



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**Efecto del uso de suelo en las comunidades ribereñas de helechos
de la cuenca del Río la Antigua, Veracruz.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

RUBÉN AGUSTÍN CAMACHO RAMÍREZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. KLAUS VOLKER MEHLTRETER

RED DE ECOLOGÍA FUNCIONAL, INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C.

COTUTORA DE TESIS: M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y RECURSOS NATURALES, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FRANCISCO LOREA HERNÁNDEZ

RED DE BIODIVERSIDAD Y SISTEMÁTICA, INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C.

MÉXICO, CD. MX., OCTUBRE

2020



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**Efecto del uso de suelo en las comunidades ribereñas de helechos
de la cuenca del Río la Antigua, Veracruz.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

RUBÉN AGUSTÍN CAMACHO RAMÍREZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. KLAUS VOLKER MEHLTRETER

RED DE ECOLOGÍA FUNCIONAL, INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C.

COTUTORA DE TESIS: M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y RECURSOS NATURALES, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FRANCISCO LOREA HERNÁNDEZ

RED DE BIODIVERSIDAD Y SISTEMÁTICA, INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C.

MÉXICO, CD. MX.

2020

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
OFICIO FCIE/DAIP/416/2020
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 17 de agosto de 2020 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de Ecología del estudiante CAMACHO RAMÍREZ RUBÉN AGUSTÍN con número de cuenta 305296629 con la tesis titulada "Efecto del uso de suelo en las comunidades ribereñas de helechos de la cuenca del Río la Antigua, Veracruz", realizada bajo la dirección de la DR. KLAUS VOLKER MEHLTRETER, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente:	DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
Vocal:	DR. JOSÉ GUADALUPE GARCÍA FRANCO
Secretario:	DR. FRANCISCO GERARDO LOREA HERNÁNDEZ
Suplente:	DRA. BLANCA PÉREZ GARCÍA
Suplente:	M. EN C. ANICETO CASIMIRO MENDOZA RUÍZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 13 de octubre de 2020

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme continuar con mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de manutención no. 581202 otorgada para la realización de mi Maestría.

Al Instituto de Ecología A.C. (INECOL) Proyecto no. 20030-10796 y al proyecto CONACYT- Ciencia Básica No. 285962: “Importancia de la vegetación ribereña en los ecosistemas acuáticos: Su función en la conservación de la calidad de agua de ríos en paisajes agropecuarios tropicales” a cargo de la Dra. Gabriela Vázquez Hurtado, por el apoyo con recursos brindados para la realización del trabajo en campo.

Finalmente agradezco a mi tutor Dr. Klaus Mehlreter y a los miembros de mi comité tutor, M. en C. Irene Pisanty Baruch y Dr. Francisco Lorea Hernández, por sus enseñanzas y su aporte en mi formación académica.

Agradecimientos a título personal

Agradezco al M. en C. Víctor Manuel Vásques-Reyes, al Biól. Javier Tolome Romero y a la Biól. Alba Itzel Martínez Salazar por su ayuda en el trabajo de campo, así como al M. en C. Ernesto Velázquez Montes por su apoyo con las revisiones de los ejemplares colectados.

Gracias a los propietarios de la reserva privada “El Riscal”, Coatepec y al INECOL A.C., por apoyarme en la realización de mi trabajo dentro de sus instalaciones.

Índice de contenido

Resumen	1
Abstract	2
1. Introducción.....	3
1.1. Los ambientes ribereños	3
1.2. Helechos	4
2. Hipótesis	6
3. Objetivos.....	7
3.1. Objetivo general	7
3.2. Objetivos particulares.....	7
4. Antecedentes.....	8
5. Metodología.....	9
5.1. Trabajo de campo	9
5.2. Análisis de datos.....	11
6. Resultados.....	13
6.1. Características ambientales de los sitios	13
6.2. Riqueza y frecuencia de las especies encontradas.....	15
6.3. Diversidad de las comunidades ribereñas de helechos.....	21
6.3.1. Diversidad alfa	21
6.3.2. Diversidad beta.....	25
6.4. Estructura de las comunidades ribereñas de helechos	27
6.4.1. Abundancias y coberturas	27
6.4.2. Índices de valor de importancia.....	31
6.5. Proporción de individuos fértiles de las comunidades de helechos ribereños.....	34
7. Discusión	36
7.1. Impacto del uso de suelo en la riqueza y diversidad de helechos ribereños	36
7.2. Efecto del cambio de uso de suelo en la abundancia, cobertura y valores de importancia de helechos ribereños	40
7.3. Efecto del cambio de uso de suelo sobre la fertilidad de los helechos ribereños..	42

7.4. Impacto de cafetal y pastizal en los fragmentos de bosques adyacentes por el efecto de borde	44
8. Conclusiones.....	46
9. Perspectivas	48
Literatura citada.....	49
Apéndice 1	58
Apéndice 2.....	61
Apéndice 3.....	64
Apéndice 4.....	67
Apéndice 5.....	70

Resumen

Los ecosistemas ribereños son claves para mantener la diversidad y regular los flujos hidrológicos. En consecuencia, existe un interés en su conservación para proveer recursos hídricos de calidad para la población y disminuir el impacto negativo de las actividades de agricultura y ganadería. Los helechos son un grupo sensible a los cambios en su entorno, por lo que son buenos indicadores del estado del ecosistema. Para evaluar el impacto de cafetales y pastizales cultivados sobre las comunidades ribereñas de helechos, se muestrearon helechos terrestres en ríos de primer orden en sitios de bosque (control), y en cafetales y pastizales adyacentes. La transición a cafetal causó una pérdida de riqueza del 13.7%, mientras que en la transición a pastizal fue de 31.7%. Los bosques tuvieron la mayor diversidad (índice de Shannon $H=2.29$), seguidos por los cafetales ($H=2.20$) y los pastizales ($H=1.91$). En los cafetales se conserva parte de la comunidad de helechos de los bosques (índice de Sorensen= 0.368) y algunas especies aumentan su fertilidad relativa. En los pastizales hay mayor recambio de especies (Sorensen= 0.306), una reducción en la fertilidad relativa y mayor dominancia de las especies remanentes. La cobertura y la fertilidad de helechos arborescentes como *Alsophila firma* se reducen cuando ocurre un cambio de uso de suelo, lo que se acentúa en pastizal, mientras que en especies ruderales como *Amauropelta rudis* la cobertura aumenta cuando se transita a pastizal. Los resultados del presente trabajo demuestran que los cafetales conservan parte de las comunidades de plantas ribereñas del bosque, por lo que ameritan el pago de servicios ambientales. En el caso de los pastizales, se recomienda mantener una mayor franja de vegetación arbórea alrededor de los ríos para conservar las comunidades de plantas ribereñas, la integridad ecológica de los ambientes ribereños y, por ende, mejorar sus servicios ecosistémicos.

Abstract

Riparian ecosystems are key components to maintain diversity and regulate hydrological fluxes. Consequently, there is an interest for their conservation to provide aquatic resources of high quality for the population and to reduce the negative impact of agriculture and livestock. Because ferns are susceptible to environmental changes, they are good indicators of environmental health. To evaluate the impact of coffee plantations and grasslands on riparian fern communities, we sampled terrestrial ferns of forests (as control), coffee plantations and grasslands along rivers of first order. The transition of forests to coffee plantations and grasslands caused a loss of 13.7% and 31.7% of fern richness, respectively. Accordingly, forest held the greatest fern diversity (Shannon index $H=2.29$), followed by coffee plantations ($H=2.20$) and grasslands ($H=1.91$). In coffee plantations, part of the original fern community is preserved (Sorensen index=0.368) and some species even increase their relative fertility. In grasslands, the species turnover is higher (Sorensen=0.306), relative fertility is lower, and fewer fern species become more dominant. Cover and fertility of tree ferns such as *Alsophila firma* were strongly reduced after land-use change, especially in the transition to grasslands, while cover of ruderal species such as *Amauropelta rudis* increased when transiting into grasslands. The results of this study show that coffee plantations maintain a considerable part of the forest's fern communities and merit the payment of environmental services. In the case of grasslands, we recommend to retain wider marginal strips of woody vegetation along the river banks to preserve the riparian plant communities and ecological integrity of the river and, therefore, to improve the riparian ecosystem services.

1. Introducción

1.1. Los ambientes ribereños

Las fuerzas hidrológicas crean zonas de interfaz suelo-agua, las cuales se pueden dividir en regiones dependiendo sus características geomórficas. Los ecosistemas ribereños se componen de las siguientes regiones: canal acuoso, canal activo, planicie inundable y ladera (Gregory *et al.*, 1991) donde las últimas dos componen la ribera. Debido a las inundaciones periódicas la vegetación ribereña sufre perturbaciones constantemente que inhiben el establecimiento de algunas especies y facilita el ingreso de otras, lo cual promueve la diversidad de estas comunidades vegetales (Naiman *et al.*, 1993, 2000; Palmquist *et al.*, 2017). Esta vegetación también moldea el microclima de los ríos, ya que el dosel limita la cantidad de luz que llega al suelo y disminuye los cambios de temperatura a lo largo del día. La materia orgánica generada por la vegetación (ramas, hojarasca, etc.) disminuye la velocidad del flujo de agua y provee de sitios para el anidamiento y desarrollo de vertebrados e invertebrados, así como el establecimiento de plántulas (Gregory *et al.*, 1991; Capon *et al.*, 2013). Las comunidades vegetales ribereñas son claves para el mantenimiento de los ecosistemas, ya que, entre otras cosas, previenen la erosión de las orillas del río y permiten la transferencia de materia y energía entre río y ribera en ambas direcciones (Gregory *et al.*, 1991), creando condiciones ambientales particulares. Debido a esas condiciones ambientales los ecosistemas ribereños albergan una alta diversidad de helechos. Cabe resaltar que algunas de las plantas ribereñas poseen adaptaciones particulares como la forma y dureza de las hojas que pueden reducir la fuerza de los corrientes de agua y aumentar la deposición de sedimentos (Van Steenis, 1981; Gregory *et al.*, 1991; Masahiro, 2017).

Los ecosistemas ribereños proveen diversos servicios ecosistémicos, entre ellos la regulación de la calidad de agua. Sin embargo, el cambio de uso de suelo perjudica esa función de la vegetación ribereña como proveedor de servicios ambientales. La agricultura, debido al uso de fertilizantes y herbicidas, causa problemas de eutrofización y contaminación. De los fertilizantes nitrogenados, el 2-5% del nitrógeno es almacenado en el suelo, ~50% es absorbido por el cultivo y el ~25% es liberado a la atmósfera, pero el ~20% es descargado a los ecosistemas acuáticos (Rosswall y Paustian, 1984; Smil, 1999; Van Breemen *et al.*, 2002; Galloway *et al.*, 2004). Además del aporte de fertilizantes y sustancias tóxicas, el cambio de uso de suelo causa la pérdida de cobertura nativa de los ecosistemas ribereños, lo que exacerba el problema de la contaminación de los cuerpos de agua, ya que algunos macrófitos de los ecosistemas ribereños son capaces de absorber y almacenar en la parte aérea ciertas sustancias tóxicas provenientes de la cafecultura y la ganadería (Lowrance *et al.*, 1984; Cey *et al.*, 1999; Srivastava *et al.*, 2008; Malan *et al.*, 2018). En el caso de la cuenca del Río La Antigua, el mal manejo que ha sufrido, combinado con la todavía gran disponibilidad de agua, ocasiona una disminución en la eficiencia de servicios ambientales como la regulación de la cantidad y la conservación de la calidad de agua (Román- Jiménez *et al.*, 2011).

1.2. Helechos

Los helechos son plantas vasculares que se dispersan por medio de esporas y se caracterizan por la alternancia de dos generaciones independientes: la fase esporofítica ($2n$) y la gametofítica (n) (Sheffield, 2008; Christenhusz y Chase, 2014). La fase esporofítica comprende a la planta vascular compuesta por raíces, rizoma (tallo) y hojas. Esta fase es la dominante dentro del ciclo de vida, y en ella se observan diversas adaptaciones

morfológicas, las cuales le permiten habitar distintos ambientes, siendo los bosques húmedos tropicales y subtropicales donde se concentra la mayor riqueza de especies. La fase esporofítica de los helechos se reproduce por esporas, las cuales pueden ser clorofílicas o no (Wada, 2008). Una vez que las esporas se dispersan por el viento y se establecen en un ambiente propicio para su germinación, se desarrolla la fase gametofítica, la cual comprende un prótalo fotosintético, generalmente cordiforme, donde se producen arquegonios y anteridios, órganos sexuales que contienen a la oosfera y a los anterozoides, respectivamente. En esta fase del ciclo de vida se lleva a cabo la reproducción sexual, la cual requiere que el anterozoide se desplace mediante una película de agua hasta el arquegonio y fecunde la oosfera que posteriormente se desarrollará en el esporofito.

Previamente se ha documentado la sensibilidad de comunidades de helechos ante perturbaciones de su entorno, y su uso como indicadores de salud del ecosistema (Carvajal-Hernández *et al.*, 2017) e incluso de efecto de borde (Silva *et al.*, 2018). Se ha observado que algunas especies se benefician cuando la disponibilidad de luz es mayor (Slocum *et al.*, 2004) e incluso se conocen especies asociadas a zonas de disturbio (Kappelle, 2006; Carvajal-Hernández *et al.*, 2017). En el presente trabajo se investiga el impacto del cambio del uso de suelo de bosque a cafetal o pastizal sobre la composición de las comunidades de helechos ribereños. Se profundiza especialmente en los efectos en la riqueza (= número de especies), la abundancia (= número de individuos), la dominancia (= la abundancia de las especies más comunes) y la fertilidad (= número de individuos fértiles por especie) de los helechos ribereños.

2. Hipótesis

- Las condiciones particulares de cada uso de suelo (bosque, pastizal y cafetal) determinarán la composición de las comunidades ribereñas de helechos, siendo el bosque donde se encuentre la mayor diversidad y la menor dominancia específica de éstos, mientras que las condiciones de perturbación en los otros usos de suelo beneficiaran a especies más competitivas, en consecuencia, ocurrirá un remplazo de gran parte de las especies nativas de sombra por especies pioneras y ruderales.
- El manejo de los cafetales provoca condiciones de dosel y de suelo desnudo similares a las observadas en bosque, por lo que el cafetal conservará una mayor riqueza de helechos y una comunidad similar a la de bosque, mientras que el pastizal, al tener mayor grado de modificación con respecto al bosque, tendrá la riqueza menor y la comunidad menos estructurada.
- El cambio de uso de suelo favorecerá la invasión de algunas especies exóticas o pioneras de rápido crecimiento, las cuales tendrán mayor frecuencia y dominancia, y este cambio será más acentuado en el pastizal.

3. Objetivos

3.1. Objetivo general

- Determinar el efecto del cambio de uso de suelo de bosque a cafetal o pastizal sobre la composición de las comunidades ribereñas de helechos.

3.2. Objetivos particulares

- Determinar la riqueza, abundancia, frecuencia, dominancia y proporción de individuos fértiles de las especies de helechos ribereños en los sitios de estudio.
- Determinar cuáles y cuántas especies pueden prosperar en los tipos de uso de suelo estudiados.

4. Antecedentes

El estado de Veracruz posee una gran diversidad de ambientes. En este estado se han registrado 557 especies de helechos, cuya mayor diversidad se encuentra en las montañas de la Sierra Madre Oriental, entre los 750 y 1750 m.s.n.m. (Tejero-Díez *et al.*, 2011; Mendoza-Ruíz *et al.*, 2016). En la cuenca del río La Antigua se han estudiado los efectos en la calidad del agua y en la diversidad originados por el cambio de uso del suelo (Williams-Linera *et al.*, 2005; Martínez *et al.*, 2009). Los helechos son un grupo de organismos utilizados como indicadores de perturbación en estos estudios (Mehltreter, 2008a; Tejeda, *et al.*, 2008), ya que responden rápidamente a cambios en las condiciones ambientales como la apertura de dosel y el uso de sustancias agroquímicas (Mehltreter, 2008a; Renteral-González, 2014). Además de lo mencionado previamente, existen trabajos en la cuenca del Río La Antigua en los cuales se ha cuantificado la riqueza y diversidad de helechos en diferentes regiones, como el bosque mesófilo de montaña (García-Franco *et al.*, 2008) y en sistemas cafetaleros (Carreño, 2006; Tejeda, *et al.*, 2008), así como en comunidades ribereñas (Renteral-González, 2014). En el estudio de Renteral-González (2014) se abordan también los cambios en la diversidad en respuesta a disturbios antropogénicos. En estos trabajos se ha determinado que existe menor diversidad en cafetales y sitios ribereños perturbados que en bosque, y se identifican especies sensibles e indicatoras, pero no abordan en detalle cómo responden las comunidades de helechos ribereños a la transformación de un bosque a un cafetal o a un pastizal, especialmente en sitios adyacentes.

5. Metodología

5.1. Trabajo de campo

El trabajo de campo se realizó en la parte media de la cuenca del Río La Antigua, en los municipios de Coatepec e Ixhuacán de los Reyes; la cota altitudinal fue de los 1,200 a los 1,600 m s. n. m. Se muestrearon dos tipos de uso de suelo contiguos en seis sitios de transición, tres sitios de transición de bosque a pastizal (sitios 3, 4 y 5) y tres de transición de bosque a cafetal (sitios 7, 10 y 11) (Figura 1, Tabla 1, Apéndice 5), siguiendo la nomenclatura del proyecto “Importancia de la vegetación ribereña en los ecosistemas acuáticos: Su función en la conservación de la calidad de agua de ríos en paisajes agropecuarios tropicales” (CONACYT- Ciencia Básica No. 285962). Todos los sitios se ubicaron en ríos de primer orden. En cada sitio de muestreo se establecieron, para cada tipo de uso de suelo, 20 cuadros de 2 X 2 metros con una separación mínima de 5 metros entre ellos (dos conjuntos en sitios de transición y uno en sitios de referencia). Estos cuadros se situaron en los márgenes del río, justo por arriba del límite superior del canal activo. En cada cuadro, para cada especie de helecho se determinaron: el número de individuos (abundancia), su cobertura (estimada en las categorías porcentuales: 0-1, 1-5, 5-15, 15-25, 25-50, 50-75, y 75-100) y el número de individuos fértiles (apéndice 3 y 4). Además, se estimaron visualmente, por cada cuadro, la pendiente en grados (en intervalos de 10°), la apertura relativa del dosel (en intervalos de 10%), y el porcentaje de suelo desnudo (en intervalos de 10%) (apéndice 1 y 2). Finalmente, en cada cuadro se recabó la orientación cardinal con una brújula, y se obtuvieron la altitud (apéndice 1 y 2), latitud y longitud con un GPS (Magellan eXplorist 110) (Tabla 1).

