



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

ANALISIS ESTRUCTURAL DE LA COMUNIDAD
DE HELECHOS TERRESTRES EN UNA SELVA HUMEDA
EN "LOS TUXTLAS", VERACRUZ, MEXICO



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
FACULTAD DE CIENCIAS
TESIS QUE PARA OBTENER EL TITULO DE BIOLOGO
P R E S E N T A
EDUARDO RINCON - GALLARDO PERALTA

1 9 9 1

CCB-250

TES 01000163218

A mis padres

Eduardo Rincón-Gallardo Purón
Yolanda Peralta Digregorio

A mis hermanos

Vicente
Andrea

A mis abuelos

A Fernanda

A mis maestros

Moisés Morales

Vicente Gandía

Alfonso Torre Blanco

Antonio Lazcano-Araujo

Miguel Martínez-Ramos

Santiago Sinaca



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGÍA

CONTENIDO

Resumen

I. Introducción 1

II. Antecedentes 4

A. Descripción de patrones en las comunidades vegetales 4

B. Procesos que estructuran a las comunidades 8

i. Las selvas húmedas. 10

a. El sostobosque de la selva. 13

b. La selva de Los Tuxtlas 16

ii. Las pteridofitas 20

III. Método de estudio 27

A. La localidad de estudio 27

B. El sitio de estudio 32

C. Método de estudio 32

i. El censo de vegetación 32

ii. Variables físicas 34

D. Análisis de datos 37

i. Estructura general de la comunidad 37

ii. Estructura de la comunidad en los hábitats del
mosaico de regeneración de la selva. 38

iii. Análisis estructural por especie entre los hábitats del
mosaico de regeneración de la selva 38

a. Análisis de componentes principales 38

b. Pruebas de hipótesis. La distribución y 39

abundancia de las especies entre los hábitats del mosaico de regeneración de la selva.

IV. Resultados 40

A. Riqueza de especies 40

i. La comunidad de helechos herbáceos terrestres

ii. La riqueza de especies en la estación de Los Tuxtlas 42

B. Valores sinecológicos 43

i. La comunidad en el área de estudio 43

ii. Cobertura 43

iii. Frecuencia 46

iv. Valor de importacia 47

C. Diversidad 47

i. Patrones de diversidad 47

ii. Las especies dominantes 48

D. Estructura de la comunidad en el mosaico de regeneración 49

i. El mosaico de regeneración de la selva 49

ii. Estructura de la comunidad dentro del mosaico de regeneración. 49

iii. Resmen estructural y variables estructurales dentro de los hábitats del mosaico de regeneración 53

iv. Análisis de componentes principales 55

E. Pruebas de hipótesis 57

i. Cobertura de las especies 58

ii. Hipótesis de distribución independiente 59

iii. Efecto del hábitat 63

V. Discusión 66

A. Las especies del sotobosque 66

B. Distribución y abundancia de las especies. 69

i. Relación especies/área 69

ii. La comunidad estudiada y los datos reportados para la estación. 70

iii. Relación dominancia/diversidad 71

C. Caracterización del mosaico de regeneración 73

i. El mosaico de regeneración de la selva 73

D. Distribución de las especies en los hábitats. Mecanismos causales y factores ambientales 75

E. La comunidad de los helechos herbáceos terrestres. Una comunidad domonada por especies raras 77

F. Una hipótesis de distribución y abundancia 81

VI. Consideraciones finales 85

VII. Bibliografía 90

VIII. Apéndices

Resumen

El presente estudio tomó a los helechos como sujeto de estudio para contribuir al conocimiento de la ecología del sotobosque de una selva húmeda. En particular, se persiguieron tres objetivos: a) Un análisis cuantitativo de la estructura de la comunidad de helechos herbáceos terrestres en 2.5 ha de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz. b) Un análisis de los patrones de distribución y abundancia de las especies estructuralmente más importantes y c) relacionar dichos patrones con diferentes hábitats presentes en el mosaico de regeneración (*sensu* Whitmore, 1975) de la comunidad arbórea del sitio de estudio.

El estudio de campo se realizó durante Noviembre de 1989 a Julio de 1990. Para el censo de la comunidad se usaron 238 cuadros de 4 m² distribuidos al azar dentro de una área de 2.5 ha. La comunidad de helechos herbáceos terrestres presentó un total de 15 especies, representativas de tres familias (Polypodiaceae, Schizaeceae, Marattiaceae) en la superficie total muestreada (952 m²). El follaje total de helechos cubre 14.8% de la superficie del suelo. Sin embargo, este valor cambia notablemente de acuerdo al mosaico de regeneración de la selva.

De las 18 especies registradas, las primeras cuatro aportan el 98.28% de la cobertura total, y sólo dos de ellas (*Diplazium lonchophyllum* y *Bolbitis bernoullii*), contribuyen con el 91.21%, teniendo la primera una cobertura considerablemente mayor que la segunda. Las 14 especies restantes aportan en conjunto 1.98% de la cobertura de la comunidad. Como una consecuencia de la fuerte jerarquía estructural existente entre las especies de helechos estudiados, la diversidad de la comunidad en términos del índice de diversidad de Simpson y su equitatividad, es notablemente baja ($S = 1.91$ y $E = 0.11$). El patrón resultante de la curva de dominancia-diversidad se ajusta a la serie geométrica típica de las comunidades de baja diversidad.

El mayor número de especies se encontró en las cañadas. Los claros presentaron el segundo lugar en este índice y los sitios maduros el último. La diversidad fue más alta en las cañadas que en ningún otro hábitat estudiado. La diversidad de helechos en las cañadas fue estadísticamente mayor que la encontrada en el resto de los hábitats. La menor diversidad se encontró en los claros y los sitios maduros de la selva. Dentro de las variables ambientales analizadas la luz fue un componente que varió significativamente entre los hábitats estudiados. Se encontró un gradiente de menos a más luz que va desde las cañadas, hasta los claros, pasando por los sitios maduros y los bordes de claro.

Se encontraron evidencias a favor de una diferenciación entre las especies de helechos terrestres con respecto a los hábitats analizados. De las seis especies de mayor abundancia dos de ellas se encontraron preferencialmente en sitios maduros (*Bolbitis bernoullii*, *Thelypteris rhachiflexuosa*), dos preferencialmente en cañadas (*Danaea nodosa* y *Thelypteris reussii*), uno en claro (*Lygodium heterodoxum*) y una generalista (*Diplazium lonchophyllum*). La variación en el tamaño de las plantas de cada especie, evaluado por la cobertura foliar, indica también diferencias biológicas en el aprovechamiento de los recursos dentro de los hábitats del mosaico de regeneración.

Los resultados obtenidos en este trabajo sirven como base para discutir algunos de los posibles mecanismos involucrados en la organización de la comunidad de plantas del sotobosque, de helechos terrestres en particular en selvas húmedas.



I. INTRODUCCION

Quizá no exista otro sistema tan rico en especies y tan diverso en interacciones bióticas como la selva húmeda. Recientemente, esta riqueza biológica ha sido centro de atención de muchos estudios que persiguen explicar el origen y mantenimiento de tal diversidad. A nivel de la comunidad vegetal, la mayor parte de estos esfuerzos se han centrado alrededor de la pregunta de ¿qué determina la gran riqueza de árboles en las selvas húmedas?

