores de  $p \leq 0.05$ .

<b>Variables / Hábitat</b>	<b>BC</b>	<b>BP</b>	<b>BS</b>
Textura	BP BS	BC	BC
Densidad de indumento en lámina	BS	—	BC
Indusio	BS	—	BC
Densidad de venas	BS		BC
Yemas	BP	BC	—

#### *Variables climáticas*

De acuerdo a las fotos hemisféricas, se encontró que los sitios con mayor disturbio (bosque secundario), tienen en promedio un menor porcentaje de cobertura del dosel ( $15.14 \pm 4.31$ ), seguido por el bosque perturbado ( $20.29 \pm 3.77$ ), por último el bosque conservado ( $24.61 \pm 4.47$ ). Este mismo patrón ocurre con la transferencia de radiación solar hacia el sotobosque, ya que en promedio se registra un menor porcentaje de incidencia de luz en el bosque conservado ( $12.96 \pm 7.73$ ), seguido del bosque perturbado ( $20.1 \pm 7.72$ ) y por último el bosque secundario ( $28.4 \pm 7.82$ ). De igual forma existe un aumento en la temperatura y en la intensidad lumínica con mayor perturbación, así como una disminución de la humedad relativa en las zonas con vegetación secundaria (Carvajal-Hernández *et al.*, en rev).

En los tres ambientes estudiados, se observa que la mayor apertura de dosel se encuentra en las zonas con mayor disturbio ( $R=0.9808$ ;  $p= 0.0001$ ), al realizar las correlaciones con los datos climáticos, se observó que estas son negativas con relación a la humedad relativa y la temperatura. En tanto, que la correlación es positiva si se compara con el porcentaje de incidencia de luz y la iluminancia (Cuadro 3).

Cuadro 3. Matriz de correlaciones de las variables climáticas presentes en los tres diferentes ambientes a lo largo del gradiente altitudinal Cofre de Perote.

	Apertura de dosel (%)	Humedad Relativa (%)	Iluminancia (lux)	Temperatura (°C)	Transferencia de luz (%)
Apertura de dosel (%)	1.000				
Humedad Relativa (%)	-0.237	1.000			
Iluminancia (lux)	0.454	-0.377	1.000		
Temperatura (°C)	-0.137	0.300	-0.128	1.000	
Transferencia de luz (%)	0.771	-0.3367	-0.221	-0.221	1.000

## Discusión

### *Grupos funcionales en relación con la altitud*

La definición de grupo funcional que establece esto como el conjunto de especies que comparten características similares, las cuales son resultado de la presión selectiva del medio en el que se desarrollan (Díaz y Cabido, 2001), se aplica en los resultados obtenidos por el análisis cluster, ya que las especies se agruparon con base en las características morfológicas similares. El primero de los seis grupos conformados, está representado en su mayoría por las especies epífitas principalmente unipinadas, con hojas delgadas y longitudes pequeñas (<15 cm), las cuales se encuentran en el grupo taxonómico de la familia Polypodiaceae (*Melpomene* A.R. Sm. & R.C. Moran, *Pecluma* M.G. Price, *Serpocaulon* A.R. Smith, *Terpsichore* A.R. Smith), habitan principalmente en el bosque mesófilo de montaña, donde la proporción de especies epífitas es mayor (51%), comparado con las zonas bajas del gradiente (18%); este resultado corrobora patrones similar a lo encontrado por Acebey *et al.* (2015) en la zona de Los Tuxtlas en Veracruz, México, donde registran un mayor número de helechos epífitos en el bosque mesófilo de montaña, comparado con la selva alta perennifolia.

Dichas especies encuentran nichos disponibles en sus árboles hospederos propiciados por la humedad que prevalece y favorece el establecimiento de los helechos en general, y específicamente a los epífitos (Krömer *et al.*, 2005; 2013). Además por sus tamaños

pequeños (<15 cm), estas especies se ven favorecidas al necesitar menor cantidad de recursos, los cuales son limitados en condiciones de epifitismo (Watkins *et al.*, 2007b). En angiospermas, la arquitectura laminar se relaciona con la utilización de la luz por parte de la planta, siendo las especies más ramificadas las que tienen menor necesidad de disponibilidad de luz (Meng *et al.*, 2013; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013); en contraste, en el presente estudio, la división laminar no presentó diferencias significativas que indicaran relación con la incidencia de luz al interior de las parcelas.

El segundo grupo está conformado por especies de lámina entera y de textura gruesa, en su mayoría epífitas, principalmente de los géneros *Campyloneurum* A.R. Smith, *Cochlidium* Kaulf., *Elaphoglossum* Schott ex J. Sm., *Microgramma* C.Presl., *Pleopeltis* Humb. & Bonpl. ex Willd. y *Scoliosorus* T. Moore. Hacia los extremos de un gradiente altitudinal en Costa Rica se encuentran las especies menos divididas y en altitudes medias las especies más disectas (Kessler *et al.*, 2001; Kluge y Kessler, 2007). Un patrón similar se observó en este estudio, donde las especies de láminas con menos división se encuentran en las zonas altas del gradiente, a pesar de ello, esta relación se explica únicamente en un 15% (Cuadro 2). Sin embargo, varias de las especies que conforman este grupo son indicadoras del bosque conservado (Carvajal-Hernández *et al.*, en rev), el cual a lo largo del gradiente altitudinal presenta los valores más bajos de apertura de dosel y por lo tanto de incidencia de luz. Esta situación no concuerda con lo expuesto por Pérez-Harguindeguy *et al.*, (2013), quienes argumentan que en angiospermas, las especies con mayor división laminar tienen preferencia por habitar zonas sombrías, debido a que de esa forma eficientan la superficie fotosintética de la planta, aunque en el presente estudio esta relación no necesariamente indica causalidad. En otro estudio realizado con helechos en Hawai se encontró que las formas más divididas se encuentran hacia las zonas con mayores altitudes (Creese *et al.*, 2011). Por lo anterior, aún no existe una explicación clara que indique que la división laminar esté relacionada con la altitud y los factores abióticos asociados, ya que es altamente variable en las diferentes altitudes y en los diferentes hábitats, por lo tanto resulta difícil asociar una función ecológica a este rasgo (Kluge y Kessler, 2007).

El tercer grupo funcional está formado por especies con numeroso indumento en las frondas, y se observa que la mayoría de las especies con escamas se encuentran en los

extremos del gradiente, mientras que las que presentan tricomas se encuentran en altitudes medias, esto concuerda con lo reportado por Kluge y Kessler (2007). La densidad de escamas se relaciona con la protección mecánica de las especies contra el exceso de luz y la pérdida de agua (Watkins *et al.*, 2006; Farrant *et al.*, 2009), mientras que los tricomas se asocian a la facilitación en la absorción de agua (Körner, 1999; Molina-Montenegro, 2008). Estas características tienen relación con los valores altos de humedad relativa presentes en la zona media del gradiente, lo que supone una facilitación para la captura de agua disponible en el ambiente por parte de las especies con mayor densidad de tricomas. Por otro lado, las especies con mayor densidad de escamas se encuentran hacia las zonas extremas del gradiente, principalmente en las zonas de mayor altitud, precisamente donde se registran los valores más altos de intensidad lumínica (Carvajal-Hernández *et al.*, en rev).

En el siguiente grupo funcional se encuentran las especies de longitudes mayores y con láminas muy divididas, como por ejemplo los helechos arborescentes. Como se explicó anteriormente, a pesar de que se observa una tendencia que indica que las especies con mayor división laminar se encuentran en las zonas medias y bajas del gradiente, esta explicación no puede ser concluyente por lo difícil que resulta asociarla al efecto de alguna variable climática. Por otro lado, en este estudio se encontró que la longitud de la hoja decrece con el incremento de la altitud y por lo tanto con la disminución de la temperatura. Esta es una tendencia registrada en trabajos previos tanto en zonas tropicales como templadas, sin embargo es difícil establecer una función ecológica relacionada con la longitud de la hoja, debido a que las correlaciones con las variables climáticas no indican causalidad, ya que esto puede deberse a otros factores no considerados en este estudio (Leigh, 1975; Haman, 1979; Halloy y Mark, 1996).

El quinto grupo lo conforman las especies de helechos himenofiláceos de láminas membranáceas, asociados a las zonas medias del gradiente, en sitios con bosque mesófilo de montaña y con vegetación de *Pinus-Quercus*, ambos con valores altos de humedad relativa y temperaturas templadas, un patrón similar fue registrado por Kluge y Kessler, (2007). Debido a la biología higrófila de las especies de esta familia, relacionada con adaptaciones morfológicas como la carencia de cutículas o epidermis y estomas

diferenciados que no permiten la regulación de la pérdida de agua, son especies dependientes de la humedad ambiental (Hietz y Hietz-Seifert, 1995; Dubuisson *et al.*, 2003; Krömer y Kessler, 2006). Por tal razón, resulta lógico que exista una asociación a los sitios con valores altos de humedad como lo es el bosque mesófilo de montaña presente en elevaciones medias.

