



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

**EFFECTO DEL DISTURBIO ANTROPOGÉNICO SOBRE LA COMPOSICIÓN,
RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE HELECHOS DE LA CUENCA DEL RÍO
MAGDALENA CD.MX.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. TANIA KARINA OSEGUERA OLALDE

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FRANCISCO GERARDO LOREA HERNÁNDEZ
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C., INECOL
M. EN C. ROSA MARÍA FONSECA JUÁREZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CD. MX., FEBRERO, 2021.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Biblioteca Central

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM



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

**EFFECTO DEL DISTURBIO ANTROPOGÉNICO SOBRE LA COMPOSICIÓN,
RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE HELECHOS DE LA CUENCA DEL RÍO
MAGDALENA CD.MX.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
BIÓL. TANIA KARINA OSEGUERA OLALDE

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. FRANCISCO GERARDO LOREA HERNÁNDEZ
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C., INECOL
M. EN C. ROSA MARÍA FONSECA JUÁREZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, CD. MX., 2021.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

OFICIO CPCB/081/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión virtual del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **26 de octubre de 2020** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** de la estudiante **OSEGUERA OLALDE TANIA KARINA** con número de cuenta **307141848** con la tesis titulada **"EFECTO DEL DISTURBIO ANTROPOGÉNICO SOBRE LA COMPOSICIÓN, RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE HELECHOS DE LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA, CD. MX."**, realizada bajo la dirección del **DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. BLANCA PÉREZ GARCÍA
Vocal: DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
Secretario: M. EN C. ROSA MARÍA FONSECA JUÁREZ
Suplente: DR. JOSÉ DANIEL TEJERO DÍEZ
Suplente: DRA. MARÍA GUADALUPE BARAJAS GUZMÁN

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

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 02 de febrero de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al apoyo PAEP concedido para el viaje de campo a Tlaxcala, durante la práctica de campo de Agroecología.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada durante mis estudios de Maestría (CVU 887697).

Al Proyecto PAPIIT IN211118 “Efecto de los disturbios antrópicos en la diversidad funcional en un bosque templado dentro de la Ciudad de México”.

A la Dra. Silvia Castillo Argüero por su guía, retroalimentación y acompañamiento en campo durante la realización de esta tesis, pero en especial por siempre estar al pendiente.

A mi comité tutor, a la M. en C. Rosa María Fonseca Juárez y el Dr. Francisco Gerardo Lorea Hernández, por tenerme paciencia durante mi proceso de conocimiento de los helechos, por enseñarme a hacer la determinación taxonómica.

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

A la M. en C. Yuriana Martínez Orea, por su apoyo en campo y por orientarme cuando tenía dudas.

A la candidata a Dra. Leticia Bonilla Valencia por siempre resolver mis dudas, ayudarme con mis análisis estadísticos y por su apoyo en campo.

Al Dr. Klaus Mehlreter por sus enseñanzas con respecto a los helechos durante mi estancia en el INECOL.

Al Biól. Marco Antonio Romero Romero, por su apoyo en el uso de programas.

Al laboratorio de Dinámica de Comunidades: Yasmín Vázquez Santos, Gustavo Tovar Bustamante, Nadia Peña, Ana Laura Velázquez, Carmina Silva, Daniel Aldana, Verónica Córdova, Claudia Pineda, Diana Laura Martínez, Mariel Sánchez, Adrián Hernández, Mariana Hernández y para los nuevos alumnos del taller Samuel Salazar, Alejandra Santiago, Brenda Guerrero y Ariadna Peralta, por su apoyo durante mi trabajo de campo, sin su ayuda no se hubiera podido llevar a cabo este proyecto de manera exitosa.

Al M. en C. David Salinas de la Facultad de Ciencias, por su apoyo para la realización de las videoconferencias para cada tutorial en la Facultad de Ciencias, UNAM.

Al COLPOS, por la elaboración de los análisis de las muestras de suelo necesarias para este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres y a mi familia, que siempre me han dado todo su por todo su apoyo para seguir estudiando, pero en especial por alentarme durante la maestría.

A mis amigos: Angie, Fátima, Lalo, Angela, Gaby, Lety, Cristóbal, Memo Turner, Ferchis, Mariana, Gaby Castañeda, Diana, Leilani y José, que siempre me hacen la vida más feliz en la Facultad de Ciencias.

A Ana, Gaby, Iván y Karla, por haber sido los mejores compañeros que pude tener, al inicio de la maestría y por haber estado conmigo durante un difícil primer semestre.

Y a mis amigos de toda la vida, Tania Marina, Aleida, Elisa, Karen, Elena, Mau, Kari, por su amistad y apoyo.

Índice

Resumen.....	1
Abstract	2
I. Introducción	4
II. Objetivos	9
III. Antecedentes	11
IV. Metodología	12
V. Resultados	28
VI. Discusión	65
VII. Conclusiones.....	76
VIII. Referencias bibliográficas	82
IX. Apéndice.....	92

Resumen

Los bosques de la Cuenca del Río Magdalena (CRM) están inmersos en la megalópolis que es la Ciudad de México, en los que están sujetos a distintas presiones antrópicas. En este ambiente se evaluó el efecto que tiene el disturbio antrópico sobre la composición, estructura y diversidad de los esporófitos de helechos en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM, a fin de contrastar sus respuestas con las diversas estrategias que se sabe presenta esta parte de la flora ante presiones antrópicas (Walker y Sharp, 2010). La evaluación se efectuó en 20 parcelas de 10 x 10 m que presentaban distintas intensidades de disturbio y consistió en la realización de un muestreo tanto en la temporada seca como en la de lluvias durante el año 2018, en el que se registraron los esporófitos de las especies de helechos terrestres presentes en las parcelas, así como su cobertura; mientras que para los helechos epífitos se registraron las coberturas en cada hospedero por parcela.

Se detectaron diez especies de helechos terrestres en la temporada de lluvias, de las cuales siete también se encontraron en la temporada seca; mientras que dos especies de helechos epífitos se observaron durante ambas temporadas.

La comunidad de helechos terrestres estaba estructurada por especies con importancia ecológica alta y distribución amplia en las parcelas como: *Asplenium monanthes* que parece proliferar en suelos menos ácidos donde la intensidad de las actividades ganaderas es menor, y *Polystichum rachichlaena* la cual parece tener una preferencia por las parcelas del sitio 2 y 3, en las que la temperatura del aire es más alta, y por especies con distribución restringida y valores de importancia altos en algunas parcelas como: *Dryopteris wallichiana*, que tuvo una gran importancia ecológica en las parcelas del sitio 1, en las que la luz incidente era mayor y que mostró una correlación positiva alta con el deterioro del hábitat, por lo que parece ser una especie indicadora de perturbación.

Por otro lado, no se registraron correlaciones significativas entre los índices de diversidad efectiva de Jost (2006), del orden $q=0-1$, y el índice de disturbio general, pero si una correlación negativa entre *Pleopeltis madrensis* y *P. polylepis* y el deterioro del hábitat, lo

cual puede ser debido a que el deterioro del hábitat puede reducir el sustrato disponible para el establecimiento de los helechos epífitos, al remover tanto las ramas como a los árboles que pueden albergar a dichas especies epífitas.

Finalmente, con respecto a la composición de helechos epífitos, se detectaron únicamente dos especies en ambas temporadas, en 10 especies de árboles, siendo *Abies religiosa* y *Salix paradoxa* los hospederos en los que las dos especies de helechos registraron sus mayores coberturas, posiblemente debido a la disponibilidad de dichas especies en el bosque, ya que *A. religiosa* es la especie dominante del estrato arbóreo y *S. paradoxa* una de las especies acompañantes más comunes.

Palabras clave: *Asplenium monanthes*, bosque *Abies religiosa*, Cuenca del río Magdalena (CRM), disturbio antrópico, *Dryopteris wallichiana*, helechos, *Polystichum rachichlaena*.

Abstract

The forests of the Magdalena River Basin (MRB) are immersed in the Mexico City megalopolis, where they are subject to different anthropic pressures. In this environment, the effect of anthropic disturbance on the composition, structure, and diversity of fern sporophytes in the *Abies religiosa* forest of the MRB was evaluated, to contrast their responses with the various strategies that this part of the flora is known to present under anthropic pressures (Walker and Sharp, 2010). The evaluation was carried out in 20 plots of 10 x 10 m presenting different intensities of disturbance. Sampling was carried out both in the dry season and the rainy season during 2018, in which the sporophytes of the species of terrestrial ferns present in the plots and their coverage was recorded; while for epiphytic ferns, coverage was recorded in each host per plot.

Ten species of terrestrial ferns were detected in the rainy season, of which seven were also found in the dry season; while two species of epiphytic ferns were located during both seasons. The terrestrial fern community was structured by species with high ecological

importance and wide distribution in the plots such as *Asplenium monanthes* which seems to proliferate in less acid soils where the intensity of livestock activities is lower, and *Polystichum rachichlaena* which seems to have a preference by the plots of site 2 and 3, in which the temperatures are higher, and by species with restricted distribution and high importance values in some plots such as *Dryopteris wallichiana*, which had great ecological importance in the plots of site 1, in which the incident light was greater and that showed a high positive association with the deterioration of the habitat, so it seems to be an indicator species of disturbance.

On the other hand, there were no significant correlations between the effective diversity index of Jost (2006), order $q=0-1$, and the general anthropic disturbance index, but there was a negative correlation between the covers of *Pleopeltis madreensis* and *P. polylepis* and the deterioration of the habitat, which may be because of the deterioration of the habitat which can reduce the available substrate for the establishment of epiphytic ferns, by removing both the branches and the trees that can harbor these epiphytic species.

Finally, only two species of epiphytic ferns were detected in both seasons, living on 10 species of trees, being *Abies religiosa* and *Salix paradoxa* the hosts in which the two species of ferns registered their major covers, possibly due to the availability of these species in the forest, since *A. religiosa* is the dominant species of the arboreal stratum and *S. paradoxa* one of the most common companion species.

Keywords: *Abies religiosa* forest, anthropic disturbance, *Asplenium monanthes*, *Dryopteris wallichiana*, ferns, Magdalena River Basin (MRB), *Polystichum rachichlaena*.

I. Introducción

Bosques templados y disturbio

Los bosques templados de México son comunidades vegetales que varían de caducifolias a perennifolias, características de las zonas montañosas templadas y semihúmedas de México (Villaseñor y Ortiz, 2014), que contribuyen a su flora con alrededor de 7000 especies (Rzedowski, 1998).

Los bosques responden a una amplia gama de disturbios tanto naturales como antrópicos (Baker *et al.*, 2005). Una de las formas más comunes de disturbio antrópico es el de tipo agudo en el que una actividad provoca rápidamente la transformación completa del ecosistema, como lo es el cambio de uso del suelo por actividades agropecuarias. En contraste el disturbio crónico se caracteriza por actividades de relativa baja intensidad, que ocurren durante un largo período de tiempo; como la deforestación, el deshierbe y el pastoreo recurrente (Reichhardt *et al.*, 1994; Watt, 1998; Martorell y Peters, 2005).

En un régimen de disturbio crónico se pueden generar gradientes de disturbio antrópicos, que se muestran entre zonas de menor a mayor perturbación, en los que se presenta más de un agente de disturbio en diferentes intensidades (Watt, 1998; Martorell y Peters, 2005; Pysek y Richardson, 2010). Dentro de los efectos que tiene el régimen de disturbio crónico, se ha reportado la pérdida de especies funcionalmente importantes, reduciendo la probabilidad de incluir atributos funcionales distintos e incrementando la vulnerabilidad del bosque a disturbios subsecuentes (Ghazoul *et al.*, 2015), debido a que los efectos generados por el disturbio afectan de manera negativa a taxa con atributos poco tolerantes (Díaz *et al.*, 2007; Mayfield *et al.*, 2010) y beneficia a otros con atributos de tolerancia o adecuación. Esto puede conducir al bosque a un estado de degradación al modificar los mecanismos de ensamblaje de la comunidad, eliminando a las especies características y permitiendo la colonización de especies con atributos tolerantes a las condiciones de perturbación, que pueden causar efectos perjudiciales en la estructura del bosque, propiciando fases de sucesión secundaria del bosque que pueden tener dirección

hacia un dominio totalmente distinto al que se encontraba previo al disturbio (Ghazoul *et al.*, 2015; Johnstone *et al.*, 2016).

La respuesta de algunos grupos taxonómicos ante el disturbio antrópico en el bosque templado es poco conocida (Carvajal-Hernández *et al.*, 2018). En el caso de los helechos se ha visto que sus respuestas pueden ser altamente variables y específicas de cada especie, ya que las comunidades de esta taxocenosis sometidas a disturbios recurrentes pueden sufrir modificaciones en las condiciones del suelo y la incidencia de luz, lo que influye en la respuesta diferencial (Walker *et al.*, 2010). Dado que los helechos son muy sensibles a los cambios de humedad y luz en los ecosistemas de montaña, pueden funcionar como una comunidad indicadora de los efectos de los diferentes agentes de disturbio antrópico en el ecosistema por lo que es de interés investigar las condiciones abióticas bajo las cuales la estructura, composición y diversidad de la comunidad de helechos se encuentra en la CRM; esto permitirá poder determinar algunas estrategias de manejo y conservación local.

Diversidad de helechos terrestres y su relación con el disturbio

Los helechos, aunque habitan en casi todos los ecosistemas (semiáridos, tropicales, subtropicales, templados y boreales), son más abundantes en los ambientes sombreados y húmedos. Generalmente su riqueza mengua en hábitats xéricos o estacionales donde llegan a experimentar un fuerte estrés por sequía, (Hietz, 2010; Sharpe *et al.*, 2010).

En México, el número estimado de helechos y licopodios es de 1014 especies según Martínez-Salas y Ramos (2014); mientras que el estimado de especies de helechos es de 924 (Tejero-Diez *et al.*, 2014). El bosque mesófilo de montaña (BMM) registra la mayor riqueza de helechos en relación a la superficie que ocupa en el país (Rzedowski, 1996), con 583 especies (Tejero-Diez *et al.*, 2014). Razón por la que se ha realizado una gran cantidad de estudios de diversidad de helechos en ese tipo de vegetación.

Si bien, no existe un estimado de especies de helechos en bosques de coníferas, hay trabajos que abordan la diversidad de helechos en los bosques templados de la cuenca de México. Como el de Tejero-Diez y Torres-Díaz (2016) que registraron 108 especies de Pteridofitas pertenecientes a 16 familias, presentes en la Ciudad de México; los de Matuda (1956), Arreguín-Sánchez y colaboradores (2004) que registraron 8 y 43 especies de helechos respectivamente, en la Cuenca del Río Magdalena.

A través de los estudios que existen respecto al impacto que tienen distintas actividades antrópicas sobre la estructura y diversidad de la comunidad de helechos terrestres, se ha podido conocer que los helechos presentan diversas estrategias como respuesta a las presiones antrópicas en distintos ecosistemas, que parecen ser distintivas para cada especie. Hay especies capaces de desarrollarse y colonizar sitios perturbados donde la exposición solar es alta y la humedad escasa, por medio de tricomas o escamas que reflejan la luz directa, con lo cual reducen la temperatura de las hojas y la transpiración (Hietz, 2010). Un ejemplo de una especie que se desarrolla en sitios perturbados es *Dicranopteris linearis* (Burm. f.) Underw., ya que tuvo una proliferación producto de la agricultura de temporal, seguida de quemas frecuentes en algunas zonas degradadas de selva en Sri Lanka, suprimiendo la regeneración de la selva (Cohen *et al.*, 1995).

Sin embargo, se sabe que hay otras especies de helechos que no son capaces de adaptarse al disturbio generado por la actividad humana, como es el caso de *Blechnum spicant* (Burm. f.) Underw., la cual fue estudiada en cuatro sitios sujetos a diferentes regímenes de disturbio en un área montañosa en Bizkaia en el País Vasco y se observó que en un sitio, sujeto a actividades pastoriles, su presencia era nula (Onaindia *et al.*, 2004).

En el caso de la relación entre riqueza de especies de helechos y el disturbio antrópico, se ha observado un patrón en el que ésta disminuye conforme la intensidad del disturbio incrementa, siendo la principal causa de este detrimento la pérdida de hábitat producto de las actividades humanas (Walker *et al.*, 2010).

Cabe enfatizar que los estudios ecológicos que se han dedicado a evaluar los helechos en bosque templado y, en especial en el bosque de *Abies religiosa* son escasos y

en su mayoría son de carácter florístico. Por lo cual, este estudio resulta importante ya que contribuye al conocimiento de la diversidad y estructura de la comunidad de helechos en bosques de coníferas donde *Abies* es importante.

Composición y abundancia de helechos epífitos

Las epífitas vasculares son aquellas plantas que germinan y crecen sobre otras plantas y, a diferencia de los muérdagos, no parasitan a sus hospederos (Zotz, 2013). Las adaptaciones morfofisiológicas de las epífitas dependen en mucho de las características del “forofito” u hospedero: su forma biológica, altura, textura, arquitectura del follaje y su condición perenne o caducifolia, además de las condiciones ambientales donde se distribuye la comunidad de epífitos (Granados *et al.*, 2003). Las epífitas absorben todos sus nutrientes minerales del humus que se acumula sobre las ramas o de la lluvia que escurre por la corteza del hospedero o forofito, por lo que el forofito sobre el que crecen las epífitas es utilizado únicamente como soporte (Granados *et al.*, 2003). El hábitat de las plantas epífitas es restrictivo, el hecho de crecer en el dosel y no en el suelo implica un alto riesgo de desecación, por lo que requieren utilizar el agua de la lluvia y la humedad del ambiente (Benzing, 1990).

No todos los árboles proporcionan un sustrato lo suficientemente adecuado a las epífitas, solo algunas plantas pueden colonizar los troncos suaves y verticales de las palmeras o las ramas sombrías de los árboles. Los árboles con cortezas resquebrajadas o arrugadas, cubiertas de líquenes y musgos parece que ofrecen un buen lugar para el establecimiento de las semillas y las esporas de las epífitas (Granados *et al.*, 2003).

En México los helechos epífitos se distribuyen principalmente en los bosques mesófilos de montaña, selvas tropicales y bosques de pino-encino (Mickel y Smith, 2004). En el caso de la Cuenca del Río Magdalena, Arreguín-Sánchez (2004) reporta siete especies de helechos epífitos: *Pleopeltis polylepis* (Roem. ex Kunze) T. Moore, *P. madrensis* (J. Sm.) A.R. Sm. & Tejero, *P. macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf., *P. thyssanolepis* (A. Braun ex Klotzsch) E.G. Andrews & Windham, *Melpomene pilosissima* (M. Martens & Galeotti) A.R.

Sm. & R.C. Moran, *Alansmia spathulata* (A.R. Sm.) Moguel & M. Kessler y *Phlebodium pseudoaureum* (Cav.) Lellingher.

Para estudiar las consecuencias del disturbio antrópico en la taxocenosis de los helechos se seleccionaron a los bosques de la Cuenca del río Magdalena (CRM), que forman parte del “suelo de conservación” de la Ciudad de México, proveen de servicios ecosistémicos a los habitantes y se encuentran vulnerables al disturbio antrópico debido a su ubicación (Almeida-Leñero *et al.*, 2007; Vela *et al.*, 2012).

II. Objetivos

El objetivo general es:

- Conocer la estructura de la comunidad de helechos en la temporada seca y la de lluvias en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM.

Los objetivos particulares son:

- Describir espacial y temporalmente las variables abióticas del bosque de *A. religiosa*.
- Describir las distintas intensidades de los tres agentes de disturbio antrópico presentes en el bosque de *A. religiosa*.
- Determinar la variación temporal de la estructura de la comunidad de helechos terrestres.
- Relacionar los valores de importancia ecológica de las especies de helechos terrestres, tanto en la temporada seca como en la de lluvias, con variables abióticas y antrópicas en cada parcela.
- Determinar la diversidad α y la diversidad β de especies de helechos terrestres entre parcelas y su relación con diferentes variables abióticas y antrópicas.
- Conocer la composición florística de la comunidad de helechos epífitos en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM.
- Conocer la variación temporal en la estructura de la comunidad de helechos epífitos por medio de sus coberturas en las 20 parcelas.
- Evaluar si existe una relación entre las coberturas de las especies de helechos epífitos con el tipo de forofito y las variables abióticas y antrópicas.

Hipótesis

1. Las especies de helechos responden de diferente manera a los disturbios por lo que se espera, que la densidad y dominancia de las especies de helechos se vean modificadas por la intensidad del disturbio y por la historia de vida cada especie.
2. Generalmente las especies de helechos son dependientes del agua o requieren alta humedad para su crecimiento y reproducción, ya que los gametos dependen del agua para transportarse, por lo que se espera encontrar mayor diversidad de helechos en las parcelas donde la humedad relativa del suelo sea mayor.

III. Antecedentes

Silva y colaboradores (2018), analizaron la influencia del efecto de borde en dos selvas tropicales y dos bosques montanos en México, utilizando a los helechos como indicadores de perturbación. Encontraron que los efectos de borde en los helechos, son más pronunciados en los bosques montanos que en las selvas tropicales de tierras bajas y que los helechos, son buenos indicadores de las alteraciones del bosque causadas por los efectos de borde, por lo que sugieren usarlos como herramientas para evaluar el éxito de los esfuerzos de restauración.

Por su parte, Dai y colaboradores (2020) analizaron la diversidad taxonómica, filogenética y funcional de los helechos bajo diferentes niveles de disturbio antrópico, en el condado de Longnan, al sur de China. Encontraron que la diversidad de helechos ha sido altamente influenciada por el disturbio y que algunos caracteres funcionales de los helechos en los sitios más perturbados, fueron adaptativos al disturbio. Por último, identificaron especies de helechos indicadoras respondiendo a diferentes niveles de disturbio.

Por otro lado, Carvajal-Hernández y colaboradores (2017), analizaron como la composición y riqueza de helechos (i.e. epífitos y terrestres) cambiaba en hábitats forestales con distintos niveles de impacto humano, en un gradiente altitudinal en Cofre de Perote, Veracruz. Encontraron que los cambios en la estructura del bosque húmedo de montaña ocasionados por el disturbio, generan cambios en las condiciones microclimáticas, que pueden afectar fuertemente a las especies altamente dependientes de la humedad del aire, como lo son los helechos epífitos.

Así mismo, registraron que las especies de hechos epífitos de la familia *Hymenophyllaceae*, desaparecieron en su mayoría en áreas sujetas a disturbio, debido a las altas temperaturas que se presentan en el día, durante periodos cortos de tiempo en dichos sitios, producto de los cambios en la estructura del bosque.

IV. Metodología

Zona de estudio

La CRM es una zona de alta heterogeneidad ambiental; se encuentra constituida por tres comunidades vegetales distinguibles: el bosque de *Pinus hartwegii* Lindl., que se distribuye en el piso altitudinal superior entre los 3400 y 3800 m.s.n.m.; el bosque de *Abies religiosa*, que se distribuye entre los 2800-3600 m.s.n.m. y el bosque de *Quercus* spp., que se distribuye entre los 2700-3220 m.s.n.m. (Figura 1) (Santibañez-Andrade *et al.*, 2015a).

La CRM yace sobre rocas volcánicas (andesitas, dacitas, tobas y brechas) y es el resultado de la actividad volcánica durante los periodos Terciario y Cuaternario (Castro-Gutiérrez, 2013). Los suelos de la CRM son, generalmente, jóvenes; en su mayoría Andosoles (A), los cuales tienen derivados de cenizas volcánicas, producto de la reciente actividad volcánica y tienen una fuerte tendencia a la acidez (Aguilera, 1989; Santibañez-Andrade, 2009).

Los principales agentes de disturbio antrópico identificados para los bosques de la CRM son: 1) la tala clandestina que se realiza principalmente hacia los límites comunales, los cuales coinciden con los límites de la cuenca; 2) el turismo no controlado que afecta negativamente al ecosistema debido a la generación de veredas y basura; 3) los incendios forestales, que se han registrado principalmente en el bosque de *Quercus* L. (Flores, 2006); 4) las prácticas agro-pastoriles, principalmente la ganadería que se desarrolla en la zona media y alta del bosque. La agricultura que se realiza en la CRM es tradicional y se da en baja proporción principalmente en la parte baja del bosque (Almeida-Leñero *et al.*, 2007).

Bosque de *Abies religiosa*

Es un bosque perennifolio, cuyo estrato arbóreo se encuentra dominado por esta especie, mientras que el estrato arbustivo se encuentra dominado por *Salix paradoxa* Kunth y *Sambucus nigra* L. Es el bosque más extenso de la CRM, con 1130 ha, que representan el 37.8% de la superficie total y se presenta en pendientes desde planas (0-10°) hasta inclinadas (20-50°), pero los rodales más vigorosos se desarrollan en pendientes de 30°. Se

le puede encontrar en laderas de cerros principalmente con orientación N, NW y E (Santibañez-Andrade, 2009).