Sin embargo, no obstante que los árboles constituyen el armazón principal de las selvas, existen otras formas de vida que sin duda contribuyen de manera importante a la ecología de ese sistema. Se sabe, por ejemplo, que las lianas representan una porción considerable del follaje del dosel de las selvas húmedas (Putz, 1984; Gentry y Dodson 1987). Por lo mismo, además de contribuir a la productividad de estos sistemas, sin duda juegan un papel importante en regular y mantener las condiciones microclimáticas que imperan dentro del bosque. Por otro lado, las lianas pueden intervenir de manera importante en el proceso de perturbación y dinámica de regeneración de las selvas (Putz, 1984).

Otras comunidades vegetales, como las epifitas, las palmas no arbóreas, las herbáceas y los helechos son menos conocidos en su contexto ecológico dentro de las selvas húmedas. Sin embargo, la mayoría de estos grupos se encuentran bien representados en términos de su riqueza de especies, y sin duda participan en los procesos ecológicos

reinantes en estos sistemas (Ibarra y Sinaca, 1987; Bongers et al. 1987; Calvo et al. datos no publ; Corlett, 1990).

Los helechos son miembros importantes de la selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz (Calvo et al., dat. no publ.). En La Estación de Biología Tropical de esta región (a cargo del Instituto de Biología de la UNAM), la flora pteridofítica es bien conocida y su contribución florística es importante (Ibarra y Manríquez, 1986). La familia Polypodiaceae (tomada en su sentido taxonómico amplio) representa en términos de su riqueza, el cuarto lugar en importancia, al considerar todas las familias de plantas vasculares de la Estación de Biología (Ibarra y Sinaca, 1987).

Los helechos, son un grupo de plantas vasculares con características singulares en su forma de vida y reproducción. A diferencia de las fanerógamas, las pteridofitas presentan dos fases heteromórficas en su ciclo de vida. La primera (el gametofito), limita el sitio de establecimiento y posiblemente la sobrevivencia de la segunda (el esporofito) (Page, 1979).

El presente estudio toma a los helechos como sujeto de estudio para contribuir al conocimiento de la ecología del sotobosque de una selva húmeda. En particular, se persiguen tres objetivos:

a) Hacer un análisis cuantitativo de la estructura de la comunidad de helechos herbáceos terrestres en 2.5 Ha de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, b) hacer un análisis de los patrones de abundancia y distribución de las especies estructuralmente más importantes y c) relacionar dichos patrones con diferentes habitats presentes en el mosaico de regeneración (sensu Whitmore, 1975) de la comunidad arborea del sitio de estudio.

Para cumplir los objetivos antes descritos fué necesario responder las siguientes preguntas: 1) ¿cuál es la biomasa de la comunidad (estimada como la cobertura foliar vegetal) y cómo se distribuye ésta entre sus especies componentes? 2) ¿cuál es la distribución espacial de las especies estructuralmente dominantes en hábitats representativos del mosaico de regeneración de la selva? y 3) ¿existe alguna tendencia en la distribución y abundancia de las especies con respecto a ciertas variables físicas del sotobosque?

Los resultados obtenidos en este trabajo sirven como base para discutir algunos de los posibles mecanismos involucrados en la organización de la comunidad de plantas del sotobosque (de helechos terrestres en particular) en selvas húmedas.



II. ANTECEDENTES

A. DESCRIPCION DE PATRONES EN LAS COMUNIDADES VEGETALES

En la actualidad la sinecología busca patrones en la distribución espacio-temporal de las especies, y en sus abundancias relacionadas a gradientes ambientales (sensu Whittaker, 1975). Una parte de la ecología de comunidades está dirigida a explicar los mecanismos que generan tales patrones. Las hipótesis que sostienen estas ideas se han enriquecido o modificado a lo largo de la breve historia de esta disciplina.

Una de las preguntas fundamentales de la sinecología fué desde su origen la de conocer cuáles eran los límites naturales de las comunidades. Hasta antes de la segunda mitad de este siglo, el estudio de las comunidades vegetales estuvo dirigido a la caracterización taxonómica, morfológica y fisionómica de la vegetación, y a la descripción de los rangos locales y geográficos de distribución de las especies. Es precisamente esta fase la que dió nombre a la llamada fitosociología o sinecología, que tiene como su origen las escuelas europeas de Uppsala y Zurich-Montpellier (van der Maarel, 1984).

Surge más tarde otra forma de concebir a las comunidades, que toma en cuenta el vector tiempo y añade una dimensión diferente a la solución del problema. F. Clements (1916), siguiendo a Cowless (1899, ambos en Crawley, 1986), introduce un concepto

dinámico al estudio de la sinecología, concibiendo a las comunidades como sistemas que cambian en el espacio y en el tiempo, revelando así fluctuaciones poblacionales generadas por la variación en los factores físicos. Este fenómeno lo describe Clements como sucesión, y se refiere a un proceso de reemplazamiento direccional y predecible de las especies en el tiempo, que eventualmente se llega a consolidar en una comunidad madura y estable (Crawley, 1986). Por otro lado, el resultado de esta sucesión lleva, según Clements, a un estado clímax en las comunidades. Clements concibe a las comunidades como agrupaciones vegetales, formando asociaciones florísticas estables con límites visibles en el espacio y en el tiempo (visión similar a la obtenida por los miembros de las escuelas europeas; Van der Maarel, 1984 y Crawley, 1986).

Otra de las contribuciones importantes, y más tarde controversial, fue la idea de Clements de que las comunidades presentan propiedades generadas a su nivel jerárquico. En otras palabras, propiedades emergentes que se producen por la interacción entre especies de distintas poblaciones i.e. como las características estructurales: la riqueza o diversidad de una comunidad.

En el mismo período en que Clements exponía estas ideas, H.A. Gleason (1917, 1926, en Crawley, 1986) proponía una hipótesis opuesta. Para este último, las comunidades no llegaban a formar asociaciones florísticas homogéneas o estables en el tiempo, sino que éstas, eran regidas por eventos azarosos que juegan un papel importante en determinar los antes mencionados "atributos" de las comunidades. Para Gleason, las especies responden diferencialmente a las condiciones ambientales y pueden cohabitar en la medida en que sus rangos de tolerancia se traslapen, y no como respuesta fundamental de la interacción entre dichas especies.

Gleason da peso a otros factores como los determinantes de la estructura de una comunidad. Para él, la capacidad de dispersión de las especies, su tolerancia ambiental y su resistencia a perturbaciones ambientales son fundamentales. Las comunidades son concebidas por este autor como entidades sin límites reales, variando su composición florística en el tiempo (Crawley, 1986).

Hemos revisado hasta ahora dos hipótesis que conforman unas de las piedras angulares de la ecología de comunidades. Sin embargo, la pregunta de si presentan las comunidades límites reales o no es menos discutida actualmente. Por otro lado, estas hipótesis abrieron caminos en la investigación, que se valoran ahora como fundamentales para resolver una de las preguntas centrales de la ecología de comunidades moderna que es: ¿qué determina el número de especies en una localidad?