El último grupo funcional está formado por especies dos o más veces divididas, de tamaños medios, en su mayoría con indusio. Ya se ha discutido arriba la división de la lámina y la longitud de las hojas, igualmente para el caso del indusio no se muestra un patrón definido que se relacione la presencia de esta estructura con la altitud. Sin embargo, las especies con soros indusiados sí presentan diferencias significativas en relación con el disturbio, lo cual se discutirá en la siguiente sección.

#### *Influencia del disturbio en los rasgos funcionales*

Por la naturaleza de los rasgos considerados en este estudio, no fue posible obtener información que permita encontrar relaciones entre todas las variables y el disturbio antrópico. Díaz (2002) sugiere la utilización de caracteres relacionados directamente con los procesos fisiológicos para encontrar respuestas funcionales de los organismos en relación con el ambiente. Sin embargo, a nivel de caracteres morfológicos únicamente cinco variables fueron útiles para explicar algunas tendencias de las especies en relación con el disturbio antropogénico.

La ausencia de soros indusiados y de especies con yemas para la reproducción vegetativa, presenta una correlación con las áreas con mayor grado de perturbación, aunque estas solo se explican en menos del 20%. Por otro lado, se encontró que las especies que presentan indusios se encuentran mayormente en las zonas con mayor grado de conservación, esto principalmente en la zona con bosque mesófilo de montaña. Se ha relacionado la presencia de estas estructuras con la precipitación, argumentando su utilidad como defensa mecánica contra la caída de agua (Kluge y Kessler, 2007). En este ambiente la dominancia de las especies con indusio no concuerda con lo anterior, ya que la precipitación no es directa y la intensidad de las gotas de lluvia es menor debido a la presencia de los diferentes estratos del bosque, por lo tanto, la evidencia en este estudio no refleja que el indusio sea un rasgo



funcional asociado a alguna función ecológica. Para el caso de las especies que presentan yemas, se encontraron en su mayoría presentes en las zonas conservadas. Dicha situación es contraria a la establecida en la literatura, que establece que la reproducción por medios vegetativos se presenta cuando existen condiciones adversas (como lo es la perturbación antropogénica). En angiospermas, el estrés provocado por factores como el fuego, favorecen la reproducción vegetativa porque implica para la planta un costo energético menor que la reproducción sexual (Hoffmann, 1998).

Otra variable relacionada con la perturbación es la textura de la lámina. Las hojas más coriáceas se presentan en los ambientes disturbados, esto concuerda con la literatura que indica que las hojas gruesas están presentes en las plantas sometidas a mayores presiones abióticas como la sequía o la limitada disponibilidad de nutrientes (Körner, 1999). Dichas condiciones adversas están presentes en las zonas con vegetación secundaria, donde la apertura del dosel aumenta la temperatura y la incidencia de luz, mientras que disminuye la humedad relativa (Carvajal-Hernández *et al.*, en rev). De igual forma, las especies con mayor indumento en la lámina están relacionadas con el bosque secundario, como ya se discutió anteriormente, esta característica representa una defensa mecánica contra la insolación y además favorece la obtención de agua en sitios adversos (Körner, 1999; Watkins *et al.*, 2006; Molina-Montenegro, 2008; Farrant *et al.*, 2009).

En las zonas con mayor disturbio y menor humedad relativa también se encuentran las especies con mayor densidad de venas. Dicho resultado coincide con lo reportado por Kessler *et al.* (2007), quienes reportan que la densidad de venas incrementa con la disminución de humedad. Se sugiere que la densidad de venas en las hojas puede tener relación con la humedad ambiental (Uhl y Moosbrugger, 1999). Las venas son conductoras de agua y nutrientes (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013), al haber una disminución de estos factores en sitios con disturbio, probablemente la planta necesite más eficiencia en su sistema de transporte aumentando las vías de conducción.

Las observaciones a nivel morfológico, en general no son contundentes para poder predecir respuestas funcionales del ensamble total de las especies cuando existe perturbación en los ecosistemas. A pesar de ello, en el presente estudio, las variables que resultaron significativas reflejaron respuestas ecológicas a las condiciones adversas que se presentan

en las zonas con disturbio antrópico. En el cual se cambian las condiciones microclimáticas afectando directamente a la diversidad de especies, pero las que sobreviven es porque presentan estrategias funcionales que se traducen en un éxito para la supervivencia de las mismas (Larrea y Werner, 2010). Sin embargo, el análisis a nivel morfológico no permite saber si esta condición obedece a cambios morfoecofisiológicos o es resultado de la historia evolutiva de las especies.

### **Literatura citada**

**Acebey A.R., Krömer T., Vázquez-Torres M. y Tejero-Díez J.D. 2015.** Helechos y licófitos de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Botanical Sciences* 93:601-614.

**Atkin O.K, Bruhn D., Vaughan M.H. y Tjoelker M. 2005.** The hot and the cold: unravelling the variable responses of plant respiration to temperature. *Functional Plant Biology* 32:87-105.

**Bock W. J. y von Wahlert G. 1965.** Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19:269-299.

**Brodrribb T.J., McAdam S.A.M. Jordan G.J y Feild T. 2009.** Evolution of stomatal responsiveness to CO<sub>2</sub> and optimization of water-use efficiency among land plants. *New Phytologist* 183:839-847.

**Carvajal-Hernández C.I. y Krömer T. 2015.** Riqueza y distribución de helechos y licófitos en el gradiente altitudinal del Cofre de Perote, centro de Veracruz, México. *Botanical Sciences* 93:601-614.

**Carvajal-Hernández C.I., Krömer T., López-Acosta J.C. y Kessler M. En rev.** Conservation value of disturbed and secondary forests for ferns and lycophytes along a subtropical elevational gradient. *Biodiversity and Conservation*.

**Casanoves F., Pla L., Di Rienzo J.A. y Díaz S. 2010.** FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology & Evolution* doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x

**Creese C., Lee A. y Sack L. 2011.** Drivers of morphological diversity and distribution in the Hawaiian fern flora: trait associations with size, growth form and environment. *American Journal of Botany* 98:956-966.

**Díaz S. 2002.** ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 37:135-140.

**Díaz S. y Cabido M. 2001.** Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution 16:646-655.

**Dubuisson J.Y., Hennequin S., Rakotondrainibe F. y Schneider H. 2003.** Ecological diversity in *Trichomanes* (Hymenophyllaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 142:41-63.

**Farrant J.M., Lehner A., Cooper K. y Wiswedel S. 2009.** Desiccation tolerance in the vegetative tissues of the fern *Mohria caffrorum* is seasonally regulated. The Plant Journal 57:65-79.

**Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P. 1999.** Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs. Copyright 1999: Simon Fraser University, Burnaby, BC, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York. (<http://www.rem.sfu.ca/forestry/index.htm> or <http://www.ecostudies.org>).

**Geissert-K. D. y Enríquez E. 2011.** Geomorfología. En: Conabio (ed.): La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México. Pp. 53-68.

**Gianolli E. y Valladares F. 2013.** Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. Biological Journal of the Linnean Society 105:1-7.

**Haman O. 1979.** On climatic conditions, vegetation types, and leaf size in the Galapagos island. Biotropica 11:101-122

**Halloy S.R. P. y Mark A. F. 1996.** Comparative leaf morphology spectra of plant communities in New Zealand, the Andes and the European Alps. Journal of The Royal Society of New Zealand 26:41-78.

**Hietz P. y Hietz-Seifert U. 1995.** Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. Journal of Vegetation Science 6:487-498.

**Hoffmann W.A. 1998.** Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. Journal of Applied Ecology 35:422-433.

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

**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., Siorak Y., Wunderlich M. y Wegner C. 2007.** Patterns of morphological leaf traits among pteridophytes along humidity and temperature gradients in the Bolivian Andes. *Functional Plant Biology* 34:963-971.

**Kluge J. y Kessler M. 2007.** Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: patterns and causes. *Ecotropica* 13:27-43.

**Körner C. 1999.** *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems.* Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

**Krömer T., Kessler M., Gradstein S.R. y Acebey A.R. 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., 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.

**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.

**Leigh E. G. Jr. 1975.** Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6:67-86.

**McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E. y Westob M. 2006.** Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178-185.

**Meng F., Cao F., Yang D., Niklas K.J., y Su S. 2013.** Within-twig leaf distribution patterns differ among plant life-forms in a subtropical Chinese forest. *Tree Physiology* 33, 753-762.

**Mickel J. y Smith A. 2004.** The pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 88:1-1054.

**Molina-Montenegro M.A. 2008.** Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales. *Ecosistemas* 17:146-154.

**Moran R. y Riba R. 1995.** Flora Mesoamericana. Vol. 1. Psilotaceae a Salviniaceae. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

**Page C. 2002.** Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119:1-33.

**Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M. S., Cornwell W. K., Craine M., Gurvich D.E., Urcelay C., Veneklaas E. J., Reich P. B., Poorter L., Wright I. J., Ray P., Enrico L., Pausas J. G., de Vos A.C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J.G., Thompson K., Morgan H.D., terSteege H., van der Heijden M.G.A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M. V., Conti G., Staver A.C., Aquino S. y Cornelissen J.H.C. 2013.** New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234.

**Rathinasabapathi B. 2006.** Ferns represent an untapped biodiversity for improving crops for environmental stress tolerance. *New Phytologist* 172:385-390

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

**Soto-Esparza M. y Giddings B.L. 2011.** Clima. En Conabio (ed.): La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México. Pp. 35-52.