Tabla 1: Ubicación de los sitios de muestreo en ríos de primer orden en la cuenca del Río la Antigua, Ver.

Sitio	Tipo de manejo	Ubicación	Uso de suelo	Coordenadas iniciales	Coordenadas finales
3	Pastizal activo	A 5.7 km al norte de Ixhuacán de los Reyes	Bosque	19°24'10.51"N 97° 5'25.84"O	19°24'12.42"N 97° 5'22.38"O
			Pastizal	19°24'10.94"N 97° 5'30.41"O	19°24'11.05"N 97° 5'27.74"O
4	Pastizal activo	A 6.2 Km al norte de Ixhuacán de los Reyes	Bosque	19°24'20.16"N 97° 4'55.92"O	19°24'16.98"N 97° 4'54.78"O
			Pastizal	19°24'15.12"N 97° 4'53.52"O	19°24'14.16"N 97° 4'52.56"O
5	Pastizal activo	A 5.5 km al norte de Ixhuacán de los Reyes	Bosque	19°24'25.34"N 97° 5'52.98"O	19°24'21.82"N 97° 5'52.37"O
			Pastizal	19°24'20.84"N 97° 5'51.25"O	19°24'15.84"N 97° 5'50.46"O
7	Cafetal activo	A 3.5 km al este de Coatepec en la reserva privada "El Riscal"	Bosque	19°28'52.10"N 96°59'52.62"O	19°28'49.13"N 96°59'45.25"O
			Cafetal	19°28'43.64"N 96°58'59.06"O	19°28'42.18"N 96°58'56.13"O
10	Cafetal activo	A 3.6 km al este de Coatepec	Bosque	19°28'14.16"N 96°59'26.34"O	19°28'13.73"N 96°59'24.18"O
			Cafetal	19°28'13.01"N 96°59'23.50"O	19°28'11.71"N 96°59'21.73"O
11	Cafetal activo	A 3.4 km al este de Coatepec	Bosque	19°28'2.40"N 96°59'40.68"O	19°27'59.70"N 96°59'38.22"O
			Cafetal	19°27'44.82"N 96°59'28.08"O	19°27'44.10"N 96°59'24.96"O

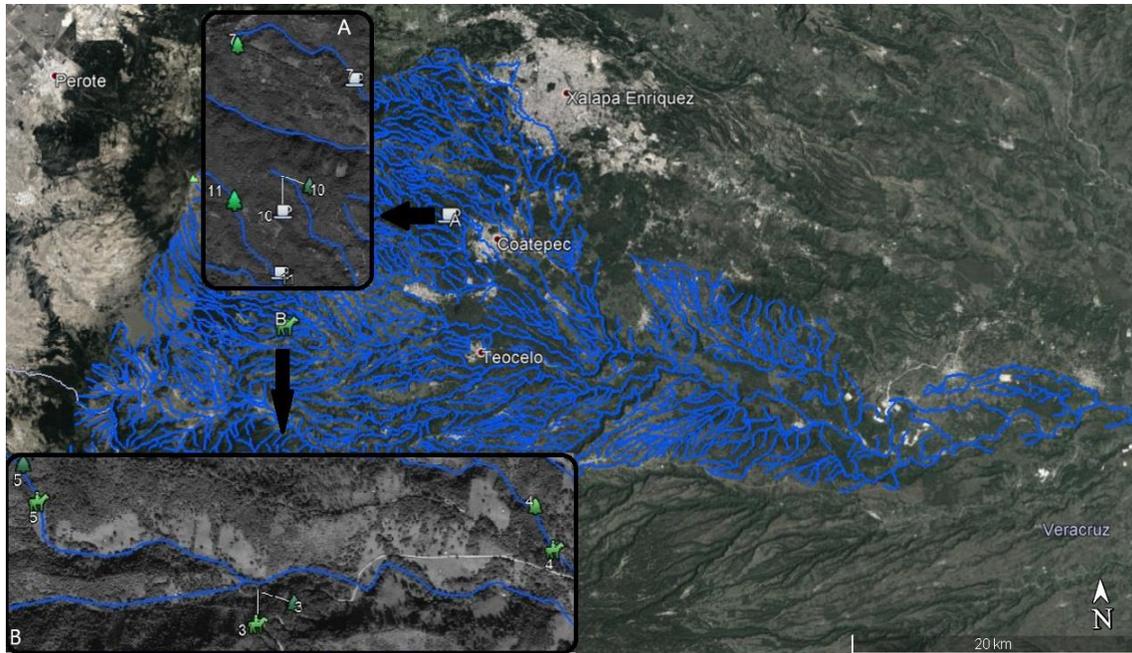


Figura 1. Mapa de los sitios de muestreo en la cuenca del Río la Antigua (Municipios de Coatepec (cafetal) e Ixhuacán de los Reyes (pastizal): A) Sitios de transición a cafetal: 7, 10 y 11. B) Sitios de transición a pastizal: 3, 4 y 5. Los sitios siguen la numeración utilizada en el proyecto de Ciencia Básica no. 285962.

5.2. Análisis de datos

Las especies encontradas en cada cuadro de muestreo fueron determinadas siguiendo a Mickel y Smith (2004). En cada cuadro se transformaron las estimaciones de cobertura de cada especie en valores relativos de cobertura en m^2 , abundancia (descrito por el número de individuos totales) y fertilidad (por el número de individuos fértiles). Con los datos de las especies contenidas en cada cuadro se determinaron, para cada sitio y tipo de uso de suelo, la riqueza (= número total de especies) y la frecuencia de cada especie (= el número de cuadros con presencia de la especie, independientemente de su abundancia en ellos). La estructura de las comunidades ribereñas de helechos se caracterizó mediante el índice de valor de importancia (I.V.I., Curtis y McIntosh, 1951) para cada especie por medio de la frecuencia relativa, cobertura y densidad relativa de cada especie en una escala

de 0 a 100. Además, se realizaron curvas de rango/abundancia siguiendo a Magurran (2004). Para determinar la diversidad observada de cada sitio y tipo de uso de suelo, se calculó el índice de Simpson. Para calcular la diversidad estimada se utilizó el índice de Jackknife 1 (Heltshé y Forrester, 1983; Magurran, 2004). Las curvas de rarefacción se utilizaron para comparar la diversidad de sitios con diferente abundancia de helechos. Para analizar la similitud entre los sitios y tipos de uso de suelo se utilizó el índice de Sørensen (Magurran, 2004). Finalmente se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA por sus siglas en inglés) con la finalidad de investigar las relaciones entre sitios.

Las características ambientales de pendiente, apertura de dosel y porcentaje de suelo desnudo fueron analizadas por medio de una prueba de normalidad de Shapiro (Sokal y Rohlf, 2018), y a partir de este resultado se eligieron las pruebas estadísticas correspondientes (para comparaciones múltiples con distribución normal ANOVA o Kruskal-Wallis si los datos carecían de distribución normal, o para comparaciones pareadas prueba de t si los datos tenían una distribución normal o prueba de Mann-Whitney si su distribución no era normal) (Sokal y Rohlf, 2018) para determinar si las variables difieren significativamente entre sitios y usos de suelo, estos estadísticos también se utilizaron para evaluar si los estimadores de riqueza y diversidad diferían significativamente o no. Todos los análisis se realizaron con el software R versión 3.6.1. (R Core Team 2019).

6. Resultados

6.1. Características ambientales de los sitios

En los sitios de transición de bosque a pastizal, los pastizales tuvieron de dos a tres veces mayor apertura de dosel (sitio 5: $W=33.5$, $p<0.001$, sitio 4: $W=10$, $p<0.001$, sitio 3: $W=89.5$, $p=0.002$) (Figura 2a) y sólo de una tercera a una cuarta parte del porcentaje de suelo desnudo (sitio 5: $W=354.5$, $p<0.001$, sitio 4: $W=320.5$, sitio 3: $W=328$, ambos con $p<0.001$) (Figura 2b). En la transición a cafetal se obtuvieron valores una a dos veces mayores de apertura de dosel (sitio 7: $W=61$, sitio 11: $W=27.5$, ambos con $p<0.001$) (Figura 2a) y de la mitad del porcentaje de suelo desnudo registrado en bosque (sitio 7: $W=309$, $p=0.003$, sitio 10: $W=295.5$, $p=0.008$ y sitio 11: $W=351$, $p<0.001$) (Figura 2b), con excepción del sitio 10 donde la apertura de dosel no fue afectada por el cambio de uso de suelo ($W=177.5$, $p=0.539$). A diferencia de los cambios observados en la apertura de dosel y porcentaje de suelo desnudo, la pendiente de los sitios de transición no difirió significativamente ($F=0.3$, $p=0.716$, g. l.=2).

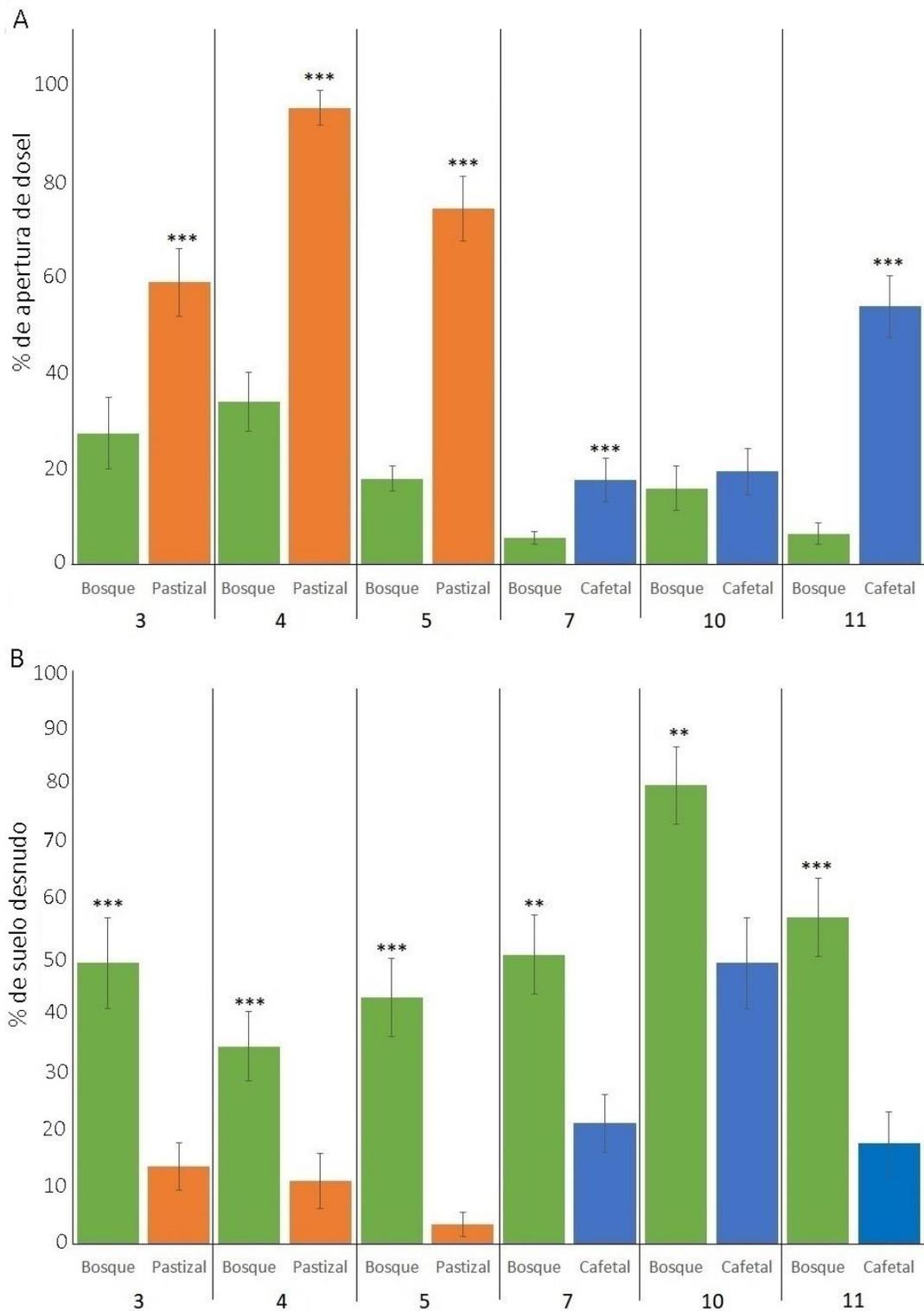


Figura 2. Variables ambientales de los sitios de estudio en la cuenca del Río la Antigua, Ver., (A) Apertura de dosel (%) y (B) suelo desnudo (%) en los sitios de transición de bosque a pastizal (izquierda) y bosque a cafetal (derecha). **= $p < 0.05$; *** = $p < 0.001$.

6.2. Riqueza y frecuencia de las especies encontradas

Se encontró un total de 51 especies pertenecientes a 13 familias. En los bosques se registraron 8.96 especies/100 m², que es un valor muy similar al encontrado en los cafetales (9.16 especies/m²), mientras que en los pastizales sólo se detectaron 7.08 especies/100 m². La familia Aspleniaceae fue la más rica en especies en los diferentes usos de suelo, mientras que la familia Hymenophyllaceae se encontró restringida a los sitios de bosque (Tabla 2).

De todas las especies registradas, 21 estaban restringidas a los bosques; entre ellas se encuentran *Asplenium miradorensis* Liebm., *Cyathea fulva* (M. Martens y Galeotti) Fée y *Vandenboschia radicans* (Sw.) Copel., tres a los pastizales (*Pleopeltis angusta* Humb. y Bonpl. ex Willd., *Asplenium monanthes* L. y *Polypodium rhodopleuron* Kunze), y tres a cafetales (*Diplazium striatum* (L.) C. Presl, *Dennstaedtia globulifera* (Poir.) Hieron. y *Megalastrum atrogriseum* (C. Chr.) A. R. Sm. y R. C. Moran) (Tabla 2 y Figura 3). El diagrama de Venn de la Figura 3 muestra las relaciones de los subconjuntos de especies registradas para los tres usos de suelo (bosque, cafetal y pastizal), en este se observa que siete especies fueron comunes en los tres tipos de uso de suelo (*Alsophila firma* (Baker) D. S. Conant, *Blechnum appendiculatum* Willd., *Dennstaedtia distenta* (Kunze) T. Moore, *Marattia laxa* Kunze, *Parablechnum schiedeanum* (Schltdl. ex C. Presl) Gasper y Salino, *Amauropelta resinifera* (Desv.) Pic. Serm., *Amauropelta rudis* (Kunze) Pic. Serm), diez especies se encontraron en bosque y cafetal (*Hymenasplenium riparium* (Sw.) L. Regalado y Prada, *Ctenitis hemsleyana* (Baker ex Hemsl.) Copel., *Cyathea bicrenata* Liebm., *Cyathea divergens* Kunze, *Diplazium expansum* Willd., *Diplazium lonchophyllum* Kunze, *Pteris quadriaurita* Retz., *Saccoloma inaequale* (Kunze) Mett., *Sticherus palmatus* (W.

Schaffn. ex E. Fourn.) Copel. y *Amauropelta linkiana* (C. Presl) Pic. Serm), cinco en bosque y pastizal (*Asplenium monodon* Liebm., *Diplazium franconis* Liebm., *Hypolepis blepharochalaena* Mickel y Beitel, *Lophosoria quadripinnata* (J. F. Gmel.) C. Chr., y *Polystichum ordinatum* (Kunze) Liebm.) y dos en cafetal y pastizal (*Macrothelypteris torresiana* (Gaudich.) Ching y *Amauropelta oligocarpa* (Humb. y Bonpl. ex Willd.) Pic. Serm) (Figura 3).

Tabla 2.: Frecuencia (% de sitios) de especies de helechos por cada uso de suelo en la cuenca del Río la Antigua, Ver.

