



9

**EFFECTOS ANTRÓPICOS SOBRE
LA DIVERSIDAD DE EPÍFITAS
VASCULARES Y ORQUÍDEAS EN
EL CENTRO DE VERACRUZ**

THORSTEN KRÖMER
JOSÉ VICCON ESQUIVEL
JORGE ANTONIO GÓMEZ DÍAZ

INTRODUCCIÓN

Los bosques húmedos tropicales son considerados los ecosistemas florísticamente más diversos del mundo (Myers *et al.*, 2000, Kier *et al.*, 2005). Sin embargo, el conocimiento de la magnitud y distribución de su diversidad es todavía fragmentario, debido a la dificultad que representa el estudio de comunidades de plantas tan ricas en especies (Gentry, 1995; Prance *et al.*, 2000). Este hecho es alarmante, ya que especialmente este tipo de bosques (incluyendo el bosque mesófilo de montaña o bosque de neblina) está desapareciendo rápidamente en México y Veracruz como resultado de la creciente presión humana (CONABIO, 2010; Ellis *et al.*, 2011; Gómez Díaz *et al.*, 2018). Esto requiere medidas de protección para los remanentes de bosque natural y también el manejo adecuado de la vegetación secundaria para reducir la presión antrópica sobre los ecosistemas prístinos. Ante esta situación, la investigación de la biodiversidad de los bosques tropicales conservados y modificados es la base fundamental para una mejor comprensión de su ecología y la implementación de medidas de protección (Putz *et al.*, 2001; Hoekstra *et al.*, 2005; Rands *et al.*, 2010; Newbold *et al.*, 2015).

La gran diversidad y abundancia de plantas epífitas es una de las características más relevantes de los bosques mesófilos en México (Aguirre León, 1992; Rzedowski, 1996; Espejo Serna, 2014). Las epífitas vasculares, incluyendo orquídeas, bromelias y helechos, entre otras, son un componente importante de estos hábitats, tanto en lo que se refiere a la riqueza de las especies (Gentry & Dodson, 1987; Krömer *et al.*, 2005), a su papel ecológico importante, incluyendo una variada interacción con la fauna del dosel (Benzing, 1990), y a su función en los ciclos de agua y nutrientes (Coxson & Nadkarni, 1995; Zotz & Andrade, 2002; Köhler *et al.*, 2007). Lamentablemente, por la dependencia de sus hospederos maduros, por su distribución en mosaico y por sus preferencias de hábitats conservados, las plantas epífitas y particularmente las orquídeas son afectadas fuertemente por la deforestación y la fragmentación, que disminuye su riqueza de especies y causa cambios en la composición de sus comunidades (Turner *et al.*, 1994; Barthlott *et al.*, 2001; Werner *et al.*, 2005; Wolf, 2005; Benavides *et al.*, 2006; Krömer *et al.*, 2007a; Köster *et al.*, 2009; Larrea & Werner, 2010).

En el estado de Veracruz, que cuenta con un total de 750 especies de epífitas vasculares (Krömer *et al.*, 2020), se realizaron varios trabajos sobre aspectos ecológicos y el impacto humano en la diversidad de estas plantas (Williams Linera *et al.*, 1995; Hietz, 2005; Solís Montero *et al.*, 2005; Hietz *et al.*, 2006; Flores Palacios & García Franco, 2008; Toledo Aceves *et al.*, 2012; Guzmán Jacob *et al.*, 2020). Sin embargo, casi todos los estudios consideran un solo tipo de hábitat transformado, incluyendo fragmentos de bosque mesófilo alterado, plantaciones de café bajo sombra y árboles aislados remanentes en pastizales, y/o se limitan a taxones individuales, como orquídeas o bromelias. Solo dos estudios realizados en selva alta de Los Tuxtlas han considerado gradientes de alteración antrópica (Hietz Seifert *et al.*, 1996; Perez Peña & Krömer, 2017). Además, hay inconsistencias metodológicas en algunos de los estudios mencionados anteriormente, con diferentes métodos de muestreo empleados (p. ej. diferentes tamaños de parcelas, número variable de árboles muestreados), que dificultan la comparación de los resultados.

El presente estudio fue diseñado para superar estas deficiencias, por lo cual se plantea como objetivo: comparar la riqueza y composición florística de las epífitas vasculares de bosque mesófilo conservado con la de bosque perturbado, acahuales y plantaciones de café con árboles de sombra, mediante la aplicación de un método de muestreo consistente, para determinar el papel que juegan los hábitats con disturbio antrópico en la conservación de la diversidad de las epífitas y orquídeas en especial. Los bosques húmedos tropicales están dentro de los tipos de vegetación más ricos en especies de la tierra, sin embargo, nuestra comprensión de su diversidad es todavía fragmentaria, a pesar de la alarmante tasa de destrucción de estos bosques. Para estudiar el impacto de la influencia antrópica sobre la diversidad de epífitas vasculares y orquídeas en especial, comparamos la riqueza de especies y composición florística en tres sitios conservados de bosque mesófilo, un sitio perturbado, un cafetal con árboles de sombra y un acahual entre 1,000 y 1,700 m de altitud en la región central de Veracruz, México.

ÁREAS DE ESTUDIO Y MÉTODOS

Las seis áreas de estudio se encuentran en la región central del estado de Veracruz (Fig. 1) ubicadas en bosque mesófilo de montaña (BMM) o vegetación derivada entre 1,000 y 1,700 m de altura. A continuación, se presentan descripciones detalladas de los sitios ordenados por su ubicación de norte a sur, incluyendo datos sobre su ubicación, clima y tipo de vegetación.

Atzalan (BMM conservado). El área de estudio en el municipio de Atzalan, que tiene una superficie de 54,370 ha, se encuentra ubicada en la comunidad de la Calavera, cerca de la carretera que conduce a Tlapacoyan. El clima es templado-húmedo con una temperatura promedio de 18.2°C y una precipitación media anual de 2,250 mm. El bosque mesófilo está altamente fragmentado entre pastizales y cultivos, solo quedan partes bien conservadas sobre pendientes (Fig. 2a). Las parcelas del bosque mesófilo se localizan entre las coordenadas 19°52' N y 97°12' W, sobre una altitud entre 1,000 y 1,450 m en las estribaciones montañosas de la Sierra de Chiconquiaco. Este bosque se caracteriza por presentar árboles de mediana talla que miden entre 18 y 22 m de altura, donde *Matudaea trinervia* es el árbol más abundante (Viccon Esquivel, 2009).