**Uhl D. y Moosbrugger V. 1999.** Leaf venation density as climate and environmental proxy, a critical review and new data. *Paleogeography, Paleoclimatology Paleocology* 149:15-26.

**Watkins J.E., Kawahara A.Y., Leicht S.A., Auld J.R., Bicksler A.J. y Kaiser K. 2006.** Fern laminar scales protect against photoinhibition from excess light. *American Fern Journal* 96:83-92.

**Watkins J.E., Mack M.C., Sinclair T.R. y Mulkey S.S. 2007a.** Ecological and evolutionary consequences of desiccation tolerance in tropical fern gametophytes. *New Phytologist* 176:708-717.

**Watkins J.E., Rundel P.W y Cardelús C.L. 2007b.** The influence of life form on carbon and nitrogen relationships in tropical rainforest ferns. *Oecologia* 153:225-232.

Anexo 1. Tendencias de las especies de acuerdo a los rasgos funcionales evaluados a lo largo del gradiente de altitud.

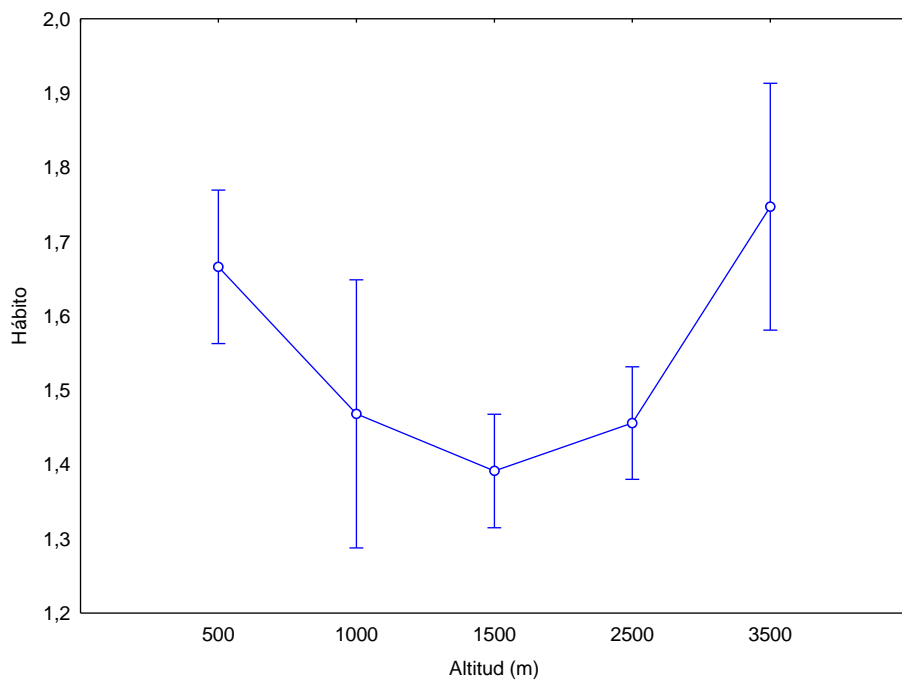


Figura 1. Tendencia de las especies respecto al hábito. 1=Epífita; 2=Terrestre; 3= Hemiepífita.

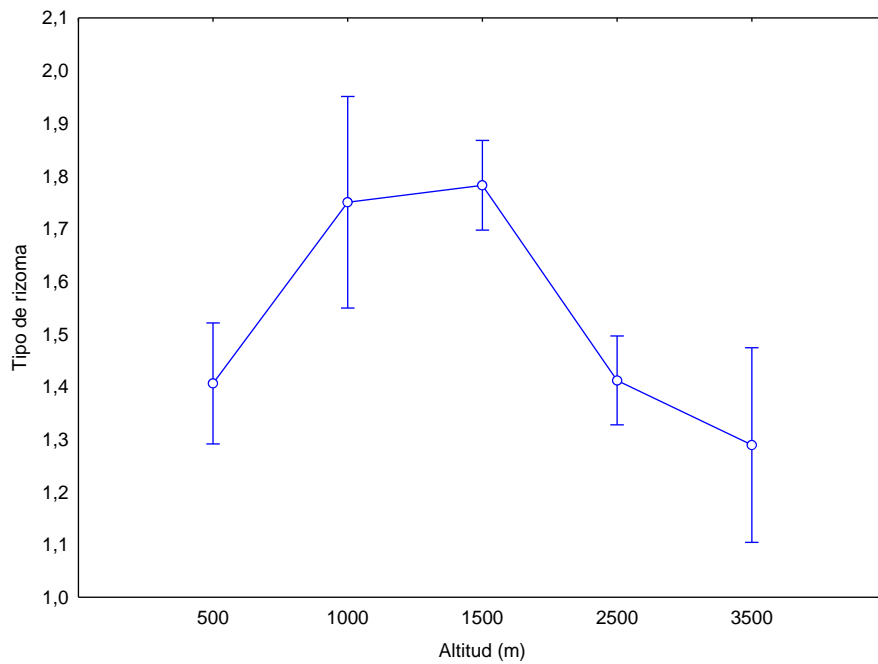


Figura 2. Tendencia de las especies respecto al tipo de rizoma. 1=Erecto; 2=Rastrero.

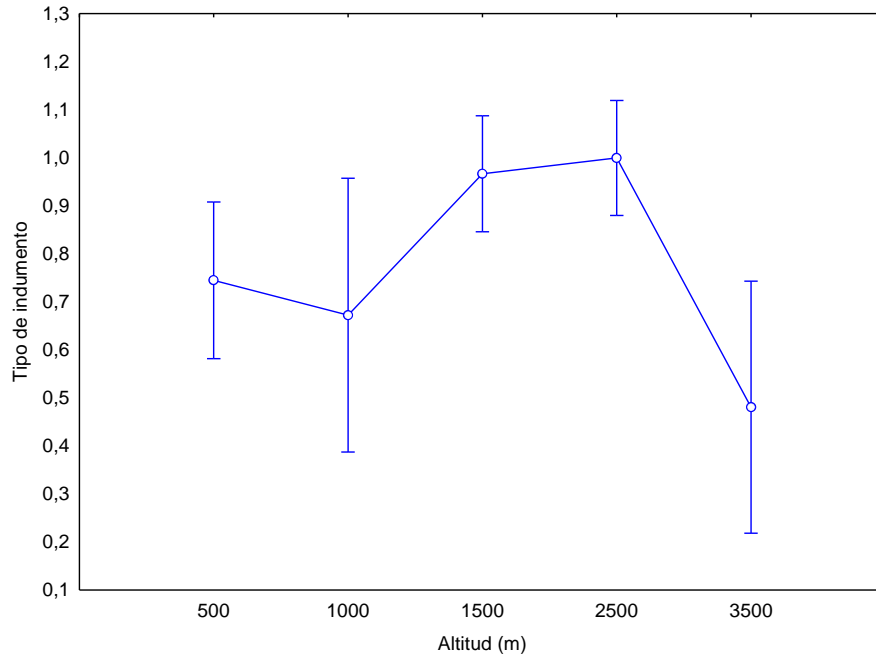


Figura 3. Tendencia de las especies respecto al tipo de indumento en lámina. 0=sin indumento  
1=Escamas; 2=Tricomas; 3= Farina.

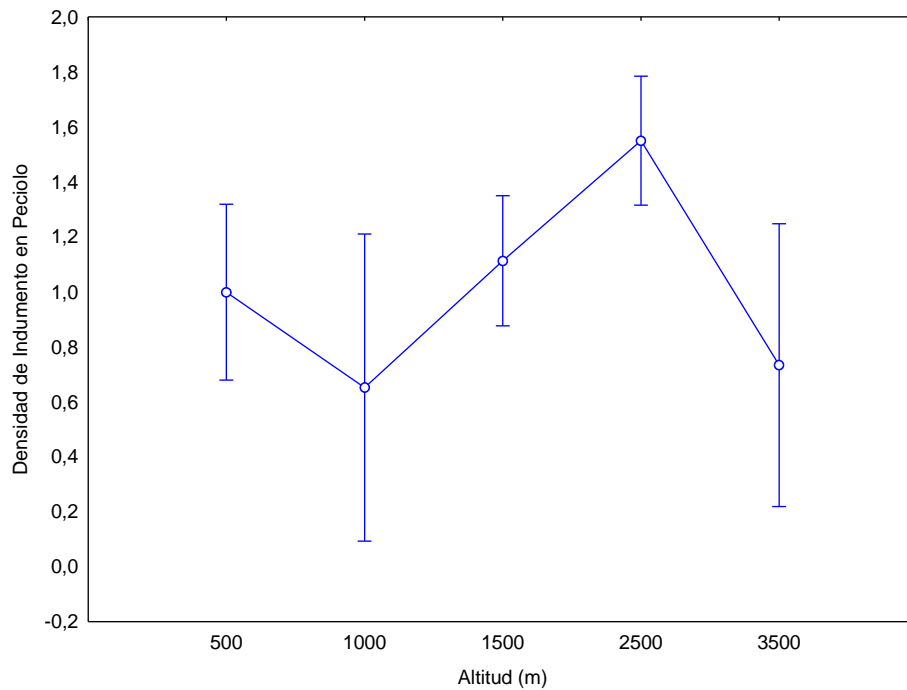


Figura 4. Tendencia de las especies respecto a la densidad de indumento en pecíolo. 0=Ausente (0%); 1=Muy Esparcido (> 0%-1%); 2=Esparcido (1-10%); 3=Numeroso (10-50 %); 4=Muy numeroso (> 51%).