El clima presente en el bosque según la clasificación climática de Köppen, modificada por García (1978), es del tipo Cb' (w₂) (w) (b') i g, semifrío, con temperaturas medias anuales entre 5 y 12 °C (Castillo-Argüero *et al.*, 2014). Los valores más altos de precipitación anual en la CRM se presentan en las altitudes medias, entre los 3000 y 3400 m s.n.m., que es la zona donde se distribuye principalmente el bosque de *Abies* (Dobler-Morales, 2010). La temporada de lluvias es de mayo a octubre, con una precipitación anual de 950-1300 mm; la temporada seca comprende de diciembre a marzo (Dobler-Morales, 2010).

Mientras que el suelo del bosque de *A. religiosa* es de tipo Andosol húmico, (Galeana-Pizaña *et al.*, 2013). El cual es rico en materia orgánica (MO), con textura franco-arenosa, rocosidad promedio de 18% y húmedo la mayor parte del año (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

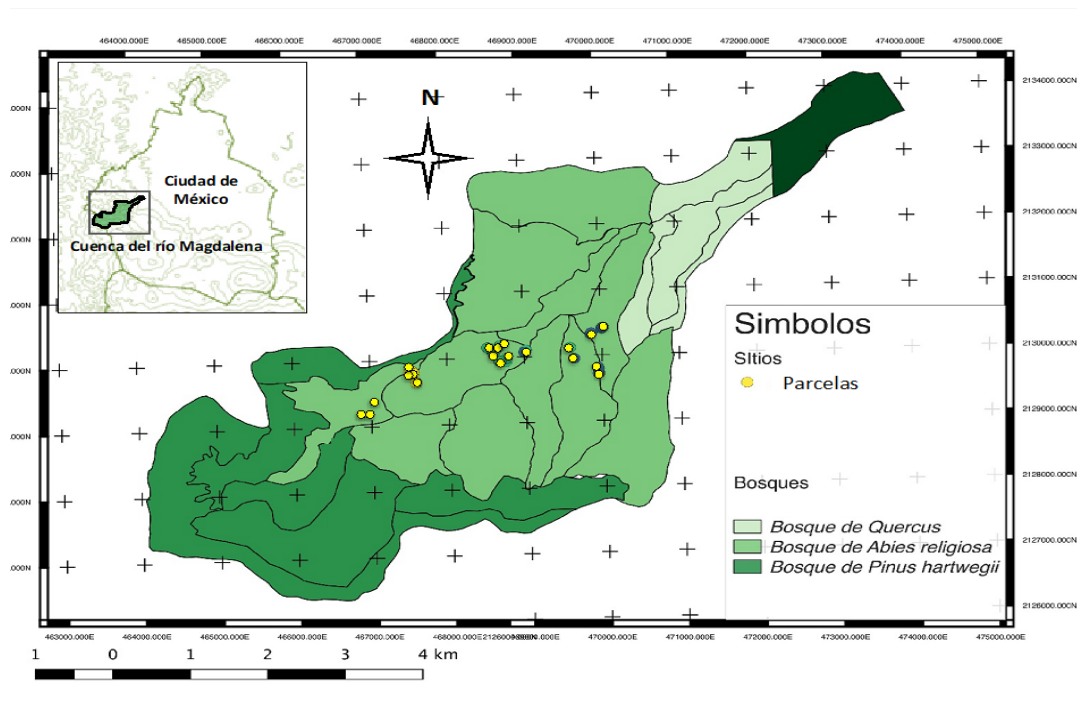


Figura 1. Localización del sitio de estudio, tomado de (Bonilla-Valencia *et al.*, 2020). Donde se muestra en 3 tonalidades diferentes de verde, los tres tipos de bosque que hay en la CRM y delimitado con el verde más oscuro la zona urbana. Los puntos en amarillo son las 20 parcelas distribuidas en los tres intervalos altitudinales en el bosque de *A. religiosa*.

Sujeto de estudio

Los helechos en el Valle de México, se distribuyen principalmente en los sitios húmedos y subhúmedos, la mayoría de las especies son terrestres (60 al 65 %) y en el caso de los helechos epífitos el hábitat donde se distribuye el mayor porcentaje es en el bosque de coníferas (25.9%) (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2004).

Así mismo, la distribución de los helechos y licopodios en las distintas alcaldías, está ligada a las características ambientales que poseen y también reflejan el esfuerzo de recolecta. Cerca del 75% de los helechos y licopodios se han registrado únicamente en tres alcaldías: Magdalena Contreras, Coyoacán y Cuajimalpa. Mientras que sólo ocho especies se han registrado en más de siete alcaldías, entre las que se encuentran: Lycopodiophyta (*Selaginella pallezens*) y Polypodiophyta (*Asplenium monanthes*, *A. praemorsum*, *Cheilanthes bonariensis*, *Dryopteris cinnamomea*, *Phlebodium pseudoaureum*, *Polypodium thyssanolepis*, *Woodsia mollis*). Ninguna de las especies se distribuye en toda la entidad (Tejero-Diez *et al.*, 2016).

Muestreo y análisis de datos

Caracterización de las condiciones abióticas y de disturbio del sitio de estudio; bosque de Abies religiosa (kunth) schltl. & cham.

Se seleccionaron al azar 20 parcelas de 10 X 10 m, en tres diferentes intervalos altitudinales. El sitio 1 con intervalo de altitud entre los 3450 y 3460 m.s.n.m.; el sitio 2 con intervalo entre los 3050 y 3200 m.s.n.m. y el sitio 3 con intervalo entre los 3030 y 3150 m.s.n.m. La selección de estas parcelas se basó en la caracterización del sitio de estudio realizada por Santibáñez-Andrade y colaboradores (2015) y Tovar-Bustamante (2017), así como en información sobre disturbio antrópico en el bosque de *A. religiosa* de la CRM obtenida en mayo 2017.

En cada parcela se registraron las siguientes variables, tanto en temporada seca, como en la de lluvias:

Las coordenadas y la altitud con un GPS (Garmin eTrex 10). La temperatura se registró cada hora durante el año de 2018 y a partir de estos datos se obtuvo la temperatura promedio por parcela para cada temporada; esto se hizo utilizando sensores HOBO registrador de datos (easyLog USB-ONSET), colocados a una altura aproximada de un metro por encima del suelo, en cada parcela.

La cantidad de luz que atraviesa el dosel, se registró por medio de fotografías hemisféricas (en cada una de las parcelas, en ambas temporadas), tomadas a un metro por encima del suelo a las 8 am, bajo condiciones de cielo nublado, con la parte frontal del lente dirigido hacia el norte. Esto se hizo con una cámara NIKON D80 con lente EX SIGMA 4.5, 2:28 DC HSM. Posteriormente, se analizaron las fotos con el programa Gap Light Analyzer GLA, 2.0 (Frazer *et al.*, 2000), para obtener los niveles de luz a través del dosel por medio del Factor de Sitio Global (FSG), el cual es el porcentaje de transmisión de luz total en moles (Canham *et al.*, 1990).

La composición química del suelo se determinó mediante la extracción de muestras, de 500 g aproximadamente, de los primeros 20 cm de profundidad retirando previamente el mantillo, en tres puntos al azar en cada parcela. Cada muestra se cernió en un tamiz con apertura de malla de 2.5 mm, hasta obtener una muestra combinada de 300 g y se determinaron los parámetros edáficos: el pH mediante la relación de suelo y agua 1:2, la conductividad eléctrica (C.E.) con la relación 1:5 y un puente de conductibilidad eléctrica, el porcentaje de materia orgánica (M.O.) mediante una digestión húmeda con determinación Walkley-Black, la concentración de fósforo (P) inorgánico disponible por medio de una extracción de NaHCO_3 0.5 M (pH 8.5) con determinación colorimétrica, el porcentaje de nitrógeno (N), mediante una digestión húmeda con una mezcla de ácido sulfúrico con destilación Kjendahl por arrastre de vapor y titulación con ácido sulfúrico 0.05 N y la concentración de potasio (K) con la extracción de NH_4OAc , con pH 7 por fotometría de llama. Los análisis se hicieron en el laboratorio de Fertilidad del Suelo del Colegio de Posgraduados (COLPOS).

Para conocer el porcentaje de humedad del suelo en cada parcela, se utilizó el método gravimétrico de Reynolds (1970), para el cual se tomó el peso húmedo de una muestra de suelo de aproximadamente 300 g, misma que fue secada en el horno a 100°C , durante 48 horas y se pesó nuevamente en seco. El porcentaje de humedad se obtuvo mediante la fórmula:

$$H = \left(\frac{\text{peso húmedo} - \text{peso seco}}{\text{peso seco}} \right) * 100$$

Caracterización del gradiente de disturbio antrópico

Se estimó la intensidad de 10 actividades antrópicas, que forman parte de tres agentes de disturbio; actividades ganaderas, actividades humanas y deterioro del hábitat con base en el método de Bonilla-Valencia (2020), propuesto primero por Martorell y Peters (2005). Para ello, en cada parcela de 20 m² se determinó el número de m² con la presencia de las siguientes actividades y se obtuvieron porcentajes respecto al total:

Actividades ganaderas (AG)

- Excretas de vaca u oveja (Excret). Se determinó a partir del porcentaje de excretas ya fueran de vaca u oveja.
- Caminos ganaderos (Camgan). Se registró el porcentaje de caminos que se encontraban dentro de la parcela.
- Plantas ramoneadas (Planram). Se registró el porcentaje de plantas que presentaban signos de ramoneo.
- Compactación del suelo (Densapar). Se obtuvo a partir de la densidad aparente, que se refiere a la reducción de los poros del suelo por unidad de volumen (g/cm³), esta se obtuvo dividiendo el peso del suelo seco entre el volumen del cilindro (Keller y Håkansson, 2010).

Actividades humanas (AH)

- Basura inorgánica (Basinorg). Se registró a partir del porcentaje de desechos inorgánicos observados dentro de la parcela.
- Basura orgánica (Basorg). Se registró a partir del porcentaje de desechos orgánicos observados dentro de la parcela.

- Distancia a caminos cercanos (Distcami). Se midió como el inverso de la distancia en metros entre la parcela y los caminos más cercanos.

Deterioro del hábitat (DH)

- Deforestación (Defore). Se registró el porcentaje de tocones que se encontraba dentro de la parcela.
- Plantas deshierbadas (Plandes). Se registró el porcentaje de plantas deshierbadas producto del chaponeo dentro de la parcela.
- Apertura del dosel (Aperdos). Se determinó por medio de la fracción de apertura del dosel (FAD), obtenido a partir del análisis de las fotografías hemisféricas tomadas en cada parcela.

Índices de disturbio antrópico

Los índices de disturbio antrópico se obtuvieron a través de la reducción de dimensiones mediante un análisis de componentes principales (ACP) (ver detalles en Bonilla-Valencia *et al.*, 2020), basados en una matriz de correlación (datos centrados en medias) en el software estadístico R (v. 3.5.2; R Development Core Team, 2019). Los índices de disturbio antrópico se basaron en los puntajes del primer componente, el cual explicaba el 57% de la varianza. (Martorell y Peters, 2005; y modificado por Bonilla-Valencia *et al.*, 2020)

El modelo que integra las variables consideradas para generar el índice de Disturbio (ID) es el siguiente:

ID= -0.036 (Excret) + 0.540 (Camgan) + 0.275 (Planram) + 0.142 (Densapar) + 0.077 (Distcami) + 0.008 (Basinorg) - 0.085 (Basorg) + 0.521 (Plandes) + 0.302 (Defore) + 0.479 (Aperdos).

Con el modelo del ID se calculó el índice para cada uno de los agentes de disturbio antrópico, utilizando los puntajes de la ecuación correspondientes, como se muestra a continuación:

- Actividades ganaderas:

$$\mathbf{AG} = -0.036 (\text{Excret}) + 0.540 (\text{Camgan}) + 0.275 (\text{Planram}) + 0.142 (\text{Densapar})$$

- Actividades humanas:

$$\mathbf{AH} = 0.077 (\text{Distcami}) + 0.008 (\text{Basinorg}) - 0.085 (\text{Basorg})$$

- Deterioro del hábitat:

$$\mathbf{DH} = 0.521 (\text{Plandes}) + 0.302 (\text{Defore}) + 0.479 (\text{Aperdos})$$

Posteriormente, se reescalaron los valores de los índices con el paquete “scales” (Wickham y Seidel, 2019), del programa R, versión 3.6.3, de manera que el valor más bajo del índice de disturbio tomara un valor de 0 y el más alto de 100 (cuadro 1, apéndice) (Valverde *et al.*, 2009). Posteriormente, se realizaron pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk a las variables abióticas y antrópicas en el programa R versión 3.6.3., para conocer si algunas de las variables no presentaban distribución normal.

Aunado a lo anterior, se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (ACP) estandarizado y centrado, con la información de ambas temporadas, para caracterizar a las 20 parcelas en relación con los factores abióticos. Así mismo, para caracterizar las 20 parcelas en relación con los tres agentes de disturbio antrópico, se realizó otro análisis de componentes principales estandarizado y centrado. En este trabajo las variables de disturbio no cambian entre temporadas, ya que una vez que se seleccionaron las 20 parcelas, se protegieron para que no ocurrieran disturbios antrópicos subsecuentes, por lo

que solo hay un valor por cada agente para ambas temporadas. Los análisis previamente mencionados se realizaron con el paquete “vegan” (Oksanen *et al.*, 2019), en el programa R versión 3.6.3.

Por último, se realizaron correlaciones de Spearman con respecto a las variables abióticas y el índice de disturbio antrópico general (ID) para la temporada seca y para la de lluvias, con la intención de conocer si el índice de disturbio antrópico tenía alguna relación con las variables abióticas. Lo anterior se realizó con el paquete “corrplot” (Wei y Simko, 2017), en el programa R versión 3.6.3.

Composición, estructura y diversidad de la comunidad de helechos terrestres

La composición pteridoflorística se obtuvo mediante un muestreo sistemático, a través de las estaciones del año en 20 parcelas, en el año 2018.

La determinación taxonómica de cada una de las morfoespecies, se realizó a través de las claves incluidas en el trabajo de Mickel y Smith (2004), con ayuda de especialistas y su corroboración a través de la comparación con los ejemplares del Herbario Nacional de México (MEXU). Cabe mencionar que en el caso de las morfoespecies de helechos terrestres que se encontraron estériles, la determinación taxonómica se realizó únicamente hasta la especie próxima o afín.

Las variables que se consideraron en el muestreo fueron:

Cobertura

La cobertura o área de proyección al suelo de cada individuo se obtuvo mediante la toma con un flexómetro (TRUPER, Gripper 5,5m/18'), de dos diámetros perpendiculares entre sí (D1 y D2) de las partes vegetativas, aplicando la siguiente fórmula:

$$C = \pi \left(\frac{D1 + D2}{4} \right)^2$$

Donde: **C** es la cobertura, **D1** es el diámetro 1, **D2** es el diámetro 2 (Mostacedo y Fredericksen, 2000).

Densidad

- Absoluta: Es el número de individuos de una especie por unidad de área determinada.
- Relativa: Es la densidad de una especie en relación con la densidad de todas las especies (**Mostacedo y Fredericksen, 2000**).

$$\textbf{Densidad Relativa} = \frac{\textit{Densidad de una especie}}{\textit{Densidad total}}$$

Donde: **Densidad relativa** es el valor ponderado de la densidad de cada especie en relación con el total, **Densidad de una especie**, es la densidad absoluta de una especie, **Densidad total**, es la suma de las densidades absolutas de todas las especies.

Dominancia

- Absoluta (de cada especie): Es la suma de la cobertura de todos los individuos de una especie.
- Relativa: Es la dominancia absoluta de una especie en relación con la dominancia de todas las especies (Mostacedo y Fredericksen, 2000).

$$\textbf{Dominancia relativa} = \frac{\textit{Dominancia de una especie}}{\textit{Dominancia total}}$$

Donde: **Dominancia relativa** es el valor ponderado de la dominancia de cada especie en relación con el total, **Dominancia de una especie**, es la dominancia absoluta de una especie, **Dominancia total**, es la suma de las dominancias absoluta de todas las especies.

Frecuencia

- Absoluta: Es la probabilidad de encontrar uno o más individuos de una especie en una determinada unidad de muestro. Permite determinar el número de unidades de muestreo (parcelas) en los que aparece una determinada especie, en relación al total de unidades de muestreo inventariadas.
- Relativa: Es la frecuencia de una especie en relación a la frecuencia de todas las especies (**Mostacedo y Fredericksen, 2000**).

$$\textbf{Frecuencia Relativa} = \frac{\textit{Frecuencia de una especie}}{\textit{Frecuencia total}}$$

Donde: **Frecuencia relativa** es el valor ponderado de la frecuencia de cada especie en relación al total, **Frecuencia de una especie**, es la frecuencia absoluta de una especie, **Frecuencia total**, es la suma de las frecuencias absolutas de todas las especies.

Índices

Se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI), para conocer la importancia ecológica relativa de las especies de helechos (Mostacedo y Fredericksen, 2000). El IVI se calculó por parcela y por temporada (tanto de la temporada seca como de la de lluvias). Éste se calculó a partir de la suma de los valores relativos de densidad, dominancia y frecuencia.

$$\textbf{IVI} = \textit{DenRelav} + \textit{DomRelav} + \textit{FreRelav}$$

Donde: **DenRelav** es la densidad relativa de cada especie, **DomRelav** es la dominancia relativa cada especie y **FreRelav** es la frecuencia relativa de cada especie.

Para conocer la diversidad de cada una de las parcelas, se calculó el índice de Shannon-Weiner (H'), a partir de los valores de riqueza y abundancia relativa de cada especie en cada parcela muestreada, mediante la siguiente fórmula:

$$H' = - \sum P_i * \ln P_i$$

Donde: P_i es la proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos (i.e. abundancia relativa de cada especie) y $\ln$ es el logaritmo natural.

Para conocer si la diversidad de especies era significativamente diferente entre las parcelas, se aplicó la prueba de t propuesta por Hutcheson (1970), esta se realizó en el programa Past versión 3.23. Una vez obtenidos los valores de las pruebas de t entre parcelas, se generó un mapa de calor, esto con la intención de mostrar los grupos de parcelas que se generaron a partir de las comparaciones entre parcelas con la prueba de t . Esto se realizó con el paquete “ggplot2” en el programa R versión 3.6.3.

Además del índice de Shannon-Weiner, se calculó la diversidad efectiva de Jost (2006), utilizando la metodología empleada por García-Morales y colaboradores (2011), la cual hace uso de dos medidas de diversidad efectiva. La primera medida fue la diversidad de orden 0 (**0D**), donde $q = 0$, ya que de esta manera la fórmula de la diversidad es insensible a la abundancia relativa de las especies y equivale a la riqueza de especies y la segunda medida es la diversidad efectiva de orden 1 (**1D**), donde $q = 1$ y en la que todas las especies son ponderadas proporcionalmente según su abundancia en la comunidad (Jost, 2006).

La diversidad efectiva para cada una de las parcelas se calculó con el paquete “vegan” en el programa R 3.6.3., con la fórmula:

$${}^qD = (\sum_{i=1}^S p_i^q)^{1/(1-q)}$$

Donde: qD es la diversidad efectiva, p_i es la abundancia relativa (abundancia proporcional) de la i -ésima especie, S es el número de especies, y q es el orden de la diversidad, el cual define la sensibilidad del índice a las abundancias relativas de las especies, determinando que tanto influyen las especies raras o las comunes (Jost, 2006).

Para conocer la diversidad β se calculó el índice de Whittaker (1960), comparando las parcelas de forma independiente (i.e. sin tomar en cuenta el sitio) durante la temporada de lluvias, con el paquete “vegan” (Oksanen *et al.*, 2019), en el programa R versión 3.6.3. Este índice permite conocer la diversidad β entre parcelas, siendo $\beta = 1$ equivalente a parcelas completamente diferentes, $\beta = 0$ cuando no hay heterogeneidad entre parcelas.

$$\beta = \frac{a + b + c}{(2a + b + c)/2}$$

Donde: a = número total de especies que se encuentran en ambas parcelas, b = número total de especies que aparecen en la parcela vecina y c = número de especies que aparecen en la parcela focal (Koleff *et al.*, 2003).

Para conocer si el esfuerzo de muestreo fue suficiente, se construyó una curva de acumulación de especies con el método de Coleman. La curva encuentra la riqueza esperada haciendo 100 permutaciones y se construyó utilizando el número de parcelas muestreadas como unidades de esfuerzo y con el número de especies de helechos terrestres. También se calculó la pendiente en el último punto, para conocer la tasa de aumento en el número de especies y saber que tan eficiente fue el muestreo. Lo anterior se realizó en la librería “vegan” del programa R versión 3.6.3.

Por otro lado, se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico con el método de Ward, para conocer cómo se agrupaban las parcelas de acuerdo con los valores de importancia de las especies de helechos. Posteriormente, se realizó un diagrama de dispersión con respecto a los grupos formados en el análisis jerárquico, esto con la intención de observar la disposición de los grupos. Todo lo anterior se realizó en el paquete “factoextra”, en el programa R versión 3.6.3.

También se realizó un análisis de correspondencias canónicas entre las variables abióticas y los cuatro grupos de parcelas generados (a partir de los valores de importancia de las especies de helechos) en el análisis de agrupamiento jerárquico, con el fin de conocer la relación entre las variables ambientales y los valores de importancia de las especies de helechos presentes en ambas temporadas.

Aunado a esto, se realizó un análisis de correspondencias canónicas (CCA), entre los índices de disturbio antrópico y los cuatro grupos de parcelas generados (a partir de los valores de importancia de las especies de helechos) en el análisis de agrupamiento jerárquico. Lo anterior, con la intención de conocer la relación entre los índices de disturbio y los valores de importancia de las especies de helechos presentes en ambas temporadas. Ambos análisis de correspondencias canónicas se realizaron con el paquete “vegan” en el programa R versión 3.6.3.

Así mismo, se realizaron correlaciones de Spearman con respecto a: I) el IVI de los helechos terrestres y las variables abióticas, II) el IVI de los helechos terrestres y los índices de disturbio antrópico y III) los índices de disturbio antrópico y los índices de diversidad α . Lo anterior se realizó con el paquete “Hmisc” (Wei y Simko, 2017), en el programa R versión 3.6.3.

Por último, con los valores del índice de Whittaker, se generó un mapa de calor con el paquete “ggplot2” en el programa R versión 3.6.3.

Composición y abundancia de helechos epífitos

Para conocer la composición florística de la comunidad de helechos epífitos, durante la temporada de secas y lluvias en 20 parcelas, se realizaron las recolectas y la determinación taxonómica correspondiente, utilizando las claves incluidas en el trabajo de Mickel y Smith (2004), con ayuda de especialistas y por medio de la comparación con los ejemplares del Herbario Nacional de México (MEXU). También se registró la especie de árbol/arbusto (forofito) en la que se encontraban los helechos epífitos y se realizaron recolectas de dichas especies, para poder corroborar las identidades taxonómicas de las especies con ayuda de especialistas.

La medición de la cobertura de los helechos epífitos se realizó de la misma manera que para los helechos terrestres

Posteriormente, se realizaron correlaciones de Spearman con respecto a: I) la cobertura de los helechos epífitos y las variables abióticas y II) la cobertura de los helechos epífitos y los índices de disturbio antrópico. Lo anterior se realizó con el paquete “Hmisc” (Wei y Simko, 2017), en el programa R versión 3.6.3.

V. Resultados

Caracterización de las condiciones abióticas y de disturbio del sitio de estudio; bosque de Abies religiosa

En el bosque de *Abies religiosa* de la CRM la intensidad del disturbio antrópico con respecto a los tres agentes es heterogénea (Figura 2). La gráfica apilada con respecto al índice de disturbio de cada uno de los agentes sin reescalar, muestra que en la parcela 2 del sitio 1 fue la que tuvo mayor intensidad de disturbio principalmente con respecto al deterioro del hábitat; mientras que parcelas como las 7 y 8 del sitio 2 y la 15 del sitio 3, tuvieron mayor intensidad con respecto a los tres agentes de disturbio antrópico. Por otro lado, las parcelas 16 del sitio 2 y la 12 del sitio 3 fueron en las que la intensidad respecto a los tres agentes fue baja.