Banderilla (BMM perturbado). El municipio de Banderilla, cerca de la ciudad de Xalapa, se localiza entre los 19°35' N y los 95°56' W, tiene una superficie de 2,200 ha y se ubica a una altitud promedio de 1,520 m. El clima es templado-húmedo con una temperatura promedio de 17°C y una precipitación media anual entre 1,500-2,000 mm. El bosque mesófilo es la vegetación dominante en el municipio, existiendo fragmentos de bosque perturbado en el área natural La Martinica, en vecindad cercana al área urbana de Banderilla. El estrato arbóreo se encuentra compuesto principalmente por varias especies de *Quercus*, *Carpinus caroliniana* y *Liquidambar styraciflua* (Vázquez Torres et al., 2006). Entre las epífitas vasculares dominan las bromelias del género *Tillandsia* (Fig. 2b).

Tlalnahuayocan (BMM conservado y acahual de 15-25 años). El municipio de Tlalnahuayocan tiene una superficie de 2,960 ha y está ubicado cerca de la ciudad de Xalapa. La precipitación anual es de 1,650 mm y la temperatura media anual de 14-16°C. La vegetación natural es bosque mesófilo (Fig. 2c), que mide de 30 a 45 m de alto y lo integran principalmente árboles de *Quercus*, *Clethra mexicana* y *Liquidambar styraciflua*, así como árboles más pequeños como *Turpinia insignis*,

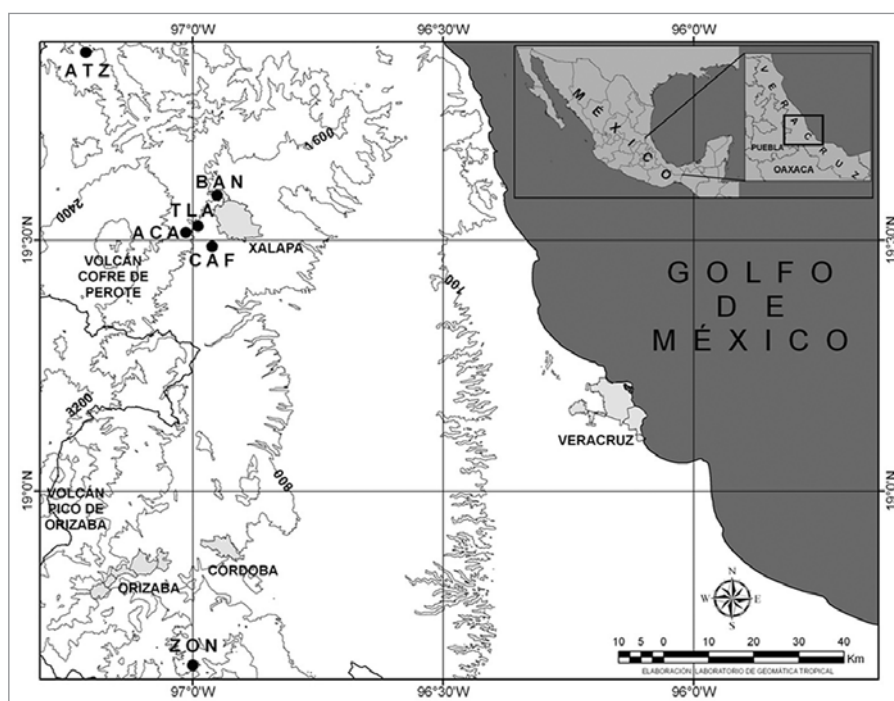


Fig. 1. Ubicación de las seis áreas de estudio Atzalan, Banderilla, Tlalnahuayocan, Zongolica, así como del cafetal y acahual, en el centro del estado de Veracruz.



Fig. 2a. Bosque mesófilo fragmentado entre pastizales y cultivos en Atzalan, Veracruz. Foto: Thorsten Krömer.



Fig. 2c. Mosaico de bosque mesófilo, acahuales y pastizales en Tlalnelhuayocan, Veracruz. Foto: Thorsten Krömer.

Carpinus caroliniana y *Oreopanax xalapensis* (Williams Linera, 2002). Las parcelas en bosque mesófilo conservado se encontraban entre las coordenadas 19°00' y 19°31' N y 97°00' W, con una altitud entre 1,640 hasta 1,670 m.

Los sitios de acahual se encuentran entre las coordenadas 19°30' y 19°31' N y 97°00' y 96°59' W, con una altitud entre 1,490 y 1,640 m. Los acahuales tienen una edad aproximada entre 15-25 años y se encuentran dominados por *Liquidambar styraciflua* (Fig. 3a), y algunos pocos ejemplares remanentes de *Quercus laurina* y *Q. xalapensis* (Gómez Díaz, 2010).

Coatepec (cafetal con árboles de sombra).

El municipio de Coatepec tiene una superficie de 25,580 ha y se encuentra ubicado en la zona central montañosa del estado, sobre las estribaciones



Fig. 2b. Encino (*Quercus* sp.) cubierto con diferentes especies de bromelias del género *Tillandsia* en Banderilla. Foto: Thorsten Krömer.

del Cofre de Perote. El trabajo se realizó en dos cafetales con árboles de sombra (Fig. 3b), situados entre 1,300-1,320 m en la localidad de Consolapa (19°29' N, 96°57' W). El clima de la zona es templado-húmedo, con una temperatura media anual entre 16-18°C, una precipitación total entre 2,000 y 2,500 mm (Secretaría de Gobierno, 2005). En estos cafetales los árboles más frecuentes son del género *Inga*, así como de las especies *Alchornea latifolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Heliocarpus donnellsmithii* y *Trema micrantha*.

Zongolica (BMM conservado). El área de estudio se encuentra ubicada en la comunidad de La Quinta, cerca de la cabecera del municipio de Zongolica (superficie de 34,730 ha), a 50 km de la ciudad de Córdoba, situada entre las coordenadas 18°39' N y 96°59' W entre 1,250 y 1,550 m de altitud. El clima es templado-húmedo con una temperatura promedio de 17.4°C y una precipitación media anual de 2,270 mm. El área se localiza en el centro montañoso de la Sierra de Zongolica que forma parte de la Sierra Madre Oriental. Este sitio es una reserva privada, utilizada para actividades de ecoturismo desde hace más de diez años



Fig. 3a. Árboles de *Liquidambar styraciflua*, en el acahual de ca. 25 años. Foto:Thorsten Krömer.



Fig. 3b. Cafetal con árboles de sombra en Coatepec, Veracruz. Foto:Thorsten Krömer.



Fig. 3c. Fragmento conservado de bosque mesófilo en Zongolica, Veracruz. Foto:Thorsten Krömer.

mantenida por la asociación civil Amatitla, A.C. Este fragmento de bosque mesófilo bien conservado (Fig. 3c) se caracteriza por presentar árboles de gran talla que miden entre 20 y 35 m de altura, donde destacan especies del género *Quercus* (Flores Méndez, 2008).