Derivadas de estas hipótesis originales surgieron dos líneas de pensamiento generales girando alrededor de esta última pregunta. Siguiendo los conceptos de Clements se deriva una de ellas conocida como **hipótesis de equilibrio**. Esta propone que el número de especies presentes en una localidad, es el resultado de fuerzas determinísticas y direccionales que se generan entre las mismas especies. La competencia es entonces el factor determinante en esta hipótesis, que tiene sus raíces en la teoría clásica de la competencia propuesta por Hutchinson en 1951.

Hutchinson propuso que la competencia es el proceso dominante que tiende a limitar la diversidad y que lleva a formar patrones en la estructura de una comunidad (Diamond y Case, 1986). Estas ideas de Hutchinson se centran en el supuesto de que el ambiente es espacial y temporalmente homogéneo, que la competencia es la interacción biológica única y que la coexistencia de las especies requiere de un punto de equilibrio estable. De esta

manera, se supone que se necesitan al menos x recursos limitantes para la coexistencia de n especies. Esta condición es necesaria más no suficiente, ya que se deben de usar los recursos de una forma disimil para que la coexistencia sea posible (Diamond y Case, 1986). En un sentido hipotético: en un sistema en el cual la competencia sea asimétrica y los recursos limitados, en donde una(s) especie(s) tenga(n) mayor posibilidad de adquirirlos que otra(s), se espera que coexistan menos especies que en sistemas menos limitados. En el caso que las habilidades competitivas de todas las especies en un sistema fueran las mismas, se esperaría que muy pocas o hasta una sola predominara (basado en el principio de exclusión competitiva propuesto por Lotka y Volterra, ver Crawley 1986). Finalmente Hutchinson atribuye a la competencia un papel evolutivo fundamental en generar rasgos morfológicos, fisiológicos y hasta poblacionales. De aquí que observemos a las especies claramente separadas en nichos especializados (Schoener, 1983).

La última idea de esta hipótesis que considero relevante al presente trabajo es la concepción de las comunidades como sistemas con propiedades predecibles. Esta conclusión proviene de la noción de que las especies en una comunidad evolucionan en respuesta a presiones competitivas interespecíficas. Esta coevolución aunada a invasiones de nuevas especies y extinción de las residentes por exclusión competitiva, llegaría a producir, según esta hipótesis comunidades con propiedades altamente predecibles.

La segunda línea de pensamiento derivada de las hipótesis originales propuestas anteriormente, sigue los conceptos de Gleason y se conoce como **hipótesis de no equilibrio**. Esta hipótesis explica el sustento de la riqueza de especies en una localidad, como el resultado de procesos aleatorios. Estos procesos generan perturbaciones que mantienen a las especies lejos de los umbrales de regulación poblacional. En este caso, las fluctuaciones

o cambios en las densidades poblacionales son una regla general y no necesariamente surgen como resultado de la interacción competitiva. Dentro de esta hipótesis de no equilibrio se maneja el concepto de estabilidad global, que propone que los sistemas regresan a una situación estable después de cualquier desplazamiento i.e. perturbaciones. Ciertos mecanismos de recuperación (inherentes a las comunidades) producen un reestablecimiento de aquellos eventos que abaten la densidad de algunas especies, y conservan a las comunidades cohesivas.

Podemos concluir que la hipótesis de no equilibrio introduce una visión distinta; en donde existen diferentes puntos de estabilidad para cada localidad. Por otro lado, los cambios temporales en la densidad poblacional de las especies en estos sistemas en desequilibrio están sujetos a la variación espacial. Finalmente, las densidades poblacionales de una comunidad en una región dada, deben de mantenerse constantes en el tiempo (Diamond y Case 1986).

B. PROCESOS QUE ESTRUCTURAN A LAS COMUNIDADES.

Existen un sinúmero de factores ecológicos que limitan el potencial de incremento innato de los organismos y como consecuencia, su abundancia y distribución. Para entender los procesos que generan los patrones observados en cualquier sistema biológico, es tarea indispensable el ubicar cómo los componentes de la variabilidad, tanto biológicos como físicos, afectan y determinan la capacidad de crecimiento numérico de las especies.

Como ya se analizó en la sección pasada, la competencia es un componente que en menor o mayor grado llega a producir patrones espaciales y temporales en las poblaciones naturales. En términos del principio de exclusión competitiva, la competencia interespecifica podría jugar un papel central en la conformación de las comunidades, pero esta idea ha sido debatida (Hubbell y Foster, 1983, 1986b, 1987a). Es ahora necesario buscar otras alternativas que ayuden a explicar los procesos de organización en las comunidades.

La competencia, per se, no puede jugar un papel exclusivo como factor determinante de la estructura comunitaria, ya que otros factores (tales como depredación, herbivoría, parasitismo y condiciones ambientales fluctuantes) mantienen las densidades poblacionales bajas. Aún cuando los coeficientes de competencia sean altos (tanto así que pudiesen llevar a la exclusión competitiva de algunas especies) es posible la coexistencia de especies. Esto se debe principalmente a la variabilidad del ambiente. Un ambiente heterogéneo en el espacio (Hanski, 1983) y en el tiempo (Clements y Wren 1980), y muchos procesos biológicos (i.e. asincronía en la germinación o reproducción) pueden permitir la coexistencia de especies (Hubbell y Foster, 1986b,c). Es necesario entonces, revisar cuales otras fuerzas y mecanismos juegan, en un momento dado, un papel dominante en moldear las comunidades y las llevan a como las encontramos en el campo.

Actualmente, se conocen otras interacciones bióticas que participan modelando los patrones de sobrevivencia, crecimiento y/o reproducción de las especies. En particular para las plantas, la depredación, y la herbivoría (en este caso la defoliación), regulan la dinámica poblacional de muchas especies (Crawly, 1983). Los herbívoros que defolian repetidamente a algunas plantas, llegan a reducir significativamente su crecimiento o fecundidad y hasta provocarles la muerte (Dirzo, 1984b). Este es el caso no sólo de los adultos, sino también

de las etapas tempranas e intermedias del desarrollo de algunas especies (Clark y Clark, 1985; Dirzo, 1984a, b). Otros efectos conocidos de la defoliación, son aquellos involucrados en la modificación de la dinámica de compensación de las plantas (i.e. en la floración de algunas especies, Crawly, 1983). En términos generales la herbivoría modifica la dinámica poblacional de las plantas y ha generado cambios (i.e. la evolución de compuestos secundarios) en respuesta a presiones generadas por esta interacción (Deverall, 1977; Coley, 1983).

Además de estos factores, existen otros como el mutualismo o el parasitismo, que también tienen un papel importante en moldear la dinámica poblacional y comunitaria de las plantas (May y Anderson, 1979). Los factores físicos, que también afectan dicha dinámica, serán revisados en los siguientes capítulos.

i. Las selvas húmedas

Las selvas húmedas han sido consideradas, hasta recientemente, como ejemplos típicos de comunidades maduras y estables. Esta idea está fundada en los estudios realizados en la comunidad arbórea de estos bosques.