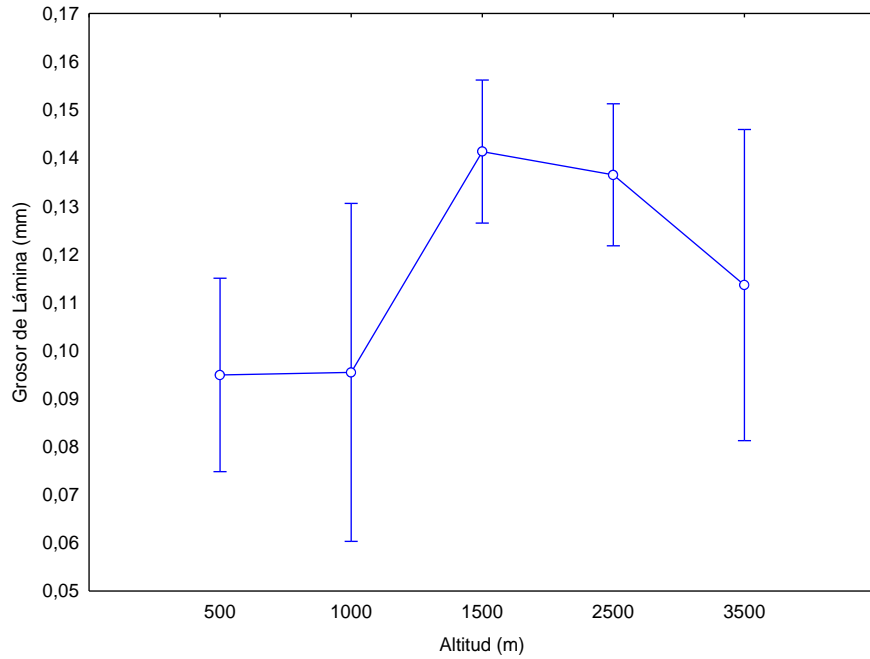


Figura 5. Tendencia de las especies respecto al grosor de la lámina.

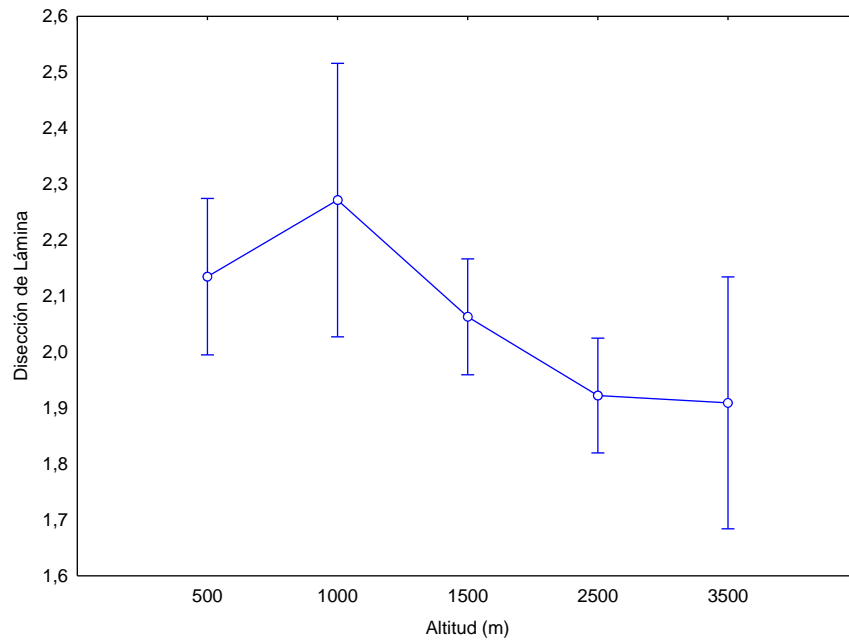


Figura 6. Tendencia de las especies respecto a la disección de la lámina. 1=Entera; 2=Pinnada (1 pinnada-pinnatifida); 3=Dos o mas veces pinnada.



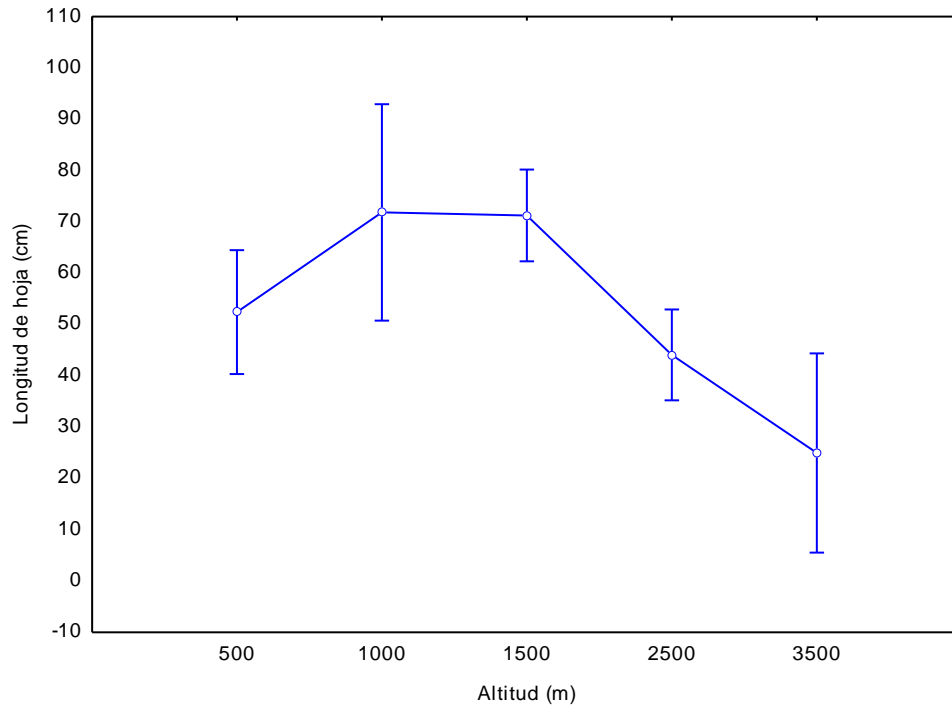


Figura 7. Tendencia de las especies respecto a la longitud de hoja.

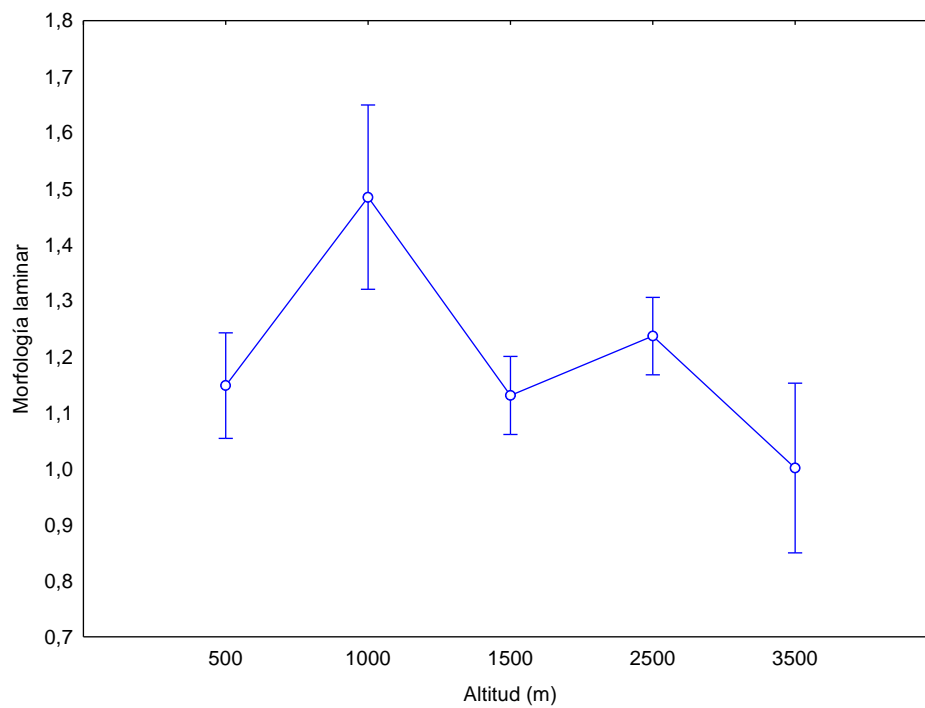


Figura 8. Tendencia de las especies respecto a la morfología laminar. 1=Monomorfica; 2=Dimorfica; 3=Hemidimórfica.