Especie	Familia	Frecuencia (%)		
		Bosque	Cafetal	Pastizal
<i>Alsophila firma</i> (Baker) D. S. Conant	Cyatheaceae	83.3	100	33.3
<i>Amauropelta linkiana</i> (C. Presl) Pic. Serm	Thelypteridaceae	66.7	100	0
<i>Amauropelta oligocarpa</i> (Humb. y Bonpl. ex Willd.) Pic. Serm	Thelypteridaceae	0	33.3	33.3
<i>Amauropelta resinifera</i> (Desv.) Pic. Serm.	Thelypteridaceae	16.7	33.3	66.7
<i>Amauropelta rudis</i> (Kunze) Pic. Serm	Thelypteridaceae	66.7	100	100
<i>Asplenium abscissum</i> Willd.	Aspleniaceae	16.7	0	0
<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	Aspleniaceae	33.3	0	0
<i>Asplenium miradoreense</i> Liebm.	Aspleniaceae	33.3	0	0
<i>Asplenium monanthes</i> L.	Aspleniaceae	0	0	33.3
<i>Asplenium monodon</i> Liebm.	Aspleniaceae	16.7	0	33.3
<i>Asplenium sphaerosporum</i> A. R. Sm.	Aspleniaceae	16.7	0	0
<i>Asplenium tuerckheimii</i> Maxon	Aspleniaceae	16.7	0	0
<i>Austroblechnum wardiae</i> (Mickel y Beitel) Gasper y V. A. O. Dittrich	Blechnaceae	16.7	0	0
<i>Blechnum appendiculatum</i> Willd	Blechnaceae	83.3	66.7	66.7
<i>Ctenitis equestris</i> (Kunze) Ching	Dryopteridaceae	33.3	0	0
<i>Ctenitis hemsleyana</i> (Baker ex Hemsl.) Copel.	Dryopteridaceae	33.3	33.3	0
<i>Ctenitis melanosticta</i> (Kunze) Copel.	Dryopteridaceae	16.7	0	0
<i>Ctenitis mexicana</i> A. R. Sm.	Dryopteridaceae	16.7	0	0
<i>Cyathea bicrenata</i> Liebm.	Cyatheaceae	33.3	66.7	0
<i>Cyathea divergens</i> Kunze	Cyatheaceae	33.3	33.3	0

<i>Cyathea fulva</i> (M. Martens y Galeotti) Fée	Cyatheaceae	16.7	0	0
<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	Athyriaceae	16.7	0	0
<i>Dennstaedtia cornuta</i> (Kaulf.) Mett.	Dennstaedtiaceae	16.7	0	0
<i>Dennstaedtia distenta</i> (Kunze) T. Moore	Dennstaedtiaceae	33.3	33.3	66.7
<i>Dennstaedtia globulifera</i> (Poir.) Hieron.	Dennstaedtiaceae	0	33.3	0
<i>Diplazium expansum</i> Willd.	Athyriaceae	50	100	0
<i>Diplazium franconis</i> Liebm.	Athyriaceae	50	0	33.3
<i>Diplazium lonchophyllum</i> Kunze	Athyriaceae	33.3	66.7	0
<i>Diplazium striatum</i> (L.) C. Presl	Athyriaceae	0	33.3	0
<i>Diplazium ternatum</i> Liebm.	Athyriaceae	16.7	0	0
<i>Hymenasplenium laetum</i> (Sw.) L. Regalado y Prada	Aspleniaceae	0	0	0
<i>Hymenasplenium riparium</i> (Liebm.) L. Regalado y Prada	Aspleniaceae	16.7	33.3	0
<i>Hypolepis bepharochalaena</i> Mickel y Beitel	Dennstaedtiaceae	16.7	0	0
<i>Hypolepis</i> sp.	Dennstaedtiaceae	16.7	0	0
<i>Lophosoria quadripinnata</i> (J. F. Gmel.) C. Chr.	Lophosoriaceae	33.3	0	66.7
<i>Macrothelypteris torresiana</i> (Gaudich.) Ching	Thelypteridaceae	0	33.3	33.3
<i>Marattia laxa</i> Kunze	Marattiaceae	83.3	33.3	33.3
<i>Megalastrum atrogriseum</i> (C. Chr.) A. R. Sm. y R. C. Moran	Dryopteridaceae	0	33.3	0
<i>Megalastrum subincisum</i> (Willd.) A. R. Sm. y R. C. Moran	Dryopteridaceae	16.7	0	0
<i>Parablechnum schiedeanum</i> (Schltdl. ex C. Presl) Gasper y Salino	Blechnaceae	66.7	66.7	66.7

<i>Pleopeltis angusta</i> Humb. y Bonpl. ex Willd.	Polypodiaceae	0	0	33.3
<i>Polypodium eperopeutes</i> Mickel y Beitel	Polypodiaceae	16.7	0	0
<i>Polypodium longepinnulatum</i> E. Fourn.	Polypodiaceae	16.7	0	0
<i>Polypodium rhodopleuron</i> Kunze	Polypodiaceae	0	0	33.3
<i>Polystichum ordinatum</i> (Kunze) Liebm.	Dryopteridaceae	50	0	66.7
<i>Pteris muricata</i> Hook.	Pteridaceae	16.7	0	0
<i>Pteris quadriaurita</i> Retz.	Pteridaceae	33.3	66.7	0
<i>Saccoloma inaequale</i> (Kunze) Mett.	Dennstaedtiaceae	33.3	33.3	0
<i>Serpocaulon falcaria</i> (Kunze) A. R. Sm.	Polypodiaceae	33.3	0	0
<i>Sticherus palmatus</i> (W. Schaffn. ex E. Fourn.) Copel.	Gleicheniaceae	16.7	66.7	0
<i>Vandenboschia radicans</i> (Sw.) Copel.	Hymenophyllacea e	33.3	0	0

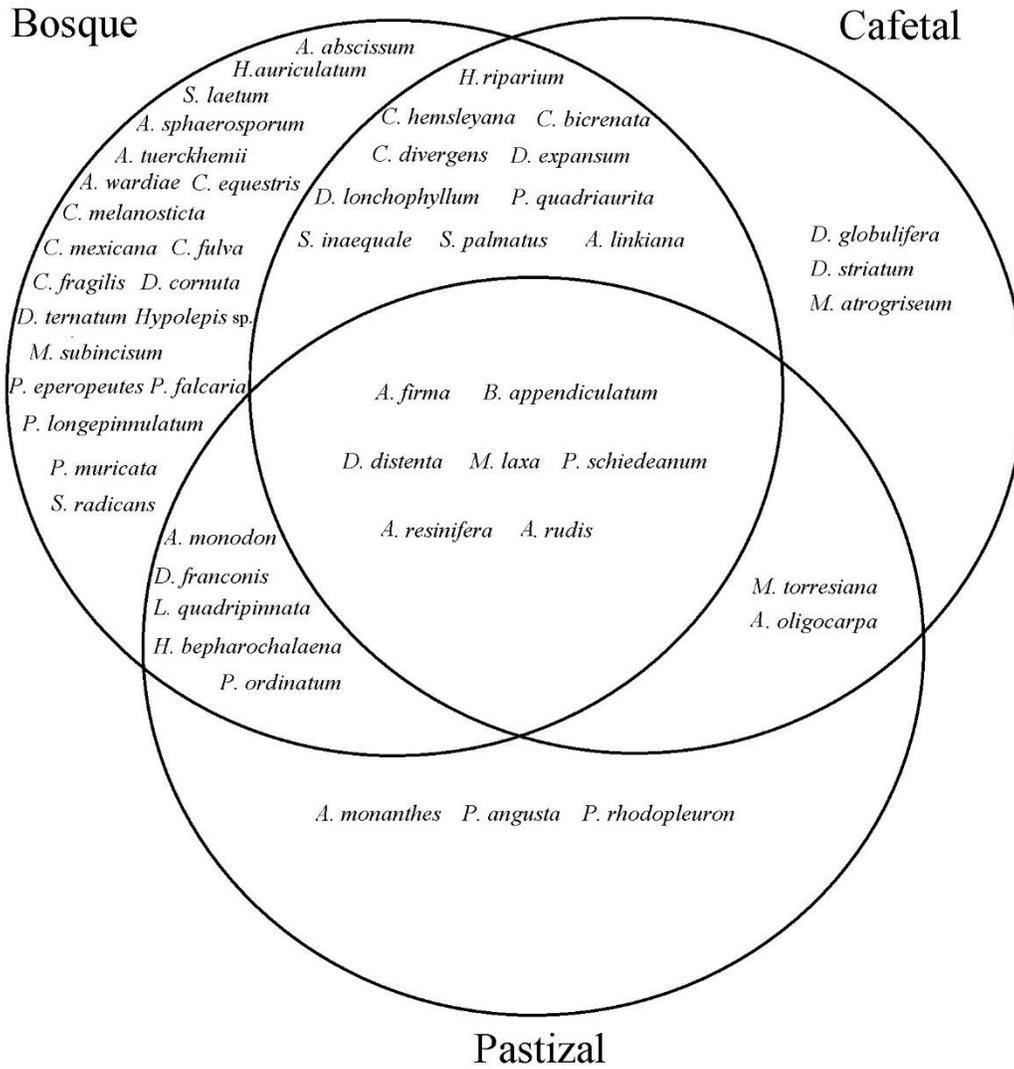


Figura 3. Diagrama de Venn: Especies exclusivas y compartidas de las comunidades ribereñas de helechos en la cuenca del Río la Antigua, Ver., entre los diferentes usos de suelo.

6.3. Diversidad de las comunidades ribereñas de helechos

6.3.1. Diversidad alfa

Los sitios de bosque tuvieron la mayor riqueza de especies, seguidos por los cafetales, mientras que los pastizales fueron los sitios con menor número de especies (Figura 4 y tabla 3). La transición de bosque a pastizal causó una reducción de la riqueza de 31.7%, mientras que la reducción en la transición a cafetal fue de 13.7%. Además, los bosques adyacentes a pastizales ya fueron menos ricos (12.6 especies en promedio) que los bosques adyacentes a cafetales (14.6 especies en promedio) (Figura 4). A pesar de la tendencia observada, las diferencias no fueron significativas para la transición a cafetal ni a pastizal ($t=0.647$, $p=0.276$, g. l.=4, $t=1.697$, $p=0.082$, g. l.=4 respectivamente).

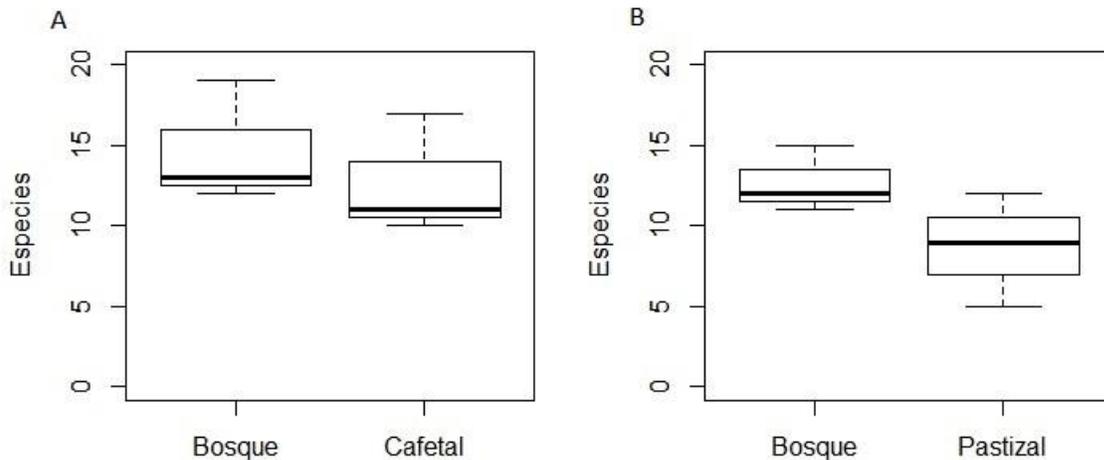


Figura 4. Riqueza de especies de las comunidades ribereñas de helechos en la cuenca del Río la Antigua, Ver., en (A) tres sitios de transición de bosque a cafetal, y (B) tres sitios de transición de bosque a pastizal. $t=0.647$, $p=0.276$, g. l.=4, $t=1.697$, $p=0.082$, g. l.=4 respectivamente

Tabla 3. Diversidad α de las comunidades ribereñas de helechos en la cuenca del Río la Antigua, Ver., estimadores de riqueza e índices de diversidad para cada sitio de estudio.

Sitio	Uso de suelo	Especies	Riqueza (Estimadores)			Diversidad	
			Chao	Jack1	Bootstrap	Shannon	Simpson
3	Bosque	15	25.1	22.6	18.3	2.24	0.85
	Pastizal	12	23.6	18.6	14.7	1.96	0.79
4	Bosque	12	12.8	14.8	13.7	2.07	0.84
	Pastizal	4	4	4	4	1.32	0.72
5	Bosque	11	16.9	15.7	13	1.97	0.83
	Pastizal	9	10.9	10.9	10.0	1.73	0.76
7	Bosque	19	42.3	25.6	21.7	2.67	0.92
	Cafetal	17	17.7	19.8	18.9	2.51	0.88
10	Bosque	12	14.1	14.8	13.4	2.08	0.83
	Cafetal	9	11.1	11.8	10.4	1.87	0.80
11	Bosque	13	16.9	17.7	15.2	2.13	0.84
	Cafetal	10	10.6	11.9	11.1	2.14	0.87
Media	Bosque	13.6	21.3	18.5	15.9	2.19	0.85
Media	Cafetal	12.6	13.1	14.5	13.5	2.17	0.85
Media	Pastizal	8.3	12.8	11.2	9.6	1.7	0.76

La diversidad de los sitios de bosque, cafetal y pastizal siguió el mismo patrón descrito por la riqueza (Tabla 3 y Figura 5). Los bosques que transitaron a pastizales tuvieron menor riqueza y menores valores de índices de Simpson ($t=4.5$, $p=0.02$, g. 1.=2) que los bosques que se convirtieron en cafetales (Tabla 3 y Figura 5).

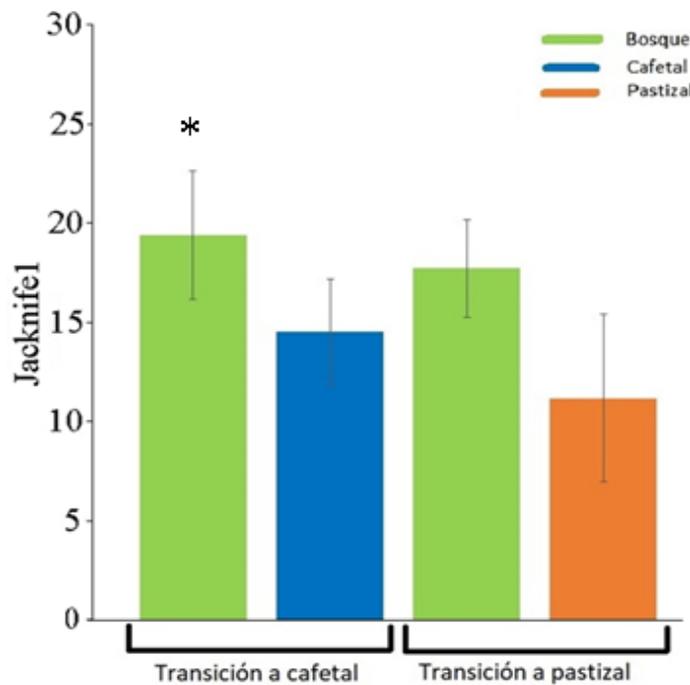


Figura 5. Riqueza de las comunidades ribereñas de la cuenca del Río la Antigua, Ver. Estimador Jackknife 1 en transiciones de bosques a cafetal y a pastizal. Promedios \pm error estándar ($t=5.1$, $*=p<0.05$, g. l.=2 para transición a cafetal y $t=3$, $p=0.09$, g. l.=2 para transición a pastizal)

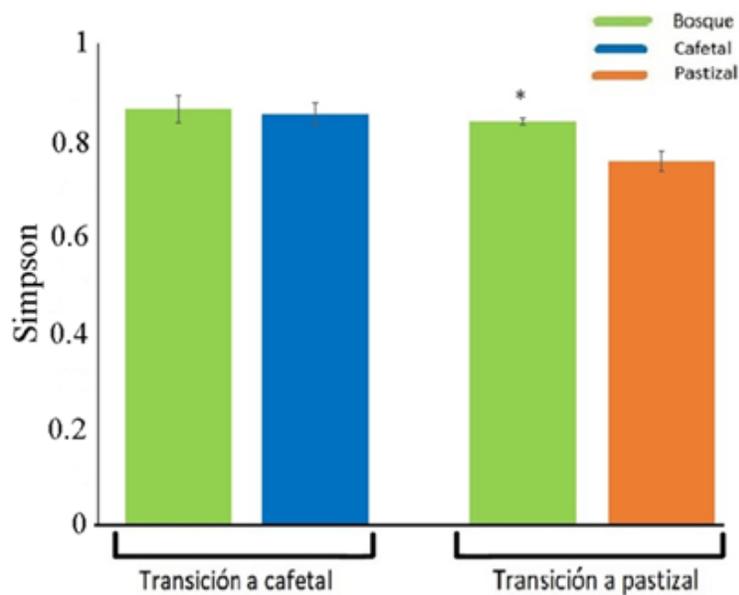


Figura 6. Diversidad de las comunidades ribereñas de la cuenca del Río la Antigua, Ver. Índice de Simpson en sitios de transición de bosque a cafetal y a pastizal. Promedios \pm error estándar ($t=4.5$, $*=p<0.05$, g. l.=2).

Como se observa en las curvas de rarefacción (Figura 7), el número de especies alcanza una asíntota en los bosques y cafetales, lo que indica que se tuvo una mejor estimación de la diversidad total para estos usos de suelo. Adicionalmente, se observó que los bosques tuvieron una mayor densidad (número de individuos por área muestreada) de helechos que sus respectivas transiciones a cafetal o pastizal.

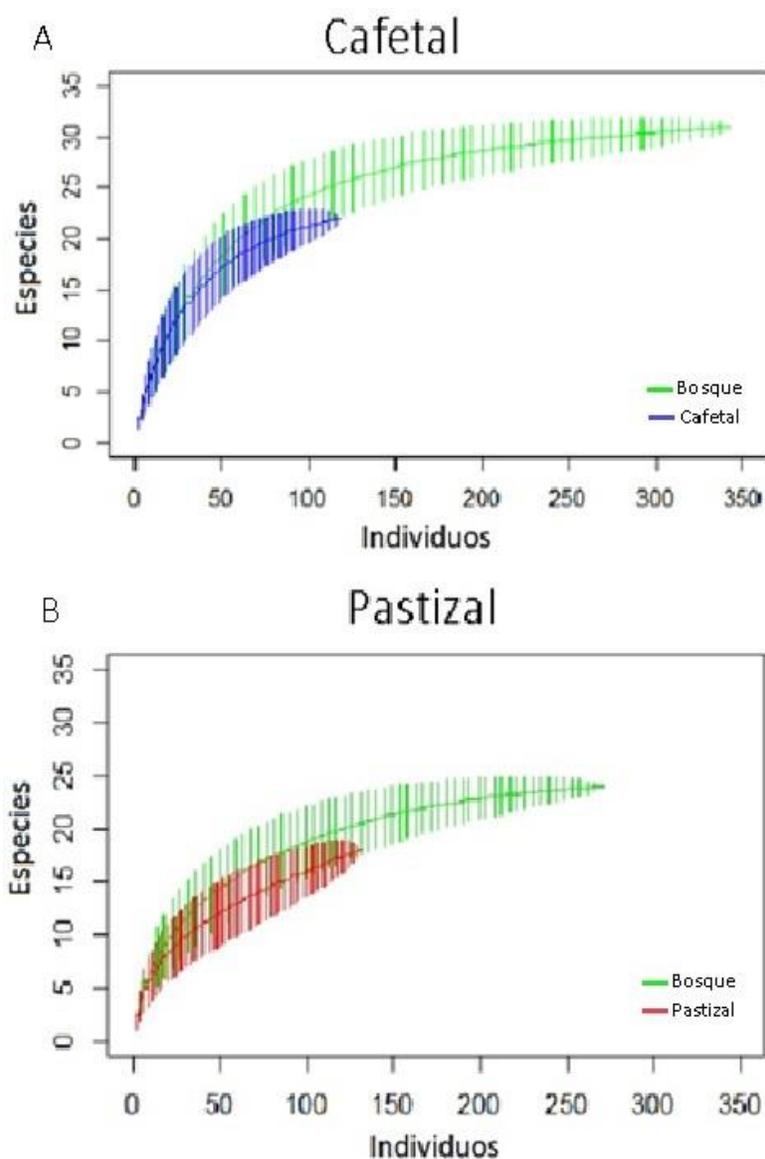


Figura 7. Curvas de rarefacción de los sitios de transición de bosque (A) a cafetal y (B) a pastizal en la cuenca del Río la Antigua, Ver.