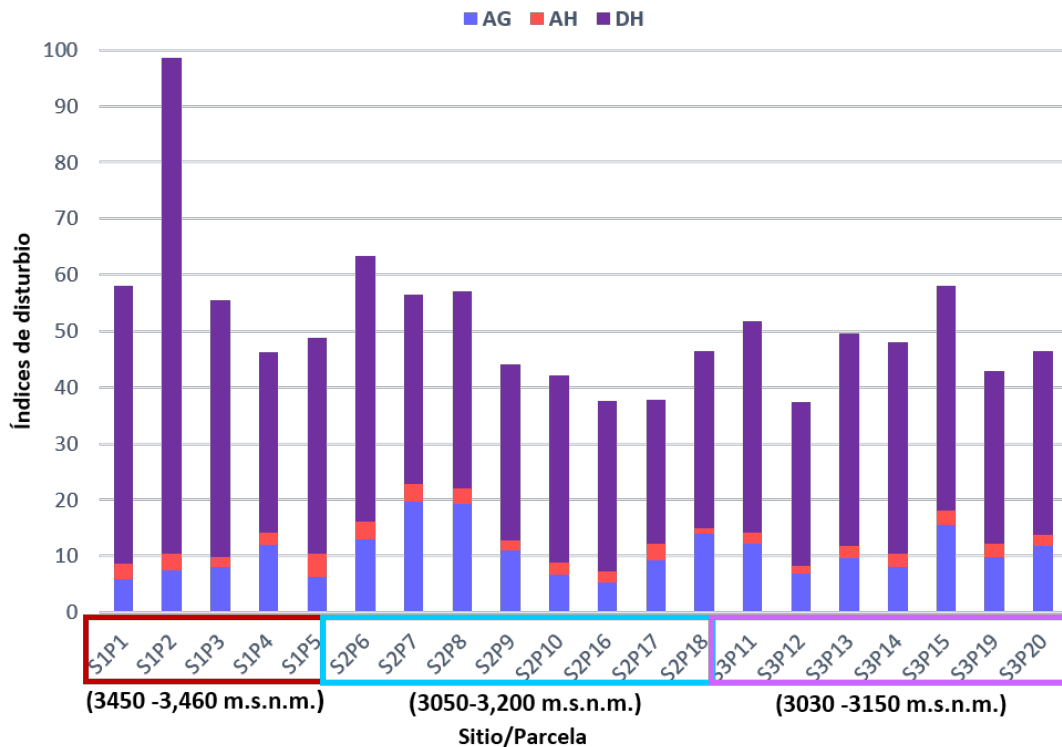


Figura 2.- Índices de disturbio antrópico sin reescalar con respecto a los tres agentes de disturbio en las 20 parcelas, acomodadas por sitio y su cota altitudinal. Donde: **AG**: Actividades ganaderas, **AH**: Actividades humanas, **DH**: Deterioro del hábitat.

Índices de disturbio antrópico reescalados

En la Figura 3 se observa que en el sitio 1 que es el de mayor altitud, la parcela 2 registró la intensidad de disturbio más alta por el deterioro del hábitat; mientras que en las parcelas 1, 3 y 5 la intensidad del disturbio por actividades ganaderas y actividades humanas fue de intermedia a baja; y en la parcela 4 la intensidad con respecto a los tres agentes de disturbio fue la más baja.

En el sitio 2, que se encuentra en la cota altitudinal media, las parcelas en las que la intensidad de disturbio fue más alta fueron la 10 con respecto a las actividades ganaderas, y la 16 y 18 con respecto a las actividades humanas, mientras que en las parcelas 17, 8, 7 y 9, la intensidad de disturbio con respecto a los tres índices fue de intermedio a bajo, y en la que la intensidad de disturbio fue más bajo con respecto a los tres agentes, fue la 6.

En el sitio 3, localizado en la cota altitudinal más baja, las parcelas 14 y 15 registraron la intensidad del disturbio por actividades humanas más alta, en las parcelas 13 y 20 la intensidad de disturbio fue intermedia con respecto a las actividades humanas y de intermedia a baja, con respecto al deterioro del hábitat; mientras que la parcela 19 fue la que presentó intensidad de disturbio más baja con respecto a las actividades humanas y el deterioro de hábitat.

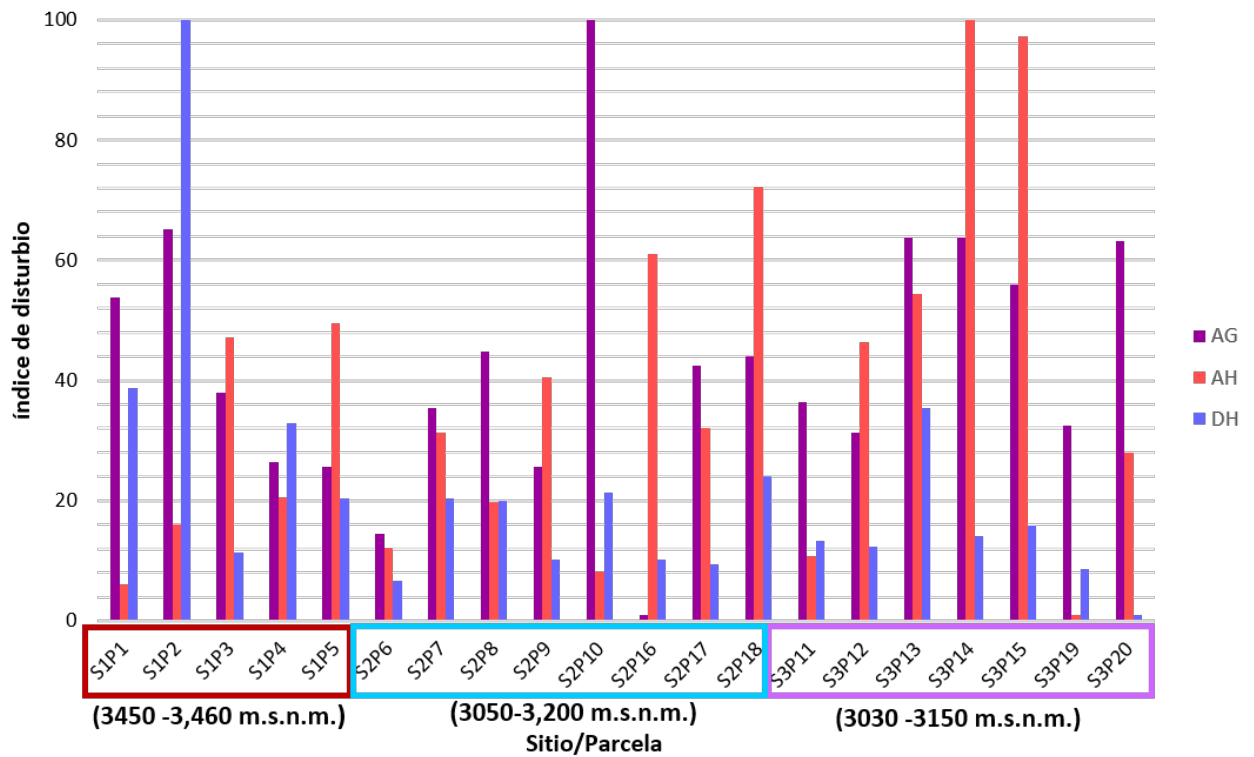


Figura 3.- Índices de disturbio antrópico reescalados con respecto a los tres agentes de disturbio en las 20 parcelas, acomodadas por sitio y su cota altitudinal. Donde: **AG**: Actividades ganaderas, **AH**: Actividades humanas, **DH**: Deterioro del hábitat.

Análisis de componentes principales

Los análisis de componentes principales (ACP), muestran los factores que tienen mayor relación con las parcelas y, a su vez, sobre los sitios. A pesar de que no muestra claramente una agrupación de las parcelas sobre ninguno de los ejes de variación, sí muestra un gradiente entre las parcelas por sitio para los tres agentes, por ejemplo, se observa claramente que hay parcelas que están definidas por la mayor intensidad de uno u otro agente (Figura 4). Las parcelas 1 y 2 muestran una mayor intensidad de deterioro del hábitat, mientras que en las parcelas 3 y 4 del sitio 1 y las 11 y 13 del sitio 3 la intensidad del disturbio con respecto a los tres agentes, es intermedia. Así mismo, las parcelas 5 del sitio 1, 16 y 17 del sitio 2, están definidas por la mayor intensidad de las actividades humanas, mientras que en las parcelas 10 del sitio 2, 19 y 17 del sitio 3 por la intensidad de alta e intermedia para las actividades humanas y baja para las ganaderas. Por otro lado, las parcelas 8 y 7 del sitio 2 están definidas por la mayor intensidad de las actividades ganaderas, mientras que las parcelas 9 del sitio 2 y 12 del sitio 3 por la baja intensidad con respecto a los tres agentes de disturbio antrópico.

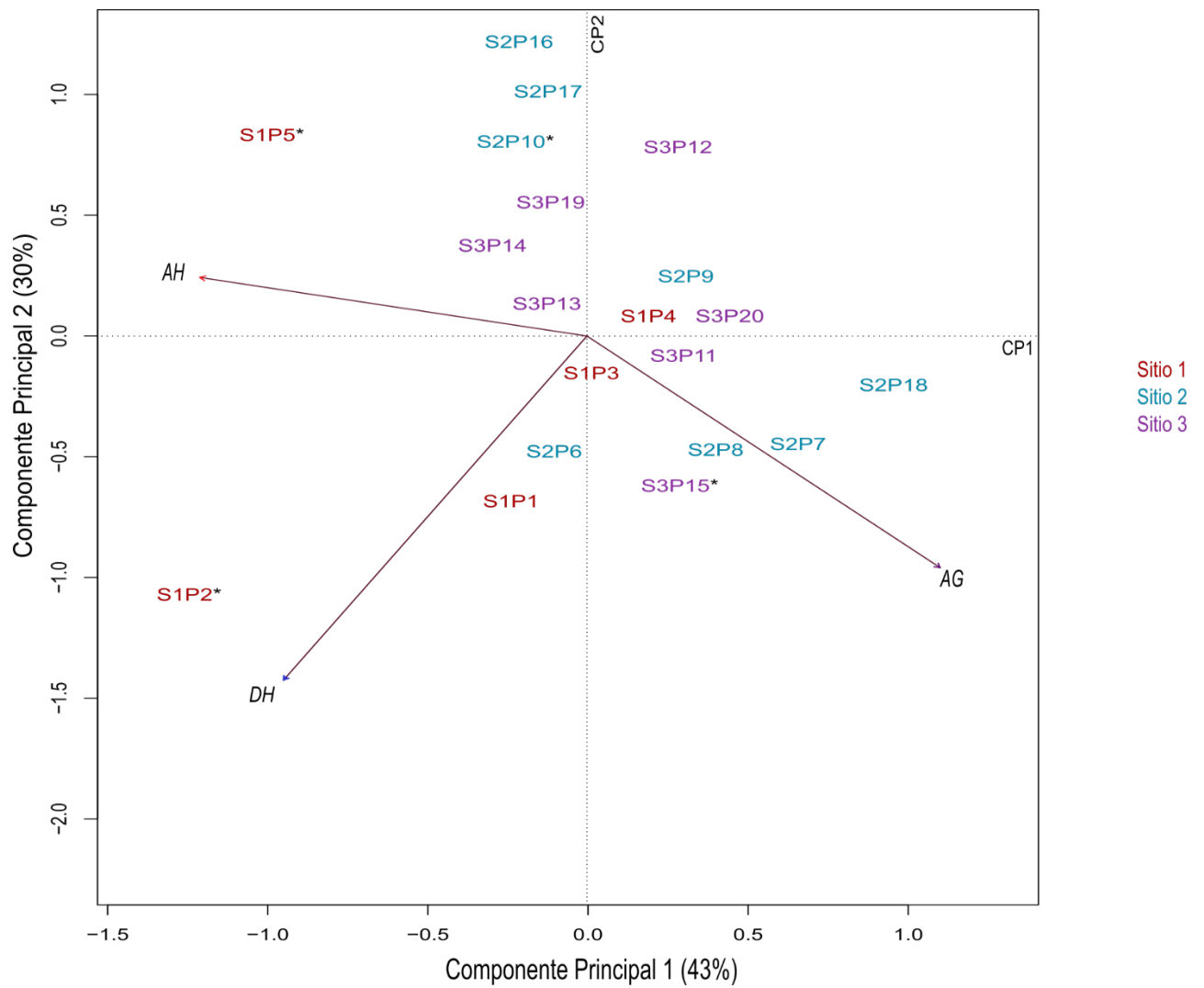


Figura 4.- Análisis de Componentes Principales (ACP) de las 20 parcelas con respecto a los índices de disturbio antrópico. Donde: **AG**: Actividades ganaderas, **AH**: Actividades humanas y **DH**: Deterioro del hábitat

De acuerdo con el análisis de componentes principales para caracterizar las variables abióticas (Figura 5), se observa también una gran heterogeneidad de las parcelas en ambas temporadas. Sin embargo, no parece haber cambios tan marcados entre las parcelas durante la temporada seca y la de lluvias pero sí entre los sitios, ya que tienden a agruparse por sitios. Por ejemplo, se observa que se agrupan las parcelas 1, 2, 3, 4 en secas y la 4 en lluvias, todas del sitio 1; así como la 14, 15, 19 y 13 del sitio 3 en lluvias y la 6 del sitio 2 durante la temporada seca, por sus mayores valores de luz incidente y menores valores de fósforo, pH, potasio y conductividad eléctrica del suelo. Mientras que las parcelas 1, 2, 3 del sitio 1 en lluvias; así como la 6 y 10 del sitio 2 en secas, están definidas por mayores valores de luz incidente y menores valores de temperatura y fosforo.

Las parcelas 15, 13 y 20 durante la temporada seca, la 20 en lluvias, todas éstas pertenecientes al sitio 3, así como la 18, 8 y 20 del sitio 2 en secas, están más definidas por la temperatura y valores bajos de materia orgánica, nitrógeno y humedad relativa del suelo.

Por otro lado, las parcelas 16 en secas y la 8 en lluvias del sitio 2 y la 19 del sitio 3 en secas, están definidas por mayor pH del suelo. Así mismo, las parcelas 9, 17, 16 del sitio 2, la 12 del sitio 3 todas ellas durante la temporada de lluvias, están más definidas por la conductividad eléctrica del suelo y el potasio. De manera contrastante, las parcelas 15 del sitio 3 en lluvias, la 6 del sitio 2 están definidas por valores bajos de pH, potasio y conductividad eléctrica del suelo. Las parcelas 6, 7 y 18 del sitio 2 en lluvias, las 11 del sitio 3 tanto en secas como en lluvias están definidas por valores de medios a altos de nitrógeno, materia orgánica y humedad relativa del suelo y por valores bajos de temperatura.

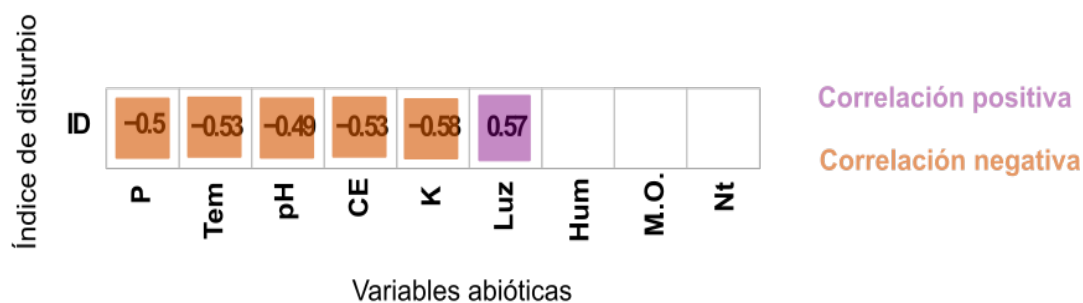
Correlaciones entre variables abióticas e índice de disturbio antrópico

En los correlogramas que se muestran en la Figura 6, se observan los coeficientes de correlación de Spearman de las correlaciones que fueron significativas ($p < .05$) entre el índice de disturbio general (ID) y las variables abióticas que se destacan a continuación.

Durante la temporada seca las correlaciones significativas fueron: las correlaciones negativas entre el índice de disturbio antrópico general (ID) y la temperatura del ambiente en las parcelas, así como con el fósforo, el pH, la conductividad eléctrica y el contenido de potasio en el suelo, lo cual quiere decir que a medida que la intensidad de disturbio aumenta, la temperatura del ambiente, el fósforo, la conductividad eléctrica, el contenido de potasio y el pH disminuyen. Así como, la correlación positiva entre el índice de disturbio general y la luz incidente, es decir que a medida que la intensidad de disturbio aumenta, la luz que atraviesa el dosel también aumenta en las parcelas (Figura 6, a).

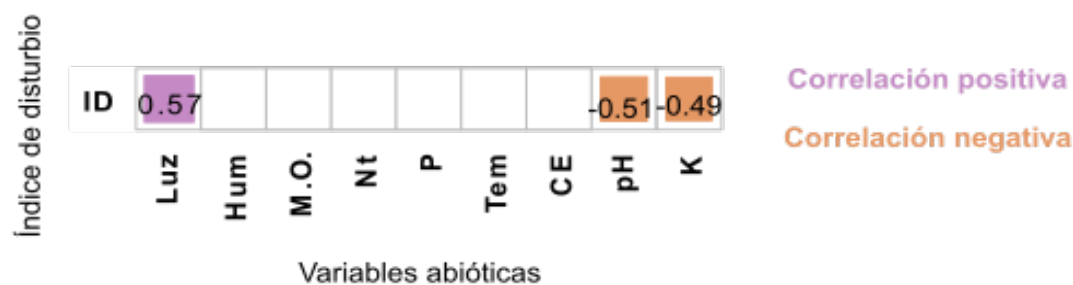
Por otro lado, durante la temporada de lluvias las correlaciones significativas fueron: las correlaciones negativas entre el ID y el pH y el contenido de potasio, es decir que a medida que la intensidad de disturbio aumenta, tanto el pH como el potasio del suelo disminuyen; y nuevamente se observa una correlación positiva entre el índice de disturbio general (ID) y la luz incidente, es decir que a medida que la intensidad del disturbio aumenta, también aumenta la luz que atraviesa el dosel en las parcelas (Figura 6, b).

a) Seca



Se muestran únicamente las correlaciones significativas ($p < .05$)

b) Lluvias



Se muestran únicamente las correlaciones significativas ($p < .05$)

Figura 6. Correlogramas según el método de Spearman con entre las variables abióticas y el índice de disturbio antrópico para ambas temporadas: a) seca **S**, b) lluvias **L**. Donde: **Hum**: humedad relativa; **Temp**: temperatura; **M.O.**: materia orgánica; **CE**: conductividad eléctrica; **P**: fósforo; **K**: potasio, **Nt**: nitrógeno total y **Luz**: Factor de Sitio Global. Se muestran únicamente las correlaciones significativas $p < .05$.

Curva de acumulación de especies

En la Figura 7 se presenta la curva de acumulación de especies con intervalo de confianza en polígonos, donde se observa una estabilización al final del muestreo, aproximándose a la asíntota y abarcando la mayoría de las especies registradas entre las 15 y 20 parcelas muestreadas. Aunado a esto, la pendiente de la curva de acumulación de especies, es de 0.12 en la parcela 20. Lo cual, se encuentra ligeramente por encima de lo establecido como suficientemente completo para un inventario ($m < 0.1$).

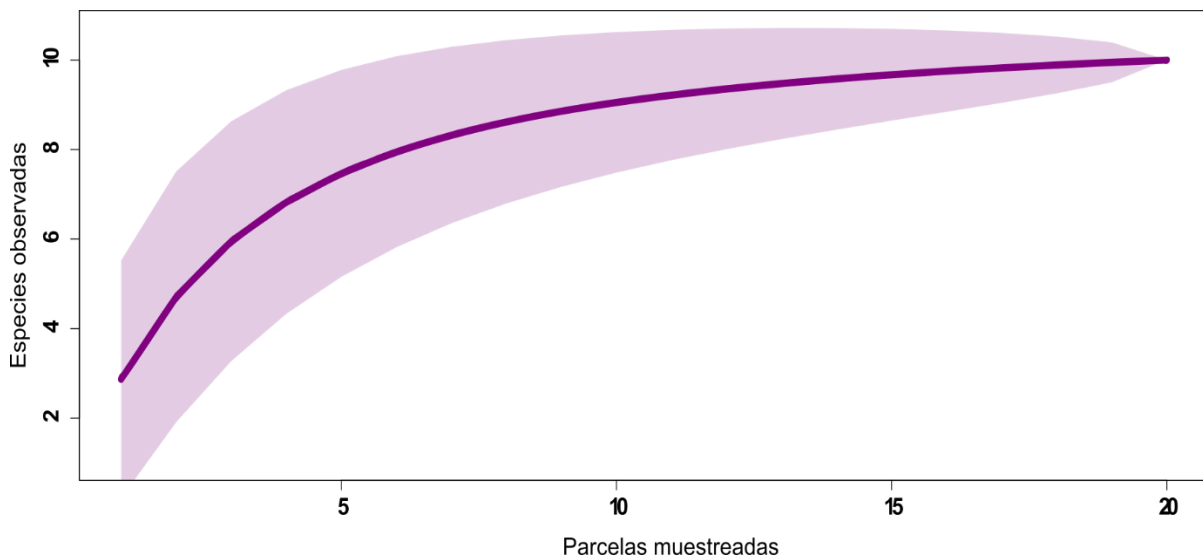


Figura 7.- Curva de acumulación de especies de helechos terrestres.

Riqueza y composición de la comunidad de helechos terrestres

La comunidad de helechos terrestres del bosque de *Abies religiosa* de la CRM está compuesta por 10 especies pertenecientes a cinco familias, de las cuales 6 especies pertenecen a *Dryopteridaceae* (Cuadro 1; Apéndice, Figura 22 y 23).

Cuadro 1.-Lista de especies de helechos terrestres registradas durante el muestreo.

Familia	Especie
Aspleniaceae	<i>Asplenium monanthes</i> L.
Athyriaceae	<i>Athyrium bourgeau</i> E. Fourn.
Cystopteridaceae	<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.
Dryopteridaceae	<i>Dryopteris wallichiana</i> (Spreng.) Hyl.
	<i>Dryopteris pseudofilix-mas</i> (Fée) Rothm.
	<i>Polystichum rachichlaena</i> Fée
	<i>Polystichum</i> sp.1 (posiblemente <i>P. aff. rachichlaena</i> Fée)
	<i>Polystichum speciosissimum</i> (A. Braun ex Kunze) Copel.
	<i>Polystichum</i> sp.2 (posiblemente <i>P. aff. hartwegii</i> Hieron.)
Thelypteridaceae	<i>Amauropelta pilosohispida</i> (Hook.) A.R. Sm.

Estructura de la comunidad de helechos terrestres

Se observó, en ambas temporadas, que las especies de helechos con mayor valor de importancia ecológica relativa, fueron *Polystichum rachichlaena*, *Asplenium monanthes* y *Cystopteris fragilis*. Cabe mencionar que hay un cambio durante la temporada de lluvias en el que *P. rachichlaena* se vuelve la más dominante, seguida de *A. monanthes*, mientras que durante la temporada seca la especie más dominante era *A. monanthes* seguida de *P. rachichlaena*.

Por otro lado, las especies con menor importancia ecológica, ya que presentaron tanto dominancia como densidades relativas bajas durante la temporada seca fueron: *Polystichum* sp.1 (*P. aff. rachichlaena*), *P. speciosissimum*, *Dryopteris wallichiana* y *Amauropelta pilosohispida*; mientras que durante la temporada de lluvias fueron: *D. pseudofilix-mas*, *Polystichum* sp.2 (*P. aff. hartwegii*), *A. pilosohispida*, *P. speciosissimum* y *Athyrium bourgeaui* (Figura 8).

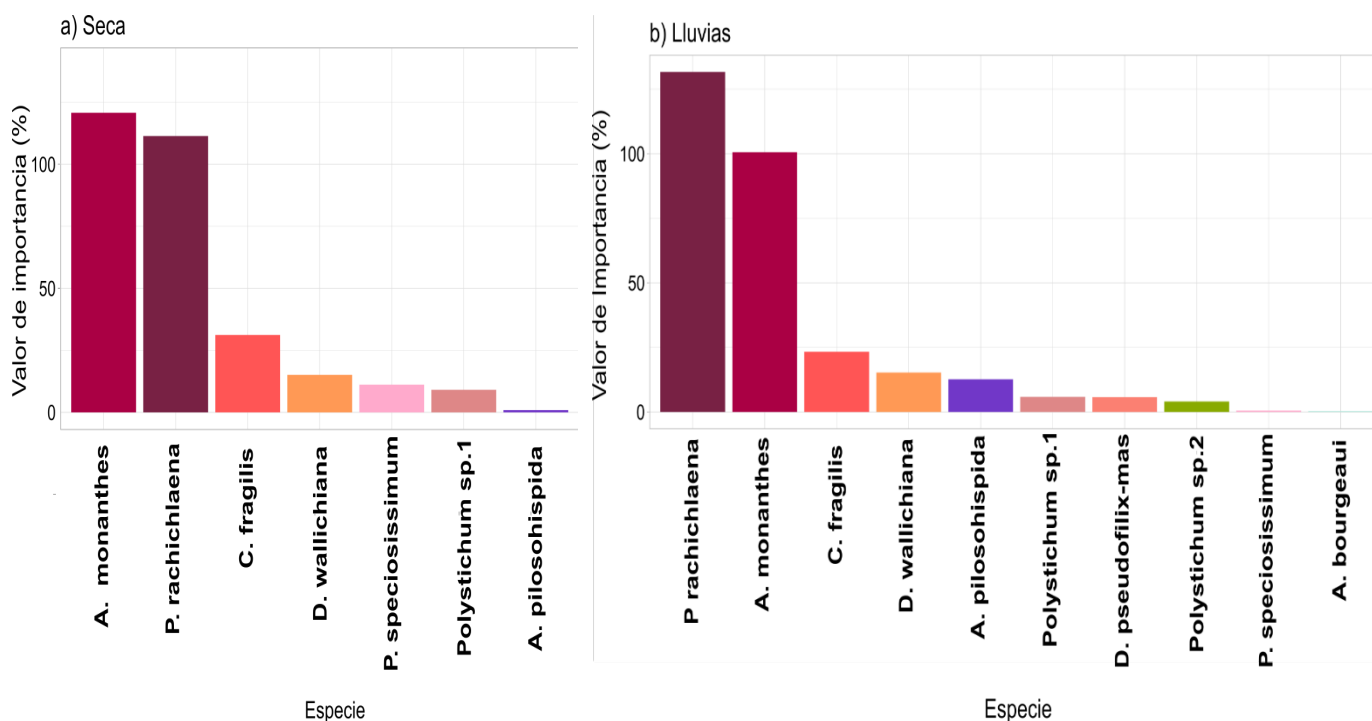


Figura 8.- Índice de Valor de Importancia (IVI) en: a) temporada seca, b) temporada de lluvias. Donde: **Polystichum sp.1**: Posiblemente *P. aff. rachichlaena* y **Polystichum sp.2**: Posiblemente *P. aff. hartwegii*.