Basados en la hipótesis de equilibrio, se propone que las selvas han llegado a una situación de estabilidad taxonómica a través de una larga, historia de acumulación de especies (Dobzhansky, 1950). De aquí, se considera a estos sistemas como conjuntos de especies de árboles coevolucionados competitivamente por diferenciación de nicho. Por lo tanto, cada especie presenta una forma exclusiva de explotación de los recursos, de manera tal, que éstos se mantienen autorregulados en la comunidad. Por otro lado, la

especialización de las especies a través de la competencia se cree ha llevado a una partición cada vez más fina de los recursos disponibles (Ashton 1969, tomado de Diamond y Case 1986).

La evidencia reciente confronta las hipótesis adaptacionistas de equilibrio que tratan de explicar la gran riqueza de especies encontrada en estos sistemas. Las selvas se consideran ahora como un posible ejemplo de una comunidad en desequilibrio (Hubbell y Foster 1983). En este momento, varios trabajos (Hubbell y Foster 1983, 1985, 1986 a,b y c y 1987a) apoyan un concepto dinámico del bosque, en donde observamos cambios en las densidades poblacionales y en la estructura de edades de sus especies componentes, a lo largo de un vector temporal. La historia, el azar y la variabilidad biológica se incorporan ahora como propiedades inherentes de los ecosistemas en los trópicos. Estos vectores tienen un significado profundo en la ecología evolutiva, poblacional y comunitaria de los árboles en las selvas húmedas (Hubbell y Foster, 1986b, c).

La variabilidad espacial en el bosque adquiere hoy un significado diferente. En los últimos años se ha encontrado que las perturbaciones (que se pueden definir como eventos irregulares e impredecibles de origen físico y a veces biológico, que promueven variabilidad ambiental y biológica en los sistemas naturales, (Sousa, 1984; Rykel, 1985) afectan de manera directa los procesos dominantes en las selvas y en otros bosques (Hartshorn 1978, Denslow, 1980 y Bazzaz, 1984).

La dinámica de perturbación de las selvas, responsable de la formación de claros en el dosel del bosque, es producto de la caída de árboles o de sus ramas (Martínez-Ramos, 1985). Al cambiár las condiciones ambientales de un sitio estos claros, conforman sistemas selectivos que se cree han contribuido fuertemente no sólo al patrón poblacional de muchas

especies, sino a la dinámica evolutiva de las comunidades tropicales en sí (Whitmore 1974, 1978; Brokaw 1982; Martínez-Ramos, 1985; Denslow, 1987).

La formación de claros en el dosel de las selvas es al parecer un proceso esencialmente azaroso en su componente espacial. Es posible decir entonces que cada árbol tiene, al menos teóricamente, la misma posibilidad de ser afectado por un claro en alguna etapa de su ciclo vital. Por otro lado, tomando en cuenta que los claros crean condiciones necesarias para la regeneración de la mayoría de especies de árboles en la selva (Hartshorn, 1978, 1980, Foster y Brokaw, 1982), es más importante estar en el lugar indicado en el tiempo adecuado, que las características biológicas intrínsecas a cada especie (Hubbell y Foster, 1986).

En contraposición a la idea de múltiples especializaciones y partición fina de los recursos a nivel de especie (teoría de equilibrio y teoría clásica de la competencia), se supone ahora que las selvas presentan gremios de especies ecológica y evolutivamente similares, sin que necesariamente estén cercanas taxonómicamente (Whitmore, 1982; Swaine y Whitmore, 1988; Hartshorn, 1980; Hubbell y Foster, 1986a, b). Al parecer, la dinámica de los claros ha tenido un papel selectivo importante en definir los atributos del ciclo de vida de estos gremios de especies arbóreas (Martínez-Ramos, 1985; Denslow, 1987). Dichos gremios se pueden ubicar en diferentes grupos, y existen distintas formas de clasificarlos (Oldeman y Dijk, 1991). Siguiendo a Martínez-Ramos (1985) existen tres grandes gremios de árboles en las selvas: pioneros, nómadas y tolerantes. En términos generales los árboles pioneros inician y completan su ciclo de vida únicamente en los claros. Los árboles nómadas llevan una parte de su ciclo de vida (desde brinzal hasta estado reproductivo) en interacción con los claros. Por último, las especies de árboles tolerantes no están influenciadas de

manera estricta por los claros para completar su ciclo de vida (sensu Martínez-Ramos, 1985).

Un concepto importante que se desprende de esta clasificación, es que la competencia interespecífica no lleva invariablemente a la especialización de las especies provocando su separación. Los vecindarios en que cada árbol se desarrolla son espacial y temporalmente variables. Este hecho lleva posiblemente a una mayor generalización y similitud entre distintas especies, generando a nuestros ojos conjuntos similares o gremios. La conclusión general propuesta hasta ahora, es que en las comunidades ricas en especies de árboles, la consecuencia evolutiva fundamental de la impredecibilidad en las interacciones biótico-físicas, es un tipo de coevolución difusa que termina formando gremios competitivamente similares (Hubell y Foster, 1986b).

a. El sotobosque de la selva

La comunidad de árboles forma el almacén principal de la estructura tridimensional de las selvas altas perennifolias. Además, determina en gran medida muchos de los eventos, tanto biológicos como físicos, que rigen no sólo a las otras plantas, sino a los animales presentes en estos biomas (Terborgh, 1986; Levey, 1988). La gran mayoría de estudios y por consiguiente casi todas las hipótesis sobre los patrones y procesos ecológicos reinantes en la selva se derivan, como ya se ha visto, del conocimiento que se tiene del estrato arbóreo de estos bosques.

Es aceptado comúnmente que la alta diversidad de plantas en las selvas está dada principalmente por la comunidad arbórea. Sin embargo, existen otras comunidades, además de ésta, que contribuyen a la diversidad de estos sistemas. Como ejemplo, se sabe que la comunidad de lianas (con una alta diversidad) representa una proporción considerable del dosel de follaje de las selvas húmedas (Putz, 1984). Por esto, es muy posible que desempeñen un papel importante en la regulación y mantenimiento de las condiciones microclimáticas que imperan dentro del bosque. Por otro lado, las lianas intervienen de manera directa en el proceso de perturbación y dinámica de regeneración de la selva (Revisar también Gentry, 1986).

La apertura de claros en el dosel de los bosques es un fenómeno común e importante que afecta muchos de los procesos biológicos reinantes en estos habitats (Whitmore 1978, 1982; Martínez Ramos, 1985, 1989). Los cambios producidos por la apertura de claros (principalmente cambios lumínicos en las selvas húmedas) afectan la dispersión de propágulos, germinación de semillas, crecimiento y arquitectura de las plantas, así como su reproducción (Collins *et al.* 1985). Ya que los claros pueden afectar tantos procesos biológicos, la riqueza y estructura de los bosques están directamente influenciados por los patrones espaciales y temporales creados por estas aperturas en el dosel (Denslow, 1987; Smith, 1987; Martínez Ramos, 1985; Hubbell y Foster, 1987a, b).