Trabajo de campo. En todas las áreas de estudio se seleccionó una o dos zonas cercanas del tipo de vegetación correspondiente, entre los 1,000 y 1,700 m de altitud. En cada una de estas seis áreas se realizaron inventarios de las epífitas vasculares en ocho parcelas no permanentes de 400 m² según el método estándar de muestreo representativo de Gradstein *et al.* (2003) y Krömer & Gradstein (2016). Las parcelas fueron geo-referenciadas (coordenadas y elevación) mediante el uso de GPS y tenían mayormente una forma cuadrada (20 x

20 m), pero ocasionalmente se adecuaron a la distribución de los hábitats estudiados. Este tamaño corresponde al área mínima para parcelas florísticamente representativas y al mismo tiempo es suficientemente pequeño para mantener las parcelas ecológica- y fisionómicamente homogéneas (Kessler & Bach, 1999).

En cada parcela de 400 m², todas las especies de epífitas del sotobosque (troncos, arbustos y árboles jóvenes) que crecían hasta una altura de aproximadamente 8 m sobre los forófitos fueron registradas por presencia/ausencia con la ayuda de binoculares y una garrocha. En la mitad de las parcelas de cada área de estudio se realizaron además inventarios completos de un árbol maduro del dosel. Estos hospederos fueron muestreados desde la base hasta la parte exterior de la copa para registrar todas las epífitas vasculares

dentro de las cinco zonas verticales propuestas por Johansson (1974), mediante el uso de cuerdas y equipo modificado de alpinismo (Single Rope Technique; Perry, 1978). Esta técnica permite un inventario casi completo de la diversidad de

epífitas del dosel (Flores Palacios & García Franco, 2001). Usualmente la vegetación epifítica del sotobosque es diferente a la de la copa de los árboles que conforman el dosel (Gradstein *et al.*, 2003; Krömer *et al.*, 2007b).

RESULTADOS

En los tres sitios de bosque conservado, Atzalan, Tlalnelhuayocan y Zongolica, la diversidad de las epífitas es muy alta, mostrando valores similares entre 88 y 93 especies (Fig. 4a). El bosque perturbado de Banderilla tiene 46 especies, unas pocas más que el cafetal (42 spp.) y el acahual (38 spp.), es decir que estos tres tipos de vegetación solo alcanzan entre 40 y 50% de la riqueza de los bosques conservados. En la mayoría de los sitios de estudio el grupo de las pteridofitas es el más rico en especies, solo en Zongolica dominan las orquídeas y en el cafetal las bromelias, mientras que los otros grupos, incluyendo aráceas y peperomias, muestran valores bajos. La riqueza de orquídeas fue de 25-35 especies en los bosques conservados y de 7-8 especies en los bosques con intervención humana. Las pteridofitas mostraron 32-41

especies en los bosques conservados, mientras que en el bosque perturbado hay 21 especies, además de 11 en el cafetal y 12 en el acahual. Las bromelias tienen números de especies similares (9-13) en todos los tipos de vegetación.

En los tres áreas de bosque conservado el grupo de las pteridofitas alcanza valores altos entre 34-47%, seguido por las orquídeas que muestran valores entre 28-38%, mientras que las bromelias (10-13%) y el conjunto de los otros grupos (15-17%) tienen valores similares (Fig. 4b). En el bosque perturbado de Banderilla se nota una fuerte disminución de las orquídeas (15%) y un aumento de las pteridofitas (46%). En el cafetal y acahual igualmente hay un decremento de las orquídeas (18 y 19%), mientras que los valores de las bromelias (26 y 31%) se incrementan.

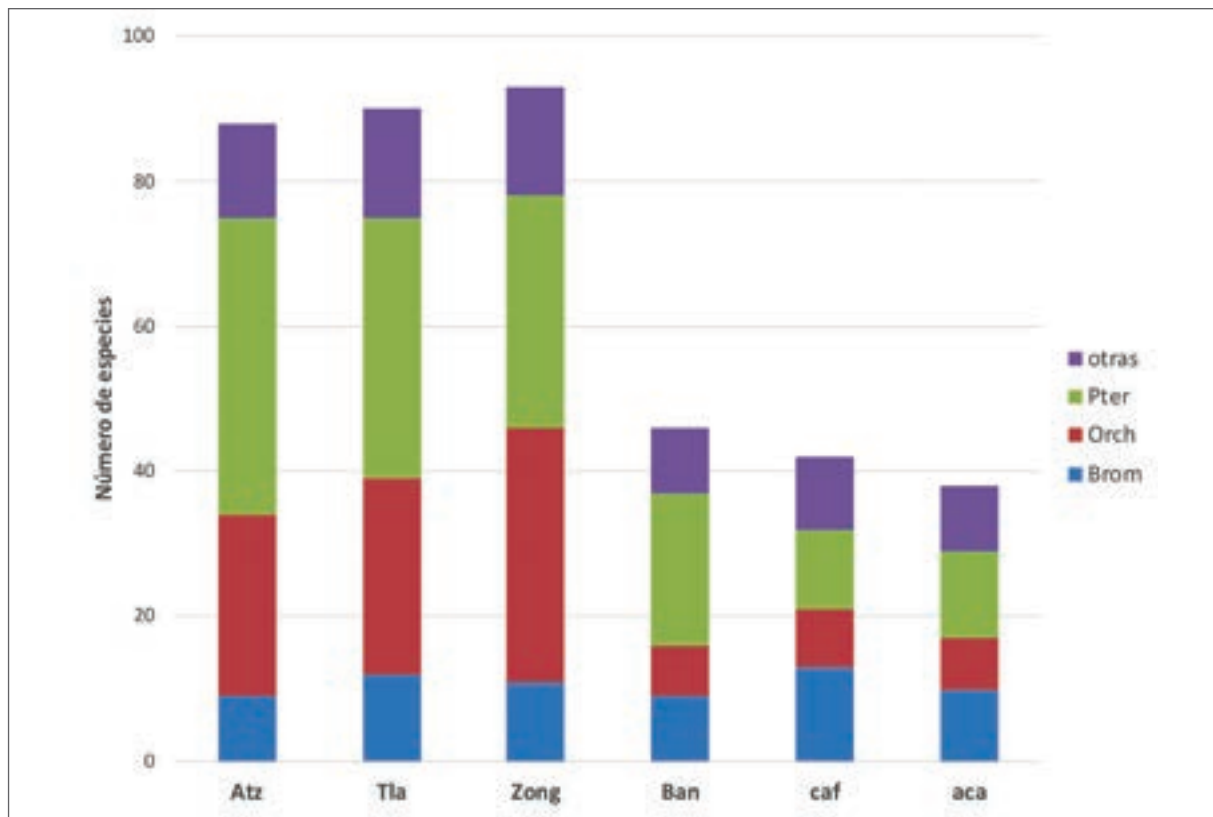


Fig. 4a. Número de especies de Bromeliaceae, Orchidaceae, Pteridofita y el total de los otros grupos por área de estudio, así como en el cafetal y acahual.