6.3.2. Diversidad beta

Las comunidades de helechos ribereños de los sitios de bosques fueron más similares a cafetales que a pastizales, mientras que las especies de helechos encontradas en pastizales son más similares a las encontradas en los cafetales que aquellas encontradas en bosque, tal como lo indican los índices de Sorensen y Jaccard (Tabla 4). Sin embargo, a nivel de sitios individuales, la composición de helechos de un bosque fue más parecida a su pastizal adyacente (Tabla 5) que la de un bosque a su cafetal adyacente (Tabla 6).

Tabla 4. Índices de similitud de Sorensen (arriba y derecha) y de Jaccard (cursivas, abajo e izquierda) de las comunidades de helechos ribereños de la cuenca del Río la Antigua, Ver.

Sorensen/Jaccard	Bosque	Cafetal	Pastizal
Bosque	1	0.538	0.469
Cafetal	<i>0.368</i>	1	0.490
Pastizal	<i>0.306</i>	<i>0.325</i>	1

Tabla 5. Índice de similitud de Sorensen y Jaccard (cursivas) para los sitios de transición Bosque-Pastizal de las comunidades de helechos ribereños de la cuenca del Río la Antigua, Ver.

Sitio	3	4	5
Sorensen/Jaccard	<i>0.67/0.50</i>	<i>0.50/0.33</i>	<i>0.60/0.43</i>

Tabla 6. Índice de similitud de Sorensen y Jaccard (cursivas) para los sitios de transición Bosque-Cafetal de las comunidades de helechos ribereños de la cuenca del Río la Antigua, Ver.

Sitio	7	10	11
Sorensen/Jaccard	<i>0.39/0.24</i>	<i>0.36/0.17</i>	<i>0.52/0.36</i>

Finalmente, las comunidades ribereñas de helechos de bosques con cafetales adyacentes difirieron de las comunidades de bosques con pastizales adyacentes (Figura 8). Cabe resaltar que los sitios de bosques de transición a cafetal se ubican a la derecha de los sitios de cafetal, además estos bosques difieren de los bosques de los sitios de transición a pastizal (Figura 8).

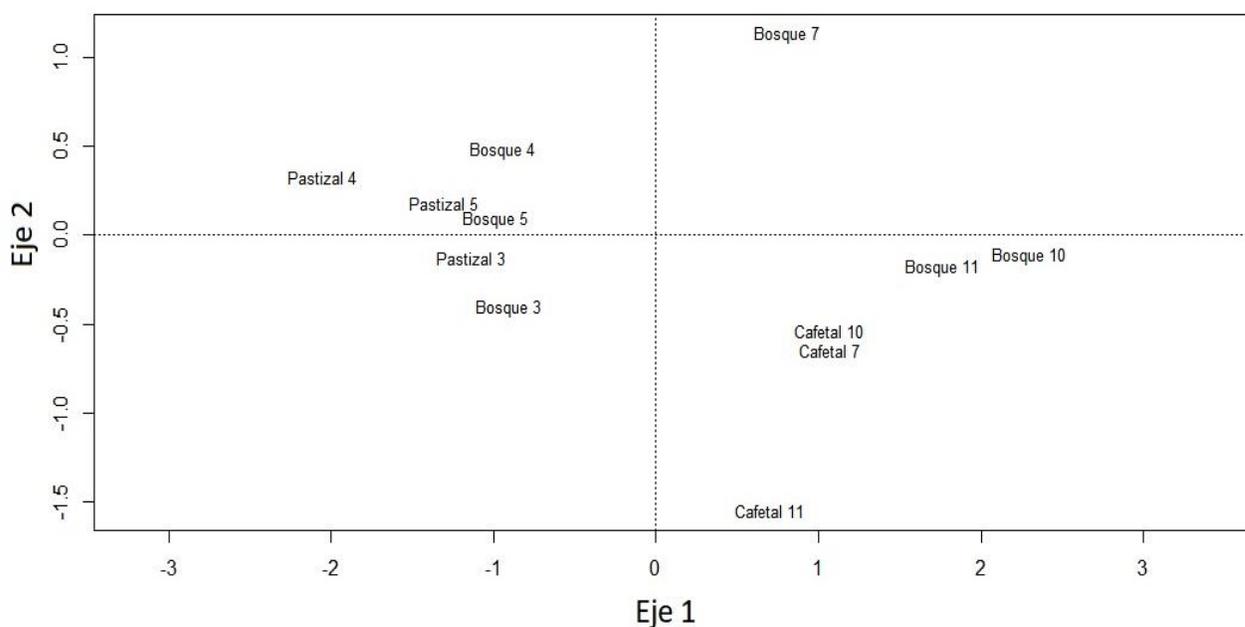


Figura 8. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) de las comunidades de helechos ribereños de la cuenca del Río la Antigua, Ver., en sitios de transición de bosque a cafetal (7, 10 y 11) y a pastizal (3, 4 y 5). El eigenvalor para el eje 1 es de 0.6488 y para el eje 2 de 0.3578.

6.4. Estructura de las comunidades ribereñas de helechos

6.4.1. Abundancia y cobertura

Las comunidades ribereñas de helechos tuvieron una composición similar entre los distintos usos de suelo, como lo indican las curvas de rango-abundancia (Figura 8 y 9). Sin embargo, en ambas transiciones se observa la disminución del número de especies (por las curvas más cortas en cafetales y pastizales), así como la disminución de su abundancia, aunque las especies de las dos curvas no fueron necesariamente las mismas. Los sitios de transición a cafetal (Figura 9a) experimentaron menores cambios que los sitios de transición a pastizal (Figura 9b). Por su parte, los bosques presentaron una mayor riqueza y equitatividad que sus respectivos cafetales o pastizales (Figura 9). *D. expansum* predominó en los sitios de transición de bosque a cafetal (Figura 9a), mientras que en los sitios de transición de bosque a pastizal fue *A. rudis* (Figura 8b).

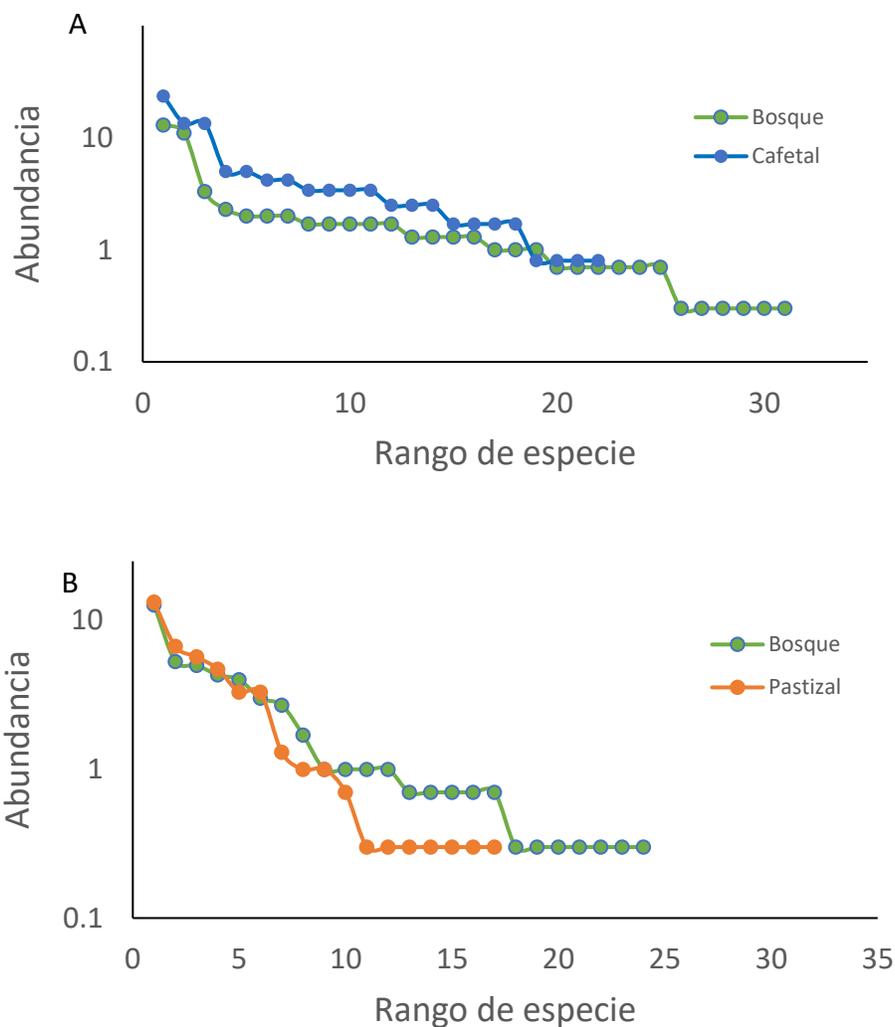


Figura 9. Curvas rango/abundancia de las comunidades de helechos ribereños de la cuenca del Río la Antigua, Ver. (A) sitios de transición de bosque a cafetal y (B) sitios de transición de bosque a pastizal.

En los sitios de transición, la riqueza y la equitatividad fueron menores en los cafetales y pastizales que en sus bosques respectivos (Figura 10). Cabe destacar que los bosques adyacentes a cafetales tuvieron una mayor riqueza y abundancia de especies de helechos ribereños que los bosques adyacentes a pastizales, lo que muestra un posible efecto negativo del uso de suelo más transformado, es decir los pastizales, sobre los fragmentos de bosques remanentes.

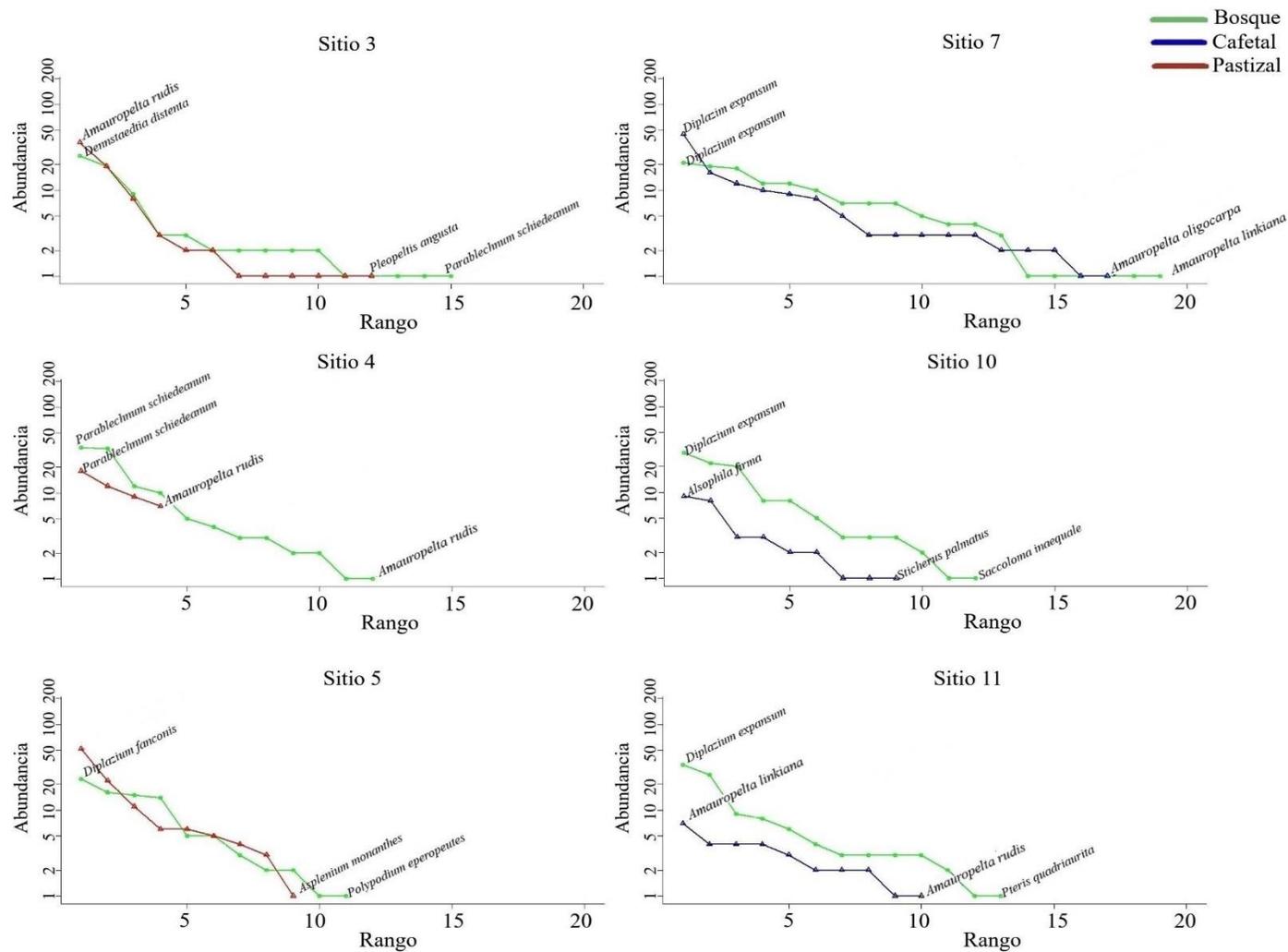


Figura 10. Curvas de rango/abundancia de las comunidades de helechos ribereños de la cuenca del Río la Antigua, Ver. (izq.) Sitios de transición a pastizal (3, 4 y 5) y (der.) sitios de transición a cafetal (7, 10 y 11). Se muestran las especies con mayor y menor abundancia para cada sitio y uso de suelo.

La abundancia relativa de algunas especies fue afectada por el cambio de uso de suelo. *A. firma*, *P. schiedeanum* y *A. rudis* tuvieron una reducción del 3% al 8% en los cafetales, que fue más acentuada en *A. rudis*, mientras que las abundancias relativas de *A. firma* y *M. laxa* disminuyeron entre 4% y 11%. La especie más afectada por la transformación de bosque a pastizal fue el helecho arborescente *A. firma*. Del lado contrario, tres especies aumentaron su abundancia relativa después de la transformación de bosque a cafetal: *B. appendiculatum* (5.95%), *M. laxa* y *A. resinifera* (Figura 11). En los pastizales, la abundancia de *D. distenta*, *P. schiedeanum* y *A. resinifera* aumentó entre el 10% y el 20%. Las dos últimas especies fueron las mismas que sufrieron una disminución de abundancia en la transición a cafetal (Figura 11).

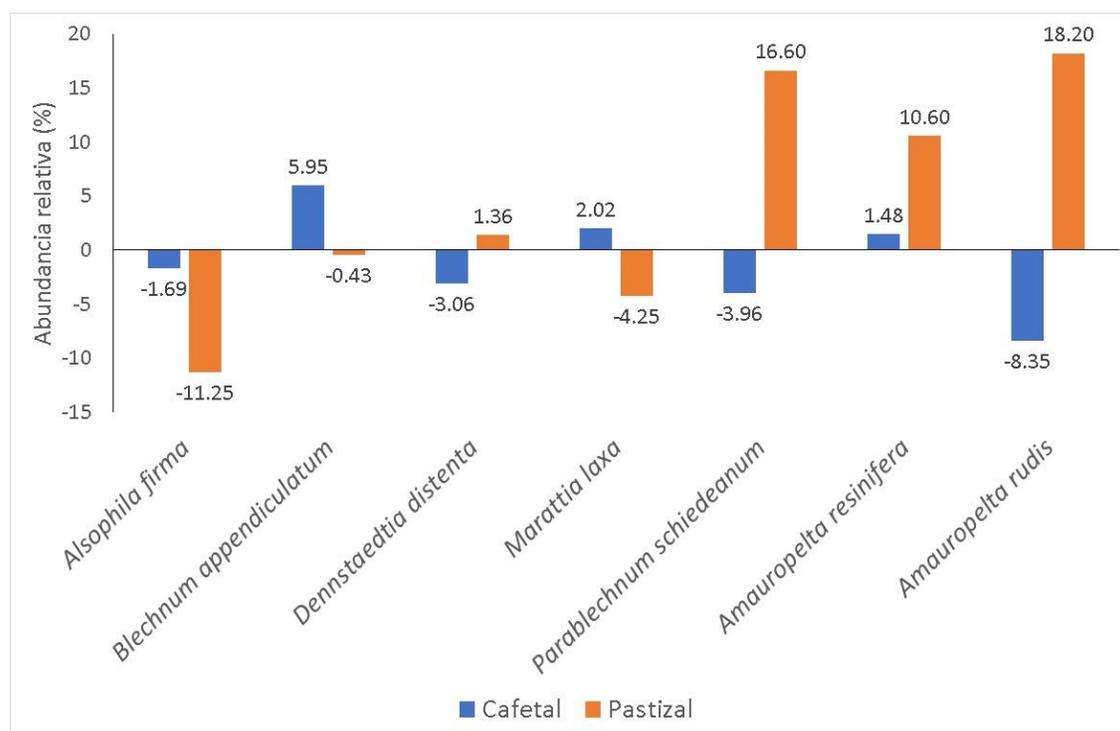


Figura 11. Cambios en la abundancia relativa (%) de especies de helechos comunes en zonas ribereñas en sitios transformados de bosque a cafetal (barras azules) y a pastizal (barras naranjas) en ríos de primer orden de la cuenca del Río la Antigua, Ver.