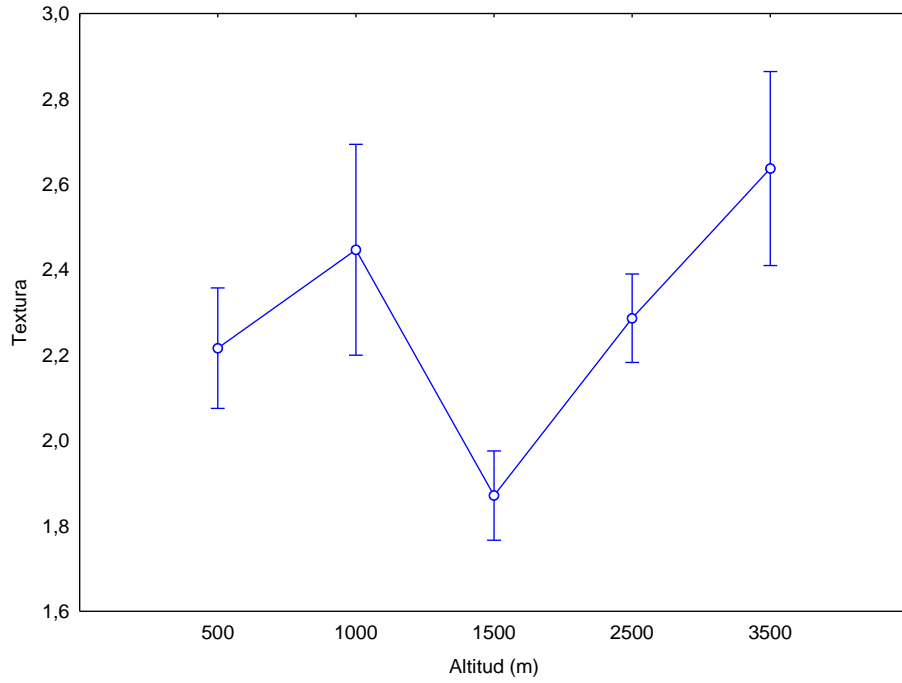


Figura 9. Tendencia de las especies respecto a la textura laminar. 1=Delgada; 2=Media; 3=Gruesa.

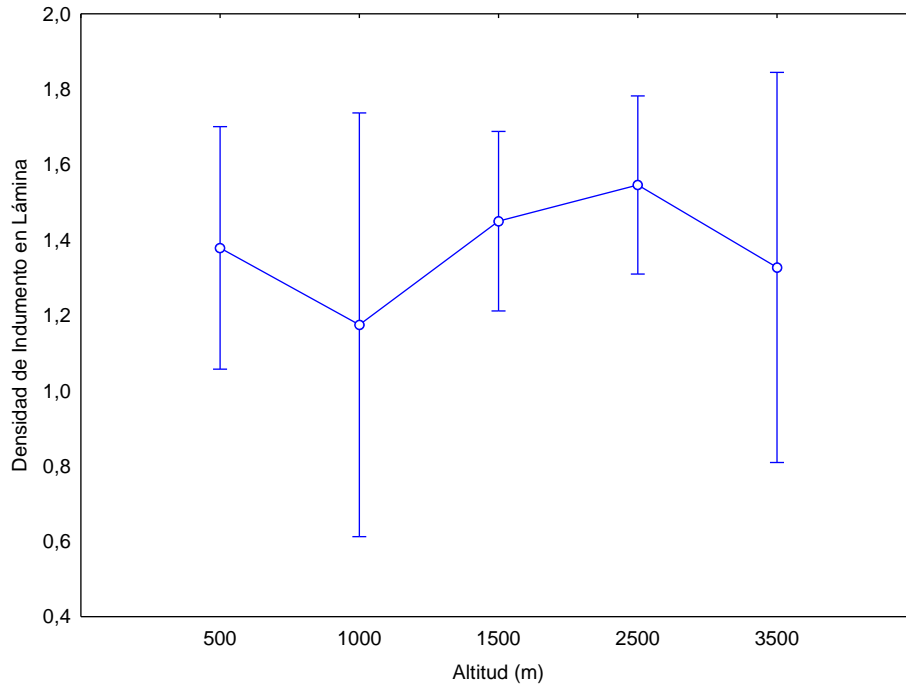


Figura 10. Tendencia de las especies respecto a la densidad de indumento en lámina. 0= ausente (0%); 1=Muy Esparcido (> 0%-1%); 2=Esparcido (1-10%); 3=Numeroso (10-50 %); 4=Muy numeroso (> 51%).

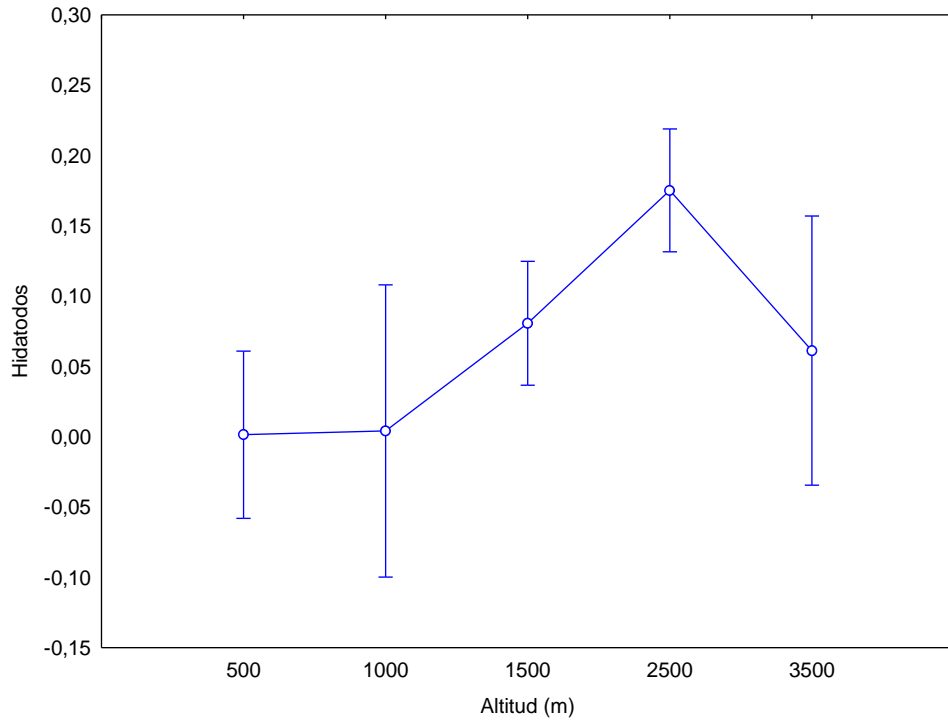


Figura 11. Tendencia de las especies respecto a la presencia de hidatodos. 1= Presente; 2=Ausente.

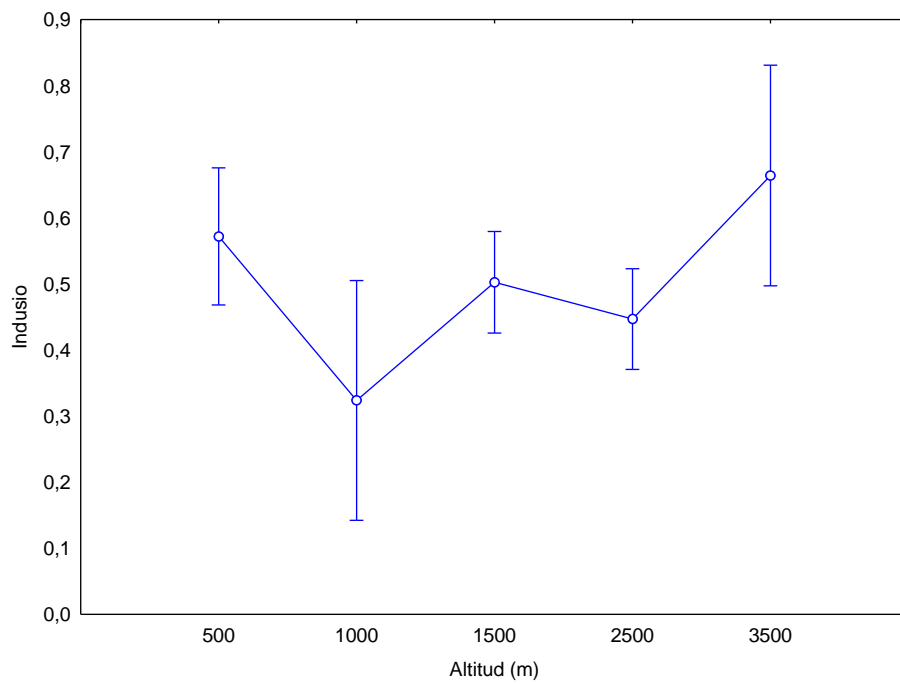


Figura 12. Tendencia de las especies respecto a la presencia de indusio. 1= Presente; 2=Ausente.