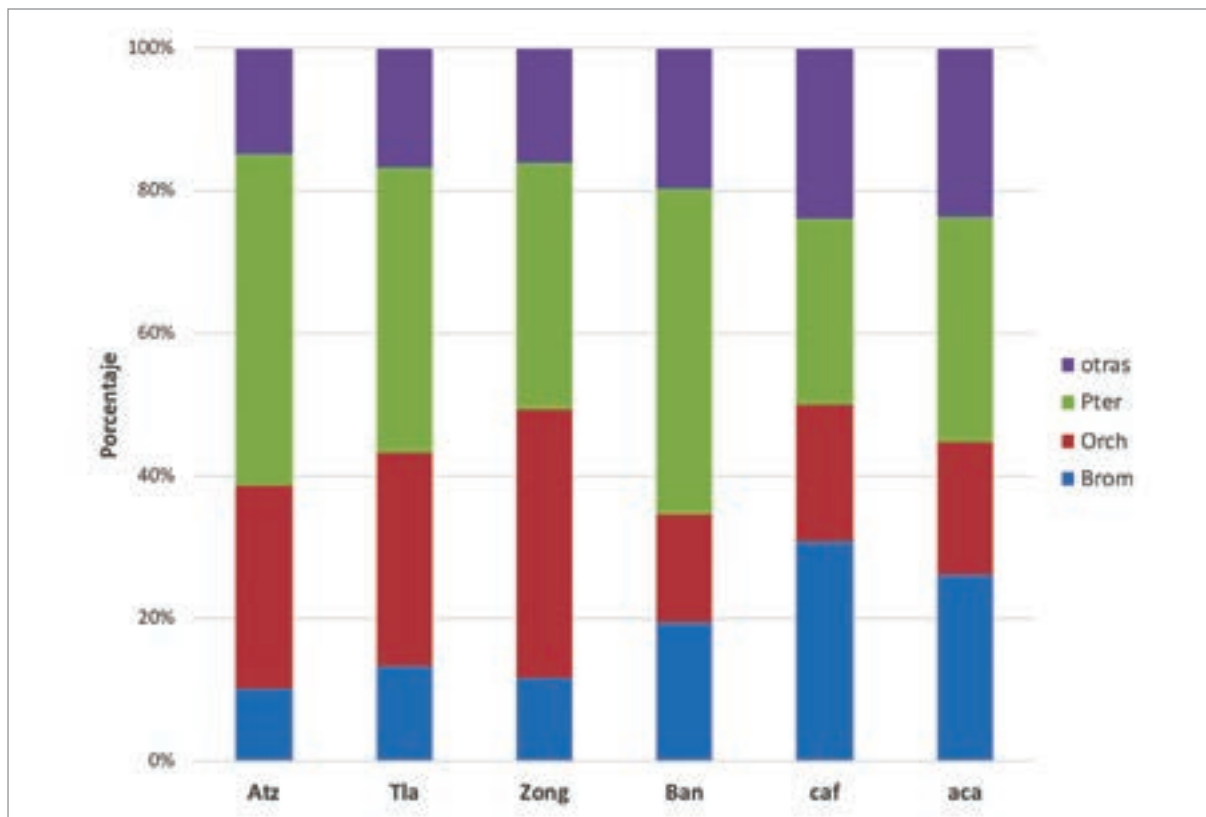


Fig. 4b. Porcentaje de especies de Bromeliaceae, Orchidaceae, Pteridofita y el total de los otros grupos por área de estudio, así como en el cafetal y acahual.

DISCUSIÓN

La influencia antrópica sobre la diversidad de las epífitas vasculares tiene un impacto muy fuerte, ya que el bosque perturbado, el cafetal y el acahual mostraron una reducción severa, perdiendo la mitad o más de especies en comparación a los bosques mesófilos conservados. Esta drástica disminución de la riqueza de especies -a consecuencia de la intervención humana- es corroborada por varios estudios de epífitas en el mundo. Turner *et al.* (1994) registraron una pérdida de 62% en los bosques fragmentados de Singapur, igualmente Barthlott *et al.* (2001) encontraron una reducción del 55% en bosques perturbados y secundarios en Venezuela, Krömer *et al.* (2007a) obtuvieron valores entre 60 y 70% en acahuals de 15 años en Bolivia, y el estudio de Köster *et al.* (2009) mostró una pérdida del 50% en bosques secundarios de Ecuador.

En general, acahuals jóvenes (menor de 25 años) son el tipo de vegetación más afectado por la pérdida de epífitas y orquídeas en especial, mientras que acahuals de mayor edad pueden recuperar algo de esta riqueza (Benavides *et al.*,

2006; Köster *et al.*, 2009). Esto es probablemente debido a su estructura más homogénea con menos microhábitats, el microclima más seco, la cubierta inferior de briófitas y el menor tiempo de colonización de los árboles jóvenes por parte de las epífitas (Krömer *et al.*, 2007a). Por otro lado, es conocido que árboles remanentes en pastizales pueden mantener una diversidad considerable de especies (Williams Linera *et al.*, 1995; Hietz Seifert *et al.*, 1996; Werner *et al.*, 2005; Flores Palacios & García Franco, 2008; Einzmann & Zotz, 2016), sin embargo, la comunidad de especies sobre estos hospederos con mayor tiempo de aislamiento se vuelve más pobre, así que ellos pueden servir para la recolonización de los acahuals, pero sólo por un tiempo relativamente corto (Köster *et al.*, 2009; Poltz & Zotz, 2011; Werner, 2011).

Los árboles de sombra en cafetales rústicos también fueron reportados como importantes para la conservación de epífitas y orquídeas en áreas con pocos remanentes de bosque natural. Hietz (2005) registró que 60% de las especies de epífitas de bosque mesófilo en la región de



Fig. 5a. Orquídea epífita *Homalopetalum pumilum*. Foto:Thorsten Krömer.