El cambio de uso de suelo también afectó la cobertura en determinadas especies. La cobertura de *A. firma*, por ejemplo, disminuyó en todos los sitios de transición a cafetal (tabla 7). Sin embargo, en algunas especies el efecto del uso de suelo no fue tan claro, como en el caso de *D. expansum*, por ejemplo, cuya cobertura aumentó en dos de los tres sitios, pero sufrió una fuerte disminución en el tercer sitio (Tabla 7).

Tabla 7. Cambios en la cobertura relativa (%) de especies de helechos ribereños de la cuenca del Río la Antigua, Ver., en sitios de transición de bosque a cafetal

Sitio	Especie	Cobertura relativa		Cambio
		Bosque (%)	Cafetal (%)	
7	<i>Alsophila firma</i>	45.9	10.4	-35.5
	<i>Cyathea bicrenata</i>	4.1	4.24	0.1
	<i>Diplazium expansum</i>	4.92	47.1	42.2
	<i>Marattia laxa</i>	3.18	0.11	8.6
	<i>Parablechnum schiedeanum</i>	2.87	1.28	-1.6
	<i>Amauropelta linkiana</i>	0.10	6.86	6.8
	<i>Amauropelta rudis</i>	2.87	1	-1.9
10	<i>Alsophila firma</i>	38	34.2	-3.8
	<i>Diplazium expansum</i>	30.6	30.9	0.3
	<i>Saccoloma inaequale</i>	4.41	0.61	-3.8
11	<i>Alsophila firma</i>	53.9	43.2	-10.7
	<i>Blechnum appendiculatum</i>	0.52	8.53	8.0
	<i>Diplazium expansum</i>	29.3	5.45	-23.8
	<i>Diplazium lonchophyllum</i>	0.17	0.21	0.0
	<i>Pteris quadriaurita</i>	0.52	0.10	-0.4
	<i>Amauropelta linkiana</i>	0.52	21.4	20.9

En la transición a pastizal, *A. rudis* fue la especie más beneficiada con aumentos en su cobertura de entre 3 y 43%, seguido por *A. resinifera* que en un sitio aumentó su cobertura en 26% (Tabla 8). Del lado contrario, *D. franconis* fue la especie que más cobertura perdió en la transición de bosque a pastizal (tabla 8).

Tabla 8. Cambios en la cobertura relativa (%) de las especies de helechos ribereños de la cuenca del Río la Antigua, Ver., en sitios de transición de bosque a pastizal.

Sitio	Especie	Cobertura relativa		Cambio
		Bosque (%)	Pastizal (%)	
3	<i>Alsophila firma</i>	0.08	0.17	0.1
	<i>Blechnum appendiculatum</i>	0.08	0.17	0.1
	<i>Dennstaedtia distenta</i>	42.4	41.4	-1.0
	<i>Hypolepis bepharochalaena</i>	3.02	0.99	-2.0
	<i>Lophosoria quadripinnata</i>	0.45	6.60	6.2
	<i>Marattia laxa</i>	3.02	0.99	-2.0
	<i>Parablechnum schiedeanum</i>	0.45	1.16	0.7
	<i>Polystichum ordinatum</i>	6.95	7.92	1.0
4	<i>Amauropelta rudis</i>	22.9	39.1	16.2
	<i>Lophosoria quadripinnata</i>	22.9	19.6	-3.3
	<i>Parablechnum schiedeanum</i>	13.9	39.1	25.2
	<i>Amauropelta resinifera</i>	0.06	26.1	26.0
5	<i>Amauropelta rudis</i>	12.1	15.2	3.1
	<i>Asplenium monodon</i>	0.08	0.06	0.0
	<i>Blechnum appendiculatum</i>	3.16	0.47	-2.7
	<i>Dennstaedtia distenta</i>	16.9	1.63	-15.3
	<i>Diplazium franconis</i>	32.3	5.30	-27.0
	<i>Polystichum ordinatum</i>	27.1	30.1	3.0
	<i>Amauropelta rudis</i>	12.5	55.9	43.4

6.4.2. Índices de valor de importancia

Para averiguar el conjunto del efecto del cambio de uso de suelo sobre la frecuencia relativa, cobertura y densidad relativas de los helechos ribereños, se calculó el índice de valor de importancia (I. V. I.) que resume estos tres efectos. En los sitios de transición de bosque a cafetal, *D. expansum* fue la especie más importante en ambos tipos de uso de suelo (Tabla 9). Sin embargo, el I.V.I. de las especies del bosque, como *A. firma* y *M. laxa*, disminuyó en la transición a cafetal, mientras que el de casi todas las especies de Thelypteridaceae aumentó en los cafetales (Tabla 9). En los sitios de transición de bosque a pastizal, *A. rudis* fue la especie más importante de ambos tipos de uso de suelo (Tabla 10). La transición de bosque a pastizal se reflejó en una reducción del I.V.I. de especies arborescentes (Cyatheaceae) y un aumento del I.V.I. de especies de las familias Thelypteridaceae y Blechnaceae (Tabla 10). En algunos sitios se reconocieron algunas excepciones de estas tendencias, por ejemplo, en el sitio 7 de transición a cafetal y el sitio 4 de transición a pastizal el I.V.I de *M. laxa* aumentó, mientras que, en sitios de pastizal, como el 4, *A. resinifera* disminuyó (Tabla 11).

Tabla 9. Índices de valor de importancia (I.V.I.) para las especies de las comunidades de helechos ribereños de la cuenca del Río la Antigua, Ver., encontradas en los sitios de transición de bosque a cafetal (Fr = Frecuencia relativa; Cr = Cobertura relativa, Dr = Densidad relativa). I.V.I. = (Fr + Cr + Dr) /3*100

BOSQUE					CAFETAL				
Especie	Fr	Cr	Dr	I.V.I. (100%)	Especie	Fr	Cr	Dr	I.V.I. (100%)
<i>D. expansum</i>	0.25	0.28	0.28	26.9	<i>D. expansum</i>	0.26	0.37	0.31	31.5
<i>A. firma</i>	0.13	0.36	0.15	21.3	<i>A. linkiana</i>	0.15	0.11	0.15	13.5
<i>M. laxa</i>	0.06	0.08	0.04	6.2	<i>A. firma</i>	0.07	0.19	0.06	10.3
<i>S. falcaria</i>	0.03	0.03	0.06	4.1	<i>M. laxa</i>	0.04	0.07	0.07	5.8
<i>M. subincisum</i>	0.03	0.05	0.04	3.7	<i>B. appendiculatum</i>	0.05	0.03	0.09	5.4
<i>P. schiedeana</i>	0.04	0.02	0.02	3.1	<i>P. schiedeana</i>	0.06	0.03	0.03	3.8
<i>C. melanosticta</i>	0.03	0.02	0.03	2.9	<i>A. rudis</i>	0.06	0.02	0.04	3.7
<i>V. radicans</i>	0.03	0.02	0.04	2.8	<i>D. distenta</i>	0.02	0.04	0.04	3.1
<i>C. hemsleyana</i>	0.04	0.01	0.03	2.6	<i>D. striatum</i>	0.04	0.01	0.04	3.1
<i>P. quadriaurita</i>	0.04	0.02	0.02	2.5	<i>M. torresiana</i>	0.04	0.03	0.02	3.0
<i>D. ternatum</i>	0.03	0.00	0.04	2.4	<i>M. atrogriseum</i>	0.03	0.03	0.01	2.2
<i>A. rudis</i>	0.03	0.01	0.02	2.1	<i>S. palmatus</i>	0.03	0.01	0.03	2.1
<i>A. wardiae</i>	0.03	0.01	0.02	2.1	<i>D. lonchophyllum</i>	0.04	0.00	0.02	1.9
<i>P. ordinatum</i>	0.03	0.00	0.02	2.0	<i>A. resinifera</i>	0.02	0.02	0.02	1.8
<i>C. mexicana</i>	0.01	0.02	0.03	1.8	<i>C. bicrenata</i>	0.02	0.02	0.01	1.7
<i>H. riparium</i>	0.03	0.00	0.02	1.6	<i>P. quadriaurita</i>	0.03	0.00	0.01	1.5
<i>D. cornuta</i>	0.02	0.01	0.02	1.4	<i>C. divergens</i>	0.01	0.02	0.01	1.3
<i>S. inaequale</i>	0.01	0.02	0.01	1.4	<i>C. hemsleyana</i>	0.02	0.00	0.01	1.1
<i>C. equestris</i>	0.02	0.00	0.01	1.2	<i>H. riparium</i>	0.02	0.00	0.01	1.1
<i>B. appendiculatum</i>	0.01	0.00	0.02	1.1	<i>D. globulifera</i>	0.01	0.01	0.00	0.9
<i>H. laetum</i>	0.02	0.00	0.01	1.0	<i>S. inaequale</i>	0.01	0.00	0.01	0.8
<i>A. linkiana</i>	0.01	0.00	0.01	0.9	<i>A. oligocarpa</i>	0.01	0.00	0.00	0.5
<i>A. tuerckhemii</i>	0.01	0.00	0.01	0.9					
<i>C. bicrenata</i>	0.01	0.01	0.00	0.8					
<i>C. fulva</i>	0.01	0.01	0.00	0.8					
<i>D. lonchophyllum</i>	0.01	0.00	0.01	0.7					
<i>A. miradoreense</i>	0.01	0.00	0.01	0.7					
<i>A. sphaerosporum</i>	0.01	0.00	0.01	0.6					
<i>D. franconis</i>	0.01	0.00	0.00	0.3					
<i>P. longepinnulatum</i>	0.01	0.00	0.00	0.3					

Tabla 10. Índices de valor de importancia (I.V.I.) para las especies de las comunidades de helechos ribereños de la cuenca del Río la Antigua encontradas en los sitios de transición de bosque a pastizal (Fr = Frecuencia relativa; Cr = Cobertura relativa; y Dr = Densidad relativa). I.V.I. = (Fr + Cr + Dr) /3*100

BOSQUE					PASTIZAL				
Especie	Fr	Cr	Dr	I.V.I. (100%)	Especie	Fr	Cr	Dr	I.V.I. (100%)
<i>A. rudis</i>	0.26	0.13	0.23	20.8	<i>A. rudis</i>	0.31	0.50	0.30	37.0
<i>D. distenta</i>	0.11	0.08	0.34	17.9	<i>P. ordinatum</i>	0.13	0.23	0.09	15.2
<i>P. ordinatum</i>	0.10	0.12	0.07	9.7	<i>P. schiedeanum</i>	0.15	0.02	0.23	13.5
<i>M. laxa</i>	0.06	0.15	0.04	8.5	<i>D. distenta</i>	0.08	0.12	0.08	9.0
<i>D. franconis</i>	0.08	0.13	0.03	8.3	<i>A. resinifera</i>	0.11	0.01	0.11	7.5
<i>P. schiedeanum</i>	0.09	0.08	0.04	7.0	<i>L. quadripinnata</i>	0.08	0.02	0.07	5.7
<i>L. quadripinnata</i>	0.06	0.13	0.02	6.5	<i>A. oligocarpa</i>	0.02	0.03	0.03	2.7
<i>C. bicrenata</i>	0.01	0.00	0.11	4.2	<i>D. franconis</i>	0.02	0.04	0.01	2.4
<i>C. divergens</i>	0.02	0.05	0.04	3.6	<i>B. appendiculatum</i>	0.03	0.00	0.02	1.8
<i>A. firma</i>	0.02	0.04	0.01	2.2	<i>P. rhodopleuron</i>	0.02	0.02	0.02	1.8
<i>B. appendiculatum</i>	0.03	0.02	0.01	2.2	<i>A. monodon</i>	0.01	0.00	0.01	0.6
<i>S. falcaria</i>	0.02	0.03	0.01	1.9	<i>H. bepharochalaena</i>	0.01	0.00	0.01	0.5
<i>H. bepharochalaena</i>	0.01	0.00	0.02	1.0	<i>A. monanthes</i>	0.01	0.00	0.00	0.4
<i>D. lonchophyllum</i>	0.02	0.00	0.00	0.8	<i>M. torresiana</i>	0.01	0.00	0.00	0.4
<i>Hypolepis sp</i>	0.01	0.01	0.00	0.8	<i>M. laxa</i>	0.01	0.00	0.00	0.4
<i>A. linkiana</i>	0.01	0.01	0.00	0.8	<i>A. firma</i>	0.01	0.00	0.00	0.4
<i>P. muricata</i>	0.01	0.01	0.00	0.8	<i>P. angusta</i>	0.01	0.00	0.00	0.4
<i>A. miradorese</i>	0.01	0.00	0.01	0.7					
<i>A. auriculatum</i>	0.01	0.00	0.00	0.5					
<i>S. palmatus</i>	0.01	0.01	0.00	0.5					
<i>C. fragilis</i>	0.01	0.00	0.00	0.3					
<i>A. monodon</i>	0.01	0.00	0.00	0.3					
<i>P. eperopeutes</i>	0.01	0.00	0.00	0.3					
<i>A. resinifera</i>	0.01	0.00	0.00	0.3					

Tabla 11. Diferencias en los índices de valor de importancia (I.V.I.) en los sitios de transición de las siete especies comunes de las comunidades de helechos ribereños de la cuenca del Río la Antigua, Ver., en bosque, cafetal y pastizal. Los guiones indican ausencia de especie.

Especie	Sitio					
	3 Bosque/ pastizal	4 Bosque/ pastizal	5 Bosque/ pastizal	7 Bosque/ cafetal	10 Bosque/ cafetal	11 Bosque/ cafetal
<i>A. firma</i>	1.2/1.4	-/-	1.2/1.4	24/8.1	26.3/28.4	35.1/19.8
<i>M. laxa</i>	2.2/1.7	17.9/47.6	-/-	6.8/10.3	-/-	-/-
<i>A. rudis</i>	25.3/41.8	-/-	-/-	5.1/2.8	-/-	-/-
<i>B. appendiculatum</i>	1.2/1.4	-/-	1.2/1.4	-/-	-/-	1.9/16.3
<i>P. schiedeanum</i>	1.4/3.1	22.2/44	-/-	3.8/4	-/-	-/-
<i>D. distenta</i>	32.2/27.2	-/-	32.2/27.7	-/-	-/-	-/-
<i>A. resinifera</i>	-/-	23.1/12.6	-/-	-/-	-/-	-/-

6.5. Proporción de individuos fértiles de las comunidades de helechos ribereños

La proporción de individuos fértiles por especie aumentó con el cambio de uso de suelo a cafetales. Así aumentó la fertilidad en tres de las siete especies más comunes que ocurrieron en los tres tipos de uso de suelo; por ejemplo, la proporción de individuos fértiles de *A. resinifera* aumentó 50% (Figura 12). Por el contrario, la transición a pastizal causó la disminución de la proporción de individuos fértiles de tres especies, siendo la más afectada *B. appendiculatum* con una reducción de casi el 40% (Figura 12).

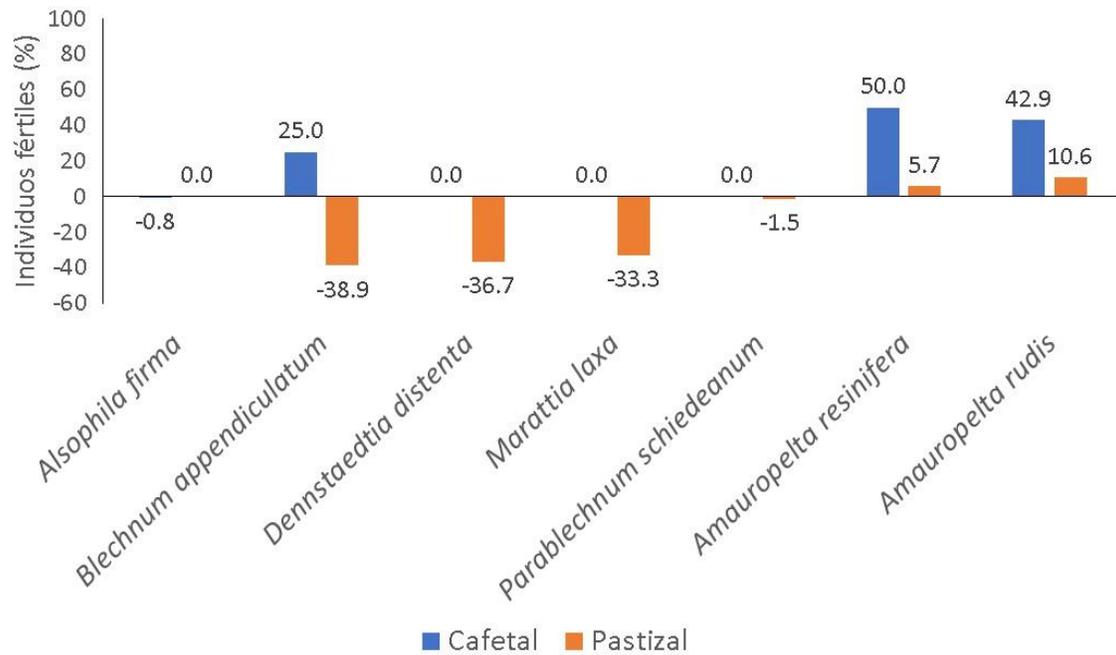


Figura 12. Cambios en la proporción de individuos fértiles de las especies comunes de las comunidades de helechos ribereños de la cuenca del Río la Antigua, Ver., en sitios de transición de bosque a cafetal (barras azules) y a pastizal (barras naranjas).