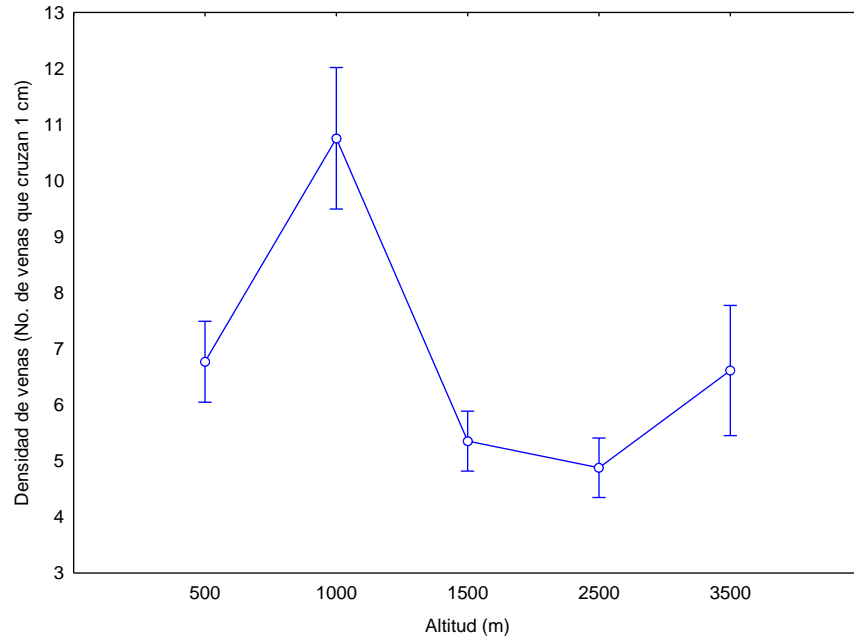


Figura 13. Tendencia de las especies respecto a la densidad de venas.

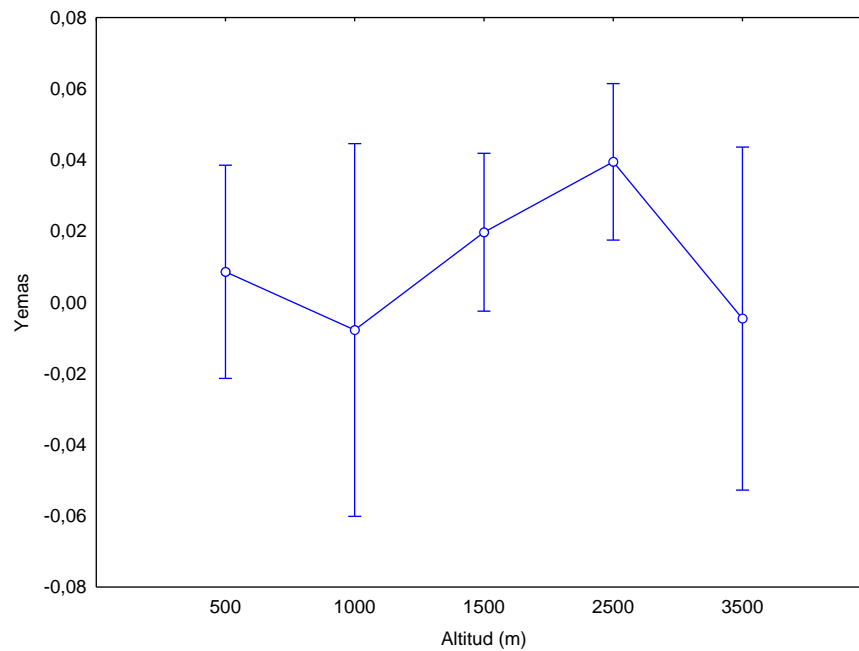


Figura 14. Tendencia de las especies respecto a la presencia de yemas. 1= Presente; 2=Ausente.

## Anexo 2. Tendencias de las especies de acuerdo a los rasgos funcionales con respecto al gradiente de perturbación.

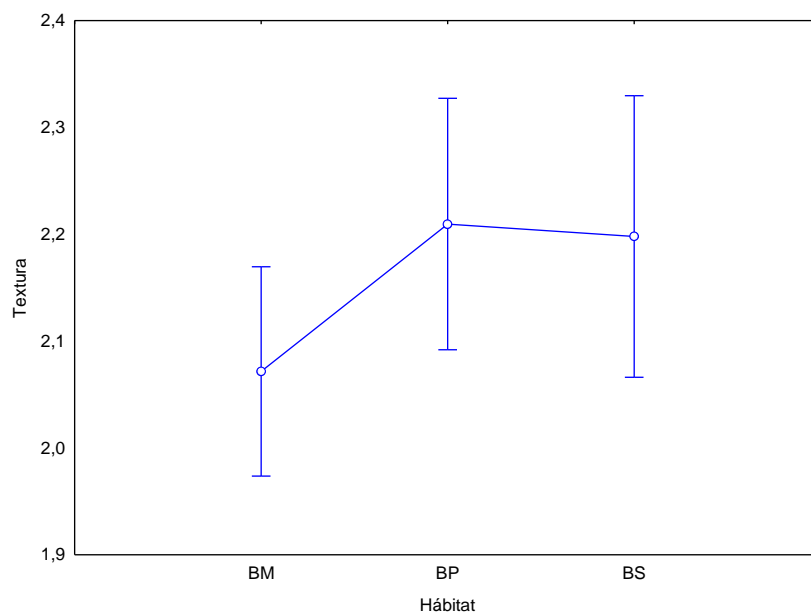


Figura 1. Tendencia de las especies respecto a la textura laminar. 1=Delgada; 2=Media; 3=Gruesa.

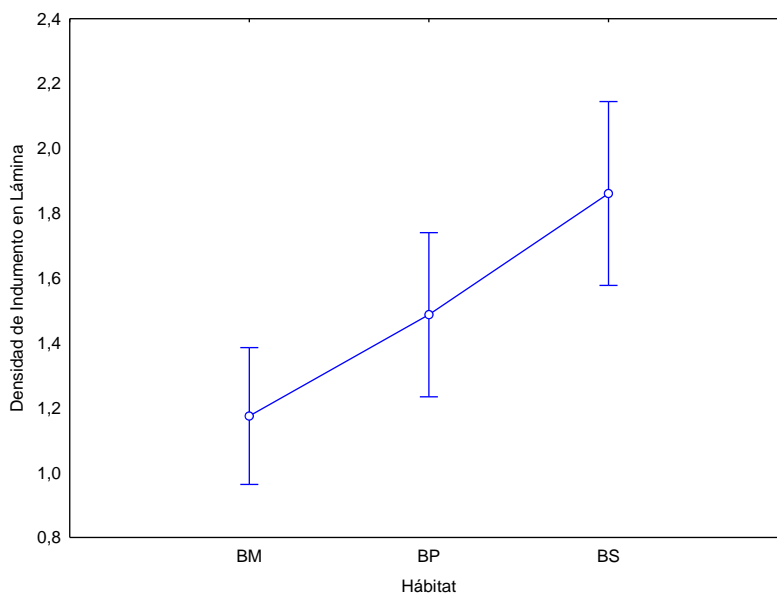


Figura 2. Tendencia de las especies respecto a la densidad de indumento en lámina. 0=Ausente (0%); 1=Muy Esparcido (> 0%-1%); 2=Esparcido (1-10%); 3=Numeroso (10-50 %); 4=Muy numeroso (> 51%).

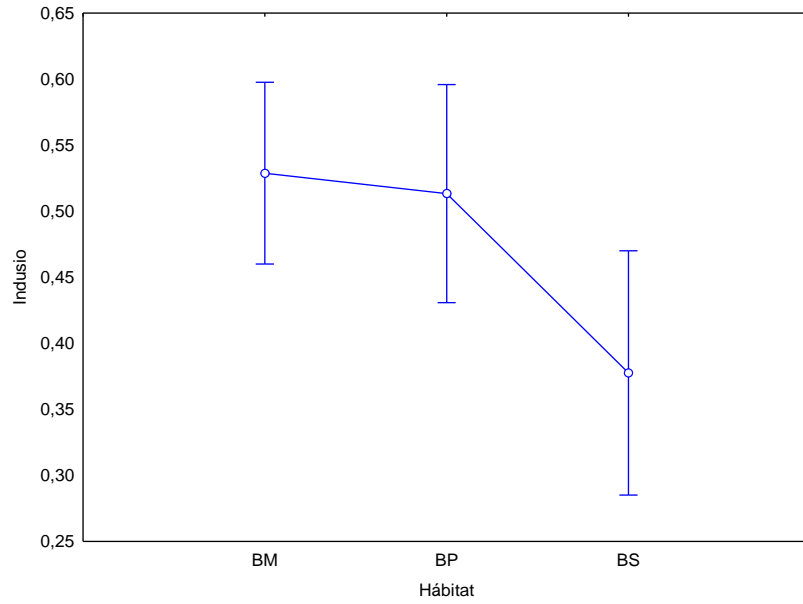


Figura 3. Tendencia de las especies respecto a la presencia de indusio. 1= Presente; 2=Ausente.