Xalapa también se encontraron en cafetales, sin embargo, las comunidades de epífitas fueron más homogéneas, posiblemente por el microclima más seco y la escasez de árboles longevos, lo que los hace inadecuado para especies vulnerables a la sequía. Williams Linera *et al.* (1995) encontraron que cafetales en esta misma región tenían 50% de las especies de orquídeas registradas en fragmentos de bosque conservado, mientras que Espejo Serna *et al.* (2005) mostraron que de las 1,150 especies de orquídeas registradas para México, aproximadamente 20% (213 especies; de las cuales 180 crecen como epífitas) están presentes en las zonas cafetaleras.

El bosque conservado es el tipo de vegetación con mayor diversidad, donde los tres sitios de

estudio tienen de 88 hasta 93 especies en áreas de 0.36 ha cada uno. Estos números son iguales y ligeramente más altos que la riqueza local más alta registrada hasta ahora en bosque mesófilo de Veracruz por Flores Palacios & García Franco (2008), los cuales encontraron 88 especies en una parcela de 0.1 ha, incluyendo el muestreo de 22 hospederos. La alta diversidad *alpha* de estas pequeñas parcelas es muy notable, ya que cada una alberga como un 15% de las aproximadamente 600 especies de epífitas vasculares que ocurren en el centro de Veracruz (Flores Palacios *et al.*, 2011). Esto demuestra el gran valor y la importancia de los fragmentos con bosque mesófilo natural para la conservación de epífitas, a diferencia del bosque perturbado en Banderilla

que mostró una severa reducción de especies, principalmente de orquídeas.

Aparte de la gran diversidad epifítica, en los sitios de bosque conservado ocurren muchas especies raras de orquídeas, como por ejemplo *Homalopetalum pumilum* (Fig. 5a), *Platystele stenostachya*, *Lophiaris pachyphylla* (Fig. 5b) y *Trichosalpinx blaisdellii*, que no se encontraron en los hábitats con influencia humana. La importancia de los hospederos maduros se ve reflejado en el hecho que un solo árbol de dosel en Zongolica era hogar para un total de 37 especies, incluyendo 11 orquídeas, es decir más que en cualquier de los tres tipos de vegetación alterado. Esto confirma además que las ramas horizontales cubiertas por material orgánica son el hábitat óptimo para muchas epífitas, y orquídeas en especial (Krömer *et al.*, 2007b). Sin embargo, también el sotobosque conservado alberga un gran número de especies con requerimientos de alta humedad, destacando algunas pteridofitas como *Psilotum complanatum*, *Terpsichore asplenifolia* y *Trichomanes capillaceum*, que generalmente crecen sobre los troncos de helechos arborescentes y son muy vulnerables a cambios microclimáticos (Mehltreter *et al.*, 2005; Krömer *et al.*, 2013).

Las orquídeas, sin duda, son el grupo más afectado por la disminución de especies, considerando que solo un cuarto de ellos todavía se encuentra en los tipos de vegetación con alteración humana. Igualmente, en Los Tuxtlas las orquídeas fueron las más afectadas por el disturbio antrópico mostrando una pérdida del 68% en acahuales en comparación con la selva alta perennifolia adyacente (Pérez Peña & Krömer, 2017). Estos resultados también son similares a lo reportado en los estudios mencionados arriba, donde en Singapur desaparecieron 91% de las orquídeas epífitas (Turner *et al.*, 1994), en Bolivia la disminución fue de 90% (Krömer *et al.*, 2007a), mientras que en Venezuela se registró una pérdida menos fuerte de 60% (Barthlott *et al.*, 2001). La menor disminución de orquídeas en el último y en el presente estudio puede ser el resultado de una mayor edad de los bosques secundarios, así como la presencia de árboles remanentes o árboles de sombra en cafetal.

El otro grupo importante de estudio, las pteridofitas, se ve menos afectado por la influencia humana, ya que sobre todo la gran familia de Polypodiaceae incluye varias especies con adaptaciones para tolerar la sequía (Benzing, 1990; Hietz & Briones, 1998). En el bosque perturbado todavía

hay un número considerable de especies (ca. 60%), mientras que en cafetal y acahual el valor de las pteridofitas se reduce a un tercio en comparación con los bosques conservados. Por otro lado, un estudio realizado entre 1,000 y 1,400 m en la sierra de Chiconquiaco del centro de Veracruz muestra que un acahual maduro y joven contienen todavía el 81 y 70% respectivamente de las especies de helechos registradas en un bosque mesófilo natural (Carvajal Hernández *et al.*, 2014). Sin embargo, las diferencias en la disminución de especies entre las orquídeas y helechos, también coinciden con los resultados de Singapur y Bolivia (Turner *et al.*, 1994; Krömer *et al.*, 2007a).

Por el contrario, las bromelias muestran ninguna pérdida de especies en los bosques intervenidos, donde en acahuales algunas especies del género *Tillandsia* como *T. butzii*, *T. juncea* y *T. punctulata* son aún más abundantes que en el bosque conservado adyacente. Una posible razón es que la mayor disponibilidad de espacio y luz en el dosel facilita la reproducción y acelera las tasas de crecimiento de estas especies (Flores Palacios & García Franco, 2004; Cascante Marín *et al.*, 2006; Hietz *et al.*, 2006). Mientras que en ambos tipos de vegetación todavía se encuentran las mismas especies de bromelias, el cafetal muestra una composición florística diferente, ya que solo aquí se registraron varias especies de hábito xeromórfico con tricomas foliares absorbentes, como por ejemplo *T. filifolia*, *T. ionantha* y *T. tricolor*, que ocurren principalmente en bosques secos, selvas bajas y medianas (Hietz & Hietz Seifert, 1994). Un cambio similar hacia especies tolerantes a la sequía mostró Wolf (2005) para bosques de pino-encino con mayor influencia antrópica en Chiapas, ya que estos son más abiertos y ofrecen un microclima menos húmedo.

La composición florística de las epífitas en los bosques conservados muestra una dominancia del grupo de las pteridofitas, mientras que las orquídeas son la familia más rica, seguida por las bromelias. Los altos valores de los helechos en comparación a las orquídeas en Atzalan y Tlalnahuayocan, sin embargo, son algo sorprendente, ya que en la mayoría de inventarios de epífitas en el Neotrópico, las orquídeas son el grupo más importante, y puede contribuir hasta el 50% de la diversidad total (Kreft *et al.*, 2004). Los helechos normalmente son el segundo grupo más grande, pero su diversidad con relación a la de las orquídeas varía entre países. En Ecuador, la riqueza de las especies epífitas

de orquídeas es al menos cinco veces mayor que la de helechos (Jørgensen & León Yáñez, 1999), mientras que en Bolivia y México es sólo dos a tres veces más alta (Ibisch, 1996; Mickel & Smith, 2004; Soto Arenas *et al.*, 2007). Sugerimos que este es un patrón biogeográfico determinado por la ubicación geográfica de ambos países en la transición del trópico al subtropical, es decir, se revela una tendencia a gran escala de una concentración de la diversidad de orquídeas a nivel tropical y un aumento relativo de pteridofitas extratropical (Krömer *et al.*, 2007a).