Agrupamiento jerárquico con el método de Ward

El análisis de agrupamiento jerárquico respecto a las 20 parcelas durante la temporada seca y la de lluvias, arrojó cuatro grupos al hacer el corte del árbol en la distancia 14. Se puede observar que las parcelas están agrupadas con respecto a los IVI de las especies de helechos terrestres en las parcelas, por ejemplo las parcelas del grupo 1 (rosa) se encuentran unidas en la distancia 5, por lo que es el grupo en el que las parcelas son más similares entre sí; seguido del grupo 2 (verde), en el que las parcelas se encuentran unidas en la distancia 6; el grupo 3 (azul), en el que las parcelas se encuentran unidas en la distancia 11 y por último el grupo 4 (morado), en el que las parcelas se encuentran unidas en el punto 13, por lo que es el grupo en el que las parcelas son menos similares entre sí. A continuación se detalla a las parcelas incluidas en cada grupo.

El primer grupo quedó constituido por las parcelas 5 del sitio 1 durante la temporada seca y la 3 del sitio 1 durante la temporada de lluvias; así como la 6, 10, 18 y 17 del sitio 2 durante la temporada seca y a las 8, 6, 7, 16 y 17 del sitio 2 durante la temporada de lluvias.

Por otro lado, el segundo grupo está conformado por las parcelas 16 durante la temporada seca y la 18 durante la temporada de lluvias, ambas pertenecientes al sitio 2; así como la 13, 15, 19 y 20 del sitio 3 durante la temporada seca, la 11, 13, 12, 14, 15, 19 y 20 del sitio 3 durante la temporada de lluvias.

El tercer grupo está definido por las parcelas 2, 4 y 5 del sitio 1 durante la temporada de lluvias y la 9 y 10 del sitio 2 durante la temporada de lluvias. Por último, el cuarto grupo está definido por las parcelas 1, 3 y 4 del sitio 1 durante la temporada seca y la 1 del sitio 1 durante la temporada de lluvias; la 7, 8 y 9 del sitio 2 durante la temporada seca; así como la 11, 12 y 14 del sitio 3 durante la temporada seca. (Figura 9).

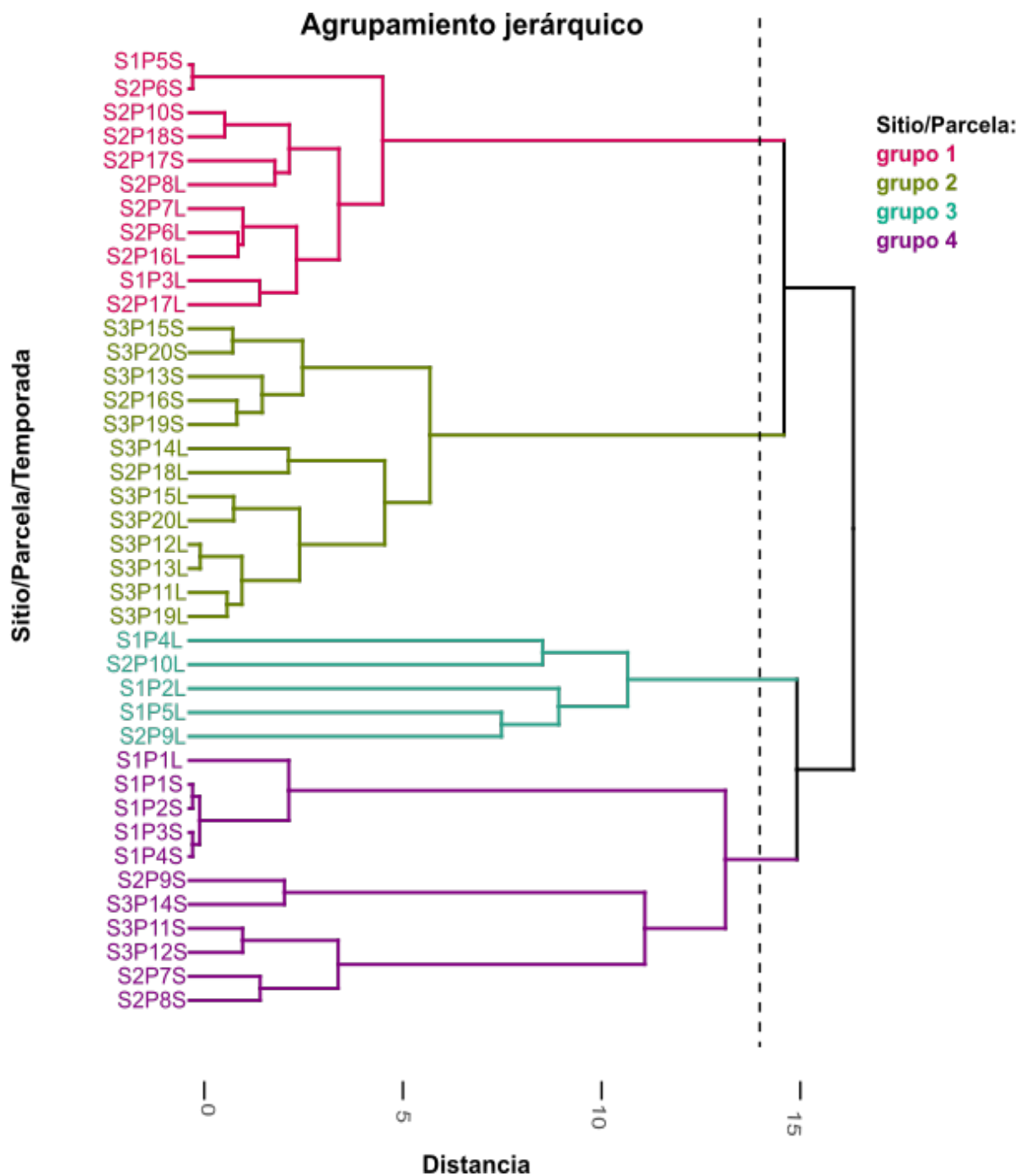


Figura 9.- Análisis de agrupamiento jerárquico con el método de Ward de las parcelas muestreadas tanto en la temporada seca como en la de lluvias.

Diagrama de dispersión de los grupos generados en el agrupamiento jerárquico con el método de Ward

La Figura 10 muestra el diagrama de dispersión de los grupos formados a partir del análisis jerárquico con el método de Ward, la primera dimensión explica el 62.7% y la segunda dimensión explica el 8.4 % de la variación. En él se puede observar que el grupo tres (color azul), fue el único que no se traslapaba con los otros tres grupos, esto se debe a que contiene a las parcelas en las que las especies más dominantes, fueron las de distribución más restringida.

Por otro lado, el grupo cuatro (color morado), en el que *Asplenium monanthes* y *Polystichum rachichlaena* fueron las especies más dominantes, registró un mayor traslape con el grupo 1 (color rosa), en el que *A. monanthes* fue la especie más dominante, especialmente en las parcelas 2, 3 y 4 del sitio 1; así como la 1 en ambas temporadas (todas pertenecientes al sitio 1) y la 11 del sitio 3. Por último, el grupo 2 (color verde), en el que *P. rachichlaena* fue la especie más dominante, tuvo un ligero traslape con el grupo 1, en la parcela 15 del sitio 3 durante la temporada de lluvias

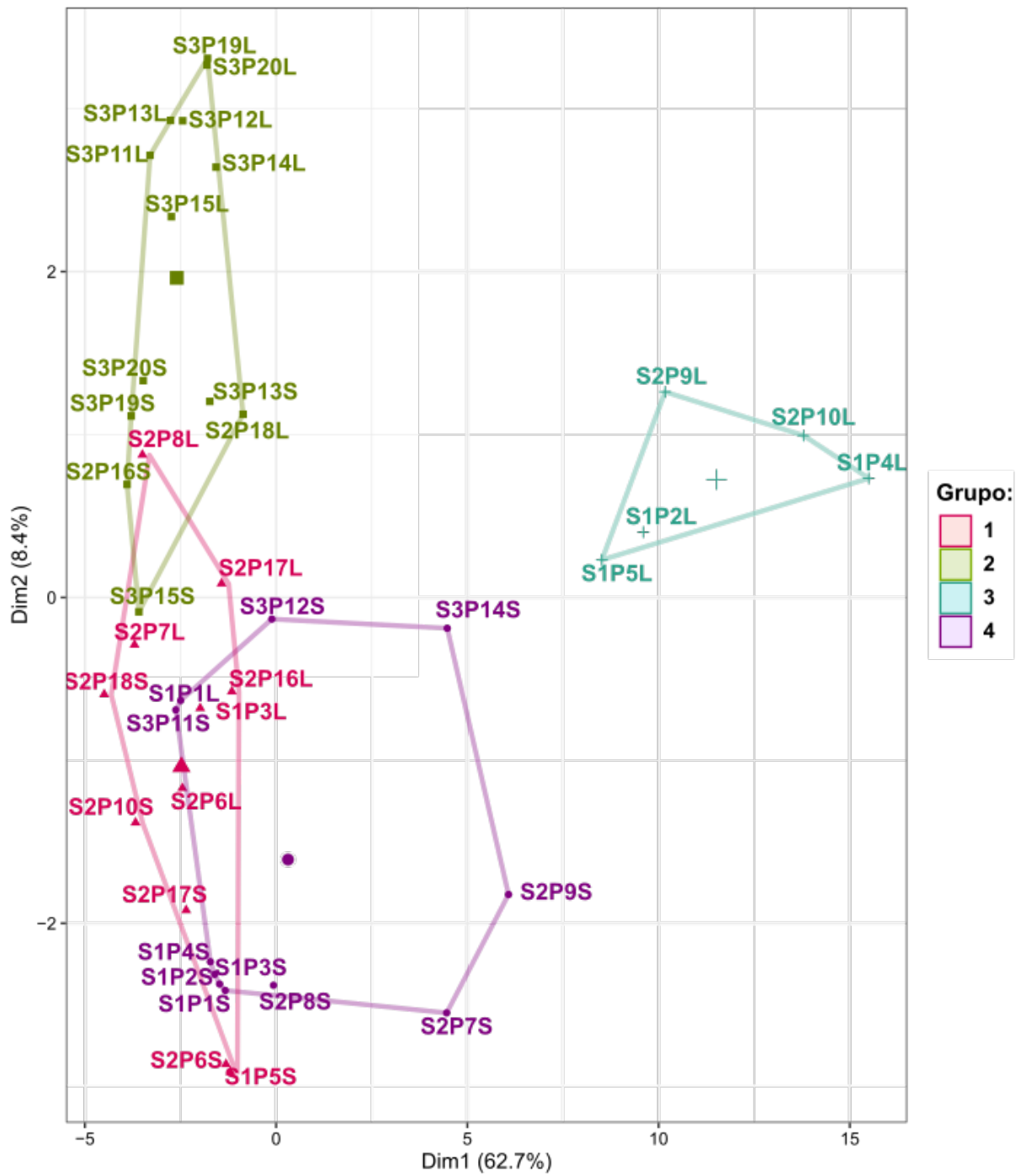


Figura 10.- Diagrama de dispersión de los grupos generados a partir del análisis de agrupamiento jerárquico con el método de Ward, de las parcelas muestreadas tanto en la temporada seca como en la de lluvias.

Relaciones entre valores de importancia y variables abióticas

El análisis de correspondencias canónicas (Figura 11), muestra las relaciones entre las variables abióticas y los grupos de parcelas obtenidos con respecto a los valores de importancia de las especies de helechos terrestres de las 20 parcelas en ambas temporadas.

En principio se aprecia que las parcelas del grupo 1 (color rosa), en las que *Asplenium monanthes*, *Cystopteris fragilis*, *Polystichum* sp.1 *Dryopteris pseudofilix-mas*, *P. speciosissimum* y *Polystichum* sp.2 registraron valores de importancia altos, están relacionadas con valores de intermedios a altos de materia orgánica del suelo, potasio y conductividad eléctrica del suelo. A su vez, las parcelas del grupo 2 (color verde) en las que *P. rachichlaena* registró valores de importancia altos, se encuentran más relacionadas con valores de intermedios a altos de temperatura, pH y conductividad eléctrica del suelo.

Así mismo, las parcelas del grupo 3 (color azul), donde *D. wallichiana*, *Athyrium bourgeaui* y *Amauropelta pilosohispida* mostraron valores altos de importancia, están relacionadas con valores altos de luz incidente, humedad relativa, contenido de materia orgánica y nitrógeno y con valores bajos de temperatura, pH, conductividad eléctrica del suelo y se relacionan con valores extremos en el análisis.

Por otro lado, el grupo 4 (color morado), en el cual se registraron valores de importancia intermedios de *P. rachichlaena*, *D. pseudofilix-mas*, *A. pilosohispida* y *Polystichum* sp.1, es el grupo más heterogéneo ya que está asociado con valores altos de luz incidente, humedad relativa, nitrógeno y materia orgánica del suelo (i.e. parcela 1 en ambas temporadas, así como la 2, 3 y 4 del sitio 1 durante la temporada seca), y con valores altos de potasio, temperatura, conductividad eléctrica del suelo y pH (i.e. parcelas 8 y 7 del sitio 2 durante la temporada seca; y las 11, 12 y 14 del sitio 3 también durante la temporada seca). Las probabilidades asociadas a los ejes como a las correlaciones entre las variables abióticas y los valores de importancia de las especies de helechos terrestres, fueron no significativas, $F= 1.79$, $p = 0.1$ y $F= 1.03$, $p=0.32$, respectivamente.

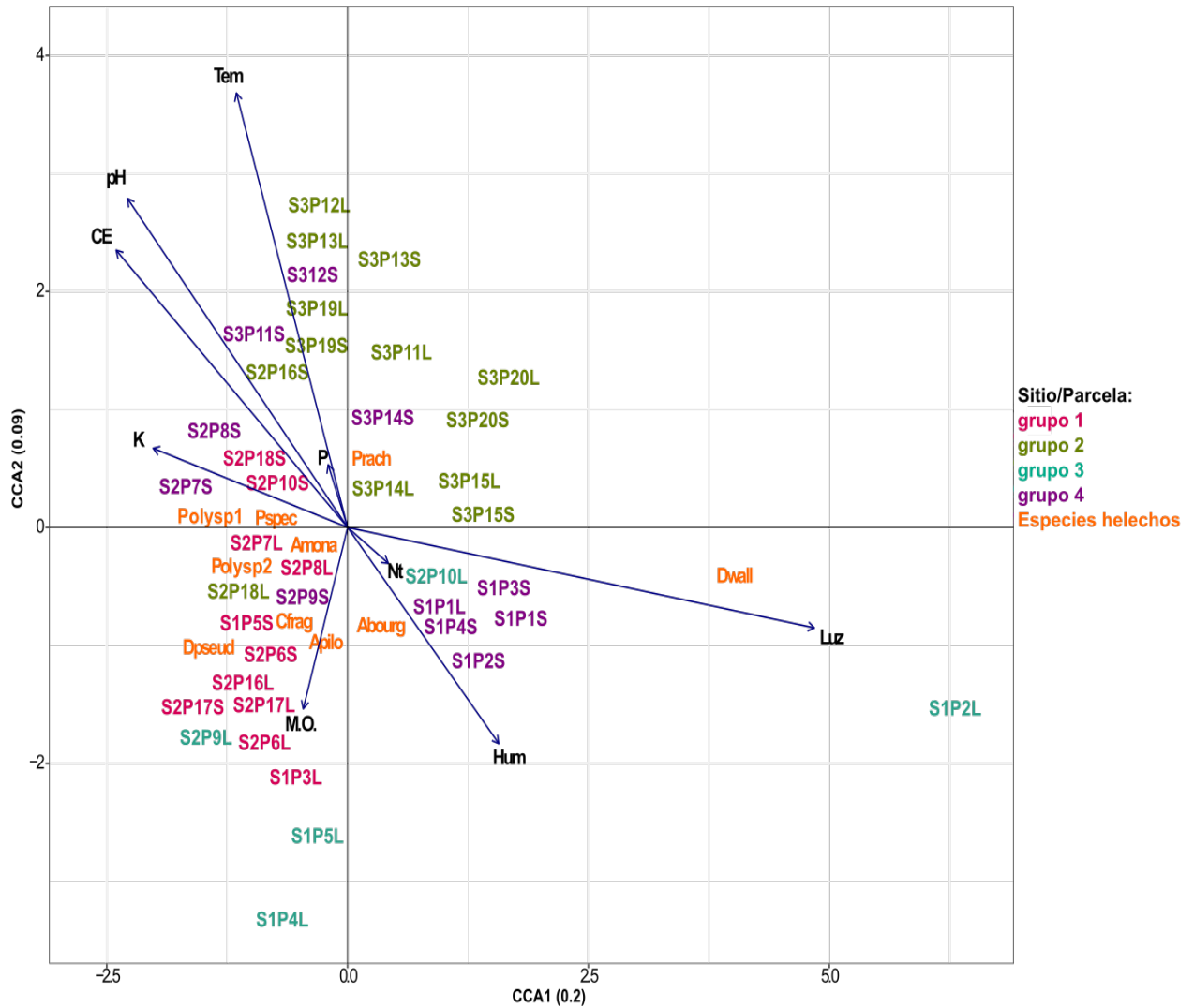
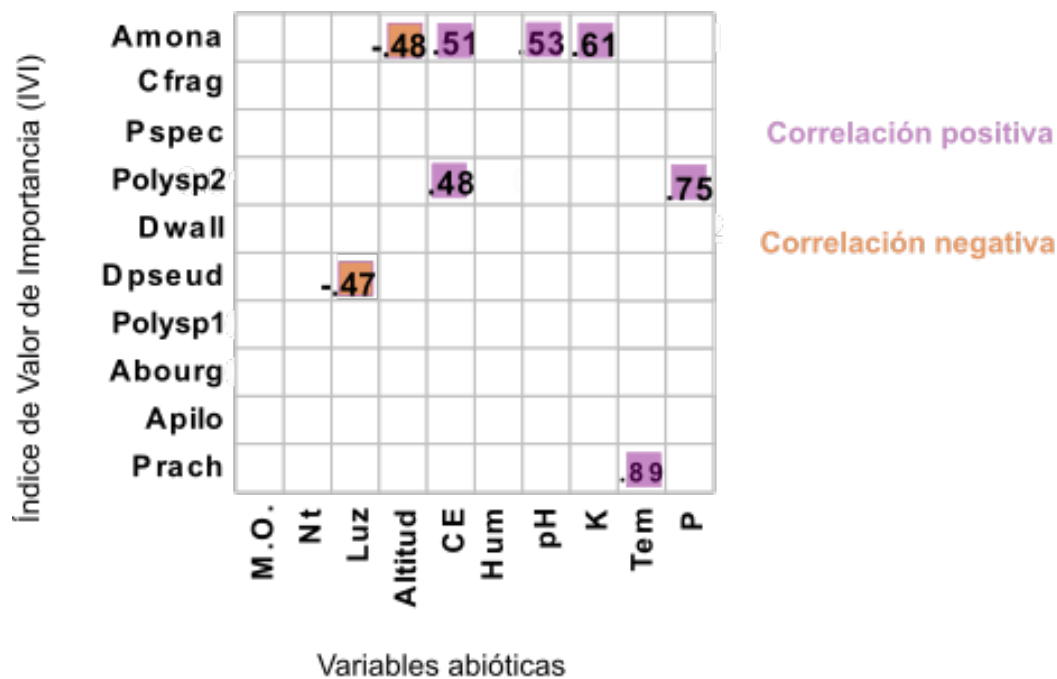


Figura 11.- Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA) con respecto a las variables ambientales y los Valores de Importancia de las 10 especies registradas (tanto para la temporada de lluvias como para la de secas). Donde: **Hum**: humedad relativa; **Temp**: temperatura; **M.O.**: materia orgánica; **CE**: conductividad eléctrica; **P**: fósforo; **K**: potasio, **Nt**: nitrógeno total, **Luz**: Factor de Sitio Global y las especies **Dwall**: *Dryopteris wallichiana*; **Amona**: *Asplenium monanthes*; **Prach**: *Polystichum rachichlaena*; **Pspec**: *Polystichum speciosissimum*; **Polysp1**: *Polystichum* aff. *rachichlaena*; **Dryosp**: *Dryopteris pseudofilix-mas*; **Polysp2**: *Polystichum* aff. *hartwegii*; **Abourg**: *Athyrium bourgeau*.

Correlaciones entre valores de importancia y variables abióticas

En la Figura 12, se observan los coeficientes de correlación de Spearman de las correlaciones que fueron significativas ($p < .05$) entre el IVI de las especies de helechos terrestres y las variables abióticas. Como es el caso de *Polystichum rachichlaena* que tuvo una correlación positiva con la temperatura, *Asplenium monanthes* que registró una correlación positiva con el pH, el potasio y la conductividad eléctrica del suelo; así como una correlación negativa con la altitud. Mientras que, *Polystichum* sp.2 registró una correlación positiva con el fósforo y con la conductividad eléctrica del suelo y por último, *Dryopteris pseudofilix-mas* que registró una correlación significativa con la luz.



Se muestran únicamente las correlaciones significativas ($p < .05$)

Figura 12.- Correlaciones de Spearman con respecto a los IVI de las especies de helechos y las variables abióticas. Donde: **Hum**: humedad relativa; **Temp**: temperatura; **M.O.**: materia orgánica; **CE**: conductividad eléctrica; **P**: fósforo; **K**: potasio, **Nt**: nitrógeno total y **Luz**: Factor de Sitio Global y las especies: **Dwall**: *Dryopteris wallichiana*; **Amona**: *Asplenium monanthes*; **Prach**: *Polystichum rachichlaena*; **Pspec**: *Polystichum speciosissimum*; **Polysp1**: *Polystichum* aff. *rachichlaena*; **Dryosp**: *Dryopteris pseudofilix-mas*; **Polysp2**: *Polystichum* aff. *hartwegii*; **Abourg**: *Athyrium bourgeau*.

Relaciones entre valores de importancia e índices de disturbio antrópico

En la Figura 13 se muestran las relaciones entre los cuatro grupos obtenidos con respecto a los valores de importancia de las especies de helechos terrestres y los índices de disturbio antrópico. En principio se observa que hay un gradiente que va de izquierda a derecha conforme al índice de deterioro del hábitat. A lo largo de este se puede observar que las parcelas del grupo 2 (color verde) en las que *Polystichum rachichlaena* tuvo valores altos de importancia, están asociadas a intensidades de disturbio de intermedias a bajas con respecto al índice de deterioro de hábitat e intensidades bajas con respecto a las actividades humanas.

Por otro lado, se puede observar un gradiente del disturbio que va de arriba hacia abajo con respecto a las actividades humanas, en el que las parcelas del grupo 1 (color rosa), en las que *Amauropelta pilosohispida*, *Polystichum* sp.1 y *Asplenium monanthes* presentan valores altos de importancia, están asociadas a intensidades de intermedias a bajas respecto al índice de actividades humanas y a intensidades de intermedias a altas, respecto al índice de actividades ganaderas.

Así mismo, las parcelas del grupo 4 (color morado) en las que *A. monanthes* y *P. speciosissimum* tuvieron valores de importancia altos, y *Cystopteris fragilis* valores bajos, están más asociadas a intensidades de disturbio de intermedias a bajas con respecto al índice de actividades humanas e intermedias con respecto a las actividades ganaderas.