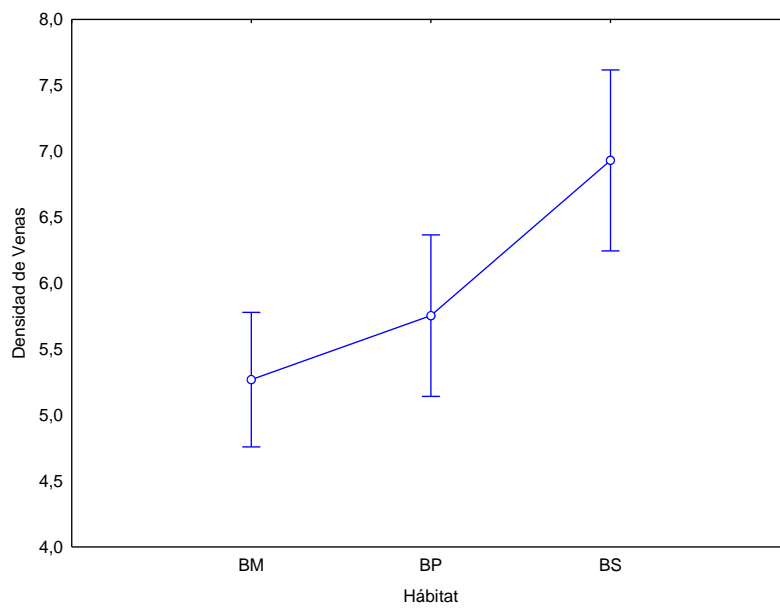


Figura 4. Tendencia de las especies respecto a la densidad de venas (numero de venas que cruzan 1 cm).

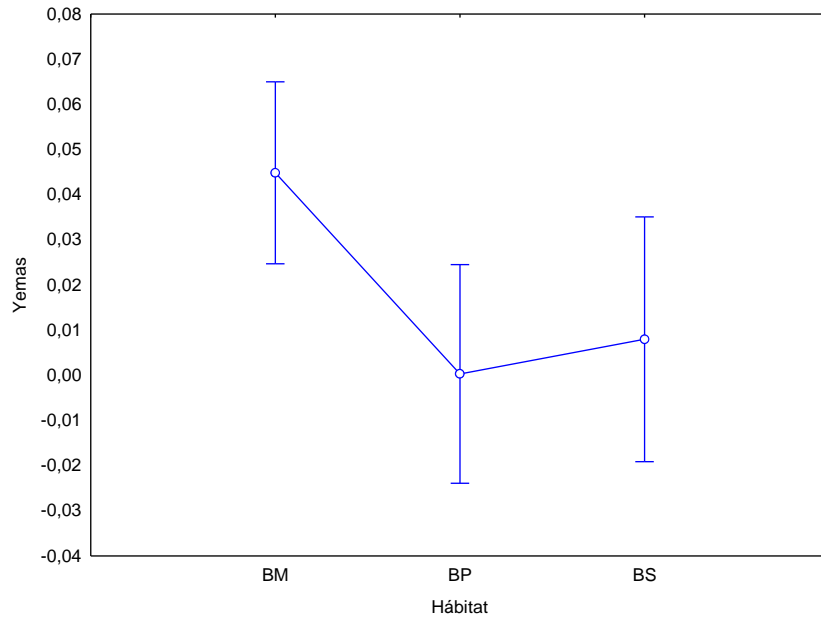


Figura 5. Tendencia de las especies respecto a la presencia de yemas. 1=Presente; 2=Ausente.

## **CAPÍTULO 5**

### **Discusión y conclusiones generales**



## **Discusión y conclusiones generales**

### *Diversidad de especies*

En el gradiente estudiado, ubicado en la zona subtropical de México, se registra una diversidad de helechos y licófitos alta (Capítulo 2), debido a que las 155 especies reportadas representan el 27% de la pteridoflora de Veracruz y el 15% de México (Mickel y Smith, 2004; Tejero-Díez *et al.*, 2011; Krömer *et al.*, 2015). Esta riqueza de especies se considera alto debido a que la superficie muestreada representa apenas el 0.07% del área total del estado. Como resultado de este estudio, se reportaron tres nuevos registros para el estado de Veracruz (*Elaphoglossum pallidum*, *E. squarrossum* y *Polystichum muricatum*), lo cual manifiesta la importancia de continuar con los estudios para actualizar los inventarios de la biodiversidad existente en regiones específicas (Magaña y Villaseñor, 2002).

La diversidad de helechos y licófitos reportados en este estudio muestra un patrón común con otros transectos altitudinales realizados en el Neotrópico, que consiste en la mayor diversidad en la zona media del gradiente (Salazar *et al.*, 2015). El microclima a lo largo del gradiente altitudinal, también presenta el patrón registrado en otras latitudes, con disminución lineal en la temperatura a medida que aumenta la altitud, mientras que la humedad relativa es menor en zonas con mayor elevación. Para el caso de la intensidad lumínica, esta aumenta cuando se sube en altitud debido a que la radiación solar es más intensa en las zonas más altas. Sin embargo, en este gradiente los valores de temperatura son menores comparados con otras zonas del Neotrópico (Kluge *et al.*, 2006), registrándose valores extremos en las zonas altas y bajas del gradiente, ya que en las zonas altas se presentan nevadas en invierno, además se registran periodos de sequía prolongados en las partes bajas, situación que hace que este gradiente estudiado sea diferente. Dichas condiciones climáticas en los extremos del gradiente se relacionan como factores limitantes de las especies, lo que conlleva a una menor diversidad.

La mayor riqueza de especies se concentra en las zonas medias, lo que corresponde al área de distribución del bosque mesófilo de montaña, mientras que el número de especies disminuye hacia los extremos en más del 90% (Capítulo 2). Esta concentración de la

riqueza en la franja altitudinal media, corresponde al registro de temperaturas templadas y alta humedad ambiental, lo cual se ha demostrado que favorece el establecimiento de la mayoría de las especies de helechos en el mundo (Moran, 1995; Salazar *et al.*, 2015). Cabe destacar, que la riqueza registrada en la vegetación azonal (cañadas o vegetación ribereña), fue mayor que incluso en las zonas con bosque conservado, lo cual indica que estas zonas son reservorios importantes de la diversidad de helechos.

Por la amplitud altitudinal del gradiente de estudio, no es posible compararlo en su totalidad con otros trabajos similares realizados con helechos en México. Sin embargo al hacer comparaciones por sectores, se observa que la riqueza es coincidente con la presentada en otras zonas de México (Campos-Salas, 2011; Krömer *et al.*, 2013; Acebey *et al.*, 2015). Al realizar esta comparación de la riqueza en otras regiones cercanas al ecuador, se observa que la riqueza registrada en México, es menor a la que se registra en esas zonas del Neotrópico. Por lo cual, se corrobora que la diversidad de helechos decrece en un gradiente latitudinal cuando se aleja del ecuador hacia los polos (Moran, 2008), como ejemplo la zona subtropical en la que se encuentra México.

#### *Disturbio antropogénico y su efecto en las diversidades alfa y beta*

El disturbio antrópico afecta a las comunidades de helechos y licófitos de forma directa en la riqueza de las especies, ya que ocurre una pérdida de diversidad de helechos cuando existe perturbación humana (Capítulo 3). Sin embargo, el grado de afectación no ocurre de igual forma a lo largo del gradiente altitudinal y depende también de la intensidad del disturbio. A mayor disturbio existe una pérdida superior de especies, sobre todo en el bosque mesófilo de montaña, selva mediana y bosque de *Pinus-Quercus*, ya que en los bosques secundarios derivados de estos tipos de vegetación se registraron los valores más bajos de especies en comparación con el bosque conservado.

Los ecosistemas presentes en las zonas medias del gradiente (principalmente el bosque mesófilo de montaña y la selva mediana subcaducifolia) son los más vulnerables a la perturbación humana, ya que en valores de diversidad alfa, son los que registraron la mayor pérdida de especies (desde 37% hasta 63%). La familia Hymenophyllaceae fue uno de los grupos que presentó mayor pérdida de especies con relación al disturbio, ya que se ha

demostrado que requieren de condiciones de mayor humedad relativa (Gehrig-Downie *et al.*, 2013; Krömer *et al.*, 2013; Saldaña *et al.*, 2014).

En términos de diversidad beta, las zonas medias y bajas del gradiente altitudinal, también presentaron el mayor recambio de especies (cuyas tasas de recambio van desde 50% hasta 68% según el índice de Whitaker) (Figura 4, Capítulo 3), por lo tanto requieren atención especial para su conservación. Caso contrario ocurre hacia el extremo superior del gradiente altitudinal, donde los bosques de coníferas no presentaron una pérdida considerable de especies, además de valores de diversidad beta de 20% a 30%. Esto se debe a que los árboles dominantes de este tipo de vegetación alteran los ciclos de nutrientes del suelo (van Wesenbeeck *et al.*, 2003) y son forofitos no adecuados para el establecimiento de epífitas debido a la inestabilidad de sus cortezas y la poca capacidad para retener agua (Callaway *et al.*, 2002).