La importancia de la perturbación y la formación de claros en la ecología de los bosques es clara y ha sido estudiada con mayor intensidad para su componente arbóreo (Whitmore, 1982; Hubbell y Foster, 1986a). Además de los árboles, se sabe que los arbustos y los bejucos leñosos responden a la formación de claros (Crawford, 1976; Vablen y Ashton, 1978; en Collins *et al.* 1985). Sin embargo, existe un vacío muy grande en cuanto al papel

que desempeñan los claros en la ecología de los componentes del sotobosque de los bosques y en particular de las selvas.

Las comunidades del sotobosque son ricas en especies además, presentan importantes interacciones energéticas (alta productividad, alto flujo de nutrimentos) y tróficas. También las herbáceas del sotobosque juegan un papel singular en la regeneración de árboles en estos sistemas (Collins *et al.* 1985). Por otro lado, las comunidades del sotobosque presentan ciertas restricciones, por su posición física dentro del bosque, que podemos resumir en los siguientes puntos generales:

1) La ausencia de una estructura dominante en el sentido vertical (comparada con los componentes leñosos) limita sus respuestas a los eventos de perturbación. Este fenómeno da a las plantas del sotobosque "ventanas fenológicas" estrechas que seguramente las han llevado a explorar mecanismos biológicos (por ej. una arquitectura fundamentalmente basada en el plano horizontal y posiblemente la reproducción vegetativa) distintos a los de los árboles (Canham y Marks, 1985).

2) La vegetación herbácea del sotobosque se enfrenta a un nivel de heterogeneidad distinto al encontrado por las comunidades del dosel. Para las especies arbóreas de este estrato, el crecimiento en sentido vertical aumenta su capacidad de dispersión y seguramente este factor influencia el mantenimiento de la diversidad de esta comunidad (Hubbell y Foster, 1986b, 1987a). En contraposición a esta situación, el ambiente encontrado en el sotobosque (a menos de 1 m del suelo) varía, como ya se dijo, limitado a un solo plano, el vertical. Por lo mismo, es de esperarse que los patrones de distribución y abundancia de las comunidades de este estrato reflejen estas restricciones.

3) El ambiente lumínico del sotobosque es pobre (Chazdon, 1987) y es muy posible que sea este vector el que más directamente afecte la ecología de las especies presentes en este estrato, dentro de las selvas altas perennifolias.

El sotobosque (excluyendo plántulas y árboles jóvenes) aunque muchas veces olvidado, es una parte integral e importante de la comunidad vegetal. La contribución ecológica de las especies vegetales no arbóreas, tales como las epífitas, las palmas no arbóreas, las fanerógamas herbáceas del sotobosque y los helechos, son muy poco conocidos en su contexto ecológico. Dentro de las especies del sotobosque tal vez sean las herbáceas las que reciban relativamente mayor atención (Horwitz y Schmeke, 1984; Calvo datos no publ.; Smith, 1987).

Los helechos comparten en la selva el mismo espacio físico con las fanerógamas herbáceas. Hasta la fecha no se ha distinguido claramente el papel ecológico de los helechos y el de las fanerógamas herbáceas (por lo regular se tratan como equivalentes). Dada la poca información que se tiene de la ecología de los helechos, se toman algunos de los trabajos de la ecología de fanerógamas herbáceas como antecedentes al presente estudio.

b. La selva de Los Tuxtlas

Dentro del estado de Veracruz existen aún algunos remanentes de lo que algún día fué una selva que se extendía en el país desde los límites sureños del estado de Tamaulipas hasta la frontera con Guatemala. Una porción importante de este remanente se encuentra en la sierra de los Tuxtlas, al sureste del estado de Veracruz. En esta área se

ha realizado un número importante de estudios biológicos. Dentro de la sierra de Los Tuxtlas, la mayoría de los trabajos realizados provienen de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT), que se encuentra a cargo del Instituto de Biología de la UNAM. Es en este escenario donde se realizó el presente estudio (véanse detalles en el capítulo III del método de estudio).

La estructura y composición florística de la selva en la Estación de Los Tuxtlas ha sido y sigue siendo estudiada. Una investigación reciente de este tema es la de Bongers et al. en 1987. El tipo de vegetación de la EBTLT es clasificado por estos autores como una selva alta perennifolia (utilizando la clasificación de Miranda y Hernández-X, 1963). En su sitio de estudio (de 1 ha) encontraron 234 especies de plantas (11,208 individuos con una talla menor o igual a 0.5 m). La mayoría de las especies (5.1% de las especies y 34.8% del total de individuos) están representadas por árboles, las herbáceas y los bejucos siguieron en dominancia (con alrededor del 40% del total de especies) mientras que los arbustos (8%), los helechos (4%) y las palmas (3%) fueron los grupos más pobres en especies (Figura 1).

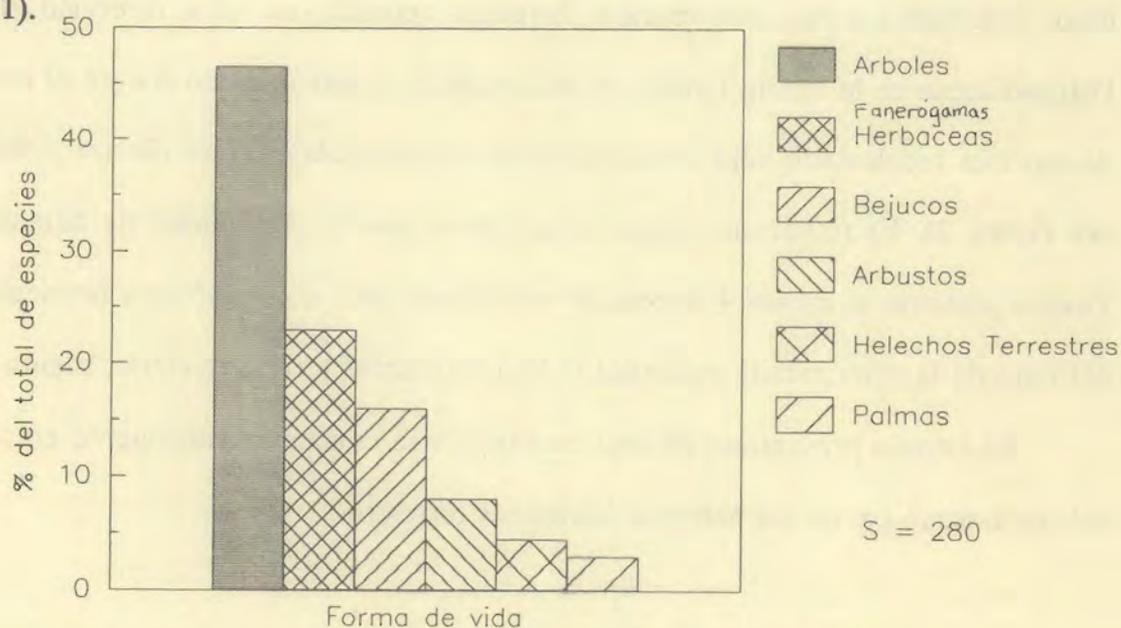


Figura 1. Estructura de la selva de La ETBLT por formas de vida (Bongers et al.). 1988.