Por último en el grupo 3 (color azul), fue en el que las parcelas presentaron valores extremos, como la parcela 2 en la temporada de lluvias, en la que *Dryopteris wallichiana* presentó valores altos de importancia donde el índice de disturbio de deterioro de hábitat fue mayor y la parcela 5 del sitio1 en lluvias la cual está asociada a valores altos del índice de actividades humanas. Las probabilidades asociadas a los ejes, como a las correlaciones entre los índices de disturbio antrópico y los valores de importancia de las especies de helechos terrestres, fueron significativas, $F= 3.84$, $p < .05$ y $F= 3.57$, $p < 0.05$, respectivamente.

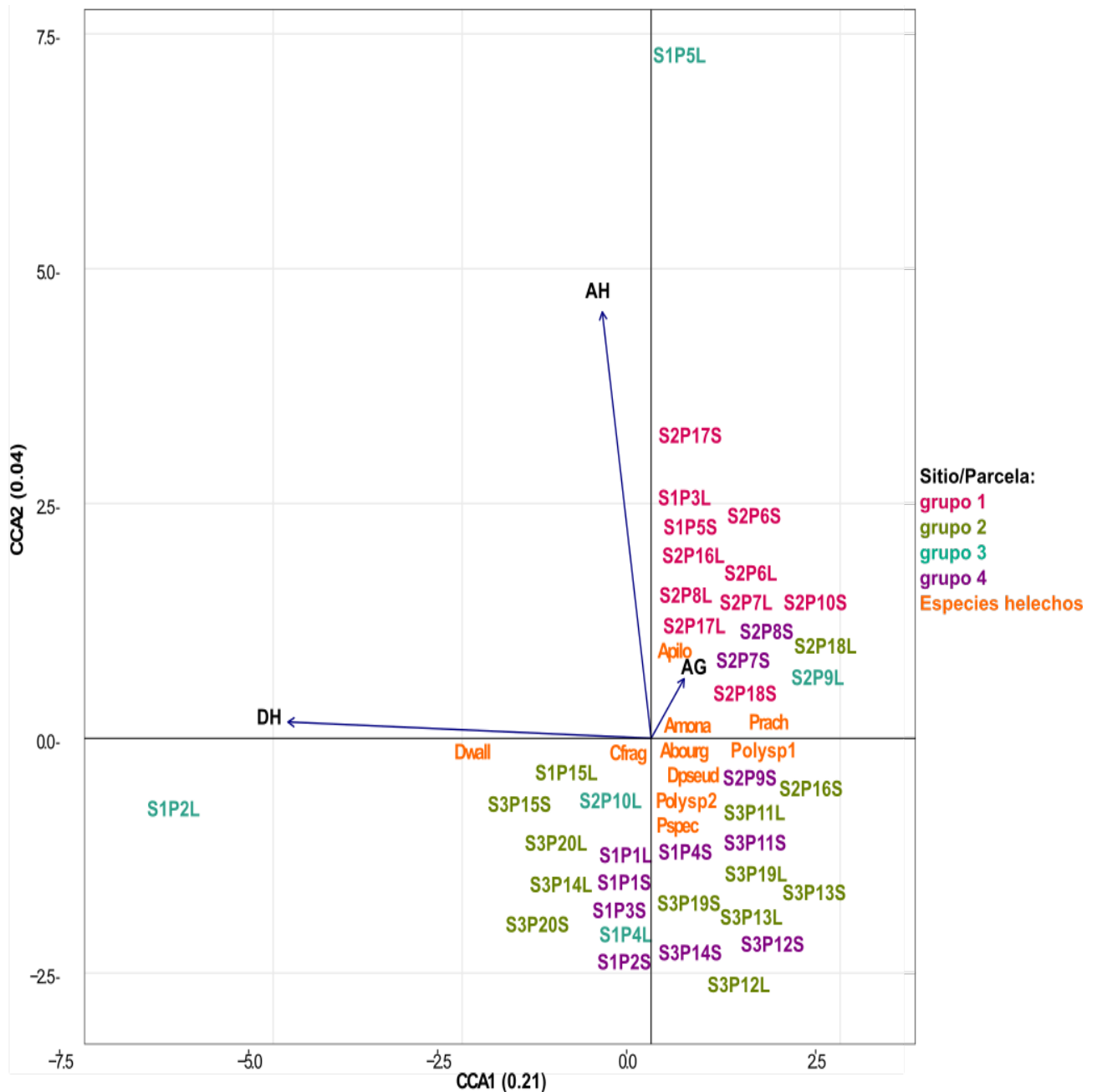
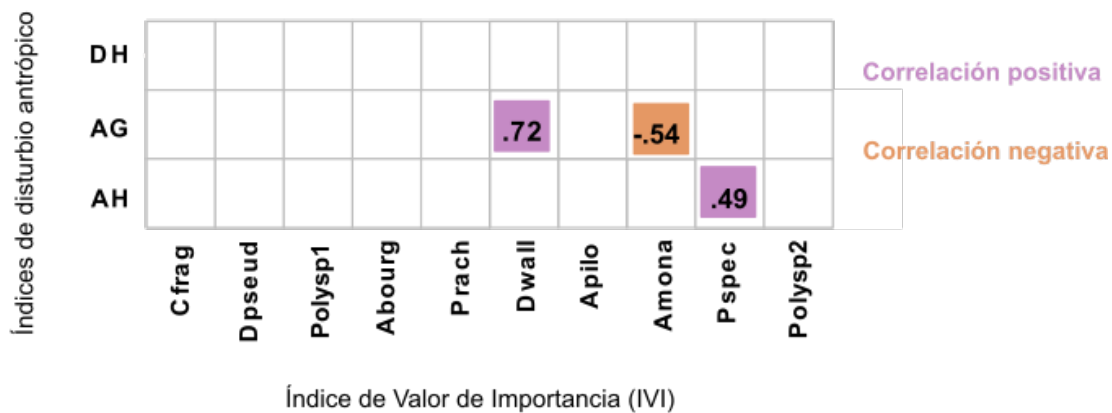


Figura 13.- Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA) con respecto a los índices antrópicos y los Valores de Importancia de las especies, tanto para la temporada de lluvias como para la de secas. Donde: **AG**: Actividades ganaderas, **AH**: Actividades humanas y **DH**: Deterioro del hábitat y las especies: **Dwall**: *Dryopteris wallichiana*; **Amona**: *Asplenium monanthes*; **Prach**: *Polystichum rachichlaena*; **Pspec**: *Polystichum speciosissimum*; **Polysp1**: *Polystichum* aff. *rachichlaena*; **Dryosp**: *Dryopteris pseudofilix-mas*; **Polysp2**: *Polystichum* aff. *hartwegii*; **Abourg**: *Athyrium bourgeau*.

Correlaciones entre valores de importancia e índices de disturbio antrópico

En la Figura 14, se observan los coeficientes de correlación de Spearman de las correlaciones que fueron significativas ($p < .05$) entre el IVI de las especies de helechos terrestres y los índices de disturbio antrópico con respecto a los tres agentes. Como es el caso de *Dryopteris wallichiana* que tuvo una correlación positiva con las actividades ganaderas, es decir que a medida que la intensidad las actividades ganaderas aumentaba, el IVI de *D. wallichiana* aumentaba también. Así mismo, *Asplenium monanthes* tuvo una correlación negativa con las actividades ganaderas, es decir que a medida que la intensidad de las actividades ganaderas aumentaba, el IVI de *A. monanthes* disminuía. Por otro lado, *Polystichum speciosissimum* tuvo una correlación positiva con las actividades humanas, es decir que a medida que la intensidad de las actividades humanas aumentaba también el IVI de *P. speciosissimum*.



Se muestran únicamente las correlaciones significativas ($p < .05$)

Figura 14.- Correlograma con el método de Spearman con respecto a los IVI de las especies de helechos y los índices de disturbio antrópico. Donde: **AG**: actividades ganaderas, **AH**: actividades humanas y **DH**: deterioro del hábitat y las especies: **Dwall**: *Dryopteris wallichiana*; **Amona**: *Asplenium monanthes*; **Prach**: *Polystichum rachichlaena*; **Pspec**: *Polystichum speciosissimum*; **Polysp1**: *Polystichum* aff. *rachichlaena*; **Dryosp**: *Dryopteris pseudofilix-mas*; **Polysp2**: *Polystichum* aff. *hartwegii*; **Abourg**: *Athyrium bourgeau*.

Diversidad

En el caso los índices de diversidad (Cuadro 2), se observó que en las parcelas del sitio 1 se registraron valores bajos con respecto al índice Shannon-Weiner ($H' = 0.80-1.01$) y de diversidad efectiva de Jost (2006), de orden $q=1$, registrándose entre 2.22-2.47 especies efectivas.

En el caso de las parcelas del sitio 2 los valores de los índices de diversidad fueron más heterogéneos, ya que hubo parcelas como las 6 y 7 que registraron valores bajos tanto del índice de Shannon-Weiner como de diversidad efectiva de orden $q=1$ (i.e. 1.37 y 1.99 especies efectivas respectivamente). Mientras que la parcela 10 tuvo el valor más alto del diversidad de Shannon-Weiner ($H'=1.83$) y de diversidad efectiva de orden $q=1$ en este trabajo, (6.23 especies efectivas). Cabe mencionar que en este sitio los mayores valores de diversidad de orden $q=0$, que equivalen a la riqueza de especies de helechos, fueron registrados en la parcela 10.

Por último, el sitio 3 fue en el que las parcelas presentaron valores de intermedios a altos del índice de Shannon-Weiner ($H' = 1.07-1.55$), siendo las parcelas 14 y 15 las que tuvieron una mayor diversidad de orden $q=1$ (i.e. 4.74 y 4.28 especies efectivas respectivamente). Cabe destacar que los mayores valores de diversidad efectiva $q=0$, fueron registrados en la parcela 14.

Cuadro 2.- Índice de diversidad de Shannon-Weiner (H') e índices de diversidad efectiva de Jost (2006), de orden $q=0$ (OD) y $q=1$ (D1), de cada una de las parcelas.

Sitio/Parcela	(H')	OD	1D
S1P1	-	1	-
S1P2	-	1	-
S1P3	1.01	4	2.75
S1P4	0.8	3	2.22
S1P5	1.01	4	2.74
S2P6	0.32	2	1.37
S2P7	0.69	4	1.99
S2P8	1.35	6	3.85
S2P9	1.52	7	4.58
S2P10	1.83	9	6.23
S2P16	0.83	3	2.29
S2P17	1.12	5	3.06
S2P18	1.01	7	2.75
S3P11	1.41	6	4.09
S3P12	1.12	5	3.06
S3P13	1.07	6	2.9
S3P14	1.55	10	4.74
S3P15	1.45	5	4.28
S3P19	1.27	6	3.58
S3P20	1.32	7	3.74

Prueba de t de Hutcheson entre las 20 parcelas durante la temporada de lluvias

El mapa de calor de la Figura 15 muestra las pruebas de t de Hutcheson entre las 20 parcelas correspondientes a la temporada de lluvias, las parcelas se encuentran ordenadas según cinco grupos que se formaron a partir de las parcelas que eran más similares entre sí con respecto al índice de diversidad de Shannon-Weiner. Por ejemplo, el primer grupo está formado por las parcelas que tuvieron valores altos del índice de Shannon-Weiner (i.e. 11, 14, 15 y 20 del sitio 3; así como las 8 y 9 del sitio 2); el segundo grupo está formado por parcelas que tuvieron de valores intermedios a altos (i.e. 6, 7, 10 y 16 del sitio 2); el tercer grupo está formado por las parcelas con valores de intermedios a bajos del índice de Shannon-Weiner (i.e. 13 del sitio 3, la 17 del sitio 2 y la 4 y 5 del sitio 1) y el cuarto grupo por parcelas con valores bajos (i.e. 18 del sitio 2 y la 3 del sitio 1; así como las 12 y 19 del sitio 3). Por último, el quinto grupo está formado por las parcelas en las que no hubo helechos terrestres, la 1 y 2 del sitio 1.

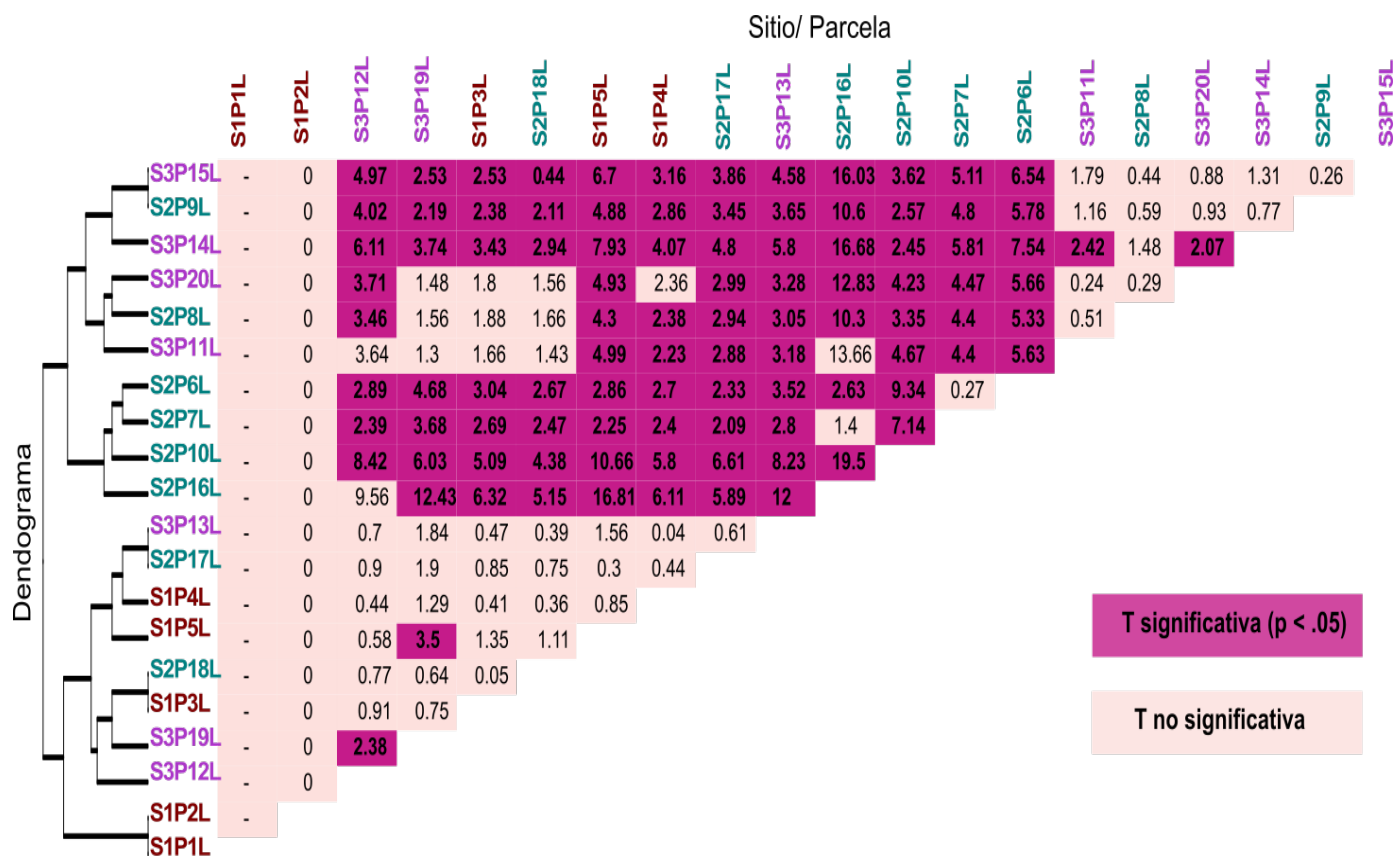


Figura 15.- Mapa de calor con respecto a las pruebas de t de Hutcheson del Índice de Shannon-Weiner. La nomenclatura de las parcelas se encuentra por color según el sitio: sitio 1 (**S1**): color rojo, sitio 2 (**S2**): color azul y sitio 3 (**S3**): color morado.

Correlaciones entre los índices de diversidad y los índices de disturbio antrópico

En el correlograma que se muestra en la Figura 16, se observan los coeficientes de correlación de Spearman de las correlaciones entre los índices de diversidad α y los índices de disturbio. Ni las correlaciones entre el índice de Shannon-Weiner con respecto a los índices de disturbio; ni las correlaciones entre los índices de diversidad efectiva de Jost (2006) de orden $q=0-1$, con respecto a los índices de disturbio, fueron significativas.

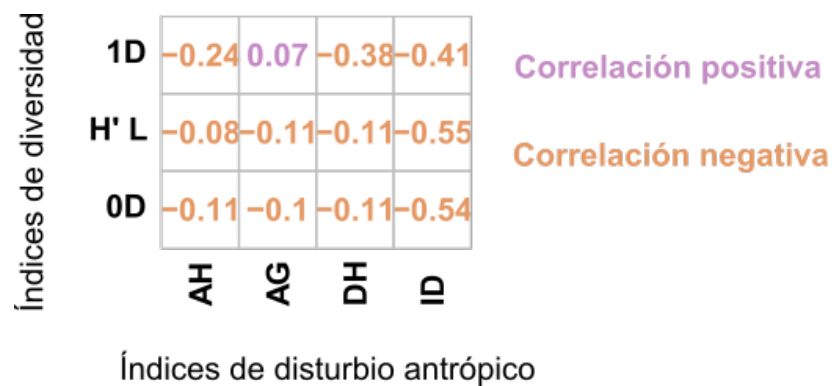


Figura 16.- Correlograma con el método de Spearman con respecto a los índices de diversidad α y los índices de disturbio antrópico. Donde: **1D**: diversidad efectiva de orden 1, **H' L**: Índice de Shannon-Weiner luvias, **0D**: diversidad efectiva de orden 0, **AH**: Actividades humanas, **AG**: Actividades ganaderas y **DH**: Deterioro del hábitat.

Diversidad beta (β)

Los valores del índice de Whittaker que se observan en el mapa de calor de la Figura 17, muestran la variación en la composición de especies entre sitios y parcelas. El histograma de color que acompaña al mapa de calor muestra que los valores más frecuentes del índice se presentaron en el intervalo entre los 0.6-0.8.

De manera particular se puede observar que las parcelas que presentaron valores de diversidad β más bajos fueron la 2 y la 4 del sitio 1, y la 6 del sitio 2, es decir fueron en las que la heterogeneidad fue menor. Por otro lado, las parcelas 3 del sitio 1, 9 del sitio 2 y 11 y 20 del sitio 3, fueron las que tuvieron valores de diversidad β más altos y en los que la heterogeneidad fue mayor.

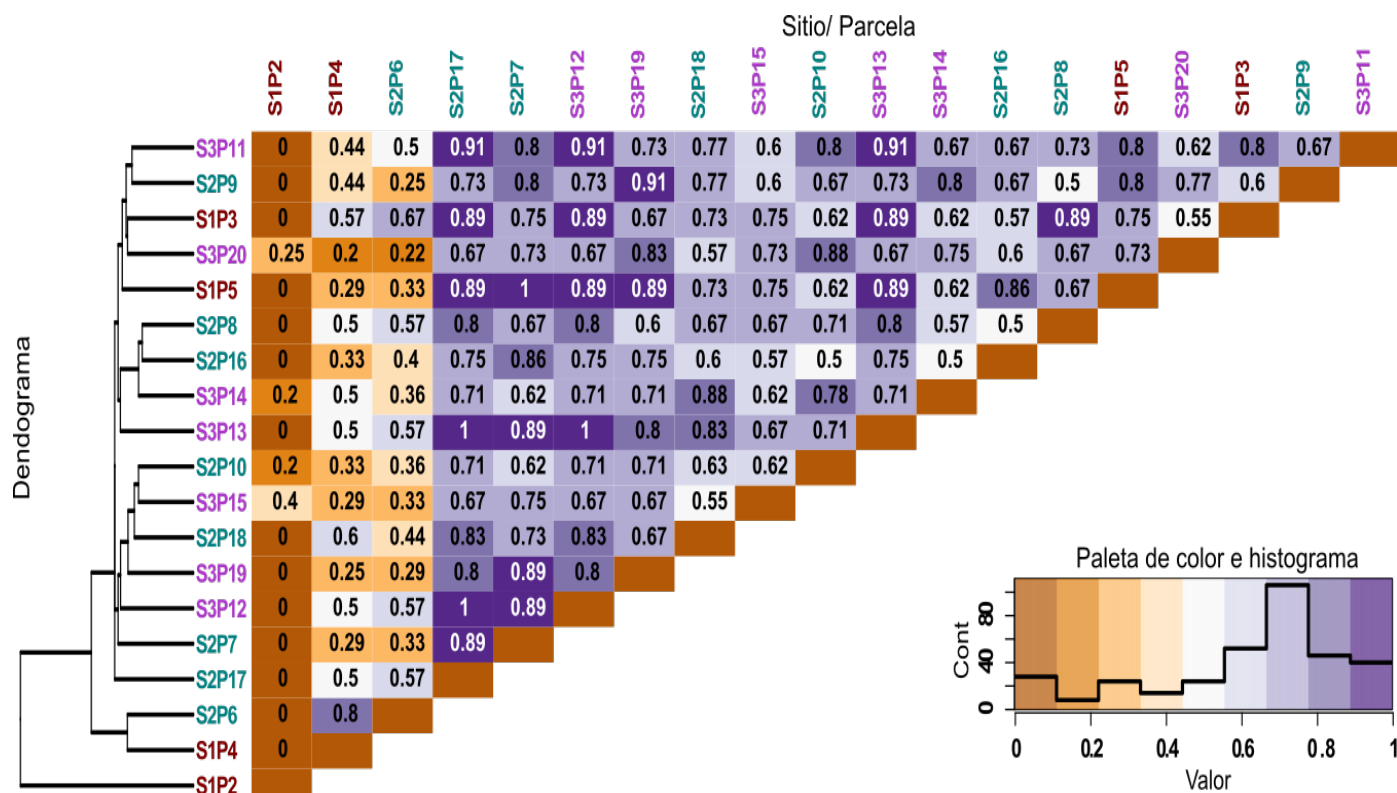


Figura 17.- Mapa de calor de los índices de Whittaker, acompañado del histograma en el que se muestran las frecuencias del índice de Whittaker por color. Donde: la nomenclatura de las parcelas se encuentra por color según el sitio: sitio 1 (**S1**): color rojo, sitio 2 (**S2**): color azul y sitio 3 (**S3**): color morado.

*El gradiente de color mostaza corresponde a valores de diversidad β bajos (0-0.04), el color blanco corresponde a valores de diversidad β intermedios (0.5) y el gradiente de color morado corresponde a valores de diversidad β altos (0.6-1).

Composición y abundancia de helechos epífitos

Composición florística de la comunidad de helechos epífitos

Durante el muestreo realizado en la temporada seca y en la de lluvias del año 2018, se registraron solo dos especies de helechos epífitos pertenecientes a la familia Polypodiaceae, *Pleopeltis madrensis* (J. Sm.) A.R. Sm. & Tejero y *Pleopeltis polylepis* (A. Roem. ex Kunze) T. Moore (Apéndice, Figura 23); ésta última es la que estuvo presente en un mayor número de parcelas tanto en la temporada seca como en la de lluvias.

Forófitos en los que se registraron los helechos epífitos

En el bosque de *A. religiosa* se registraron a los helechos epífitos sobre 10 especies de árboles y arbustos pertenecientes a 8 familias; de las cuales tres especies pertenecen a la familia Asteraceae (Cuadro 3).

Cuadro 3.- Lista de especies de árboles y arbustos en las que se registraron a los helechos epífitos

Familia	Especie
Asteraceae	<i>Ageratina lucida</i> (Ortega) R.M.King & H.Rob.
Asteraceae	<i>Archibaccharis serratifolia</i> (Kunth) S.F. Blake
Asteraceae	<i>Senecio barba-johannis</i> DC.
Caprifoliaceae	<i>Symphoricarpos microphyllus</i> Kunth.
Ericaceae	<i>Comarostaphylis discolor</i> (Hook.) Diggs
Oleaceae	<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.
Pinaceae	<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl. & Cham.
Salicaceae	<i>Salix paradoxa</i> Kunth
Scrophulariaceae	<i>Buddleja sessiliflora</i> Kunth
Viburnaceae	<i>Sambucus nigra</i> L.