En conclusión, este estudio muestra una pérdida considerable de la riqueza de epífitas, especialmente orquídeas, en vegetación perturbada y secundaria. La reducción de especies en el acahual y cafetal afectó todos los grupos, con excepción de las bromelias, y puede explicarse por las características estructurales de los hospederos y el microclima poco favorable, a causa del dosel más abierto y la exposición a una mayor radiación. Por lo tanto, estos ecosistemas solo pueden mantener una diversidad limitada y ser un refugio para especies que cuentan con adaptaciones morfo- y ecofisiológicas para vivir con una mayor radiación solar y con una humedad ambiental reducida. Sin embargo, muchas otras especies con requerimientos de alta humedad y microhábitats más específicos, se ven afectadas y desaparecen con la transformación rápida del bosque mesófilo.

Por otro lado, la riqueza más baja en el sitio perturbado de Banderilla es principalmente debida a la escasez de orquídeas, que probablemente es causada también por una mayor influencia humana directa. Mientras que los fragmentos de bosque conservado están mejor protegidos por su ubicación en áreas rurales de difícil acceso, el sitio perturbado está muy cerca de una gran área urbana y ha sido utilizado desde hace décadas para la extracción de leña, madera de construcción y productos no maderables, razón por la cual se encuentra altamente influenciado. Otro factor de importancia posiblemente ha sido la cosecha ilegal de orquídeas, dando como resultado actual una abundancia reducida y sitios restringidos para la supervivencia de las especies. A pesar de la protección legal de muchas especies de orquídeas y epífitas en México, su venta ilegal como plantas ornamentales es todavía muy común en los mercados del centro de Veracruz (Flores Palacios & Valencia Díaz, 2007; Krömer *et al.*, 2018). Por lo tanto, para un uso sostenible de las poblaciones se recomienda el aprovechamiento de

las epífitas caídas por causas naturales, con base en un manejo planificado para el mantenimiento de su biodiversidad (Mondragón & Ticktin, 2011; Toledo Aceves *et al.*, 2014; Francisco Ventura *et al.*, 2018).

Finalmente, los resultados del presente estudio muestran que aún pequeños fragmentos de bosque mesófilo conservado dentro de mosaicos de paisaje agrícola pueden mantener una alta diversidad de plantas epífitas y orquídeas. Por esto deberían ser considerados en futuras estrategias de conservación, donde los taxones que sólo ocurren en sitios de bosque natural, como por ejemplo algunas especies de orquídeas y helechos de las familias Hymenophyllaceae, y Lycopodiaceae, así como de helechos grammitidoides y vittarioides, podrían ser utilizados como bioindicadores para determinar el grado de alteración de los hábitats (Krömer *et al.*, 2013, 2014; Armenta Montero *et al.*, 2015; Carvajal Hernández *et al.*, 2017).



Fig. 5b. Orquídea epífita *Lophiaris pachyphylla*. Foto: Thorsten Krömer.



REFERENCIAS

- AGUIRRE LEÓN, E. (1992). Vascular epiphytes of Mexico: a preliminary inventory. *Selbyana*, 13: 72-76.
- BARTHLOTT, W., V. SCHMIT NEUERBURG, J. NIEDER & S. ENGWALD. (2001). Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, 152: 145-156.
- ARMENTA MONTERO, S., C.I. CARVAJAL HERNÁNDEZ, E.A. ELLIS & T. KRÖMER. (2015). Distribution and conservation status of *Phlegmariurus* (Lycopodiaceae) in the state of Veracruz, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 8: 114-137.
- BENAVIDES, A.M., J.D.H. WOLF & J.F. DUIVENVOORDEN. (2006). Recovery and succession of epiphytes in upper Amazonian fallows. *Journal of Tropical Ecology*, 22: 705-717.
- BENZING, D.H. (1990). *The biology of vascular epiphytes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- CASCANTE MARÍN, A., J. WOLF, J. OOSTERMEIJER, J. DEN NIJS, O. SANAHUJA & A. DURÁN APUY. (2006). Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology*, 7: 520-532.
- CARVAJAL HERNÁNDEZ, C.I., T. KRÖMER & M. VÁZQUEZ-TORRES. (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.
- CARVAJAL HERNÁNDEZ, C.I., T. KRÖMER, J.C. LÓPEZ ACOSTA, J. GÓMEZ DÍAZ & M. KESSLER. (2017). Conservation value of disturbed and secondary forests for ferns and lycophytes along an elevational gradient in Mexico. *Applied Vegetation Science*, 20: 662-672.
- CONABIO. (2010). El bosque mesófilo de montaña en México: Amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible. D.F., México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- COXSON, D. & N.M. NADKARNI. (1995). Ecological roles of epiphytes in nutrient cycles of forest ecosystems. En M. Lowman & N.M. Nadkarni (Eds.), *Forest canopies* (pp 495-546). San Diego, California, USA: Academic Press.
- EINZMANN, H.J.R. & G. ZOTZ. (2016). How diverse are epiphyte assemblages in plantations and secondary forests in tropical lowlands? *Tropical Conservation Science*, 9: 629-647.
- ELLIS, E. A., M. MARTÍNEZ BELLO & R. MONROY IBARRA. (2011). Focos Rojos para la Conservación de la Biodiversidad. En CONABIO (Ed.), *La biodiversidad en Veracruz: estudio de Estado, vol. I* (pp 351-367). D.F., México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- ESPEJO SERNA, A. (2014). Las plantas vasculares de los bosques mesófilos de montaña en México. En M. Gual Díaz & A. Rendón Correa (Eds.), *Bosques mesófilos de montaña en México: diversidad, ecología y manejo* (pp 189-195). D.F., México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