7. Discusión

7.1. Impacto del cambio de uso de suelo en la riqueza y diversidad de helechos ribereños

Las alteraciones inherentes al cambio de uso de suelo, como la tala o extracción selectiva de especies pueden afectar de manera directa a la diversidad o de manera indirecta como el uso de fertilizantes y plaguicidas. Varios trabajos han documentado cómo las modificaciones antropogénicas a los ecosistemas naturales causan una pérdida de diversidad (Carreño, 2006; Martínez *et al.*, 2009; Renteral-González, 2014; Carvajal-Hernández *et al.*, 2017). En particular, la vegetación ribereña se ve afectada por estas modificaciones ya que los cambios directos, como la tala, aumentan la apertura de dosel incrementando la temperatura y la intensidad lumínica y disminuyendo la humedad relativa (Padmawhate *et al.*, 2004), mientras que los suministros agrícolas y ganaderos son lixiviados y movilizados por las lluvias a los cuerpos de agua causando problemas de eutrofización y contaminación del ecosistema ribereño (Rosswall y Paustian, 1984; Smil, 1999; Van Breemen *et al.*, 2002; Galloway *et al.*, 2004).

La dinámica de los sistemas ribereños promueve la alta diversidad de las comunidades vegetales que los caracterizan (Naiman *et al.*, 1993, 2000; Palmquist *et al.*, 2017). En el estudio de Renteral-González (2014) como en este trabajo se demostró que las comunidades de helechos son particularmente ricas en las zonas ribereñas. En el presente trabajo se encontraron 51 especies en 960 m² muestreados en un total de 12 sitios (seis bosques, tres cafetales y tres pastizales). Si bien la riqueza fue menor que la encontrada por Renteral-González (2014) (71 especies en 1,100 m²), representaron el ~66% del número de especies reportado por García-Franco *et al.* (2008) en 3,000 m² y el ~94% de las reportadas por Carreño (2006) en 11,000 m². Cabe resaltar que estos dos últimos trabajos no estaban

restringidos a zonas ribereñas, por lo que el porcentaje de las especies ribereñas encontradas con respecto a lo reportado por Carreño (2006) y por García-Franco *et al.* (2008) demuestra que los ecosistemas ribereños concentran una porción considerable de las especies de helechos dentro de los bosques mesófilos de montaña.

Es necesario considerar que la investigación del presente trabajo se enfocó exclusivamente en la ribera de bosques y en los cafetales o pastizales adyacentes, por lo que el área total de muestreo fue menor que en los tres estudios mencionados anteriormente. Previamente se ha estudiado la diversidad remanente de helechos en cafetales. En uno de estos trabajos se encontró una pérdida del 23.7% de especies de helechos en comparación con el bosque original (Carreño, 2006). Esta disminución es casi el doble de la pérdida de diversidad que se registró en el presente estudio. Por lo anterior, se infiere que los helechos de la vegetación ribereña son más tolerantes al cambio de uso de suelo, ya que las características abióticas como la temperatura y la humedad observadas en la ribera (Gregory *et al.*, 1991; Granados-Sánchez *et al.*, 2006) siguen favoreciendo todas las etapas de su ciclo de vida: la germinación de esporas, el desarrollo del gametofito, la fecundación, y el crecimiento de los esporofitos. Además, el flujo de agua y la generación de corrientes aéreas en los ríos promueve la dispersión tanto de propágulos vegetativos como de esporas de helechos y, en consecuencia, propicia una mayor colonización de estas zonas (Page, 2002; Gómez-Noguez *et al.*, 2016). Otro aspecto determinante en la composición vegetal de las riberas es el cambio constante de las condiciones ambientales a consecuencia de las inundaciones periódicas y la intemperización del sustrato (Gregory *et al.*, 1991; Naiman *et al.*, 1993), perturbaciones a las cuales se adaptaron varias especies de helechos reófitos (Van Steenis, 1981; Masahiro, 2017; Mehlreter, 2008b).

Las prácticas de manejo de los pastizales para la ganadería conllevan la tala casi total del bosque original, mientras en los cafetales se conserva un dosel parcial del bosque original o de árboles de sombra cultivados. Por esta razón, la apertura del dosel de los pastizales que limitaron a la zona ribereña en este estudio fue dos a tres veces mayor que en el bosque original. La reducción del dosel y el consecuente aumento en la cantidad de luz que llega al sotobosque se ha relacionado con la disminución de la riqueza de helechos (Renteral-González, 2014). Además, como se mencionó previamente, el manejo de los sistemas ganaderos implica la introducción de pastos de rápido crecimiento que invaden el suelo desnudo y aumentan la competencia con helechos, que son marginados a microambientes más pobres (Grime, 1985; Page, 2002).

Con el cambio de uso de suelo de bosque a pastizal, Martínez *et al.* (2009) encontraron una disminución de la riqueza de helechos semejante a la reportada en este trabajo, que fue de aproximadamente 30%, probablemente debido a la menor sombra y humedad relativa en los pastizales (Page, 1985; Grime, 1985; Page, 2002; Padmawathe *et al.*, 2004).

La comunidad de helechos ribereños de los cafetales alcanzó un índice de Simpson similar al bosque, indicando que la equitatividad de la abundancia de las especies en cafetal no difiere de lo observado en bosque. Sin embargo, el índice de Simpson fue significativamente más bajo en los pastizales que en los bosques. Una distribución menos equitativa muestra una comunidad menos estructurada y diversa (Magurran, 2004), que significa no sólo que en los pastizales se extinguen unas especies, sino que además afecta la abundancia y el desarrollo de las especies remanentes para el beneficio de muy pocas especies dominantes. Algunas especies de helechos pueden soportar condiciones de alta irradiación lumínica (Slocum *et al.*, 2004), bajos nutrientes (Grime, 1985; Tuomisto y

Poulsen, 1996) e incluso desarrollarse en suelos contaminados con metales pesados (Ma *et al.*, 2001; Arcand y Ranker, 2008), por lo que no es de sorprenderse que se detectara un incremento en la abundancia de algunas especies de helechos bajo las condiciones de profunda alteración en los pastizales. Por ejemplo, *A. rudis* y *A. resinifera* son consideradas especies ruderales indicadoras de disturbio y asociadas a condiciones de pastizal (Kappelle, 2006; Carvajal-Hernández *et al.*, 2017), así como *L. quadripinnata*, que tiene mejor desempeño en zonas perturbadas que en las conservadas (Bernabe *et al.* 1999).

Aunque hay muchas alteraciones en las comunidades de helechos debido al cambio de uso de suelo, y especialmente en la transformación del paisaje de bosque a pastizal, las comunidades ribereñas son resistentes en cierta medida, ya que pueden conservar una parte de la diversidad de helechos terrestres del bosque mesófilo de montaña, como se muestra en este y en otros trabajos (Renteral-González, 2014), porque las condiciones microclimáticas promovidas por el canal activo (Gregory *et al.* 1991; Naiman *et al.* 2000) benefician su establecimiento y permanencia (Van Steenis, 1981; Page, 2002; Jansson *et al.*, 2005; Mehltreter 2008b; Gómez-Noguez *et al.*, 2016; Masahiro, 2017). Sin embargo, el efecto amortiguador de las zonas ribereñas es insuficiente para evitar las fuertes pérdidas de diversidad cuando se transforma un bosque en pastizal, especialmente si esta transformación elimina por completo la vegetación original de la zona ribereña, por lo que se requieren medidas de mitigación orientadas para la conservación de una parte de la vegetación ribereña original que pueden servir como zonas de amortiguamiento.

7.2. Efecto del cambio de uso de suelo en la abundancia, cobertura y valores de importancia de helechos ribereños

Una de las causas de la disminución observada en los índices de diversidad de las comunidades de helechos ribereños en respuesta a los cambios de uso de suelo es la modificación en la frecuencia, cobertura o abundancia de muchas especies originales de los bosques en respuesta a las condiciones ambientales alteradas. Sólo pocas de las especies originales del bosque aumentaron su importancia cuando ocurrió el cambio de uso de suelo. La abundancia, frecuencia, y densidad relativa de *B. appendiculatum*, por ejemplo, aumentaron. En consecuencia, su I.V.I. se multiplicó por un factor 5 en la transición de bosque a cafetal. Después de la transformación de bosque a pastizal, más especies aumentaron su abundancia fuertemente como por ejemplo *A. rudis*, *P. schiedeanum* y *A. resinifera*. Para las dos últimas especies el incremento en su abundancia en sitios perturbados con valores altos de apertura de dosel (54-72%) ya ha sido reportado anteriormente (Renteral-González, 2014). El I.V.I. aumentó como consecuencia del incremento en las abundancias de estas tres especies, registrando el incremento mayor para *A. resinifera*, donde la magnitud fue 25 veces mayor en pastizal que en bosque. Algunas especies la familia Thelypteridaceae se encuentran en sitios de clima cálido con alta exposición de luz (Mickel y Smith, 2004; Carreño, 2006; Mehltreter, 2008a; Tejeda, *et al.*, 2008; Renteral-González, 2014). Por esta razón, se les considera como especies ruderales que cuentan con una serie de estrategias en su historia de vida para conservar e incluso aumentar su abundancia después de disturbios naturales o como en este, caso a consecuencia del cambio de uso de suelo a cafetal o a pastizal.

La disminución de los índices de diversidad con los cambios de uso de suelo de bosque a cafetal o pastizal se debió también a la disminución de la abundancia y frecuencia de algunas especies, o bien de su desaparición local. Lo anterior ocurre principalmente en especies de helechos arborescentes como *C. bicrenata*, *C. fulva*, *A. firma* y de especies con rizomas masivos como *M. laxa*. *C. fulva* fue eliminada por completo en condiciones de cafetal y pastizal, *C. bicrenata* solo fue exterminado en pastizal, y *A. firma* y *M. laxa* fueron reducidos en todas sus variables de diversidad (reflejado en su I.V.I.), especialmente en los pastizales. En el caso de los helechos arborescentes, el manejo de pastizales y cafetales lleva a la remoción de estas plantas por tala directa, siendo esta práctica más intensa en pastizales, donde se quita por completo el estrato arbóreo. Además de la remoción por el manejo propio de cafetales y pastizales, los dueños de los terrenos suelen talar helechos arborescentes para su uso en la construcción, como venta ilegal de “maquique” para uso como sustrato de orquídeas (Eleuterio y Pérez-Salicrup, 2006; Williams-Linera, 2012) o simplemente los eliminan para promover el crecimiento del pastizal. Sólo pocas especies se pueden recuperar después de una tala, por ejemplo, *A. firma* tiene la capacidad de formar estolones a partir de la ramificación de su tronco principal. Además, esta especie prefiere establecerse en zonas perturbadas, posiblemente porque ahí hay más luz que en el sotobosque denso (Bernabe *et al.*, 1999; William-Linera, 2012; Mehlreter y García-Franco, 2008). Otra especie que logra rebrotar es *M. laxa*, probablemente debido a su reserva de almidón resguardada en el rizoma, esta especie se detectó aun en cafetales y pastizales (del Carmen Lavallo y Mengascini, 2007). A diferencia de *A. firma* y *M. laxa*, *C. bicrenata* y *C. fulva* carecen de capacidades regenerativas por lo que son más susceptibles a ser eliminadas por la tala cuando se cambia el uso de suelo a cafetal o a pastizal.

Se concluye que la transformación de bosque a cafetal causa un menor impacto sobre la diversidad y estructura de las comunidades ribereñas de helechos que la transformación a pastizal. Sin embargo, este proceso de transformación aumenta la abundancia y cobertura de las especies ruderales (*A. rudis*, *A. resinifera*, *B. appendiculatum* y *P. schiedeanum*) y se disminuyen moderadamente las de las especies arborescentes (*C. fulva*, *C. bicrenata*, *A. firma* y *M. laxa*). Sin embargo, en la transformación de bosque a pastizal se eliminan o disminuyen drásticamente las abundancias y coberturas de las especies de helechos arborescentes por la tala directa. Además, las especies susceptibles a la radiación solar mueren por el aumento en la apertura de dosel y las nuevas condiciones ambientales, distintas a las del bosque original. Las nuevas condiciones ambientales, especialmente la competencia por los pastos cultivados, tampoco permiten el establecimiento de especies ruderales de helechos ribereños.

7.3. Efectos del cambio de uso de suelo sobre la fertilidad de los helechos ribereños

Los efectos del cambio de uso de suelo (transformación de bosque ya sea a cafetal o a pastizal) sobre la fertilidad de los helechos ribereños, han sido poco estudiados. Además de medir los efectos en la diversidad y estructura de las comunidades ribereñas de helechos, en este trabajo también se cuantificó el impacto del cambio de uso de suelo en la fertilidad. Los resultados obtenidos indicaron que las condiciones ambientales de cafetales incrementaron la proporción de individuos fértiles en *B. appendiculatum*, *A. resinifera* y *A. rudis*. Carreño (2006) reportó el efecto positivo para la primera de las tres especies en condiciones de cafetal, pero no en ecosistemas ribereños. Se ha reportado que un aumento en la cantidad de luz por la apertura de dosel o disturbios en el bosque promueve la

producción de esporas en helechos (Bernabe *et al.*, 1999; Arens y Baracaldo, 2000), lo que explica parcialmente porque en condiciones de cafetal, donde la apertura de dosel es mayor que en bosque, el aumento de luz en el sotobosque promueve una mayor proporción de individuos fértiles. En los pastizales, la fertilidad de los helechos fue igual de baja que en el bosque, lo que posiblemente indique un efecto inhibitor sobre la fertilidad por las condiciones extremas en pastizal (por ej. la alta cantidad de luz). Así, los cambios ambientales en pastizal sólo permitieron un incremento en su abundancia, cobertura y, en consecuencia, su I.V.I., de algunas especies.

Los ríos sirven como corredores biológicos que facilitan el transporte de propágulos, incluyendo a las esporas (Page, 2002; Jansson *et al.*, 2005; Gómez-Noguez *et al.*, 2016). De este modo, los ríos pueden promover la dispersión de esporas de sitios favorables para el crecimiento de helechos (fuentes) a lugares frecuentemente perturbados y con condiciones más adversas (sumideros) (Eriksson, 1996). En consecuencia, según el modelo de “fuente-sumidero”, la permanencia de una especie en condiciones adversas como los pastizales (Mouquet y Loreau, 2003) depende, en parte, de la dispersión continua y el éxito en el establecimiento de propágulos de los bosques adyacentes. Los resultados del presente trabajo muestran que las comunidades ribereñas de helechos en pastizales con bosques adyacentes se mantienen, aunque con diversidad y riqueza reducidas, gracias a la presencia de bosques. Esto apunta a que una futura tala de los remanentes de bosques eliminaría la fuente de propágulos, suprimiendo la lluvia de esporas de la cual dependen las poblaciones de helechos ribereños en estos ambientes.

7.4. Impacto de cafetal y pastizal en los fragmentos de bosques adyacentes por el efecto de borde

Cuando el bosque queda dividido en fragmentos, los cuales suelen ser separados por el cambio de uso de suelo a cafetales y pastizales, el efecto de borde disminuye la diversidad de los organismos del interior de bosque. Esta reducción es consecuencia del cambio en las condiciones ambientales (cantidad de luz, humedad y temperatura), las cuales dependen de la distancia al interior del fragmento y de la intensidad del borde, determinada por el tipo de disturbio y las condiciones ambientales del mismo, tanto bióticas como abióticas, que a su vez determinan la magnitud del efecto sobre el fragmento (Murcia, 1995; Didham y Lawton, 1999). El efecto de borde causa el mismo impacto en las comunidades de helechos (Bernabe *et al.*, 1999; Silva *et al.*, 2018, 2019). Sin embargo, se desconoce si este efecto es mayor o menor en el microhábitat ribereño dentro de los bosques. Los helechos ribereños son más vulnerables al efecto de borde, ya que están adaptados a condiciones de mayor humedad de suelo y aire que los helechos del interior del bosque, aun así, siguen teniendo mayor aporte de humedad como consecuencia de su cercanía al río. En el presente estudio se observaron diferencias en la diversidad y composición de especies entre los bosques rodeados por cafetales y aquellos que se encuentran adyacentes a pastizales. Es notable que la riqueza de especies en los bosques rodeados por cafetales fue mayor (31 especies) a la registrada en los bosques rodeados por pastizales (24 especies). Además, el índice de Shannon ($H=2.3$ para los bosques con cafetal y $H=2.1$ para los bosques con pastizal) y Simpson ($1-S=0.86$ para los bosques con cafetal y $1-S=0.84$ para los bosques con pastizal) fueron menores en los bosques asociados a pastizal. En particular, la presencia de especies raras, como aquellas de la familia Hymenophyllaceae sólo se encontraron en los bosques

con cafetales adyacentes. Sin embargo, algunas especies como *L. quadripinnata*, que requieren de más luz y toleran altas temperaturas para la germinación de esporas, crecen a lo largo de los bordes causados por el cambio de uso de suelo (Pérez-García y Riba, 1982; Bernabe *et al.*, 1999). Esta especie no se logró establecer en los fragmentos de bosque rodeados por cafetales posiblemente por la falta de luz en el sotobosque. Por esta razón, *L. quadripinnata* sólo fue observada en los bosques colindantes a pastizales.

Se concluye que los fragmentos pequeños de los bosques remanentes están expuestos a efectos más intensos de borde cuando colindan con pastizal que cuando colindan con cafetal. Por esta razón, las comunidades de helechos de bosque y cafetal son semejantes entre ellas (Carreño, 2006; Mehlreter, 2008a). Las condiciones ambientales asociadas a zonas de borde son principalmente una mayor apertura de dosel, temperaturas más cálidas y menor humedad relativa del aire, y la intensidad de estas variables depende de la cercanía al borde (Laurence, 1991; Murcia, 1995; Silva *et al.*, 2019). Todos estos cambios son consecuencia de la remoción del estrato arbóreo (Padmawhate *et al.*, 2004) durante la transición a pastizales, pero no al mismo grado que en la transición a cafetales de sombra. Por la misma razón, los fragmentos de bosque que se encuentran en una matriz de bosque natural conservan mayor diversidad de helechos que aquellos que se ubican en una matriz con modificaciones antropogénicas (Paciencia y Prado, 2005; Silva *et al.*, 2019) a pesar de ser comunidades asociadas a microhábitats ribereños.