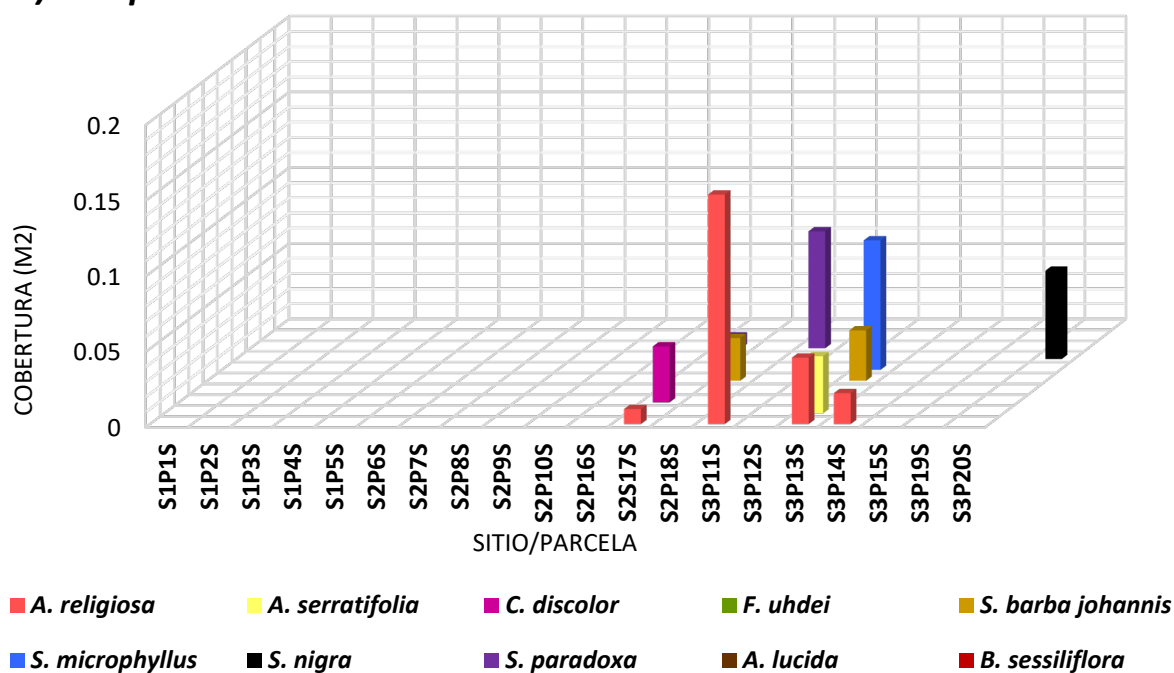
Coberturas de los helechos epífitos en los forófitos durante la temporada seca

En la Figura 18, se observa que la cobertura de ambas especies epífitas en los forófitos en la temporada seca en las parcelas del sitio 1 fue casi nula, siendo la parcela 5 la única en la que se registró la cobertura de *Pleopeltis polylepis* sobre *Abies religiosa*.

Por otro lado, en el sitio 2, las coberturas de ambas especies de helechos epífitos se encontraron únicamente en las parcelas 16, 17 y 18. Los forófitos en los que se registraron las coberturas de *P. madrensis* para este sitio fueron: *A. religiosa* y *Comarostaphylis discolor*; mientras que para *P. polylepis* fueron *A. religiosa*, *C. discolor* y *Symphoricarpos microphyllus*.

En el caso del sitio 3, ambas especies estuvieron presentes y conspicuas, en casi todas las parcelas (i.e. excepto las parcelas 15 y 19 en el caso de *Pleopeltis madrensis*; 12 y 15 en el caso de *P. polylepis*) y fue el sitio en el que ambas especies de helechos se hallaron en un mayor número de forófitos. En el caso de *P. madrensis* (Figura 18, a) se registró en *Abies religiosa* (i.e. siendo el forofito en el que se registraron mayores coberturas de *P. madrensis*), *Archibaccharis serratifolia*, *Salix paradoxa*, *Symphoricarpos mycrophyllus*, *Senecio barba-johannis*, *Sambucus nigra*. Mientras que *P. polylepis* se registró en *A. religiosa*, *A. serratifolia*, *Salix paradoxa*, *Symphoricarpos mycrophyllus*, *Senecio barba-johannis*, *Sambucus nigra*, *Fraxinus uhdei* (Figura 18, b).

a) *Pleopeltis madrensis* S



b) *Pleopeltis polylepis* S

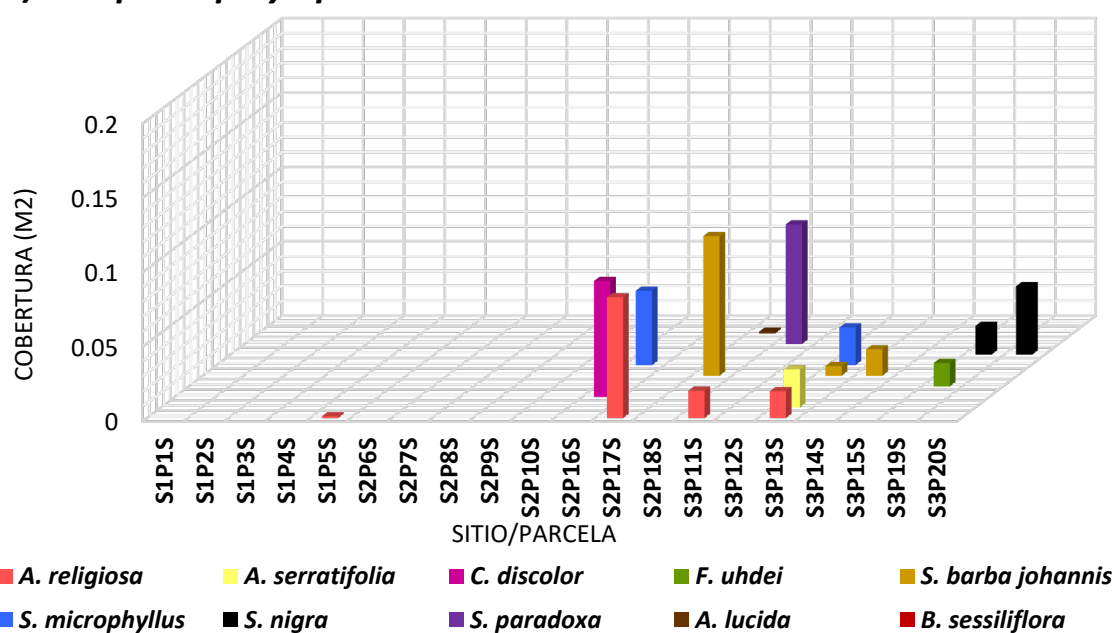


Figura 18.- Coberturas de ambas especies de helechos epífitos en los 10 forófitos durante la temporada seca (S). Los datos se muestrean acomodados por sitio. Donde: a) son las coberturas de *P. madrensis* y b) son las de *P. polylepis*.

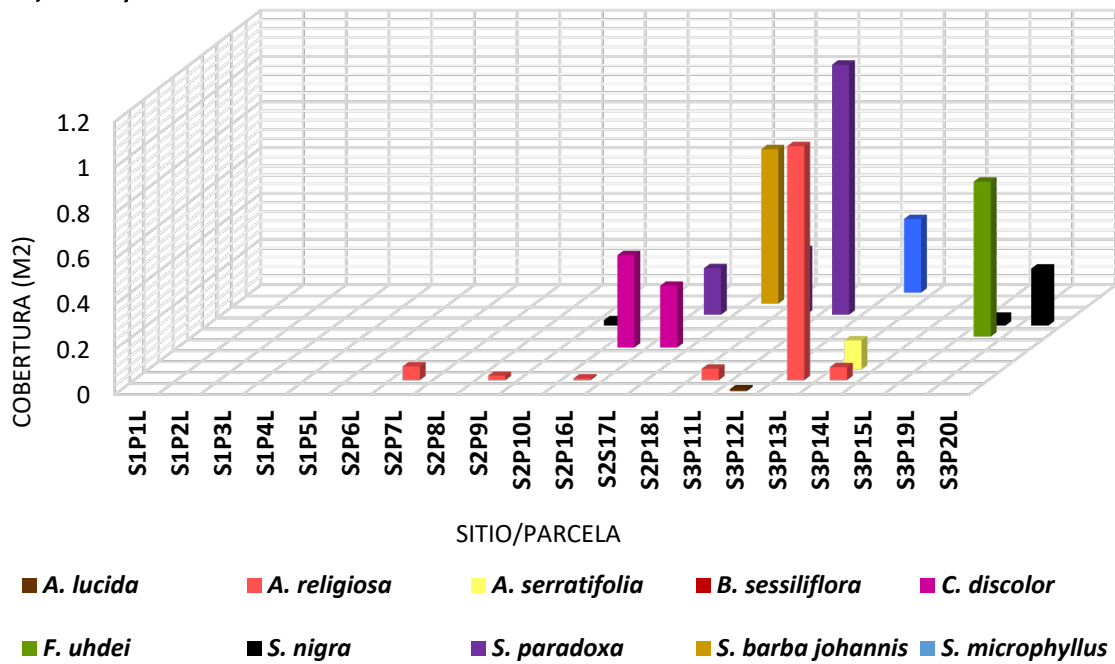
Coberturas de los helechos epífitos en los forófitos durante la temporada de lluvias

En la Figura 19, se observa en principio que las coberturas de ambas especies de helechos epífitos en los forófitos fueron mayores durante la temporada de lluvias. En el caso de las parcelas del sitio 1, la cobertura de *Pleopeltis madrensis* fue nula y para el caso de *P. polylepis* fue baja en las parcelas 3 y 5. Ésta fue registrada sobre *Abies religiosa* y *Salix paradoxa*.

Por otro lado, se pudo observar que en las parcelas del sitio 2, las mayores coberturas de *Pleopeltis madrensis* se registraron sobre *Senecio barba-johannis* y las coberturas de intermedias a bajas se registraron en *Salix paradoxa*, *Symphoricarpos microphyllus* y *A. religiosa* respectivamente. En el caso de *P. polylepis* las menores coberturas se encontraron en *Sambucus nigra* y las mayores en *A. religiosa*, registrando la más alta de todas las parcelas muestreadas en la parcela 16.

En el caso del sitio 3, se puede observar que fue donde tuvieron mayor presencia ambas especies de helechos epífitos y que ambas especies estuvieron presentes y conspicuas, en todas las parcelas, a excepción de la parcela 15 donde no se registró *P. madrensis* en ningún forófito. Cabe destacar, que las mayores coberturas de *P. madrensis* en este sitio, se registraron en *A. religiosa* y *Salix paradoxa*; en el caso de *P. polylepis* fue en *S. paradoxa*.

a) *Pleopeltis madrensis* L



b) *Pleopeltis polylepis* L

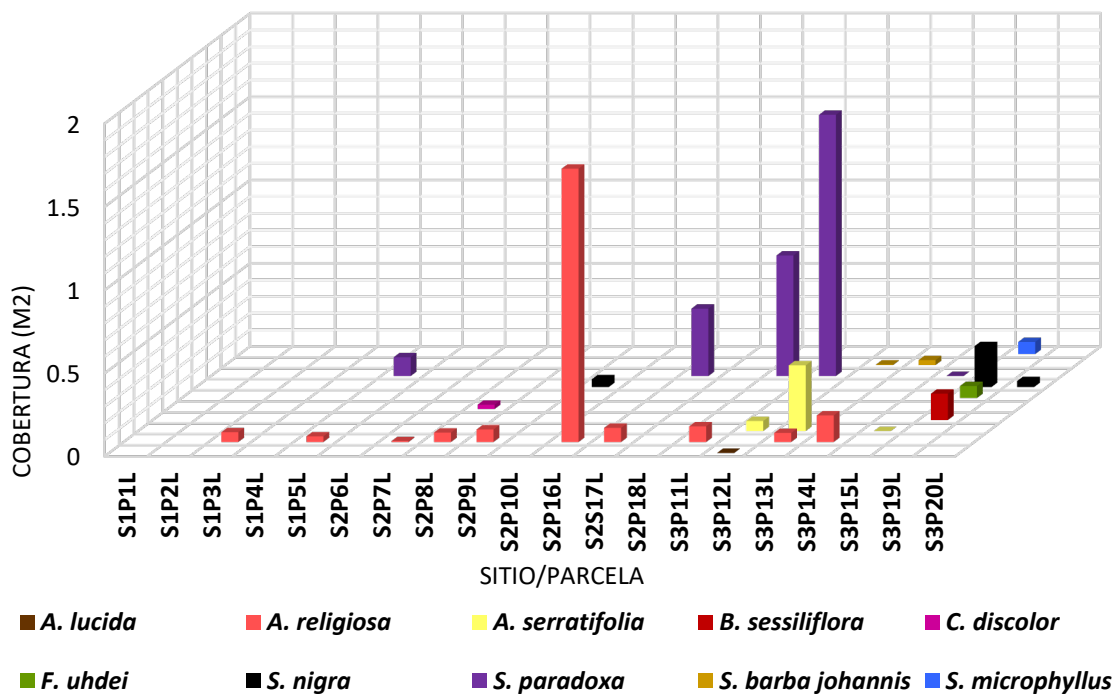
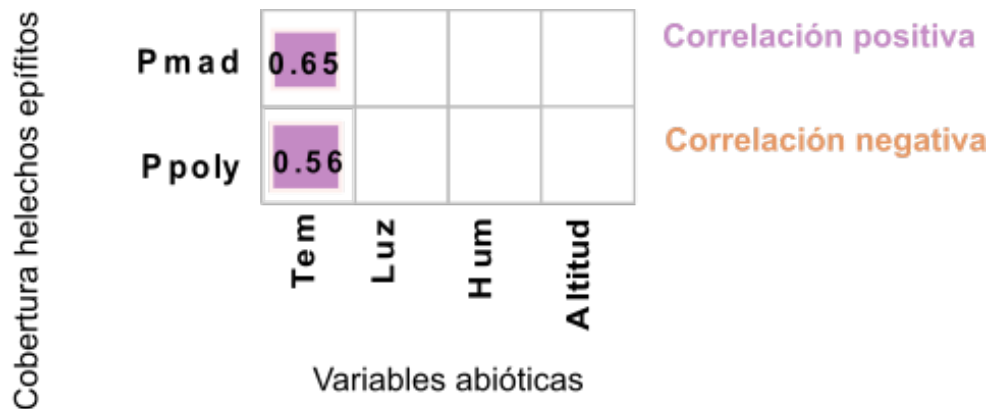


Figura 19.- Coberturas de ambas especies de helechos epífitos en los 10 forófitos durante la temporada de lluvias (L). Los datos se muestrean acomodados por sitio. Donde: a) son las coberturas de *P. madrensis* y b) son las de *P. polylepis*.

Correlaciones entre la cobertura de los helechos epífitos y variables abióticas

En la Figura 20, se observan los coeficientes de correlación de Spearman de las correlaciones que fueron significativas ($p < .05$) entre la cobertura de los helechos epífitos y las variables abióticas. En él se puede observar que las coberturas de *Pleopeltis madrensis* y *P. polylepis* tienen una correlación positiva con la temperatura, es decir que a medida que la temperatura aumentaba también la cobertura de *P. madrensis* y *P. polylepis*.

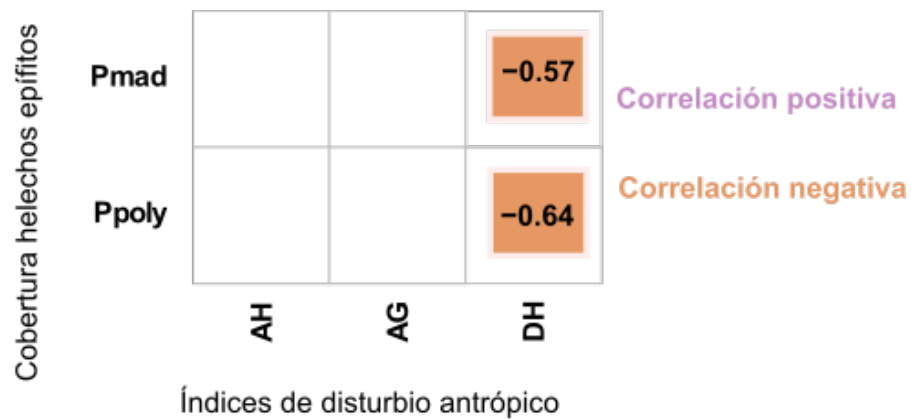


Se muestran únicamente las correlaciones significativas ($p < .05$)

Figura 20.- Correlograma con el método de Spearman con respecto a la cobertura de los helechos epífitos y los índices de disturbio antrópico. Donde: **Pmad**: *P. madrensis*; **Ppoly**: *P. polylepis*, **Tem**: temperatura, **Luz**: luz incidente en el dosel, **Hum**: Humedad relativa, **Alt**: altitud.

Correlaciones entre la cobertura de los helechos epífitos y los índices de disturbio antrópico

En la Figura 21, se observan los coeficientes de correlación de Spearman de las correlaciones que fueron significativas ($p < .05$) entre la cobertura de ambas especies de helechos epífitos y los índices de disturbio antrópico con respecto a los tres agentes. En él se puede observar que las coberturas de *Pleopeltis madrensis* y de *P. polylepis* presentan una correlación negativa con el deterioro del hábitat, es decir que a medida que la intensidad del deterioro del hábitat aumentaba la cobertura de *P. madrensis* y *P. polylepis* disminuía.



Se muestran únicamente las correlaciones significativas ($p < .05$)

Figura 21.- Correlograma con el método de Spearman con respecto a la cobertura de los helechos epífitos y los índices de disturbio antrópico. Donde: **Pmad**: *P. madrensis*; **Ppoly**: *P. polylepis*, **AH**: Actividades humanas, **AG**: Actividades ganaderas y **DH**: Deterioro del hábitat.

VI. Discusión

¿Por qué es importante hacer una caracterización de los sitios en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM desde la perspectiva del disturbio?

Los bosques de la CRM, al encontrarse inmersos dentro de una mega urbe, están sujetos a distintas actividades humanas tanto por parte de los pobladores de la alcaldía Magdalena Contreras como de los habitantes de la Ciudad de México en general. En el caso específico del bosque de *A. religiosa* de la CRM se observó en este trabajo una gran heterogeneidad de las parcelas con respecto a los índices de disturbio antrópico.

En principio se encontró una correlación positiva entre el índice de disturbio general y la luz que atraviesa el dosel, en ambas temporadas. Siendo las parcelas en las que la intensidad del deterioro del hábitat fue alta (i.e. sitio 1), en las que los valores de luz que atraviesa el dosel fueron más altos. Lo cual puede ser debido, a que las parcelas del sitio 1, se encuentran en la zona de mayor altitud (3450- 3460 m.s.n.m.) y están propensas a la tala de árboles por su ubicación. Esto corresponde a lo reportado por Singh y colaboradores (1998), lo cuales encontraron que en bosques sujetos a actividades de tala y extracción de ramas para su utilización como leña, había una mayor apertura del dosel producto de los claros generados por las actividades extractivas, así como suelos más compactados, con mayor escorrentía y menores nutrientes; mientras que Carvajal-Hernández y colaboradores (2014), registraron mayores temperaturas y menor humedad relativa del suelo en sitios sujetos a tala.

Por otro lado, se registró una correlación negativa entre el índice de disturbio general (ID) y el pH del suelo en ambas temporadas, observándose valores de pH ligeramente ácido (6.3-6.4) en las parcelas donde la intensidad del disturbio fue más baja, y el pH moderadamente más ácido (5.7-5.6) en las parcelas que registraron una intensidad de disturbio alta. Esto coincide con lo reportado por Bolan y colaboradores en 1991, los cuales registraron en sitios sujetos a actividades ganaderas, que el ganado puede contribuir a la acidificación del suelo, cuando la orina del ganado se filtra por los macroporos de las capas superficiales del suelo, ocurre una reacción de nitrificación de la urea presente en la

orina, pudiendo hacerse el suelo más ácido, si los nitratos se filtran a las capas fuera de la zona de las raíces. Así mismo Bolan y colaboradores en 1991 y Orr y colaboradores en 2012, registraron que la acidificación del suelo, va a depender del número de animales y de la intensidad en las que se llevan a cabo las actividades ganaderas (i.e. incrementándose a mayor número de animales e intensidad de las actividades ganaderas); así como de la capacidad amortiguadora del suelo, ya que algunos componentes del suelo como la materia orgánica contribuyen a la capacidad de amortiguamiento del suelo a los cambios en el pH (Bolan *et al.*, 1991).

Por otro lado, el haber registrado una correlación negativa entre el índice de disturbio general (ID) y el contenido de potasio en el suelo, puede estar relacionado con lo reportado por Bonilla-Valencia y colaboradores (2020), los cuales registraron en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM, que el disturbio antrópico promovió la reducción del fósforo disponible y el incremento en el pH, posiblemente debido a la mineralización de las excretas de vaca. ´

Riqueza y composición de la comunidad de helechos terrestres según la temporalidad en el bosque de *Abies religiosa*

En el bosque de *A. religiosa* de la CRM se registraron 10 especies de helechos terrestres perennes, lo cual es similar al número de especies reportado en otros bosques templados. Guerrero-Hernández y colaboradores (2014) reportan seis especies de helechos terrestres en el bosque de *Abies flinckii* Rushforth en un intervalo altitudinal entre los 2340 y 2420 m.s.n.m. en Jalisco. Por otro lado, Singh y colaboradores (2017) en un bosque mixto de *Abies* Mill. y *Quercus* en Himalaya Occidental reportan 13 especies de helechos. Arreguín-Sánchez y colaboradores (2009) por su parte, registraron que el bosque de *Abies* y el de *Quercus* en el Valle de México, se encontraban agrupados con respecto a su similitud en la composición y riqueza de especies de helechos, 36 y 38 especies respectivamente (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2009).

Por otro lado, se distinguieron dos patrones estacionales según Kornaś (1977) en las especies de helechos terrestres del bosque de *Abies religiosa*. El primero fue el perennifolio

o tipo I, en el cual el efecto de la temporalidad parece ser imperceptible, las frondas usualmente presentan esporangios y no se desprenden durante la temporada seca. Las especies que presentaron dicho patrón fueron: *Asplenium monanthes*, *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris wallichiana*, *Polystichum rachichlaena*, *P. speciosissimum*, *Amauropelta pilosohispida* y *Polystichum* sp. 1 (posiblemente *P. aff. rachichlaena*). Cabe destacar que las frondes de *Polystichum* sp.1 se encontraron sin esporangios (i.e. estériles), tanto en la temporada seca como en la de lluvias.

El segundo fue el verde-verano (*summer-green*) o tipo 3; en el que la temporalidad es pronunciada, ya que los helechos producen esporangios únicamente durante la temporada de lluvias y las frondas mueren cuando se presenta la temporada seca o, en algunas ocasiones, permanecen unidas a la planta por algunos meses. Las especies que presentan este patrón suelen encontrarse bien adaptadas a ambientes estacionales (Kornaś, 1977). Las especies de helechos que registraron dicho patrón fueron *Dryopteris pseudofilix-mas*, *Athyrium bourgeau* y *Polystichum* sp. 2 (posiblemente *P. aff. hartwegii*), que se observaron únicamente durante la temporada de lluvias. Cabe mencionar que las frondes de *Polystichum* sp.2 se detectaron sin esporangios (i.e. estériles), durante la temporada de lluvias.

Por otro lado, al contrastar la composición de especies de helechos terrestres con lo registrado por Arreguín-Sánchez (2004), se observan diferencias en la composición con respecto a lo reportado previamente, ya que Arreguín-Sánchez en 2004, reportó 33 especies de helechos en la Alcaldía Magdalena Contreras, 13 de ellos en el intervalo altitudinal en el que se encuentra el bosque de *A. religiosa* (2800-3600 m.s.n.m.),

Las especies que reporta Arreguín-Sánchez en 2004, registradas en este trabajo son: *Amauropelta pilosohispida*, *Asplenium monanthes*, *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris pseudofilix-mas*, *D. wallichiana*, *Polystichum speciosissimum* y *Polystichum* sp.2 (posiblemente *P. aff. hartwegii*). Mientras que, *Athyrium bourgeau*, *Polystichum* sp. 1 (posiblemente *P. aff. rachichlaena*) y *P. rachichlaena*, se registraron en este trabajo y no fueron reportadas por Arreguín-Sánchez (2004), para el bosque de *Abies religiosa* de CRM.

El hecho de que en este trabajo no se detectaran las otras especies reportadas para la CRM, puede deberse principalmente a que se requiere un mayor esfuerzo de muestreo, como lo mostró la curva de acumulación de especies (Figura 7), para registrar a las especies de helechos terrestres que son raras en el bosque de *A. religiosa*. También puede estar relacionado, con el hecho de que se ha observado la desaparición de algunas especies de helechos en las localidades donde se habían registrado previamente en el Valle de México, posiblemente a causa de la fragmentación del hábitat generada por la urbanización (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2009).

Estructura de la comunidad de helechos en el bosque de *Abies religiosa*, factores abióticos y antrópicos

En la comunidad de helechos terrestres del bosque de *A. religiosa*, se registraron especies que tuvieron una amplia distribución en las parcelas y presentaron valores altos de importancia ecológica en ambas temporadas, y otras con requerimientos más específicos para su establecimiento debido a su distribución restringida en las parcelas y al hecho de solo haberse detectado durante la temporada de lluvias.