- ESPEJO SERNA, A., A.R. LÓPEZ FERRARI, R. JIMÉNEZ MACHORRO & L. SÁNCHEZ SALDAÑA. (2005). Las orquídeas de los cafetales en México: una opción para el uso sostenible de ecosistemas tropicales. *Revista de Biología Tropical*, 53: 73-84.
- FLORES MÉNDEZ, H. (2008). *Epífitas vasculares del bosque mesófilo de montaña de la comunidad La Quinta Zongolica, Veracruz. (Tesis de Licenciatura)*. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Zona Córdoba Orizaba, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.
- FLORES PALACIOS, A. & J.G. GARCÍA FRANCO. (2001). Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana*, 22: 181-191.
- FLORES PALACIOS, A. & J.G. GARCÍA FRANCO. (2004). Effect of isolation on the structure and nutrient budget of oak epiphyte communities. *Plant Ecology*, 173: 259-269.
- FLORES PALACIOS, A. & J.G. GARCÍA FRANCO. (2008). Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiversity Conservation*, 17: 191-207.
- FLORES PALACIOS, A. & S. VALENCIA DÍAZ. (2007). Local illegal trade reveals unknown diversity and involves a high species richness of wild vascular epiphytes. *Biological Conservation*, 136: 372-387.
- FLORES PALACIOS, A., J.G. GARCÍA FRANCO, S. VALENCIA DÍAZ, L. SOLÍS MONTERO & A. CRUZ ANGÓN. (2011). Diversidad y conservación de plantas epífitas vasculares en el centro del Estado. En CONABIO (Eds.), *La biodiversidad en Veracruz: estudio de Estado, vol. I* (pp 493-501). D.F., México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- FRANCISCO VENTURA, E., R.A. MENCHACA GARCÍA, T. TOLEDO ACEVES & T. KRÖMER. (2018). Potencial de aprovechamiento de epífitas vasculares caídas en un bosque mesófilo de montaña de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89: 1263-1279.
- GENTRY, A.H. (1995). Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. En S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (Eds.), *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests* (pp 103-126). New York, USA: The New York Botanical Garden.
- GENTRY, A.H. & C.H. DODSON. (1987). Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74: 205-233.
- GÓMEZ DÍAZ, J.A. (2010). Comparación florística de epífitas vasculares entre un bosque mesófilo de montaña y un acahual en el Mpio. de Tlalnahuayocan, Veracruz. (Tesis de Licenciatura). Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias Zona Xalapa, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.
- GÓMEZ DÍAZ, J.A., K. BRAST, J. DEGENER, T. KRÖMER, E.A. ELLIS, F. HEITKAMP & G. GEROLD. (2018). Long-term changes in the forest cover in central Veracruz, Mexico (1993-2014). *Tropical Conservation Sciences*, 11: 1-12.

- GUZMÁN JACOB, V., G. ZOTZ, A. TAYLOR, D. CRAVEN, T. KRÖMER, M.L. MONGE GONZÁLES & H. KREFT. (2020). Effects of forest-use intensity on epiphyte diversity along an elevational gradient. *Diversity and Distributions*, 26: 4-15.
- GRADSTEIN, S.R., N.M. NADKARNI, T. KRÖMER, I. HOLZ & N. NÖSKE. (2003). A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity in tropical rain forests. *Selbyana*, 24: 105-111.
- HIETZ, P. (2005). Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conservation Biology*, 19: 391-399.
- HIETZ, P. & U. HIETZ SEIFERT. (1994). *Epífitas de Veracruz*. Xalapa, Veracruz, México: Instituto de Ecología A.C.
- HIETZ, P. & O. BRIONES. (1998). Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia*, 114: 305-316.
- HIETZ, P., G. BUCHBERGER & M. WINKLER. (2006). Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. *Ecotropica*, 12: 103-112.
- HIETZ SEIFERT, U., P. HIETZ & S. GUEVARA. (1996). Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 75: 103-111.
- HOEKSTRA, J.M., T.M. BOUCHER, T.H. RICKETTS & C. ROBERTS. (2005). Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters*, 8: 23-29.
- IBISCH, P. (1996). Neotropische Epiphytendiversität - das Beispiel Bolivien. Martina Galunder Verlag, Wiehl.
- JOHANSSON, D. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*, 59: 1-136.
- JØRGENSEN, P.M. & S. LEÓN YÁNEZ. (1999). *Catalogue of the vascular plants of Ecuador*. St. Louis, Missouri, USA: Botanical Garden Press.
- KESSLER, M. & K. BACH. (1999). Using indicator families for vegetation classification in species-rich Neotropical forests. *Phytocoenologia*, 29: 485-502.
- KIER, G., J. MUTKE, E. DINERSTEIN, T.H. RICKETTS, W. KÜPER, H. KREFT & W. BARTHLOTT. (2005). Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography*, 32: 1107-1116.
- KÖHLER, L., C. TOBÓN, K.F.A FRUMAU & L.A. BRUIJNZEEL. (2007). Biomass and water storage dynamics of epiphytes in old-growth and secondary montane cloud forest stands in Costa Rica. *Plant Ecology*, 193: 171-184.
- KÖSTER, N., K. FRIEDRICH, J. NIEDER & W. BARTHLOTT. (2009). Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology*, 23: 911-919.

- KREFT, H., N. KÖSTER, W. KÜPER, J. NIEDER & W. BATHLOTT. (2004). Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuni, Ecuador. *Journal of Biogeography*, 31: 1463-1476.
- KRÖMER, T., M. KESSLER, S.R. GRADSTEIN & A. ACEBEY. (2005). Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography*, 32: 1799-1809.
- KRÖMER, T., S.R. Gradstein & A. Acebey. (2007a). Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 42: 23-33.
- KRÖMER, T., M. Kessler & S.R. Gradstein. (2007b). Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology*, 189: 261-278.
- KRÖMER, T., A. ACEBEY & A.R. SMITH. (2013). Taxonomic update, distribution and conservation status of grammitid ferns (Polypodiaceae, Polypodiopsida) in Veracruz State, Mexico. *Phytotaxa*, 82: 29-44.
- KRÖMER, T., J.G. GARCÍA FRANCO & T. TOLEDO ACEVES. (2014). Epífitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. En C.A. González Zuarth, A. Vallarino Moncada, J.C. Pérez Jimenez & A.M. Low Pfeng (Eds.), *Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental* (pp 605-623). México, D. F. y Campeche: Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC) – El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- KRÖMER, T. & S.R. GRADSTEIN. (2016). Vascular epiphytes. En T.H. Larsen (Ed.), *Core standardized method for rapid biological field assessment* (pp 25-36). Arlington, VA: Conservation International.
- KRÖMER, T., A. ACEBEY & T. TOLEDO ACEVES. (2018). Aprovechamiento de plantas epífitas: implicaciones para su conservación y manejo sustentable. En E. Silva Rivera, V. Martínez Valdéz, M. Lascurain & E. Rodríguez Luna (Eds.), *De la recolección a los agroecosistemas: soberanía alimentaria y conservación de la biodiversidad* (pp 175-196). Xalapa, Veracruz, México: Editorial de la Universidad Veracruzana.
- KRÖMER, T., A. ESPEJO SERNA, A.R. LÓPEZ FERRARI, A.R. ACEBEY, J. GARCÍA CRUZ & G. MATHIEU. (2020). Las angiospermas epífitas del estado de Veracruz, México: diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91: e913415.
- LARREA, M.L. & F. WERNER. (2010). Response of vascular epiphyte diversity to different land-use intensities in a neotropical montane wet forest. *Forest Ecology and Management*, 260: 1950-1955.
- MEHLTRETER, K., A. FLORES PALACIOS & J.G. GARCÍA FRANCO. (2005). Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 651-660.
- MICKEL J.T. & A.R. SMITH. (2004). The Pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 88: 1-1054.