Por otro lado, la diversidad para los árboles, los arbustos y las palmas (con un diámetro a la altura del pecho (DAP) > de 1.0 cm) se calculó como el índice de Shannon-Wiener (4.65), y el índice de equitabilidad (0.65) (Simpson 0.10). La estructura de la comunidad se caracterizó por la relativa dominancia de *Astrocaryum mexicanum* en el dosel bajo, *Pseudolmedia oxyphyllaria* en el dosel medio y *Nectandra ambigens* en el dosel alto. No se realizaron análisis de diversidad para las plantas del sotobosque.

Como es posible concluir de los datos antes mencionados, los helechos participan pobremente en la estructura del total de vegetación encontrado en 1 ha de selva. Sin embargo, tomando en cuenta únicamente el nivel del sotobosque su contribución es mucho mayor. Se calcula que aproximadamente 50% de la cobertura, a nivel del suelo de la selva en la EBTLT, esta dada por helechos (Calvo com. pers.). Además, los datos referentes a su contribución florística apuntan en otra dirección. La familia Polypodiaceae es la cuarta familia en importancia, si tomamos en cuenta el número total de especies recolectado para los estudios florísticos en la EBTLT (Ibarra y Sinaca, 1987; ver Figura 2). Es importante hacer notar ahora que la comunidad de helechos en Los Tuxtlas presenta al menos 4 formas de vida y que estas son: epífitas y hemiepífitas (28% del total de la comunidad), rupícolas (12%), herbáceas terrestres (60%; Figura 3).

El estudio presentado en este manuscrito se concentra únicamente en las especies del sotobosque i.e. en los helechos herbáceos terrestres.



Número de Especies

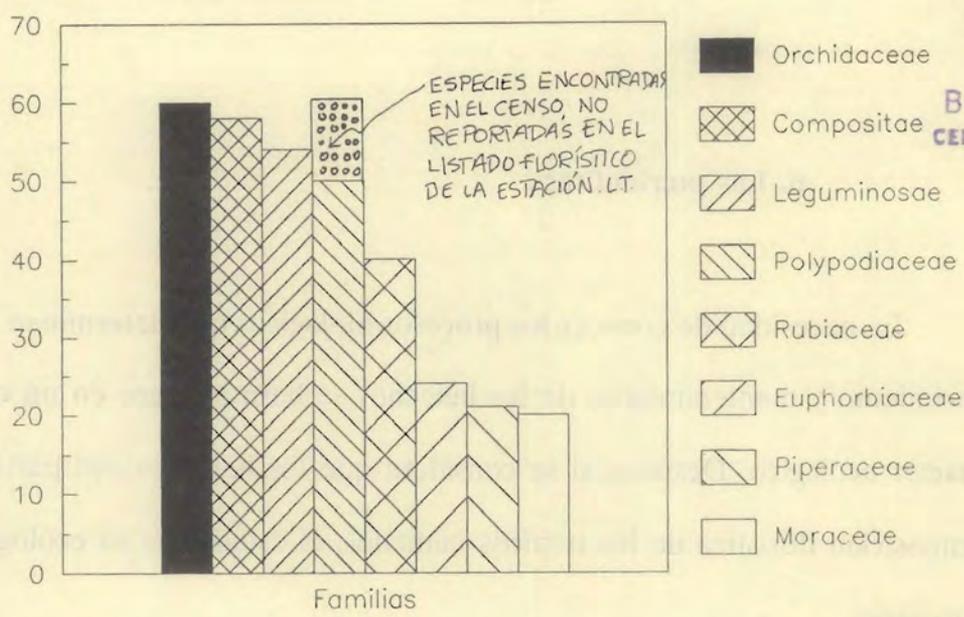


Figura 2. Familias con el mayor número de especies para La ETBLT (Ibarra y Sinaca, 1987).

% del total de especies

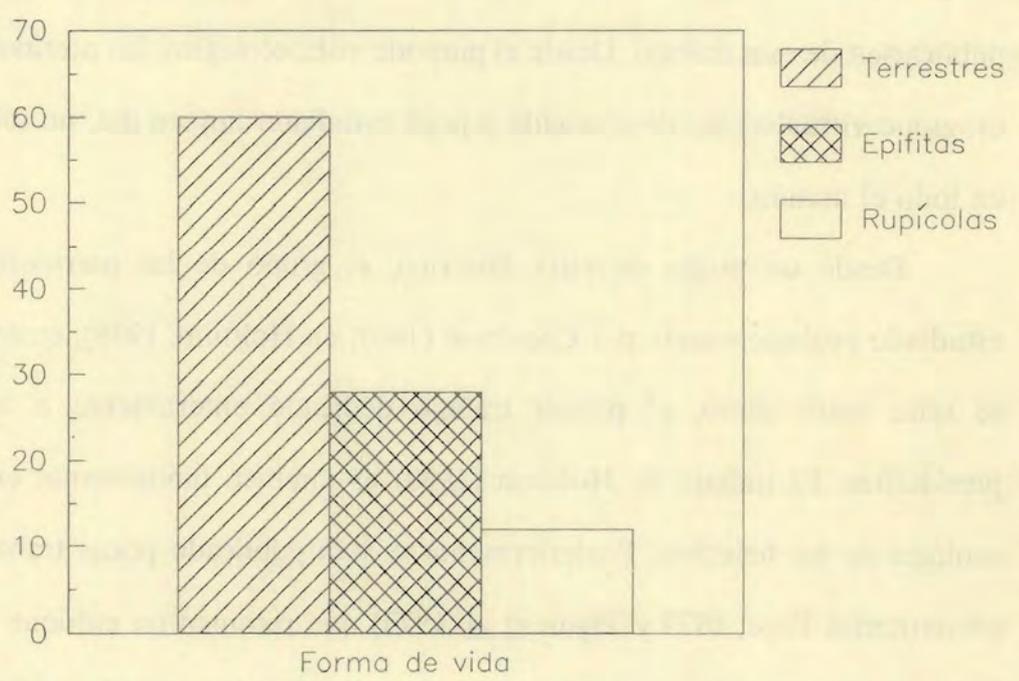


Figura 3. Formas de vida de la comunidad de helechos en la selva de La ETBLT.

ii. Las pteridofitas

La necesidad de conocer los procesos biológicos que determinan el establecimiento, crecimiento y mantenimiento de los helechos se basa primero en un cuestionamiento de carácter ecológico. Después, si se considera que los helechos son parte importante de la composición florística de los trópicos húmedos, el estudio de su ecología adquiere mayor relevancia.

Holttum escribió en 1938: "La información más amplia que se tiene en la literatura de las pteridofitas es sistemática o morfológica... el número de publicaciones restringidas a la ecología de las mismas es extremadamente pequeño" (Holttum, 1938). Desgraciadamente esto no ha cambiado mucho en los 53 años transcurridos desde la publicación de este trabajo. Desde el punto de vista ecológico, las pteridofitas siguen siendo un grupo virtualmente desconocido y poco estudiado hoy en día, no sólo en México, sino en todo el mundo.