Asplenium monanthes fue una de las especies que tuvo una importancia ecológica alta y amplia distribución en las parcelas, particularmente en las de los sitios (2 y 3) de menor altitud, en las que los valores de potasio fueron más altos y el pH del suelo fue menos ácido. Dicha especie se ha reportado como común en los bosques de la faja transmexicana en sitios con baja alteración (Rodríguez-Romero *et al.*, 2011); y como una especie que parece verse afectada por la tala y el creciente desarrollo en los bosques caducifolios en los que se distribuye en Florida (Inventory F.N.A., 2000), lo cual se relaciona con lo encontrado en este estudio, ya que su IVI tuvo una correlación negativa con las actividades ganaderas y con el deterioro del hábitat.

El hecho de haber registrado una correlación negativa entre las actividades ganaderas ($r=-0.54$, $p < .05$) y *A. monanthes* se puede deber a que las actividades ganaderas pueden modificar el pH del suelo (haciéndolo más ácido). Como ya se había discutido, las

actividades ganaderas pueden modificar el pH del suelo producto de la nitrificación de la urea presente en la orina. Lo anterior resulta importante ya que *A. monathes* parece tener una preferencia por pH menos ácidos (5.7-6.7) y posiblemente por esta razón tiene una importancia ecológica baja en las parcelas en las que la intensidad de las actividades ganaderas es alta en el bosque de *A. religiosa* de la CRM.

La segunda especie que presentó la mayor importancia ecológica y amplia distribución en las parcelas en ambas temporadas, fue *Polystichum rachichlaena*. La cual se encontró positivamente correlacionada con la temperatura ($r=0.89$, $p<.05$) y parece proliferar en las parcelas ubicadas en las cotas altitudinales bajas e intermedias, pero no así en las parcelas de la cota altitudinal más alta del sitio 1 (i.e. 3450-3460 m.s.n.m.), en las que está sujeta a temperaturas más bajas.

Por otro lado, *Athyrium bourgeau* solo se registró durante la temporada de lluvias en una parcela contigua a una cañada, por lo que parece ser una especie con altos requerimientos de humedad para su desarrollo. Aunado a esto, tanto *Polystichum* sp.2 (posiblemente *P. aff. hartwegii*), como *A. bourgeau*, se registraron únicamente en una parcela que presenta valores altos de fósforo, pero únicamente *Polystichum* sp.2 se encontró positivamente correlacionada con el fósforo ($r=0.75$, $p<.05$). Esto se puede deber a que las cañadas son el lugar propicio para el crecimiento de pteridofitas y plantas afines en bosques templados, porque es en ellas donde se depositan partículas de suelo y materia orgánica, existen buenas condiciones de drenaje y se mantiene la humedad durante la sequía (Rodríguez-Romero *et al.*, 2011).

Se ha registrado que algunas especies de pteridofitas pueden tener preferencia por suelos con alto contenido de materia orgánica, como es el caso de *Botrychium mormo* W. H. Wagner, la cual persiste en bosques de *Acer* L., que tienen horizontes orgánicos gruesos, debido a que depende en gran medida de las micorrizas ubicadas en el capa O2 del suelo (Gundale, 2002). En este estudio *P. speciosissimum* se registró en parcelas con contenido de materia orgánica alto, pero no tuvo una correlación significativa con esta variable.

Por otro lado, estuvo positivamente correlacionada ($r=0.49$, $p < .05$) con las actividades humanas, registrando su mayor importancia ecológica en las parcelas en la que la intensidad de las actividades humanas fue mayor (i.e. 14 del sitio 3 y 18 del sitio 2). Por lo que parece ser una especie capaz de proliferar en sitios con intensidad alta de disturbio por actividades humanas (i.e. caminos generados por actividades como el turismo, así como los desechos tanto orgánicos como inorgánicos descartados en la zona).

Por su parte, *Dryopteris wallichiana* fue la especie con mayor importancia ecológica y en algunos casos la única especie detectada en las parcelas ubicadas en el sitio de mayor altitud 3450-3460 m.s.n.m. (sitio 1). Esto se puede deber a que es una especie confinada a zonas de altitudes medias a altas, entre los 2000 y 3000 m.s.n.m.; con capacidad de soportar el frío del invierno; y con una vida útil de sus hojas de hasta de 20 meses (Punetha *et al.*, 2018).

Cabe mencionar, que aunque *D. wallichiana* no tuvo una correlación significativa con la luz incidente tuvo un IVI alto en las parcelas en las que la luz incidente fue mayor, lo cual es contrastante con lo reportado por Punetha y colaboradores en 2018, que la registran como una especie característica de ambientes boscosos sombreados, húmedos y ricos en humus. Así mismo, tuvo una correlación positiva con las actividades ganaderas ($r=0.72$, $p < .05$), lo que sugiere que puede ser una especie indicadora de perturbación.

Diversidad y disturbio antrópico en el bosque de *Abies religiosa*

La transformación de los ecosistemas impulsada por diversas actividades antrópicas es la principal causa del detrimento de la diversidad de los helechos (Walker y Sharpe, 2010), habiendo un mayor detrimento a mayor a intensidad de disturbio (Kessler, 2001; Carvajal-Hernández *et al.*, 2014).

En este trabajo se esperaba registrar menor diversidad de helechos a mayor intensidad de disturbio, pero los resultados mostraron que las correlaciones entre los índices de diversidad α y los índices de disturbio antrópico no fueron significativas, lo cual

es contrario a lo esperado. Cabe destacar que aunque las correlaciones no fueron significativas, se observaron ciertos patrones como lo son el hecho de los mayores valores de diversidad efectiva de orden $q=1$, se registraron en parcelas en las que el índice de disturbio general fue de intermedio a bajo (i.e. 9 del sitio 2; así como las 11, 14 y 15 del sitio 3).

Así mismo, la parcela 10 que fue la que tuvo la mayor diversidad efectiva de este trabajo, con 6.23 especies (Jost, 2006), tuvo intensidades bajas de disturbio con respecto a las actividades ganaderas y deterioro del hábitat, pero intermedias con respecto a las actividades humanas, por lo que la mayor diversidad de helechos terrestres parece encontrarse en parcelas con intensidades de intermedias a bajas de disturbio antrópico, pero no en intensidades altas.

Diversidad β en el bosque de *Abies religiosa*

El disturbio antrópico puede favorecer la ocurrencia de especies con combinaciones de rasgos adecuadas que les permitan colonizar o persistir en una comunidad (Williams *et al.*, 2009). La selección de ciertas especies con rasgos tolerantes puede causar la disminución de la diversidad β y la homogeneización de la comunidad sujeta al disturbio antrópico (Chase 2007).

En las parcelas del bosque *A. religiosa* se observó que los menores valores del índice de Whittaker se registraron en las parcelas 2 del sitio 1 y la 6 del sitio 2, las cuales registraron los mayores valores del índice de disturbio general (Id). De manera inversa, se observó que las parcelas en las que la intensidad de disturbio (Id) fue baja, el índice de Whittaker tuvo sus valores más altos (i.e. 12 y 19 del sitio 3, 17 del sitio 2). Lo cual corresponde a lo esperado en este estudio, ya que se esperaba que la diversidad β de helechos fuera menor a mayor intensidad de disturbio.

Cabe mencionar que la altitud es otro factor que parece estar relacionado los bajos valores de diversidad β , ya que las parcelas que se ubican en el sitio de mayor altitud (i.e. 1,

2, 3 y 4), también presentaron valores bajos del índice de Whittaker. Lo que se puede deber a que las condiciones de las parcelas del sitio 1, como la mayor cantidad de luz incidente, la baja temperatura y el contenido más bajo de nitrógeno, potasio y fósforo, permiten que solo las especies que sean tolerantes a dichas condiciones persistan en esas parcelas, como *Dryopteris wallichiana*, que es una especie que se ha reportado que se establece en zonas de mayor altitud y *Asplenium monanthes*, que es otra de las especies que se registró en el sitio de mayor altitud en este trabajo. Por lo que resulta importante, evaluar en futuros estudios, el impacto del disturbio antrópico sobre las especies de helechos en las zonas de mayor altitud en la CRM.

Helechos epífitos y temporalidad

Algunos de los factores que pueden ser limitantes para el establecimiento y desarrollo de las epífitas en elevaciones altas en los bosques templados son la baja disponibilidad de humedad, las temperaturas bajas y la ocurrencia de heladas (Zotz *et al.*, 2005).

En el bosque de *Abies religiosa* de la CRM los helechos epífitos parecen estar relacionados con la temporalidad, ya que se registraron cambios en las coberturas de los helechos epífitos entre temporadas, observándose durante la temporada lluviosa las mayores coberturas de *Pleopeltis madrensis* y *P. polylepis*. El haber registrado dichos cambios entre temporadas se puede deber a que ambas especies son poiquilohídricas, por lo que presentan un patrón estacional bien pronunciado que depende de las condiciones de humedad; en el que crecen únicamente durante la temporada lluviosa y entran en latencia durante la temporada seca (i.e. las frondas pierden agua, se enroscan, pero permanecen vivas) y se despliegan nuevamente después de humedecerse en la temporada de lluvias (Kornaś, 1977).

Helechos epífitos y variables abióticas y antrópicas

Se ha reportado que en los extremos del gradiente en los bosques templados, sobreviven únicamente las especies que presentan estrategias fisiológicas particulares como la

tolerancia a la desecación, poiquilohidría o fotoinhibición a través del desarrollo de escamas y tricomas (Watkins *et al.*, 2006; Hietz, 2010).

En el caso del bosque de *Abies religiosa*, se encontró una correlación positiva entre la temperatura y las especies de helechos epífitos (*Pleopeltis madrensis* y *P. polylepis*). Pudiéndose observar, que en las parcelas del sitio 3, cuyas características fueron: mayor temperatura, menor contenido de nitrógeno, materia orgánica y humedad relativa del suelo; fueron en las que se registraron las mayores coberturas de ambas especies de helechos epífitos en un mayor número de forófitos, entre los que se encuentran *Archibaccharis serratifolia*, *Senecio barba-johannis*, *Symphoricarpos microphyllus*, *Sambucus nigra*, *Salix paradoxa*, *Fraxinus uhdei* y *Ageratina lucida*. Mientras que en las parcelas del sitio 1 (3450-3460 m.s.n.m.), caracterizadas por temperaturas más bajas y mayor incidencia de luz, solo se registró a *Pleopeltis polylepis* en *Abies religiosa* y *S. paradoxa* en pocas parcelas y con bajas coberturas. Por lo que las bajas temperaturas parecen no resultarles beneficiosas a ambas especies epífitas y es por esto que proliferan en las parcelas de los sitios (i.e. 1 y 2) de menor altitud, en las que la temperatura es más alta.

Por otro lado, *Pleopeltis madrensis* y *Pleopeltis polylepis* registraron correlaciones negativas significativas con el deterioro del hábitat (i.e. tala y deshierbe). Pudiéndose observar, que en parcelas (i.e. 1, 2, 4 y 5 del sitio 1) en las que la intensidad del deterioro del hábitat fue de alta a intermedia, la cobertura de ambas especies epífitas fue baja y en algunos casos nula. Al respecto, se ha reportado que la tala puede generar la apertura de claros, en los que hay una mayor cantidad de la luz atravesando el dosel, ocasionando que los suelos sean más secos, afectando especialmente a los helechos epífitos que requieren de una alta humedad atmosférica porque no pueden extraer agua del suelo (Hietz, 1999; Wolf, 2005).

Aunado a esto, los helechos epífitos que requieren grandes ramas como sustrato, se ven afectados al remover los árboles grandes, ya que se reducen los micrositios disponibles para dichas especies (Hietz, 1999). Por lo anterior, el hecho de que el deterioro del hábitat

tuviera una relación negativa con las coberturas de ambas especies epífitas (*P. madrensis* y *P. polylepis*), puede deberse a que el deshierbe y la tala, reducen el sustrato disponible para el establecimiento de los helechos epífitos, a través de la remoción de las ramas y/o de los árboles y arbustos.

Helechos epífitos y forofitos

En este estudio se documenta que *A. religiosa* fue el hospedero en el que se registraron las mayores coberturas de las dos especies de helechos epífitos. Habiendo además de este reporte, un registro previo de *P. polylepis* sobre *Abies* sp., en un bosque de *Abies flinckii* en Juanacatlán (Guerrero-Hernández *et al.*, 2014). Lo anterior es contrastante con lo reportado en otros trabajos (Callaway *et al.*, 2002; Carvajal-Hernández *et al.*, 2014) en los que mencionan que las coníferas no resultan buenos hospederos para los helechos epífitos. Callaway y colaboradores en 2002, reportaron que especies como *Pinus taeda* L. y *Pinus ellioti* Engelm resultaron malos hospederos de epífitas por la inestabilidad de sus cortezas, ramas delgadas y su poca capacidad de retención de agua, mientras que *Juniperus virginica* Thunb., resultó un buen hospedero por su buena capacidad de retención de agua en la corteza.

El hecho de haber registrado coberturas altas de ambas especies de helechos epífitos en *A. religiosa*, puede estar relacionado con la alta disponibilidad de este en el bosque, ya que el bosque de *A. religiosa* es monoespecífico y tiene como especie dominante del estrato arbóreo a *A. religiosa* y como especie acompañante más común a *S. paradoxa*, lo cual es importante debido a que el segundo forofito que registró coberturas altas de ambos helechos epífitos fue *S. paradoxa* (Santibañez-Andrade, 2009). Pero se requiere, de un mayor monitoreo de trabajo de campo (i.e. que contemple otras variables como el área basal, la altura o la capacidad de retención de agua en la corteza); para conocer el papel como hospedero de *A. religiosa*.

Otro aspecto importante a considerar al estudiar la composición y abundancia de epífitos, es el historial de los sitios sujetos a muestreo en el bosque (Hietz, 1999). En el caso

las parcelas del bosque de *A. religiosa* de la CRM, el hecho de haber registrado a los helechos epífitos en las parcelas del sitio 3 en especies arbustivas como: *Ageratina lucida*, *Archibaccharis serratifolia*, *Symphoricarpos microphyllus*, *Comarostaphylis discolor*, *Buddleja sessiliflora*, se puede deber a que en dicho bosque el estrato arbustivo puede ser denso, probablemente debido al historial de tala de árboles, ya que la tala parece favorecer el crecimiento de arbustos que en otras condiciones no tendrían suficiente luz para crecer (Avila-Akerverg, 2002).

VII. Conclusiones

Se realizó una caracterización de las parcelas del bosque de *A. religiosa* de la CRM y se exploró la relación entre el disturbio antrópico y las variables abióticas. Encontrándose una correlación positiva entre el índice de disturbio general (Id) y la luz, siendo mayor la cantidad de luz que atraviesa el dosel en las parcelas con mayor intensidad de disturbio, lo cual se puede deber a que la tala puede causar una mayor apertura en el dosel y en consecuencia puede haber una mayor cantidad de luz incidente en dichas parcelas.

Por otro lado, se registró, una correlación negativa entre el pH y el índice de disturbio general (Id), en la que el pH fue ligeramente ácido en las parcelas con menor intensidad de disturbio y más ácido en parcelas con mayor intensidad de disturbio; así como menor contenido de potasio en las parcelas en las que la intensidad de disturbio fue mayor. Lo que se puede deber tanto a la mineralización de las excretas, como a la nitrificación de la urea presente en la orina de vaca, producto de las actividades ganaderas.

Con esta caracterización abiótica y de disturbio podemos determinar que tenemos representado una alta heterogeneidad del bosque de *Abies religiosa* que nos permite hacer una acertada caracterización del grupo de los helechos en este bosque de la cuenca del río Magdalena.

La composición de la comunidad de helechos terrestres parece estar ligada a los cambios en las condiciones abióticas (i.e. disponibilidad de agua) entre temporadas, observándose dos patrones estacionales en las especies, las perennifolias y las verde-verano (summer-green).

Las especies que tienen mayor importancia ecológica en el bosque de *A. religiosa* en ambas temporadas, fueron *A. monanthes* y *P. rachichlaena*, las cuales tuvieron una amplia distribución en las parcelas.

Asplenium monanthes tuvo una correlación negativa significativa con las actividades ganaderas y parece proliferar en suelos menos ácidos, donde la intensidad de las actividades ganaderas es menor.

Polystichum rachichlaena tuvo una correlación positiva significativa con la temperatura y tuvo mayor dominancia en las parcelas de los sitios de menor altitud (i.e. 2 y 3), en las que las temperaturas son más altas.

Polystichum sp.2 (posiblemente *P. aff. hartwegii*), registró su mayor valor de importancia en una parcela contigua a una cañada y tuvo una correlación positiva significativa con el contenido de fósforo en el suelo, por lo que se requiere realizar mayores estudios para conocer si dicha especie requiere de valores altos de fósforo para su desarrollo.

Dryopteris wallichiana tuvo su mayor importancia ecológica en parcelas ubicadas en el intervalo altitudinal más alto (sitio 1), donde la incidencia de luz fue mayor y mostró una correlación positiva significativa con las actividades ganaderas, por lo que parece ser una especie indicadora de perturbación.

No se registraron correlaciones significativas entre los índices de disturbio antrópico y los índices de diversidad.

La parcela 10 con mayor diversidad de orden $q=1$ (6.23 especies efectivas), registró intensidades de disturbio bajas respecto a las actividades ganaderas y deterioro del hábitat, e intermedias respecto a las actividades humanas, por lo que parece haber mayor diversidad de helechos terrestres en intensidades de intermedias a bajas de disturbio antrópico, pero no en intensidades altas.

La diversidad β parece estar relacionada con la intensidad de disturbio, ya que las parcelas donde la intensidad de disturbio fue más alta fueron más homogéneas y las parcelas en las que la intensidad de disturbio fue más baja fueron más heterogéneas.

La diversidad β fue baja en las parcelas del sitio de mayor altitud, por lo que resulta importante evaluar en futuros estudios, el impacto del disturbio antrópico sobre las especies de helechos en las zonas de mayor altitud en la CRM.

En la zona estudiada solamente se registraron dos especies de helechos epífitos: *Pleopeltis madrensis* y *Pleopeltis polyelpis*, en 10 especies de forófitos

Los cambios en las coberturas observados de *Pleopeltis madrensis* y *P. polylepis* obedecen a un patrón estacional marcado en el que crecen únicamente durante la temporada lluviosa y entran en latencia durante la temporada seca.

Se registró una correlación positiva entre la cobertura *P. madrensis* y *P. polylepis* y la temperatura, posiblemente debido a que la temperatura baja en las parcelas de mayor altitud parece no resultarles beneficiosa, por lo que proliferan en las parcelas de los sitios (i.e. 1 y 2) de menor altitud, en las que la temperatura es más alta.

En las parcelas del sitio 1 donde la temperatura fue menor únicamente se registró a *P. polylepis* con bajas coberturas, por lo que parece ser una especie con mayor tolerancia a la desecación que *P. madrensis*.

Se registró una correlación negativa entre el deterioro del hábitat y la cobertura de ambas especies epífitas, que puede deberse a que el deterioro del hábitat puede reducir el sustrato disponible para el establecimiento de los helechos epífitos, al remover tanto las ramas como a los árboles que pudieran albergar a *P. madrensis* y *P. polylepis*.

Consideraciones finales

Este trabajo tuvo como objetivo general, conocer el efecto que tiene el disturbio antrópico sobre la composición, riqueza y abundancia de los helechos en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM.

Se observó que los disturbios antrópicos propician que se modifiquen las variables abióticas, generando condiciones heterogéneas en el bosque, por lo que las respuestas en la estructura y composición de los helechos fueron diferentes. Al respecto, los resultados mostraron que había una gran heterogeneidad con respecto a los tres agentes de disturbio antrópico en las parcelas muestreadas y que había una correlación negativa entre la intensidad de disturbio antrópico (Id) y algunas variables abióticas, como el pH del suelo durante la temporada de lluvias, que fue más ácido en las parcelas en las que la intensidad de disturbio fue mayor; así como menor contenido de potasio en las parcelas donde la intensidad del disturbio fue mayor. Lo que se puede deber, tanto a la mineralización de las excretas, como a la nitrificación de la urea presente en la orina de vaca, producto de las actividades ganaderas. Así mismo, se registró una correlación positiva entre el índice de disturbio general (Id) y la luz, siendo mayor la cantidad de luz que atraviesa el dosel en parcelas con mayor intensidad de disturbio, lo que se puede deber a que la tala puede causar una mayor apertura en el dosel y en consecuencia puede haber una mayor cantidad de luz incidente en las parcelas muestreadas.

Por otro lado, la variación temporal mostró una dominancia de ciertas especies de helechos en el bosque *A. religiosa* y permitió conocer los patrones respecto a algunos atributos biológicos, como la presencia de helechos perennifolios según Kornaś (1977), que presentan frondas todo el año (*Asplenium monanthes*, *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris wallichiana*, *Polystichum rachichlaena*, *P. speciosissimum*, *Amauropelta pilosohispida* y *Polystichum* sp.1) y los “verde-verano”, que pierden sus frondas durante la temporada seca (*Athyrium bourgeau*, *D. pseudofilix-mas* y *Polystichum* sp.2). Esto puede estar ligado a la historia de vida de cada una de las especies y a la respuesta a las condiciones abióticas donde se distribuye cada una de estas especies.

En el caso de la relación entre el IVI (Índice de Valor de Importancia) de las especies de helechos terrestres con las variables tanto abióticas como antrópicas, se registraron algunas correlaciones significativas con el disturbio antrópico; como *A. monanthes* la cual tuvo una correlación negativa con las actividades ganaderas y parece proliferar en suelos menos ácidos, donde la intensidad de las actividades ganaderas es baja, *D. wallichiana* que tuvo una correlación positiva con las actividades ganaderas, ya que registró su mayor IVI en las parcelas en las que la intensidad de las actividades ganaderas fue mayor, por lo que parece ser una especie indicadora de perturbación. Cabe mencionar que, aunque hay una relación entre dichas especies y los diferentes agentes de disturbio antrópico, se requiere profundizar más en este aspecto, ya sea a través de otros análisis estadísticos o de un mayor monitoreo de trabajo de campo, para conocer si dichos agentes de disturbio tienen un efecto sobre las especies de helechos previamente mencionadas.

En cuanto a la relación entre la diversidad α de helechos terrestres con la intensidad de disturbio, los resultados de los índices de diversidad (Índice de Shannon-Weiner e Índice de diversidad verdadera de Jost 2006) respecto a los índices de disturbio se mostraron contrarios a lo esperado, ya que no se registraron correlaciones significativas. Sin embargo, se observó que la parcela 10, que fue la que tuvo la mayor diversidad efectiva de este trabajo, con 6.23 especies (Jost, 2006), registró intensidades bajas de disturbio con respecto a las actividades ganaderas y deterioro del hábitat, pero intermedias con respecto a las actividades humanas, por lo que la mayor diversidad de helechos terrestres parece encontrarse en parcelas con intensidades de intermedias a bajas de disturbio antrópico, pero no en intensidades altas.

Respecto a la diversidad β , se observaron ciertos patrones, como mayor homogeneidad en las parcelas donde se registraron intensidades altas del disturbio (ID), así como mayor heterogeneidad en las parcelas donde la intensidad del disturbio fue menor. Cabe mencionar, que la diversidad β fue baja en las parcelas del sitio de mayor altitud, por lo que resulta importante evaluar en futuros estudios, el impacto del disturbio antrópico sobre las especies de helechos en las zonas de mayor altitud en la CRM.

En relación con la comunidad de los helechos epífitos, se registraron dos especies, *Pleopeltis madreensis* y *Pleopeltis polylepis*, las cuales mostraron cambios en sus coberturas entre temporadas que obedecen a un patrón estacional marcado, en el que crecen únicamente durante la temporada lluviosa y entran en latencia durante la temporada seca. Se registró una correlación positiva entre *P. madreensis* y *P. polylepis* y la temperatura, posiblemente debido a que la baja temperatura en las parcelas de mayor altitud parece no resultarles beneficiosa, por lo que proliferan en las parcelas de los sitios (1 y 2) de menor altitud, en las que la temperatura es más alta. Así mismo, se registró una correlación negativa entre el índice deterioro del hábitat y ambas especies epífitas, que puede ser debido a que el deterioro del hábitat puede reducir el sustrato disponible para el establecimiento de los helechos epífitos, al remover tanto las ramas como a los árboles que pudieran albergar a *P. madreensis* y *P. polylepis*.

Considero que este trabajo contribuye al conocimiento de la diversidad de la comunidad de helechos en el bosque de *Abies religiosa* de la Cuenca del Río Magdalena, porque el abordar estudios sobre la composición y estructura de diferentes grupos de plantas, permite que se pueda integrar información e identificar indicadores de conservación en dicho sitio, ya que es una área verde muy importante para la Ciudad de México.