8. Conclusiones

Los resultados de este estudio muestran que la vegetación ribereña contiene gran parte de la diversidad de helechos del bosque mesófilo de montaña. Lo anterior es posible por las condiciones ambientales más favorables de las zonas ribereñas y por las perturbaciones naturales a pequeñas escalas asociadas con la dinámica de los ríos. Además, los ríos sirven como un corredor biológico que promueve la dispersión hidrocórica y anemocórica de esporas, y contribuye a la conservación de una mayor humedad relativa que permite el establecimiento de gametofitos y el posterior desarrollo de los esporofitos. De esta manera, las zonas ribereñas ofrecen condiciones propicias para todas las etapas del ciclo de vida de los helechos. El cambio de uso de suelo de bosque a pastizal modificó drásticamente el ambiente sombreado húmedo a un ambiente soleado y más seco. Disminuyó la riqueza y diversidad de las comunidades ribereñas de helechos, y promovió la entrada y dominancia de especies ruderales. Si bien estas alteraciones de la vegetación no reducen sustancialmente los índices de diversidad de las comunidades ribereñas de helechos en la transición de bosque a cafetal, podrían estar disminuyendo su composición cualitativa, por lo que no se debe evaluar el impacto del cambio de uso del suelo sobre la vegetación local sólo con estos índices de diversidad e importancia.

El cambio de uso de suelo no sólo causa daños a la calidad de agua (Van Breemen *et al.*, 2002; Granados-Sánchez *et al.*, 2006; Martínez *et al.*, 2009), también afecta la diversidad de plantas y animales. Unos de los daños más graves del cambio de uso de suelo, detectados en este trabajo, fue la promoción de la invasión de especies introducidas como *M. torresiana* y la extinción local de especies arborescentes como *C. fulva*, por lo que un cambio de uso de suelo, sin importar si es a cafetal o pastizal, provoca alteraciones en la

composición de la vegetación nativa que resultan en una vegetación remanente empobrecida.

Los efectos del cambio de uso de suelo no se restringen al área transformada, si no también parecen afectar a los remanentes de bosque adyacentes. Dependiendo de si la transición del bosque es a cafetal o a pastizal, los efectos impuestos a las comunidades de helechos ribereños de los remanentes de bosque son diferentes, y principalmente más graves en la transición a pastizal.

9. Perspectivas

Como los índices de diversidad de comunidades de helechos ribereños de bosque y cafetal no difieren mucho una de la otra, en futuros trabajos se debería considerar cómo evaluar la “calidad” de especies de helechos en función de su papel en el ecosistema y en el posible servicio ambiental que proveen. En consecuencia, se propone investigar si las especies cuyas abundancias y/o fertilidad aumentaron en la transición de bosques a cafetales, como *B. appendiculatum*, *A. resinifera* y *A. rudis*, realmente sustituyen la función de las especies que fueron eliminadas o desplazadas por el cambio de uso de suelo, y cuales servicios ecosistémicos se pierden con el cambio de las comunidades ribereñas a nuevas comunidades empobrecidas.

Ya que las consecuencias del cambio de uso de suelo afectan regiones aledañas, los propietarios de los terrenos deberían considerar si el manejo de pastizales, que implica la tala total de la vegetación ribereña, realmente proporciona suficientes ventajas para la ganadería o si les beneficia más conservar una vegetación ribereña de 5 a 10 m de ancho alrededor de los ríos para regular la temperatura, disminuir la erosión del suelo, y conservar la calidad y cantidad de agua tanto para el uso humano como para el ganado (Gregory *et al.*, 1991; Heartsill-Scalley y Aide, 2003). En estudios posteriores se deberá investigar el beneficio económico y no solo ecológico de la conservación de vegetación ribereña en la cuenca del Río La Antigua.

Literatura citada

- Arcand, N. y Ranker, T. 2008. Conservation biology. 257-283 pp. En T. A. Ranker y C. H. Haufler (eds.) *Biology and evolution of ferns and lycophytes*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Arens, N. C., y Baracaldo, P. S. 2000. Variation in tree fern stipe length with canopy height: tracking preferred habitat through morphological change. *American Fern Journal*, 90(1): 1-15.
- Bernabe, N., Williams-Linera, G., y Palacios-Rios, M. 1999. Tree ferns in the interior and at the edge of a Mexican cloud forest remnant: spore germination and sporophyte survival and establishment. *Biotropica*, 31(1): 83-88.
- Capon, S. J., Chambers, L. E., Mac Nally, R., Naiman, R. J., Davies, P., Marshall, N., Catford, J., Baldwin, D. S., Stewardson, M., Roberts, J., Parson, M. y Williams, E. S. 2013. Riparian ecosystems in the 21st century: hotspots for climate change adaptation? *Ecosystems*, 16(3): 359-381.
- Carreño, E. 2006 Evaluación de los cafetales bajo sombra y fragmentos de bosque adyacentes como hábitats para conservar la diversidad de los helechos en el estado de Veracruz, México. Tesis de maestría. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, México.
- Carvajal-Hernández, C. I., Krömer, T., López-Acosta, J. C., Gómez-Díaz, J. A., y Kessler, M. 2017. Conservation value of disturbed and secondary forests for ferns and lycophytes along an elevational gradient in Mexico. *Applied Vegetation Science*, 20(4): 662-672.

- Cey, E. E., Rudolph, D. L., Aravena, R., y Parkin, G. 1999. Role of the riparian zone in controlling the distribution and fate of agricultural nitrogen near a small stream in southern Ontario. *Journal of Contaminant Hydrology*, 37(1-2): 45-67.
- Christenhusz, M. J. M. y Chase M. W. 2014. Trends and concepts in fern classification. *Annals of Botany*, 113: 571-594.
- Curtis T. y McIntosh R., 1951, An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin, *Ecology*, 32(3): 476-496.
- del Carmen Lavalle, M., y Mengascini, A. 2007. Starch reserves in neotropical species of *Marattia* (Marattiaceae-Pteridophytes). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 64(1): 79-85.
- Didham, R. K., y Lawton, J. H. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments 1. *Biotropica*, 31(1): 17-30.
- Eleutério, A. A. y Pérez-Salicrup, D. 2006. Management of tree ferns (*Cyathea* spp.) for handicraft production in Cuetzalan, México. *Economic Botany*, 60(2): 182-186.
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos*, 77: 248-258.
- Galloway, J. N., Dentener, F. J., Capone, D. G., Boyer, E. W., Howarth, R. W., Seitzinger, S. P., Asner, G. P., Cleveland, C. C., Green, P. A., Holland E. A., Karl, D. M., Michaels, A. F., Porter, J. H., Townsend, A. R., y Vörösmarty C. J. 2004. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70(2): 153-226.

- García-Franco, J. G., Castillo-Campos, G., Mehlreter, K., Martínez, L. M. y Vázquez G. 2008. Composición florística de un bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 83: 37-52.
- Gómez-Noguez, F., Pérez-García, B., Mendoza-Ruiz, A. y Orozco-Segovia, A. 2016. Fern and lycopod spores rain in a cloud forest of Hidalgo, México. *Aerobiologia*, 33(1): 23-35.
- Granados-Sánchez, D., Hernández-García, M. Á., y López-Ríos, G. F. 2006. Ecología de las zonas ribereñas. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 12(1): 55-69.
- Gregory, V. S., Swanson, J., McKee, A.W. y Cummins W. K. 1991. An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience*, 41(8): 540-551.
- Grime, J. P. 1985. Factors limiting the contribution of pteridophytes to a local flora. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences*, 86: 403-421.
- Heartsill-Scalley, T., y Aide, T. M. 2003. Riparian vegetation and stream condition in a tropical agriculture–secondary forest mosaic. *Ecological Applications*, 13(1): 225-234.
- Heltsh, J. F., y Forrester, N. E. 1983. Estimating species richness using the jackknife procedure. *Biometrics*, 39(1): 1-11.
- Jansson, R., Zinko, U., Merritt, D. M., y Nilsson, C. 2005. Hydrochory increases riparian plant species richness: a comparison between a free-flowing and a regulated river. *Journal of Ecology*, 93(6): 1094-1103.

- Kappelle, M. 2006. Changes in diversity and structure along a successional gradient in a Costa Rican montane oak forest. 223-233 pp. En: Kappelle, M. (Ed.) Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. Springer. Berlin.
- Laurance, W. F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation*, 57(2): 205-219.
- Lowrance, R., Todd, R., Fail Jr. J., Hendrickson Jr., O., Leonard, R. y Asmussen, L. 1984, Riparian Forests as Nutrient Filters. in *Agricultural Watersheds*, *BioScience*, 34(6): 374-377.
- Ma, L. Q., Komar, M. K., Tu, C. Zhang, W., Cai, Y. y Kennelley, D. E. 2001, A fern that hyperaccumulate arsenic. *Nature*, 409: 579.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science. Malden, E. U.A. 256 p.
- Malan, J. C., Flint, N., Jackson, L. E., Irving, D. A. y Swain, L. D. 2018. Offstream watering points for cattle: Protecting riparian ecosystems and improving water quality? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 256: 144-152
- Martínez, M. L., O. Pérez-Maqueo, G. Vázquez, G., G. Castillo-Campos, J. García-Franco, K. Mehlreter, M. Equihua y R. Landgrave. 2009. Effects of land use change on biodiversity and ecosystem services in tropical montane cloud forests of Mexico. *Forest Ecology and Management*, 258: 1856-1863.
- Masahiro, K. 2017. Diversity and adaptation of rheophytic ferns. *Fern Gazette*, 20(5): 169-179.

- Mendoza-Ruíz A., Ceja-Romero, J. y Pérez-García B. 2016. Helechos y licofitos epífitos de Veracruz, México: Riqueza y distribución. *Acta Botánica Mexicana*, 114: 87-136.
- Mehlreter, K. 2008a. Helechos. 83-93 pp. En: Manson, R. H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S. y Mehlreter, K. (eds.). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: Biodiversidad, Manejo y Conservación*. Instituto de Ecología, A. C. (INECOL) e Instituto Nacional de Ecología (INE). Ciudad de México, México.
- Mehlreter, K. 2008b. Phenology and habitat specificity of tropical ferns. 201-22 pp. En T. A. Ranker y C. H. Haufler (eds.). *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Mehlreter, K. y García-Franco G. J., 2008. Leaf phenology and trunk growth of the deciduous tree Fern *Alsophila firma* (Baker) D. S. Conant in a lower montane mexican forest, *American Fern Journal*, 98(1): 1-13.
- Mickel, J. T. y Smith A. R. 2004. The pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 88: 1-1054.
- Mouquet, N. y Loreau, M. 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist*, 162(5): 544-557.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology y Evolution*, 10(2): 58-62.
- Naiman, R. J., Bilby, R. E., y Bisson, P. A. 2000. Riparian ecology and management in the Pacific coastal rain forest. *American Institute of Biological Sciences Bulletin*, 50(1): 996-1011.

- Naiman, R. J., Decamps, H., y Pollock, M. 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological applications*, 3(2): 209-212.
- 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(1): 87-104.
- Padmawathe, R., Qureshi, Q., y Rawat, G. S. 2004. Effects of selective logging on vascular epiphyte diversity in a moist lowland forest of Eastern Himalaya, India. *Biological Conservation*, 119(1): 81-92.
- Page, C. N. 1985. Epilogue—pteridophyte biology: the biology of the amphibians of the plant world. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences*, 86: 439-442.
- Page, C. N. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of palaeobotany and palynology*, 119: 1-33.
- Palmquist, E. C., Ralston, B. E., Merritt, D. M., y Shafroth, P. B. 2017. Landscape-scale processes influence riparian plant composition along a regulated river. *Journal of Arid Environments*, 148: 54-64.
- Pérez-García, B., y Riba, R. 1982. Germinación de esporas de Cyatheaceae bajo diversas temperaturas. *Biotropica*, 14(4): 281-287.
- R Core Team 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Rental-González, L. A. 2014. Efecto de la perturbación sobre la diversidad de helechos riparios de la cuenca alta de La Antigua. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Zona: Orizaba - Córdoba.
- Román-Jiménez, A. R., Mendoza-Briseño M. A., Velázquez-Martínez, A., Marínez-Ménez, M. E., Torres-Rojo, J. M. y Ramírez-Maldonado, H. 2011. Usos y riesgos del agua en la cuenca La Antigua, Veracruz, México. *Maderas y Bosques*, 17(3): 29-48.
- Rosswall, T., y Paustian, K. 1984. Cycling of nitrogen in modern agricultural systems. *Plant and Soil*, 6(1-3): 3-21.
- Sheffield, E. 2008. Alternation of generations. 49-74 pp. En T. A. Ranker y C. H. Haufler (eds.) *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge University Press. Reino Unido.
- Silva, V. L., Mallmann, I. T., Graeff, V., Schmitt, J. L., y Mehlreter, K. 2019. Phytosociological contrast of ferns and lycophytes from forest fragments with different surroundings matrices in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 79(3): 495-504.
- Silva, V. L., Mehlreter, K. y Schmitt, J. L. 2018. Ferns as potential ecological indicators of edge effects in two types of Mexican forests. *Ecological Indicators*, 93: 669-676.
- Slocum, M. G., Aide, T. M., Zimmerman, J. K., y Navarro, L. 2004. Natural regeneration of subtropical montane forest after clearing fern thickets in the Dominican Republic. *Journal of Tropical Ecology*, 20(4): 483-486.

- Smil, V. 1999. Nitrogen in crop production: An account of global flows. *Global biogeochemical cycles*, 13(2): 647-662.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 2018. *Introduction to Biostatistics*. 2a edición. Dover publications, INC. Nueva York, E.U.A. 363 p.
- Srivastava, J., Gupta, A. y Chandra H. 2008. Managing water quality with aquatic macrophytes. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 7: 255-266.
- Tejeda, C., Mehlreter, K. y Fernández, V., 2008. Indicadores ecológicos multitaxonómicos de hábitat con diferente grado de manejo. 271-278 pp. En: Manson, R., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S. y Mehlreter, K., eds. *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*, Instituto Nacional de Ecología A. C. México.
- Tejero-Díez, D., Torres-Díaz, A., Mickel, J. T., Mehlreter K., y Krömer, T., 2011. Pteridoflora de Veracruz. 97-115 pp. En: Lorea Hernández F. G., Hernández Ortiz V., Morales Mavil. J. E. Eds. *La diversidad en Veracruz: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, A.C., Universidad Veracruzana. Xalapa.
- Tuomisto, H., y Poulsen, A. D. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forests. *Journal of biogeography*, 23(3): 283-293.
- Van Breemen, N. V., Boyer, E. W., Goodale, C. L., Jaworski, N. A., Paustian, K., Seitzinger, S. P., Lajtha, K., Mayer, B., Van Dam D., Howarth, R. W., Nadelhoffer, K. J., Eve, M., y Billen, G. 2002. Where did all the nitrogen go?

- Fate of nitrogen inputs to large watersheds in the northeastern USA. *Biogeochemistry*, 57(1): 267-293.
- Van Steenis, C. G. G. J. 1981. Rheophytes of the world: an account of the floodresistant flowering plants and ferns and the theory of autonomous evolution. Sijhoff y Noordhoff. Berlin. 401 p.
- Wada, M. 2008. Photoresponses in fern gametophytes. 3-48 pp. En T. A. Ranker y C. H. Haufler (eds.) *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Williams-Linera, G., Palacios-Ríos, M., y Hernández-Gómez, R. 2005. Fern richness, tree species surrogacy, and fragment complementarity in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation*, 14(1): 119-133.
- Williams-Linera, G. 2012. El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático. CONABIO, Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México. 208 p.

Apéndice 1. Datos ambientales sitios de transición a cafetal.

Sitio	Cuadrante	Pendiente (°)		Apertura de dosel (%)		Orientación (°)		Suelo desnudo (%)		Altitud (m.s.n.m.)	
		Bosque	Cafetal	Bosque	Cafetal	Bosque	Cafetal	Bosque	Cafetal	Bosque	Cafetal
7	1	30	90	3	5	180	360	50	70	1541	1310
	2	80	80	3	20	360	180	40	10	1525	1310
	3	50	90	3	5	180	360	30	20	1575	1337
	4	30	90	3	5	180	180	10	30	1471	1337
	5	50	50	10	10	135	315	60	20	1477	1362
	6	50	90	10	10	360	135	80	10	1466	1359
	7	60	80	3	30	180	360	90	20	1472	1334
	8	30	90	3	30	180	315	90	10	1534	1333
	9	30	90	3	30	360	360	0	20	1506	1331
	10	10	10	3	20	135	180	20	0	1513	1318
	11	30	90	3	5	225	360	90	30	1521	1311
	12	10	70	3	5	360	45	30	20	1540	1318
	13	30	20	10	5	360	225	70	30	1549	1313
	14	0	10	3	5	NA	45	10	10	1549	1320
	15	20	0	20	5	270	NA	40	10	1489	1302
	16	0	80	20	10	NA	360	10	20	1516	1302
	17	10	0	3	80	45	NA	70	0	1524	1331
	18	20	0	3	5	45	NA	90	0	1551	1322

7	19	10	90	0.5	10	360	270	60	90	1522	1339
	20	30	30	3	60	180	45	70	0	1567	1345
10	1	20	0	0	0	45	NA	100	40	1429	1409
	2	30	10	0	10	225	45	100	20	1430	1409
	3	60	70	0	0	90	360	90	70	1430	1411
	4	80	30	0	10	225	225	90	30	1403	1411
	5	20	80	20	0	225	45	0	20	1407	1413
	6	70	0	20	40	90	NA	80	30	1409	1410
	7	20	30	0	10	180	180	100	90	1423	1408
	8	80	80	10	10	90	360	90	90	1421	1408
	9	80	10	0	0	135	225	10	90	1420	1409
	10	80	0	0	20	135	NA	100	90	1420	1440
	11	90	80	10	10	360	180	90	100	1422	1407
	12	20	30	40	10	135	180	30	0	1423	1416
	13	30	90	10	40	360	180	90	20	1423	1403
	14	70	80	10	20	135	90	90	30	1437	1404
	15	90	70	30	0	360	135	90	10	1437	1395
	16	20	10	80	40	180	135	100	50	1445	1402
	17	20	80	20	10	360	315	90	10	1445	1392
	18	90	90	0	70	360	315	80	90	1448	1397
	19	10	10	40	20	315	360	80	90	1446	1403
	20	70	10	30	70	360	360	100	10	1403	1419

	1	30	70	20	5	45	270	40	10	1334	1264
	2	90	10	0	20	45	270	80	0	1346	1258
	3	80	90	0	30	225	270	90	10	1367	1258
	4	90	30	0	70	360	270	80	10	1369	1267
	5	80	70	30	80	180	270	50	10	1352	1260
	6	80	70	30	70	90	270	20	0	1367	1261
	7	40	15	10	70	225	270	20	0	1351	1257
	8	50	15	0	80	360	270	30	0	1340	1258
	9	80	15	0	10	180	270	90	10	1349	1255
	10	90	90	0	80	360	270	90	10	1349	1260
11	11	50	10	0	80	180	225	40	10	1365	1264
	12	50	10	10	75	360	45	90	0	1361	1272
	13	30	80	10	10	225	225	10	30	1339	1260
	14	70	70	10	70	225	225	90	10	1336	1258
	15	90	10	0	20	225	225	30	80	1341	1248
	16	90	10	0	70	270	45	50	70	1337	1252
	17	10	80	10	70	315	45	50	10	1344	1248
	18	10	80	0	70	315	270	90	10	1327	1250
	19	30	90	0	80	360	225	90	70	1334	1246
	20	0	90	0	20	NA	360	10	0	1330	1259

Apéndice 2. Datos ambientales sitios de transición a pastizal.