Desde un punto de vista histórico, el grupo de las pteridofitas empezó a ser estudiado ecológicamente por Copeland (1907, en Holttum, 1938), quien realiza en lo que se sabe hasta ahora, el primer trabajo dedicado enteramente a la ecología de las pteridofitas. El trabajo de Holttum (1938) es también fundamental en la historia de la ecología de los helechos. Posteriormente se han publicado pocos trabajos (entre los que encontramos Page, 1979 y Tryon *et al.* 1973) que retoman un enfoque ecológico integral. Existen algunas publicaciones aisladas acerca de la ecología de alguna fase del ciclo de vida

de los helechos (Riba, 1981; Riba y Pérez-García, 1979; Pérez-García *et al*, 1982; Lira y Riba, 1984; Tryon *et al*, 1973; Pacheco y Lorea, 1985 y Grime, 1985).

Existen por otro lado, una cantidad muy grande de estudios taxonómicos y biogeográficos del grupo (Jones, 1960; Riba y Butanda, 1987; Tryon 1972; Smith, 1972). Estos estudios muestran la contribución de las pteridofitas a la flora mundial. Desde un punto de vista global las Pteridofitas aportan entre 10,000 y 12,000 especies a la flora mundial, que representan 4% del total de plantas conocidas (existen \pm 250,000 especies de plantas vasculares). En el continente Americano, se conocen alrededor de 3,500 especies de helechos. México presenta una flora pteridofítica de entre 1000 y 1100 especies. Finalmente, el estado de Veracruz contiene 90 generos, la EBTLT presenta 60 especies (Riba com. pers; Figura 4).

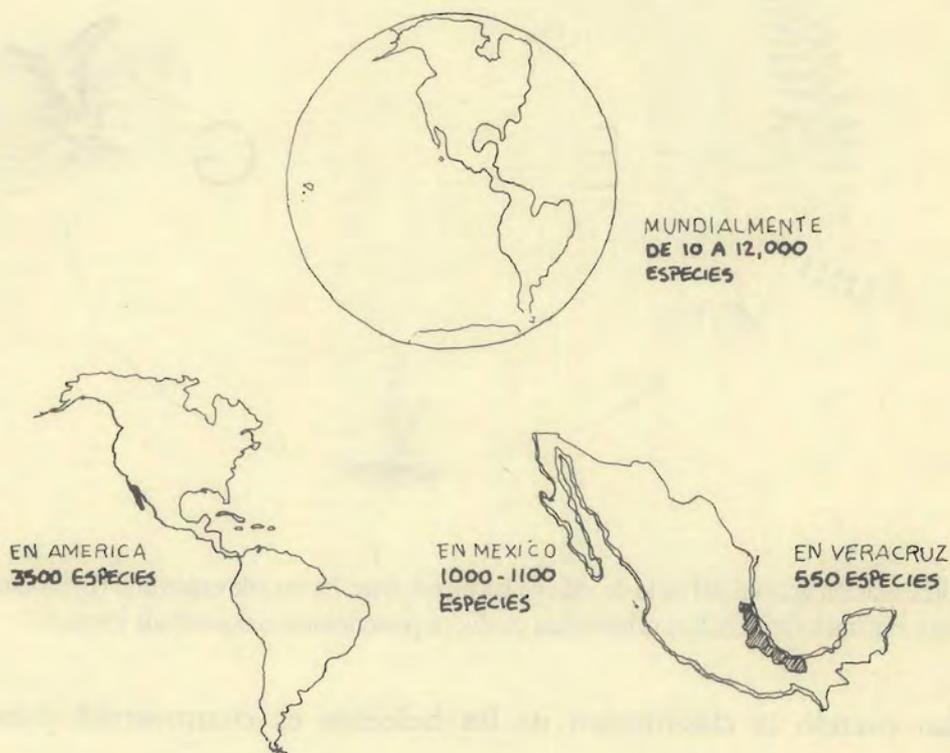


Figura 4. Ilustración de la contribución de las pteridofitas en número de especies a nivel geográfico (Riba com. pers.).

a. Descripción de las pteridofitas

Los pteridofitas son criptógamas vasculares que presentan un ciclo de vida con alternancia de generaciones de fases heteromórficas (Figura 5). Su reproducción sexual incluye la producción de esporas que funcionan como estructuras de dispersión. El grupo en general contiene una gran diversidad de formas y tamaños, incluyendo desde individuos muy pequeños hasta helechos arborescentes. Se conocen entre 15 y 30 familias dependiendo de la fuente que se consulte (Bold *et al*, 1980; Pacheco y Lorea-Hernández, 1985).

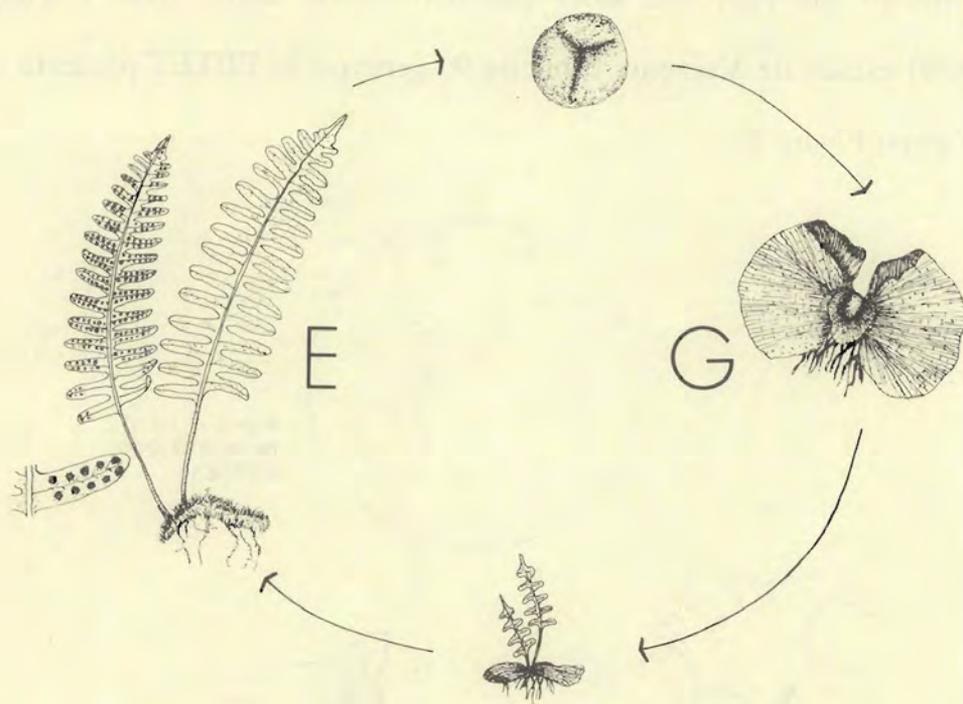


Figura 5. Representación general del ciclo de vida de las pteridofitas. La fase de esporofito (E) produce las esporas que al germinar forman el gametofito (G). Los gametofitos producen posteriormente esporofitos jóvenes.