Los valores de las diversidades alfa y beta que se presentan a lo largo del gradiente altitudinal, así como en el gradiente de perturbación, se relacionan con las condiciones en el microclima. Se corroboró que cuando existe un disturbio antropogénico en los ecosistemas estudiados, los claros en el dosel y la radiación hacia el interior del sotobosque aumentan, situación que influye directamente en las condiciones microclimáticas (Capítulo 4), observándose un aumento en la incidencia de luz y temperatura, así como una disminución en la humedad relativa (Scatena *et al.*, 2005; Zotz y Bader, 2009). En términos generales, en este estudio se registró un aumento de 0.6° C en el promedio diario de la temperatura, lo cual fue relacionado con una pérdida considerable de especies (Capítulo 3). Igual que ocurre con la diversidad, estos cambios son más notorios en los tipos de vegetación presentes en las zonas medias y bajas del gradiente altitudinal (bosque mesófilo de montaña y selva mediana). Dicha situación es alarmante debido a que estas zonas a lo largo del gradiente altitudinal, se encuentran sometidas a presiones antropogénicas severas y en crecimiento (Conabio, 2010). Además, ahí se presentaron la mayor cantidad de especies indicadoras de conservación, lo cual corrobora la marcada especificidad de condiciones que requieren la mayoría de las especies de helechos y licófitos (Capítulo 3; Armenta-Montero *et al.*, 2015).

### *Rasgos morfológicos como respuesta a las presiones ambientales*

De acuerdo a lo mencionado en el Capítulo 4, las respuestas de las especies a las presiones selectivas del ambiente, se manifiestan a través de rasgos funcionales (Díaz y Cabido, 2001; McGill *et al.*, 2006). Los contrastantes factores climáticos que se presentan en la zona de estudio, definidos por la altitud y por la influencia antrópica, determinan la respuesta funcional que las especies de helechos adquieren para sobrevivir. Por tal razón, se delimitaron seis grupos funcionales definidos por sus rasgos morfológicos.

Las respuestas de las plantas a las presiones microclimáticas ejercidas por efecto de la altitud, están relacionadas principalmente con el aumento o disminución de la humedad y con la exposición a la radiación solar. En este sentido, la presencia de indumento en la lámina (escamas o tricomas), así como la densidad de indumento, fueron dos de los rasgos más representativos. Se corroboró que la presencia de escamas representa para la planta una ventaja en sitios expuestos a la luz directa o a condiciones de sequía, ya que funcionan como inhibidores de la acción de la luz y ofrecen protección contra la evaporación y la consecuente pérdida de agua de la planta (Watkins *et al.*, 2006).

Se observó que algunas de las estrategias de los helechos en general como respuesta al disturbio antrópico, se manifiestan a través de la textura de la lámina o el aumento en el grosor de la misma, ya que las especies con textura coriácea tienden a habitar las zonas con mayor disturbio (Capítulo 4). El aumento en la densidad de venas y la densidad de indumento en la lámina (escamas y tricomas), están relacionados también con las zonas disturbadas, ya que son respuestas a la disminución de la humedad ambiental (Uhl y Moosbrugger 1999; Watkins *et al.*, 2006; Kessler *et al.*, 2007; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Estos rasgos relacionados con el disturbio antrópico representan ventajas para las especies, ya que visiblemente, las que se encuentran mejor protegidas por indumento, por hojas resistentes mecánicamente a la sequía o por un complejo sistema de venación, sobreviven a las condiciones de estrés que prevalece al presentarse un cambio radical en el ecosistema en el cual se desarrollan.

Las respuestas a las presiones antropogénicas no son fáciles de medir a nivel morfológico, ya que se requiere el paso de varias generaciones para que dicha manifestación fenotípica

se realice. Por lo tanto, se sugiere que el abordaje a este problema científico se realice a través del análisis de los rasgos a nivel fisiológico (Díaz, 2002). En ese nivel, las plantas sí presentan reacciones inmediatas a las diferentes presiones del medio, como puede ser la insolación o el estrés hídrico. Se reconoce esto como una limitación encontrada en el presente estudio, ya que la evaluación de los rasgos morfológicos con respecto a la influencia antrópica no fue lo suficientemente contundente, ya que se presentaron correlaciones débiles y pocas variables estadísticamente significativas para ser consideradas.

#### *Implicaciones para la conservación de las comunidades de helechos y licófitos*

En términos de diversidad a lo largo del gradiente altitudinal, se registran valores altos de diversidad beta (lo cual indica una alta heterogeneidad ambiental) cuando se comparan diferentes altitudes, aún si estas son continuas o incluso si comparten el mismo tipo de vegetación (Capítulo 3). Dicha situación manifiesta la vulnerabilidad de la comunidad de helechos registrada y conlleva a replantear las estrategias de conservación. Es preferible enfocar los esfuerzos para conservar sistemas heterogéneos que incluyan un mosaico de diferentes tipos de vegetación. La alta riqueza de especies presente en cañadas y a orillas de ríos, destaca también la importancia de la vegetación azonal como reservorio de la pteridoflora. Por lo tanto la conservación de fragmentos de estos ambientes en Veracruz y México, debería considerarse en futuros planes de conservación (Cápitulo 2).

Si en los ecosistemas de media montaña se concentra la mayor diversidad de especies y en estos mismos ambientes, el contraste climático propiciado por el disturbio antrópico es más marcado, es indicativo que son los ecosistemas más vulnerables para la conservación de los helechos y licófitos. Por analogía, la mayoría de las especies de helechos presentes en el gradiente altitudinal estudiado, se encuentran en riesgo de desaparecer debido a las presiones antropogénicas que presentan los ecosistemas en esas altitudes.

#### **Literatura citada**

**Acebey A.R., Krömer T., Vázquez-Torres M. y Tejero-Díez J.D. 2015.** Helechos y licófitos de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Botanical Sciences* 93:601-614.

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

**Callaway R.M., Reinhart K.O., Moore G.W., Moore D.J. y Pennings S.C. 2002.** Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia* 132:221-230.

**Campos-Salas N. 2011.** Diversidad y distribución de helechos y licopodios en la cuenca alta del río Chiquihuitero, Coatepec Harinas, México, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Tlalnepantla, México. 75 pp.

**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.

**Díaz S. 2002.** ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 37:135-140.

**Díaz S. y Cabido M. 2001.** Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16:646-655.

**Gehrig-Downie C., Marquardt J., Obregón A., Bendix J. y Gradstein S.R. 2012.** Diversity and vertical distribution of filmy ferns as a tool for identifying the novel forest type “tropical lowland cloud forest”. *Ecotropica* 18:35-44.

**Magaña P. y Villaseñor J.L. 2002.** La flora de México ¿Se podrá conocer completamente? *Ciencias* 66:24-26.

**McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E. y Westob M. 2006.** Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178-185.

**Mickel J. y Smith A.R. 2004.** The pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 88:1-1054.

**Moran R.C. 1995.** The importance of mountains to pteridophytes, with emphasis on Neotropical montane forests. En: Churchill S.P., Balslev H., Forero E. y Luteyn J.L. Eds. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. Proceedings of a Symposium, pp. 359-363, New York Botanical Garden, New York.

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

**Kessler M., Siorak Y., Wunderlich M. y Wegner C. 2007.** Patterns of morphological leaf traits among pteridophytes along humidity and temperature gradients in the Bolivian Andes. *Functional Plant Biology* 34:963-971.

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

**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.

**Krömer T., Carvajal-Hernández C.I., Acebey A.R. y Smith A.R. 2015.** A decade of new pteridophyte records for the State of Veracruz, Mexico. *American Fern Journal* 105: 162-175.

**Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M. S., Cornwell W. K., Craine M., Gurvich D.E., Urcelay C., Veneklaas E. J., Reich P. B., Poorter L., Wright I. J., Ray P., Enrico L., Pausas J. G., de Vos A.C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J.G., Thompson K., Morgan H.D., terSteege H., van der Heijden M.G.A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M. V., Conti G., Staver A.C., Aquino S. y Cornelissen J.H.C. 2013.** New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61:167-234.

**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.

**Saldaña A., Parra M.J., Flores-Bavestrello A., Corcuera L.J. y Bravo L.A. 2014.** Effects of forest successional status on microenvironmental conditions, diversity, and distribution of filmy fern species in a temperate rainforest. *Plant Species Biology* 29:253-262.

**Scatena F.N., Planos-Gutierrez E.O. y Schellekens J. 2005.** Natural disturbances and the hydrology of humid tropical forests. En: Bonell M. y Bruijnzeel (Eds): *Forest, water and people in the humid tropics*. Cambridge University Press. USA. Pp. 489-512.

**Tejero-Díez D., Torres-Díaz A., Mickel J.T., Mehlreter K. y Krömer T. 2011.** Helechos y licopodios. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ed. *La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Volumen II.* pp. 97-115. CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México.

**Uhl D. y Moosbrugger V. 1999.** Leaf venation density as climate and environmental proxy, a critical review and new data. *Paleogeography, Paleoclimatology Paleocology* 149:15-26.

**Van Wesenbeck B.K., Van Mourik T., Duivenvoorden J.F. y Cleef A.M. 2003.** Strong effects of a plantation with *Pinus patula* on Andean subparamo vegetation: a case study from Colombia. *Biological Conservation* 114:207-218.

**Watkins J.E., Kawahara A.Y., Leicht S.A., Auld J.R., Bicksler A.J. y Kaiser K. 2006.** Fern laminar scales protect against photoinhibition from excess light. *American Fern Journal* 96:83-92.

**Zotz G. y Bader M.Y. 2009.** Epiphytic plants in a changing world: global change effects on vascular and non-vascular epiphytes. *Progress in Botany* 70:147-170.)