- MONDRAGÓN, D. & T. TICKTIN. (2011). Demographic effects of harvesting epiphytic bromeliads and an alternative approach to collection. *Conservation Biology*, 25: 797-807.
- MYERS, N., R.A. MITTERMEIER, C.G. MITTERMEIER, G.A.B. DA FONSECA & J. KENT. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- NEWBOLD, T., L.N. HUDSON, S.L. HILL, S. CONTU, I. LYSENKO, R.A. SENIOR, L. BORGER, D.J. BENNETT, A. CHOIMES, B. COLLEN, J. DAY, A. DE PALMA, S. DIAZ, S. ECHEVERRIA LONDONO, M.J. EDGAR, A. FELDMAN, M. GARON, M.L. HARRISON, T. ALHUSSEINI, D.J. INGRAM, Y. ITESCU, J. KATTGE, V. KEMP, L. KIRKPATRICK, M. KLEYER, D. L. CORREIA, C.D. MARTIN, S. MEIRI, M. NOVOSOLOV, Y. PAN, H.R. PHILLIPS, D.W. PURVES, A. ROBINSON, J. SIMPSON, S.L. TUCK, E. WEIHER, H.J. WHITE, R.M. EWERS, G.M. MACE, J.P. SCHARLEMANN & A. PURVIS. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520: 45-50.
- PÉREZ PEÑA, A. & T. KRÖMER. (2017). ¿Qué pueden aportar los acahuales y las plantaciones de cítricos a la conservación de las epífitas vasculares en Los Tuxtlas, Veracruz? En V.H. Reynoso, R.I. Coates & M.L. Vázquez Cruz (Eds.), *Avances y Perspectivas en la Investigación de los Bosques Tropicales y sus Alrededores: la Región de Los Tuxtlas* (pp 569-580). Ciudad de México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- PERRY, D.R. (1978). A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica*, 10: 155-157.
- POLTZ, K. & G. ZOTZ. (2011). Vascular epiphytes on isolated pasture trees along a rainfall gradient in the lowlands of Panama. *Biotropica*, 43: 165-172.
- PRANCE, G.T., H. BEENTJE, J. DRANSFIELD & R. JOHNS. (2000). The tropical flora remains undercollected. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 87: 67-71.
- PUTZ, F., G.M. BLATE, K.H. RERDFORD, R. FIMBEL & J. ROBINSON. (2001). Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. *Conservation Biology*, 15: 7-20.
- RANDS, M.R.W., W.M. ADAMS, L. BENNUN, S.H.M. BUTCHART, A. CLEMENTS, D. COOMES, A. ENTWISTLE, I. HODGE, V. KAPOS, J.P.W. SCHARLEMANN, W.J. SUTHERLAND & B. VIRA. (2010). Biodiversity Conservation: Challenges Beyond 2010. *Science*, 329(5997): 1298-1303
- RZEDOWSKI, J. (1996). Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, 35: 25-44.
- SECRETARIA DE GOBIERNO. (2005). Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal, Gobierno del Estado de Veracruz. E-local. Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave, Coatepec. Sitio web Enciclopedia de los Municipios de México. Consultado el 13/Oct/2010. <http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/veracruz/>
- SOLÍS MONTERO, L., A. FLORES PALACIOS & A. CRUZ ANGÓN. (2005). Shade-coffee plantations as refuges for tropical wild orchids in central Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 19: 908-916.

- SOTO ARENAS, M.A., E. HÁGSATER, R. JIMÉNEZ, G.A. SALAZAR, R. SOLANO, R. FLORES & I. RUÍZ. (2007). *Las orquídeas de México - Catalogo digital*. D.F., México: Instituto Chinóin A.C.
- TOLEDO ACEVES, T., J.G. GARCÍA FRANCO, A. HERNÁNDEZ ROJAS & K. MACMILLAN. (2012). Recolonization of vascular epiphytes in a shaded coffee agroecosystem. *Applied Vegetation Science*, 15: 99-107.
- TOLEDO ACEVES, T., J.G. GARCÍA FRANCO & F. LÓPEZ BARRERA. (2014). Bromeliad rain: an opportunity for cloud forest management. *Forest Ecology and Management*, 329: 129-136.
- TURNER, I.M., H.T.W. TAN, Y.C. WEE, A.B. IBRAHIM, P.T. CHEW & R.T. CORLETT. (1994). A study of plant species extinction in Singapore: lessons for the conservation of tropical biodiversity. *Conservation Biology*, 8: 705-712.
- VÁZQUEZ TORRES, M., J. CAMPOS JIMÉNEZ & A. CRUZ PÉREZ. (2006). Los helechos y plantas afines del bosque mesófilo de montaña de Banderilla, Veracruz, México. *Polibotánica*, 22: 63-77.
- VICCON ESQUIVEL, J. (2009). Comparación de diversidad y composición florística de las epífitas vasculares de los bosques mesófilos de montaña del Mpio. de Atzalán y la región de Los Tuxtlas, Veracruz. (Tesis de Licenciatura). Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Zona Xalapa, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.
- WERNER, F. (2011). Reduced growth and survival of vascular epiphytes on isolated remnant trees in a recent tropical montane forest clear-cut. *Basic and Applied Ecology*, 12: 172-181.
- WERNER, F., J. HOMEIER & S.R. GRADSTEIN. (2005). Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. *Ecotropica*, 11: 21-40.
- WILLIAMS LINERA, G. (2002). Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1825-1843.
- WILLIAMS LINERA, G., V. SOSA & T. PLATAS. (1995). The fate of epiphytic orchids after fragmentation of a Mexican cloud forest. *Selbyana*, 16: 36-40.
- WOLF, J.H.D. (2005). The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 212: 376-393.
- ZOTZ, G. & J. ANDRADE. (2002). La ecología y fisiología de las epífitas y hemiepífitas. En M.R. Guariguata & G.H. Kattan (Eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (pp 271-296). Cartago, Costa Rica: Libro universitario regional (EULAC-GTZ).