Sitio	Cuadro	Pendiente (°)		Apertura de dosel (%)		Orientación (°)		Suelo desnudo (%)		Altitud (m.s.n.m.)	
		Bosque	Pastizal	Bosque	Pastizal	Bosque	Pastizal	Bosque	Pastizal	Bosque	Pastizal
	1	80	10	0	20	360	180	70	10	1783	1786
	2	40	10	10	30	360	180	80	10	1780	1775
	3	90	10	0	40	360	180	90	40	1780	1768
	4	80	40	0	20	360	180	90	10	1799	1772
	5	80	20	0	40	360	180	70	50	1802	1750
	6	70	70	10	50	360	180	20	10	1803	1764
	7	90	90	0	90	270	180	90	10	1794	1763
	8	90	70	0	100	270	180	80	0	1786	1774
3	9	20	10	70	100	315	180	10	60	1748	1781
	10	30	70	70	10	315	135	10	10	1770	1781
	11	20	0	30	70	315	NA	20	0	1766	1776
	12	10	90	30	60	360	180	40	0	1788	1779
	13	0	80	0	10	NA	360	80	0	1782	1771
	14	90	80	0	100	360	360	80	0	1777	1777
	15	30	20	0	100	45	360	90	0	1777	1773
	16	0	90	70	80	NA	360	10	0	1763	1774
	17	0	70	60	80	NA	360	0	0	1755	1778
	18	0	30	30	60	NA	45	10	0	1750	1776

3	19	80	20	100	80	360	45	30	30	1759	1772
	20	10	20	70	40	360	360	10	30	1772	1776
4	1	30	70	30	30	45	225	30	0	1768	1731
	2	80	30	10	100	180	45	0	0	1768	1733
	3	40	90	20	100	180	45	10	10	1780	1734
	4	10	90	20	100	45	180	50	10	1780	1734
	5	10	70	70	100	225	225	70	0	1766	1749
	6	0	90	30	100	NA	45	70	0	1766	1749
	7	20	0	10	80	45	NA	20	0	1758	1734
	8	30	90	10	100	360	45	10	0	1739	1734
	9	10	0	10	100	45	NA	30	0	1752	1738
	10	90	90	10	100	225	360	70	50	1752	1738
	11	90	80	70	100	225	225	70	0	1749	1733
	12	80	70	10	100	270	225	10	10	1748	1733
	13	30	80	10	100	270	360	10	0	1749	1740
	14	90	80	90	100	90	180	30	10	1749	1740
	15	90	80	10	100	270	45	10	10	1754	1117
	16	40	90	80	100	90	225	30	0	1743	1117
	17	70	70	30	100	45	270	50	10	1740	1717
	18	50	20	70	100	270	90	0	10	1740	1717
	19	80	90	50	100	90	270	30	90	1753	1736
	20	20	70	40	100	225	45	90	10	1753	1710

	1	90	10	10	100	180	45	20	0	1909	1839
	2	90	10	10	90	360	45	90	0	1909	1845
	3	70	90	10	90	180	45	0	0	1892	1836
	4	80	70	20	80	45	90	10	0	1894	1846
	5	20	60	30	50	45	90	10	0	1857	1843
	6	10	30	10	10	180	90	60	0	1903	1844
	7	80	10	20	90	360	90	40	10	1903	1845
	8	30	30	40	90	180	90	0	0	1903	1854
	9	10	10	10	30	45	90	80	0	1903	1841
5	10	10	10	30	60	45	90	20	0	1896	1840
	11	70	70	20	90	135	90	60	0	1895	1844
	12	90	70	10	40	315	90	50	0	1890	1839
	13	10	10	10	100	135	90	30	0	1898	1839
	14	60	90	50	100	225	90	0	0	1882	1838
	15	10	0	10	80	270	NA	30	0	1877	1835
	16	10	10	30	10	45	90	60	10	1877	1831
	17	80	0	10	90	180	NA	80	40	1872	1840
	18	30	30	10	100	315	90	70	0	1872	1936
	19	10	30	10	100	45	135	70	0	1835	1836
	20	20	0	10	90	180	NA	80	10	1852	1836

Apéndice 3. Datos de diversidad de los sitios de transición a cafetal. Frecuencia = Suma de las apariciones por cuadro; Cobertura = Suma del porcentaje de ocupación en cada cuadro; Abundancia= Número de individuos por sitio; Ind. Fértiles= Número de individuos fértiles por sitio.

Sitio	Uso de suelo	Especie	Frecuencia	Cobertura (%)	Abundancia	Ind. fértiles
7	Bosque	<i>Alsophila firma</i>	9	224	18	4
	Bosque	<i>Asplenium miradoreense</i>	1	0.50	4	0
	Bosque	<i>Austroblechnum wardiae</i>	4	21.5	7	0
	Bosque	<i>Ctenitis equestris</i>	2	1	3	0
	Bosque	<i>Cyathea bicrenata</i>	1	20	1	1
	Bosque	<i>Cyathea fulva</i>	1	20	1	0
	Bosque	<i>Dennstaedtia cornuta</i>	3	11	5	1
	Bosque	<i>Diplazium expansum</i>	9	24	21	8
	Bosque	<i>Diplazium franconis</i>	1	0.5	1	1
	Bosque	<i>Diplazium ternatum</i>	5	2.5	12	2
	Bosque	<i>Marattia laxa</i>	7	15.5	10	0
	Bosque	<i>Megalastrum subincisum</i>	4	68	12	6
	Bosque	<i>Parablechnum schiedeanum</i>	4	14	4	0
	Bosque	<i>Serpocaulon falcaria</i>	5	42	19	0
	Bosque	<i>Polypodium longepinnulatum</i>	1	0.5	1	0
	Bosque	<i>Polystichum ordinatum</i>	5	7.5	7	3
	Bosque	<i>Saccoloma inaequale</i>	1	0.5	1	0
	Bosque	<i>Amauropelta linkiana</i>	1	0.5	1	0
	Bosque	<i>Amauropelta rudis</i>	5	14	7	1
	Cafetal	<i>Alsophila firma</i>	4	93.5	9	1
	Cafetal	<i>Hymenasplenium riparium</i>	2	1	3	1
	Cafetal	<i>Blechnum appendiculatum</i>	1	0.5	3	0
	Cafetal	<i>Ctenitis hemsleyana</i>	2	3.5	3	0
Cafetal	<i>Cyathea bicrenata</i>	2	38.	2	0	

7	Cafetal	<i>Dennstaedtia distenta</i>	2	65.5	8	0
	Cafetal	<i>Dennstaedtia globulifera</i>	1	20	1	1
	Cafetal	<i>Diplazium expansum</i>	16	422.5	45	20
	Cafetal	<i>Diplazium lonchophyllum</i>	2	1	2	0
	Cafetal	<i>Diplazium striatum</i>	4	19	10	0
	Cafetal	<i>Marattia laxa</i>	4	105.5	16	0
	Cafetal	<i>Megalastrum atrogriseum</i>	3	41	3	1
	Cafetal	<i>Parablechnum schiedeanum</i>	4	11.5	5	0
	Cafetal	<i>Pteris quadriaurita</i>	2	3.5	2	0
	Cafetal	<i>Amauropelta linkiana</i>	6	61.5	12	9
	Cafetal	<i>Amauropelta oligocarpa</i>	1	0.5	1	1
	Cafetal	<i>Amauropelta rudis</i>	3	9	3	1
	10	Bosque	<i>Alsophila firma</i>	12	280	22
Bosque		<i>Asplenium abscissum</i>	6	17.5	20	11
Bosque		<i>Hymenasplenium laetum</i>	3	1.5	3	2
Bosque		<i>Blechnum appendiculatum</i>	1	0.5	2	0
Bosque		<i>Ctenitis hemsleyana</i>	6	20	8	4
Bosque		<i>Ctenitis melanosticta</i>	1	3	1	1
Bosque		<i>Ctenitis mexicana</i>	2	23	8	2
Bosque		<i>Diplazium expansum</i>	18	225.5	29	13
Bosque		<i>Marattia laxa</i>	3	105	3	0
Bosque		<i>Pteris quadriaurita</i>	5	22	5	2
Bosque		<i>Saccoloma inaequale</i>	1	32.5	1	1
Bosque		<i>Vandenboschia radicans</i>	2	6	3	0
Cafetal		<i>Alsophila firma</i>	9	167.5	11	1
Cafetal		<i>Cyathea bicrenata</i>	3	85.5	5	1
Cafetal		<i>Cyathea divergens</i>	1	32.5	2	0
Cafetal		<i>Diplazium expansum</i>	8	151.5	16	9

10	Cafetal	<i>Parablechnum schiedeanum</i>	2	30	2	1
	Cafetal	<i>Saccoloma inaequale</i>	1	3	3	1
	Cafetal	<i>Sticherus palmatus</i>	1	0.5	1	0
	Cafetal	<i>Amauropelta linkiana</i>	3	13.5	8	3
	Cafetal	<i>Amauropelta rudis</i>	2	6	4	3
11	Bosque	<i>Alsophila firma</i>	12	314	26	1
	Bosque	<i>Asplenium sphaerosporum</i>	1	3	3	2
	Bosque	<i>Hymenasplenium riparium</i>	4	2	6	1
	Bosque	<i>Asplenium tuerckhemii</i>	2	1	4	2
	Bosque	<i>Blechnum appendiculatum</i>	1	3	3	0
	Bosque	<i>Ctenitis equestris</i>	1	3	1	0
	Bosque	<i>Ctenitis melanosticta</i>	4	33	8	3
	Bosque	<i>Diplazium expansum</i>	12	170	34	4
	Bosque	<i>Diplazium lonchophyllum</i>	2	1	2	0
	Bosque	<i>Parablechnum schiedeanum</i>	3	23	3	0
	Bosque	<i>Pteris quadriaurita</i>	1	3	1	1
	Bosque	<i>Amauropelta linkiana</i>	1	3	3	0
	Bosque	<i>Vandenboschia radicans</i>	2	23	9	0
	Cafetal	<i>Alsophila firma</i>	3	210	4	0
	Cafetal	<i>Blechnum appendiculatum</i>	4	41.5	17	7
	Cafetal	<i>Diplazium expansum</i>	4	26.5	10	1
	Cafetal	<i>Diplazium lonchophyllum</i>	2	1	2	2
	Cafetal	<i>Macrothelypteris torresiana</i>	4	50	5	4
	Cafetal	<i>Pteris quadriaurita</i>	1	0.5	1	1
	Cafetal	<i>Sticherus palmatus</i>	2	13	5	0
Cafetal	<i>Amauropelta linkiana</i>	7	104	13	10	
Cafetal	<i>Amauropelta resinifera</i>	2	30	4	2	
Cafetal	<i>Amauropelta rudis</i>	1	10	2	1	

Apéndice 4. Datos de diversidad de los sitios de transición a pastizal. Frecuencia = Suma de las apariciones por cuadro; Cobertura = Suma del porcentaje de ocupación en cada cuadro; Abundancia= Número de individuos por sitio; Ind. Fértiles= Número de individuos fértiles por sitio.

Sitio	Uso de suelo	Especie	Frecuencia	Cobertura (%)	Abundancia	Ind. fértiles
3	Bosque	<i>Alsophila firma</i>	1	0.5	1	0
	Bosque	<i>Asplenium auriculatum</i>	2	1	2	0
	Bosque	<i>Blechnum appendiculatum</i>	1	0.5	1	0
	Bosque	<i>Cyathea bicrenata</i>	2	95	2	1
	Bosque	<i>Cyathea divergens</i>	1	32.5	2	1
	Bosque	<i>Cystopteris fragilis</i>	1	0.5	3	1
	Bosque	<i>Dennstaedtia distenta</i>	9	280.5	25	13
	Bosque	<i>Diplazium franconis</i>	2	64	2	0
	Bosque	<i>Diplazium lonchophyllum</i>	3	1.5	3	0
	Bosque	<i>Hypolepis bepharochalaena</i>	1	20	2	2
	Bosque	<i>Lophosoria quadripinnata</i>	1	3	1	0
	Bosque	<i>Marattia laxa</i>	1	20	1	1
	Bosque	<i>Parablechnum schiedeanum</i>	1	3	1	0
	Bosque	<i>Polystichum ordinatum</i>	6	46	9	4
	Bosque	<i>Amauropelta rudis</i>	12	151	19	12
	Pastizal	<i>Alsophila firma</i>	1	0.5	1	0
	Pastizal	<i>Blechnum appendiculatum</i>	1	0.5	1	0
	Pastizal	<i>Dennstaedtia distenta</i>	6	125.5	19	3
	Pastizal	<i>Hypolepis bepharochalaena</i>	1	3	2	1
	Pastizal	<i>Lophosoria quadripinnata</i>	1	20	1	0
	Pastizal	<i>Macrothelypteris torresiana</i>	1	3	1	1
	Pastizal	<i>Marattia laxa</i>	1	3	1	0
Pastizal	<i>Parablechnum schiedeanum</i>	2	3.5	2	0	
Pastizal	<i>Pleopeltis angusta</i>	1	0.5	1	0	
Pastizal	<i>Polystichum ordinatum</i>	5	24	8	1	

3	Pastizal	<i>Amauropelta resinifera</i>	2	1	3	2	
	Pastizal	<i>Amauropelta rudis</i>	14	118.5	36	16	
4	Bosque	<i>Alsophila firma</i>	2	63	4	0	
	Bosque	<i>Blechnum appendiculatum</i>	2	10.5	3	0	
	Bosque	<i>Cyathea divergens</i>	2	75	2	3	
	Bosque	<i>Hypolepis sp</i>	2	10.5	3	1	
	Bosque	<i>Lophosoria quadripinnata</i>	7	197.5	10	0	
	Bosque	<i>Marattia laxa</i>	7	223.5	12	1	
	Bosque	<i>Parablechnum schiedeanum</i>	12	120.5	34	0	
	Bosque	<i>Serpocaulon falcaria</i>	3	48	5	0	
	Bosque	<i>Sticherus palmatus</i>	1	10	2	0	
	Bosque	<i>Amauropelta linkiana</i>	1	0.5	1	1	
	Bosque	<i>Amauropelta resinifera</i>	1	0.5	1	2	
	Bosque	<i>Amauropelta rudis</i>	15	104.5	33	16	
	Pastizal	<i>Lophosoria quadripinnata</i>	9	9	22	0	
	Pastizal	<i>Parablechnum schiedeanum</i>	18	18	74	1	
	Pastizal	<i>Amauropelta resinifera</i>	12	12	32	0	
	Pastizal	<i>Amauropelta rudis</i>	7	7	10	0	
	5	Bosque	<i>Asplenium miradoreense</i>	2	1	5	0
		Bosque	<i>Asplenium monodon</i>	1	0.5	1	1
Bosque		<i>Blechnum appendiculatum</i>	2	20.5	5	0	
Bosque		<i>Dennstaedtia distenta</i>	7	109.5	14	0	
Bosque		<i>Diplazium franconis</i>	10	209.5	23	0	
Bosque		<i>Marattia laxa</i>	1	20	2	1	
Bosque		<i>Polypodium eperopeutes</i>	1	0.5	1	0	
Bosque		<i>Polystichum ordinatum</i>	9	176	16	0	
Bosque		<i>Pteris muricata</i>	1	20	3	0	
Bosque		<i>Amauropelta linkiana</i>	1	10	2	1	
Bosque		<i>Amauropelta rudis</i>	11	81	15	0	

	Pastizal	<i>Asplenium monanthes</i>	1	3	1	1
	Pastizal	<i>Asplenium monodon</i>	1	0.5	3	0
	Pastizal	<i>Blechnum appendiculatum</i>	3	4	5	1
	Pastizal	<i>Dennstaedtia distenta</i>	4	14	6	0
5	Pastizal	<i>Diplazium franconis</i>	3	45.5	4	1
	Pastizal	<i>Polypodium rhodopleuron</i>	2	23	6	0
	Pastizal	<i>Polystichum ordinatum</i>	12	258.5	22	7
	Pastizal	<i>Amauropelta oligocarpa</i>	3	30.5	11	7
	Pastizal	<i>Amauropelta rudis</i>	19	480	52	31

Apéndice 5. Laminas de los sitios de trabajo.



Lamina 1. Bosque. Sitio de muestreo en bosque con especies representativas. (A) Vista general de la ribera en bosque, (B) *Alsophila firma*, (C) *Marattia laxa*, (D) *Blechnum appendiculatum*.



Lamina 2. Cafetal. Sitio de muestreo en cafetal con especies representativas. (A) Vista general de cafetal, (B) *Alsophila firma*, (C) *Amauropelta rudis*, (D) *Parablechnum schiedeanum*.



Lamina 3. Pastizal. Sitio de muestreo en pastizal con especies representativas. (A) Vista general de la ribera en pastizal, (B) *Amauropelta resinifera*, (C) *Lophosoria quadripinnata*, (D) *Amauropelta oligocarpa*.