VIII. Referencias bibliográficas

- Aguilera, H.N. (1989). Tratado de edafología de México. *Facultad de Ciencias, UNAM*. México, pp. 22.
- Almeida-Leñero L., Nava M., Ramos A., Espinosa M., Ordóñez M.D.J. y Jujnovsky J. (2007). Servicios ecosistémicos en la cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México. *Gaceta ecológica*, 84-85, 53-64.
- Arreguín-Sánchez, M., Nava, R. y Quiroz D.L. (2004). *Pteridoflora del Valle de México*. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, México, D.F, pp. 387.
- Arreguín-Sánchez M., Nava R., Quiroz D. y Acosta S. (2009). Análisis de la distribución de las especies de helechos y afines del Valle de México, notas ecológicas y florísticas. *Polibotánica*, (28), 15-36.
- Ávila-Akerberg, V.D. (2002). *La vegetación de la Cuenca Alta del Río Magdalena: Un enfoque florístico, fitosociológico y estructural*. Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias. UNAM, pp. 86.
- Baker P.J., Bunyavejchewin S., Oliver C.D. y Ashton P.S. (2005). Disturbance history and historical stand dynamics of a seasonal tropical forest in Western Thailand. *Ecological Monographs*, 75(3), 317-343. <https://doi.org/10.1890/04-0488>
- Benzing D. (1990). Vascular epiphytes. *Cambridge University Press*. Cambridge, pp. 354.
- Bolan N., Hedley M.J. y White R.E. (1991). Processes of soil acidification during nitrogen cycling with emphasis on legume based pastures. *Plant Soil*, 134, 53-63.
- Bonilla-Valencia L., Espinoza-García F.J., González J.E., Lindig-Cisneros R., Martínez-Orea Y., Vega-Peña V.E. y Castillo-Argüero S. (2020). Functional indicators to explain the anthropic effects on community plant composition changes: the case of a

temperate forest in Mexico. *Ecological Indicators*, 116. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106515>

- Callaway R.M., Reinhart K.O., Moore G.W., Moore D.J. y Pennings S.C. (2002). Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, 132(2), 221-230. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0943-3>
- Canham C.D., Denslow J.S., Platt W.J., Runkle J.R., Spies T.A. y White P.S. (1990). Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(5), 620-631. <https://doi.org/10.1139/x90-084>
- Carvajal-Hernández C.I., Krömer, T. y Vázquez-Torres M. (2014). Riqueza y composición florística de pteridobiontes en bosque mesófilo de montaña y ambientes asociados en el centro de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(2), 491-501. <https://doi.org/10.7550/rmb.41292>
- 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.
- Carvajal-Hernández, C.I.; Gómez-Díaz, J.A.; Kessler, M.; Krömer, T. (2018). Influence of elevation and hábitat disturbance on the functional diversity of ferns and lycophytes. *Plant Ecology Diversity*, (11), 335-347.
- Castillo-Argüero S., Martínez-Orea Y. y Barajas-Guzmán G. (2014). Establecimiento de tres especies arbóreas en la Cuenca del río Magdalena, México. *Botanical Sciences*, 92(2), 309-317. <https://doi.org/10.17129/botsci.100>
- Castro-Gutiérrez C. (2013). *El papel de las especies invasoras en la estructura herbácea del bosque de Quercus rugosa, en la cuenca del río Magdalena, D.F.* Tesis

de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, pp. 82.

- Chase J.M. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *PNAS*, 104(44), 17430-17434. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704350104>
- Cohen A.L., Singhakumara B.M.P. y Ashton P.M.S. (1995). Releasing rain forest succession: a case study in the *Dicranopteris linearis* fernlands of Sri Lanka. *Restoration Ecology*, 3(4), 261-270. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100x.1995.tb00093.x>
- Dai X., Chen C., Li Z. y Wang X. (2020). Taxonomic, Phylogenetic, and Functional Diversity of Ferns at Three Differently Disturbed Sites in Longnan County, China, *Diversity* 12(4): 135. <https://doi.org/10.3390/d12040135>
- Díaz S., Lavorel S., de Bello F., Quétier F., Grigulis K. y Robson T.M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20684-20689. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>
- Dobler-Morales E. (2010). *Caracterización del clima y su relación con la distribución de la vegetación en el suroeste del D.F., México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 50.
- Flores A. (2006). *Frecuencia de incendios forestales, su relación con la precipitación y la riqueza de especies vegetales, en la cuenca del río Magdalena, D.F., México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 53.
- Frazer G.W., Canham C.D. y Lertzman K.P. (2000). Gap Light Analyzer (GLA), version 2.00: Image processing software to analyze true-colour, hemispherical canopy photographs. *Bulletin of Ecological Society of America*, 81, 191-197.

- Galeana-Pizaña J.M., Ordóñez-Díaz J.A.B. y Corona-Romero N. (2013). Estimación de contenido de carbono en la cuenca del río Magdalena, México. *Madera y Bosques*, 19(1), 53-69. <https://doi.org/10.21829/myb.2013.191347>
- García E. (1978). *Los Climas del Valle de México*. Colegio de Postgraduados, Secretaria de Agricultura y Recursos Hidráulicos. Chapingo, pp. 63.
- García-Morales R., Moreno C.E., y Bello-Gutiérrez J. (2011). Renovando las medidas para evaluar la diversidad en comunidades ecológicas: el número de especies efectivas de murciélagos en el sureste de Tabasco, México. *Therya*, 2(3), 205-215.
- Ghazoul J., Burivalova Z., Garcia-Ulloa J. y King L. A. (2015). Conceptualizing Forest Degradation. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(10), 622-632. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.08.001>
- Granados-Sánchez D., López-Ríos G., Hernández-García M. y Sánchez-González A. (2003). Ecología de las plantas epífitas. *Revista Chapingo Serie Ciencias*, 9,101-111.
- Guerrero-Hernández, R., González-Gallegos, J.G. y Castro-Castro, A. (2014). Análisis florístico de un bosque de *Abies* y el bosque mesófilo de montaña adyacente en Juanacatlán, Mascota, Jalisco, México. *Botanical Sciences*, 92(4), 541-562.
- Gundale M.J. (2002). Influence of exotic earthworms on the soil organic horizon and the rare fern *Botrychium mormo*. *Conservation Biology*, 16(6), 1555-1561. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01229.x>
- Hietz, P. (1999). Diversity and Conservation of Epiphytes in a Changing Environment. Proceedings of the International Conference on Biodiversity and Bioresources: Conservation and Utilization, International *Union of Pure and Applied Chemistry (IUPAC)*, pp. 23-27.
- Hietz P. (2010). Fern adaptations to xeric environments. En: *Fern ecology* (pp. 140-176). K. Mehltreter, L. R. Walker y J. M. Sharpe (eds.). *Cambridge University Press*. New York.

- Hutcheson K. (1970). A test for comparing diversities based on the shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, 29(1), 151-154. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(70\)90124-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(70)90124-4)
- Inventory F.N.A. (2000). Tracking list of rare, threatened, and endangered plants and animals and exemplary natural communities of Florida. *Tallahassee, Florida*.
- Johnstone J.F., Allen C.D., Franklin J.F., Frelich L.E., Harvey B.J., Higuera P. E., ... y Schoennagel T. (2016). Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(7), 369-378. <https://doi.org/10.1002/fee.1311>
- Jost L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375.
- Keller T. y Håkansson I. (2010). Estimation of reference bulk density from soil particle size distribution and soil organic matter content. *Geoderma*, 154(3-4), 398-406. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2009.11.013>
- Kessler M. (2001). Pteridophyte and species richness in Andean forest in Bolivia. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1473-1495. <https://doi.org/10.1023/A:1011811224595>
- Koleff P., Gaston K.J. y Lennon J.J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3), 367-382. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x>
- Kornaś J. (1977). Life-forms and seasonal patterns in the pteridophytes in Zambia. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 46(4), 669-690. <https://doi.org/10.5586/asbp.1977.055>
- Martorell C. y Peters E.M. (2005). The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 124(2), 199-207. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.025>

- Matuda E. (1956). Helechos del Valle de México y sus alrededores. *Anales del Instituto de Biología México*, 27, 49-68.
- Mayfield M.M., Bonser S.P., Morgan J.W., Aubin I., McNamara S. y Vesik P.A. (2010). What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, 19(4), 423-431. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00532.x>
- Mickel J.T. y Smith A.R. (2004). *The pteridophytes of Mexico*. New York: New York Botanical Garden, pp. 1064.
- Mostacedo B. y Fredericksen T.S. (2000). *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia: Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR), pp. 87.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin R.P., O'Hara R.V., Simpson G.L., Solymos P., Henry M., Stevens H., Szoecs E. y Wagner H. (2019). Vegan: Community Ecology Package. R 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Onaindia M., Domínguez I., Albizu I., Garbisu C. y Amezaga I. (2004). Vegetation diversity and vertical structure as indicators of forest disturbance. *Forest Ecology and Management*, 195(3), 341-354. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.059>
- Orr R.J., Griffith B.A., Cook J.E. y Champion R.A. (2012). Ingestion and excretion of nitrogen and phosphorus by beef cattle under contrasting grazing intensities. *Grass Forage Science*, 67, 111-118.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-3025-x>

- Punetha N., Pant J. N., Punetha R. y Bhakuni K. (2018). Phenology of a temperate fern *Dryopteris wallichiana* (Spreng.) Hyl. (Dryopteridaceae) in Uttarakhand, India. *Current Science*, 115(9), 1805. <https://doi.org/10.18520/cs/v115/i9/1805-1809>
- Pyšek P. y Richardson D.M. (2010). Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health. *Annual Review of Environment and Resources*, 35(1), 25-55. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-033009-095548>
- R Development Core Team. (2019). A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria.
- Reichhardt K.L., Mellink E., Nabhan G.P. y Rea A. (1994). Habitat heterogeneity and biodiversity associated with indigenous agriculture in the Sonoran Desert. *Etnoecologica*, 2(3), 21-34.
- Reynolds S.G. (1970). The gravimetric method of soil moisture determination Part I A study of equipment, and methodological problems. *Journal of Hydrology*, 11(3), 258-273. [https://doi.org/10.1016/0022-1694\(70\)90066-1](https://doi.org/10.1016/0022-1694(70)90066-1)
- Rieley J. y Page S. (1990). Ecology of plant communities: a phytosociological account of the British Vegetation. *Longman Scientific & Technichal*, (1), 1-9.
- Rodríguez Romero M., Zavala Hurtado J.A. y Pacheco L. (2011). Presencia, abundancia y estrategias reproductivas de helechos en áreas alteradas de la Sierra Nevada, México. *Revista de Biología Tropical*, 59(1), 417-433.
- Rzedowski, J. (1996). Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta botánica mexicana*, (35), 25-44.
- Rzedowski J. (1998). *Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México*. En: Diversidad Biológica de México: Orígenes y distribución. (pp. 129-145), Ramammoorthy T.P., Bye R., Lot A. y Fa J. (Eds.) *Universidad Nacional Autónoma de México*. México, DF.

- Rzedowski G.C. de y J. Rzedowski. (2001). Flora fanerogámica del Valle de México. 2a ed. *Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Santibáñez-Andrade G. (2009). *Composición y estructura de bosque de Abies religiosa en función de la heterogeneidad ambiental y determinación de su grado de conservación en la cuenca del Río Magdalena, México, D.F.* Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 134.
- Santibáñez-Andrade G., Castillo-Argüero S. y Martínez-Orea Y. (2015a). Evaluación del estado de conservación de la vegetación de los bosques de una cuenca heterogénea del Valle de México. *Bosque (Valdivia)*, 36(2), 299-313. <https://doi.org/10.4067/s0717-92002015000200015>
- Santibáñez-Andrade G. (2015). *Estado de conservación de la cuenca del río Magdalena: una evaluación a través de indicadores*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 149.
- Santibáñez-Andrade G., Castillo-Argüero S., Vega-Peña E.V., Lindig-Cisneros R. y Zavala-Hurtado J. A. (2015b). Structural equation modeling as a tool to develop conservation strategies using environmental indicators: The case of the forests of the Magdalena river basin in Mexico City. *Ecological Indicators*, 54, 124-136. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.02.022>
- Sharpe J.M., Mehltreter K. y Walker L.R. (2010). Ecological importance of ferns. En: *Fern Ecology*, (pp. 1-21). K. Mehltreter, L. R. Walker y J. M. Sharpe (eds.). *Cambridge University Press*. New York.
- Silva V. L., Mehltreter 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.
- Singh S.P. (1998). Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental conservation*, 25(1), 1-2. <https://doi.org/10.1017/s0376892998000010>

- Singh C., Kumar B., Rani A., Dhyani K. y Singh R. (2017). Biodiversity and conservation Ferns diversity in different forest of Dehradun district. *International Journal of Pharmacy Research and Technology*, 7(2), 01-07.
- Tejero-Díez D. y Arreguín-Sánchez M. (2004). Lista con anotaciones de los pteridófitos del Estado de México, México. *Acta Botánica Mexicana*, (69), 1-82.
- Tejero-Díez D., Torres-Díaz N. y Gual-Díaz M. (2014). Licopodios y helechos en el bosque mesófilo de montaña de México. En: *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo* (pp. 197-200). *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*.
- Tejero-Díez D. y Torres Díaz N. (2016). Licopodios y helechos (Pteridobionta). En: *La biodiversidad de la Ciudad de México vol. II* (pp. 87-98). *CONABIO/SEDEMA*.
- Tovar-Bustamante G. (2017). *Estructura y composición de la comunidad de macromicetos del bosque de Abies religiosa de la cuenca del Río Magdalena, Cd. Mx. México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 61.
- Walker L.R., y Sharpe J.M. (2010). Ferns, disturbance and succession. En: *Fern Ecology* (pp. 177-219). K. Mehltreter, L. R. Walker y J. M. Sharpe (eds.). *Cambridge University Press*. New York.
- Watkins J.E., Cardelús C., Colwell R.K. y Moran R.C. (2006). Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany*, 93(1), 73-83. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.1.73>
- Watt A.D. (1998). Measuring disturbance in tropical forests: a critique of the use of species–abundance models and indicator measures in general. *Journal of Applied Ecology*, 35(3), 467-469. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00312.x>
- Wei T. y Simko V. (2017). Corrplot: Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.84). <https://github.com/taiyun/corrplot>

- Wickham H. y Seidel D. (2019). Scales: Scale Functions for Visualization. R 1.1.0. <https://CRAN.R-project.org/package=scales>
- Williams N.S.G., Schwartz M.W., Vesik P.A., McCarthy M.A., Hahs A.K., Clemants S.E., Corlett R.T., Duncan R.P., Norton B.A., Thompson K., McDonnell M.J. (2009). A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology*, 97(1), 4-9. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01460.x>
- Whittaker R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(4), 407. <https://doi.org/10.2307/1948435>.
- Wolf J.H.D. (2005). The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 212(1-3), 376-393. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.027>
- Valverde P.L., Zavala-Hurtado J.A., Jiménez-Sierra C., Rendón-Aguilar B., Cornejo-Romero A., Rivas-Arancibia S., López-Ortega G. y Pérez-Hernández M.A. (2009). Evaluación del riesgo de extinción de *Mammillaria pectinifera*, cactácea endémica de la región de Tehuacán-Cuicatlán. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 219-230.
- Vela Blanco G., López Blanco J. y Rodríguez Gamiño M.D.L. (2012). Niveles de carbono orgánico total en el Suelo de Conservación del Distrito Federal, centro de México. *Investigaciones Geográficas*, (77), 18. <https://doi.org/10.14350/rig.31007>
- Villaseñor J.L. y Ortiz E. (2014). Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 134-142. <https://doi.org/10.7550/rmb.31987>
- Zotz G. (2005). Vascular epiphytes in the temperate zones-a review. *Plant Ecology*, 176(2), 173-183. <https://doi.org/10.1007/s11258-004-0066-5>
- Zotz G. (2013). The systematic distribution of vascular epiphytes - a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(3), 453-481. <https://doi.org/10.1111/boj.12010>

IX. Apéndice

Cuadro 1.- Índices de disturbio antrópico reescalados para cada una de las 20 parcelas (**P**) en sus respectivos sitios (**S**). Dónde: **AG**: Actividades Ganaderas, **AH**: Actividades Humanas y **DH**: Deterioro del Hábitat.

Sitio/Parcela	AG	AH	DH
S1P1	34.847653	35.073347	48.424563
S1P2	16.092452	64.594644	100
S1P3	20.484655	23.784413	34.706801
S1P4	47.204324	39.50256	14.427819
S1P5	8.2449386	100	18.406023
S2P6	54.376351	51.177732	35.353572
S2P7	100	51.26674	15.206095
S2P8	97.181644	52.174036	16.937434
S2P9	40.536658	34.292668	11.494811
S2P10	10.79256	48.784834	12.588419
S2P16	1	43.348441	6.4564656
S2P17	28.002844	61.853668	1
S2P18	60.986477	1	15.156049
S3P11	49.387118	34.260879	19.237674
S3P12	12.01535	19.16473	8.08682
S3P13	31.36658	47.34375	21.050963
S3P14	19.843641	48.664835	18.98216
S3P15	72.215588	36.108334	28.203686
S3P19	32.122305	57.033715	8.8354678
S3P20	46.319365	30.492495	13.533423

Especies de estudio

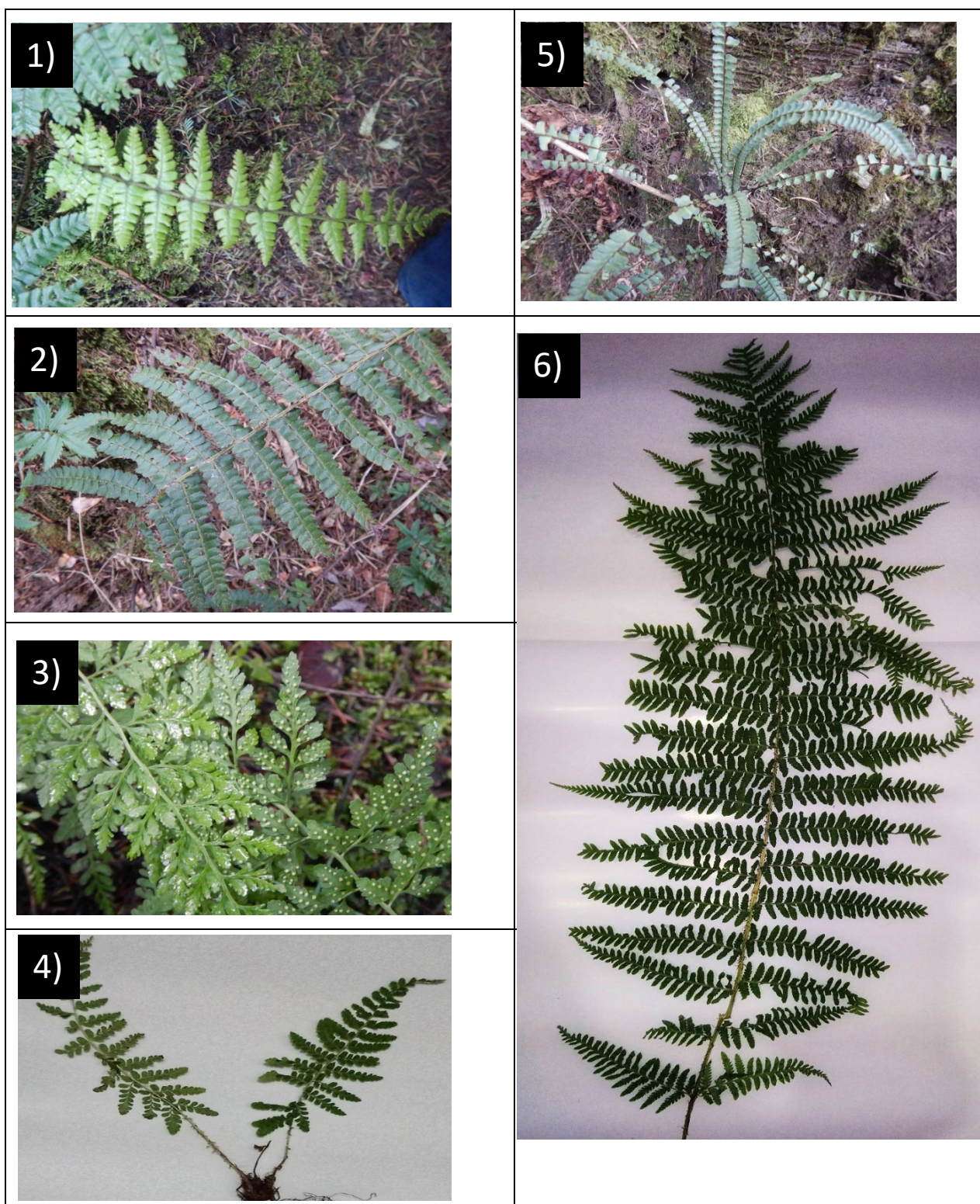


Figura 22.- 1) *Dryopteris wallichiana*; 2) *Polystichum rachichlaena* 3) *Cystopteris fragilis*;
4) *P. aff. rachichlaena* (estéril), 5) *Asplenium monanthes*, 6) *P. aff. hartwegii* (estéril).

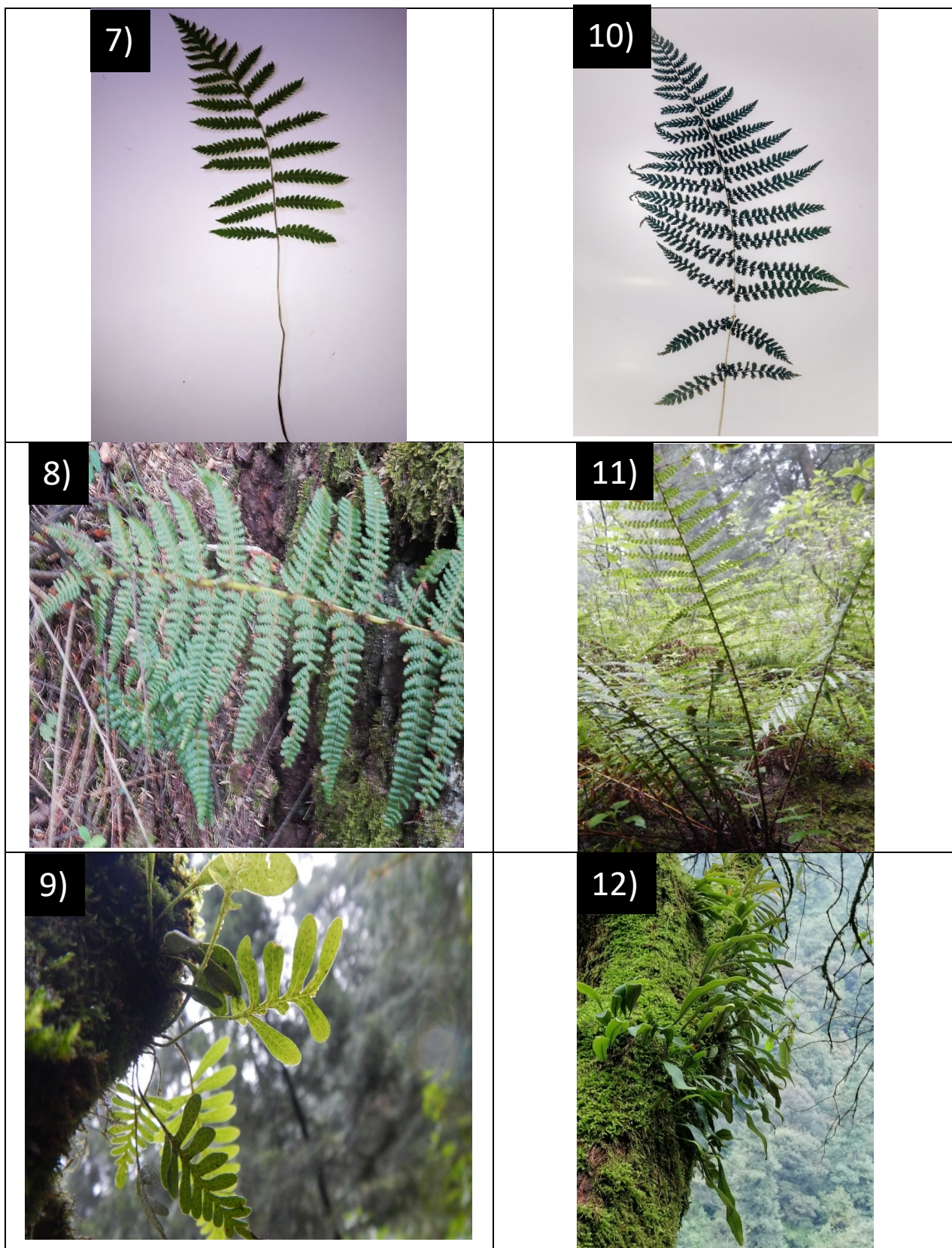


Figura 23.- 7) *Amauropelta pilosohispida*, 8) *Polystichum speciosissimum*, 9) *Pleopeltis madrensis* (epífito), 10) *Athyrium bourgeaui*, 11) *Dryopteris pseudofilix-mas*, 12) *P. polylepis* (epífito).