Aún cuando la clasificación de los helechos es controversial y está en estado transitorio, las discusiones se centran al nivel de familia. Existe poco debate con respecto

a la división del grupo en cinco órdenes. La clasificación de la División Pteridophyta usada en este estudio se basa en la clasificación de Bierhorst (1971 en Bold *et al*, 1980). Es de hacer notar que este autor considera a la familia Polypodiaceae en su sentido taxonómico amplio.

Por último, se puede decir que los helechos representan un grupo bien conocido en su biología, taxonomía y biogeografía, pero desierto en información acerca de los procesos fundamentales que determinan la distribución y abundancia de sus especies componentes. Para comenzar a comprender los procesos ecológicos que rigen a este grupo es necesario conocer su singular ciclo de vida, que los distingue de casi todas las otras plantas del planeta.

b. La ecología de las pteridofitas

En los trabajos seminales hechos por Holttum (1938) acerca de la ecología de las pteridofitas de Malasia, se producen algunas generalizaciones acerca del grupo que son importantes para la discusión global de esta tesis. Primeramente, se consideran plantas de tamaño regular, con un promedio de altura de 1m. Aunque son abundantes, no llegan a constituir el elemento dominante de ningún tipo de vegetación, salvo en algunos casos (como en la perturbación antropogénica o en casos de perturbación natural severa) en que llegan a ser un elemento de vegetación sucesional importante dominado por pocas especies (Holttum 1938, Page 1979, Whitmore, 1985).

En las palabras de Holttum "los helechos son de hecho muy dependientes de otras plantas para proveerlos de las condiciones de abrigo y apoyo necesarias para su desarrollo;

además, rara vez son lo suficientemente abundantes como para ejercer un efecto profundo sobre otras unidades de vegetación, mismas que no se verían altamente afectadas si se removiera a los helechos. Las excepciones en que los helechos son dominantes no conforman unidades de vegetación permanentes o climax sino son estados temporales de sucesión" (sensu Holttum 1938). Sin embargo, estos estados sucesionales (que son en algunos casos monoespecíficos) pueden llegar a ejercer efectos por interferencia sobre los patrones de colonización y regeneración de otras comunidades (Whitmore, 1985).

Otro punto general importante, es que la presencia de helechos es eventualmente dependiente de la ocurrencia, al menos en alguna temporada, de condiciones en las cuales el gametofito pueda vivir y desarrollarse. Sin embargo, las condiciones necesarias para permitir el surgimiento del esporofito y asegurar su permanencia pueden ser ecológicamente distintas.

Por último, se puede generalizar que en cada tipo de vegetación encontrado en el mundo, a pesar de que las especies de helechos varíen de continente a continente, las formas de crecimiento y los papeles que juegan en el complejo vegetal, son de alguna manera los mismos. "Existen por supuesto, los casos extremos de especialización en forma y estructura.... pero los tipos principales se mantienen iguales, empero, representados por diferentes especies y géneros" (sensu Holttun 1938).

Por otro lado, las pteridofitas presentan ciertas propiedades que las distinguen y diferencian de otros grupos vegetales. Creemos que estas características determinan de muchas maneras su papel ecológico en la vegetación.

Los helechos presentan un potencial reproductivo sorprendente, ya que un solo individuo puede producir varios millones esporas en una sola temporada reproductiva. Además, la dispersión de dichas esporas es un método que ha permitido a los helechos, desde sus orígenes evolutivos, colonizar distintos ambientes y ha afectado por ende su distribución (Tryon, 1972; Smith 1972). Se sabe que el viento es el vector principal por el cual las esporas se transportan. Sin embargo, el factor que limita el establecimiento y colonización de los helechos en sus variados sitios de establecimiento no es la habilidad de viajar grandes distancias, sino la capacidad de sobrevivir el proceso de transporte (Tryon, 1972). Las esporas de helechos que se transportan en los trópicos, deben resistir la exposición total al sol y al aire relativamente seco que encuentran en su viaje hacia nuevos sitios de colonización (Holltum, 1938).

La siguiente etapa, la del gametofito, es una de gran vulnerabilidad. La generación de éste depende de que la espora encuentre un sitio propicio para su establecimiento. La sombra húmeda que ofrece el sotobosque es un lugar idóneo para la germinación de una gran proporción de esporas de las especies de helechos conocidas (Page, 1979). Los gametofitos varían en sus características anatómicas (Pérez-García *et al.*, 1982), probablemente debido a las condiciones ambientales que encuentran durante su desarrollo.

Probablemente ninguna espora sea capaz de germinar en condiciones de exposición total al sol, aún cuando su producto adulto (esporofito) pueda llevar vigorosamente el resto del ciclo de vida en este ambiente. Existen sin embargo, condiciones atípicas bajo las cuales algunas esporas germinan, tal es el caso de los helechos trepadores, epífitos, rupícolas, y los que germinan sobre corteza o sobre humus.

Por último en la información disponible que se tiene del grupo de las pteridofitas de las zonas tropicales (Holttum, 1938, Page 1979, Tryon, 1973) se distinguen al menos cuatro tipos de vegetación en las que se distribuyen estas plantas: (1) Selva alta perennifolia (descrita como lowland tropical rain forest por Page, 1979), (2) bosque tropical nuboso (cloud forest), (3) selva mediana perennifolia y (4) selva alta perennifolia de altura (montane forest). Dentro de estos estudios también se distinguen distintos hábitos de vida que son en términos generales: (1) helechos terrestres, (2) helechos trepadores, (3) helechos epífitos, y (4) helechos rupícolas.



III. MATERIALES Y METODOS

A. LA LOCALIDAD DE ESTUDIO.

El presente trabajo se desarrolló en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (EBTLT), perteneciente al Instituto de Biología, de la UNAM (Lot-Helgueras, 1976; Estrada et al., 1985; en Gómez-Pompa *et al.*, 1976). La EBTLT se encuentra localizada en el macizo volcánico denominado sierra de Los Tuxtlas, sobre las faldas del lado este del Volcán San Martín, al sureste del estado de Veracruz ($95^{\circ}04'$ - $95^{\circ}09'$ longitud oeste, $18^{\circ}34'$ - $18^{\circ}36'$ latitud norte) (Figura. 6). Dentro de la EBTLT algunas elevaciones llegan a los 700 msnm (cerro del Vigía), el gradiente altitudinal medio va desde los 150 hasta los 530 msnm. Rios Macbeth (1952, en Gómez-Pompa *et al.*, 1976) menciona que al menos el macizo de las cercanías de San Andrés Tuxtla está considerado como un alto estructural de diorita, con extrusiones andesíticas y basálticas más recientes cubiertas casi totalmente por depósitos piroclásticos y derrames de lava, en los que aparecen esporádicamente ventanas de sedimentos marinos del terciario. Se comenta también que la formación Depósito-La Baja, del oligoceno, es la más antigua, y que está constituida principalmente

de arcillas, tobáceas y areniscas, de grano medio a grueso con alto porcentaje de material volcánico.

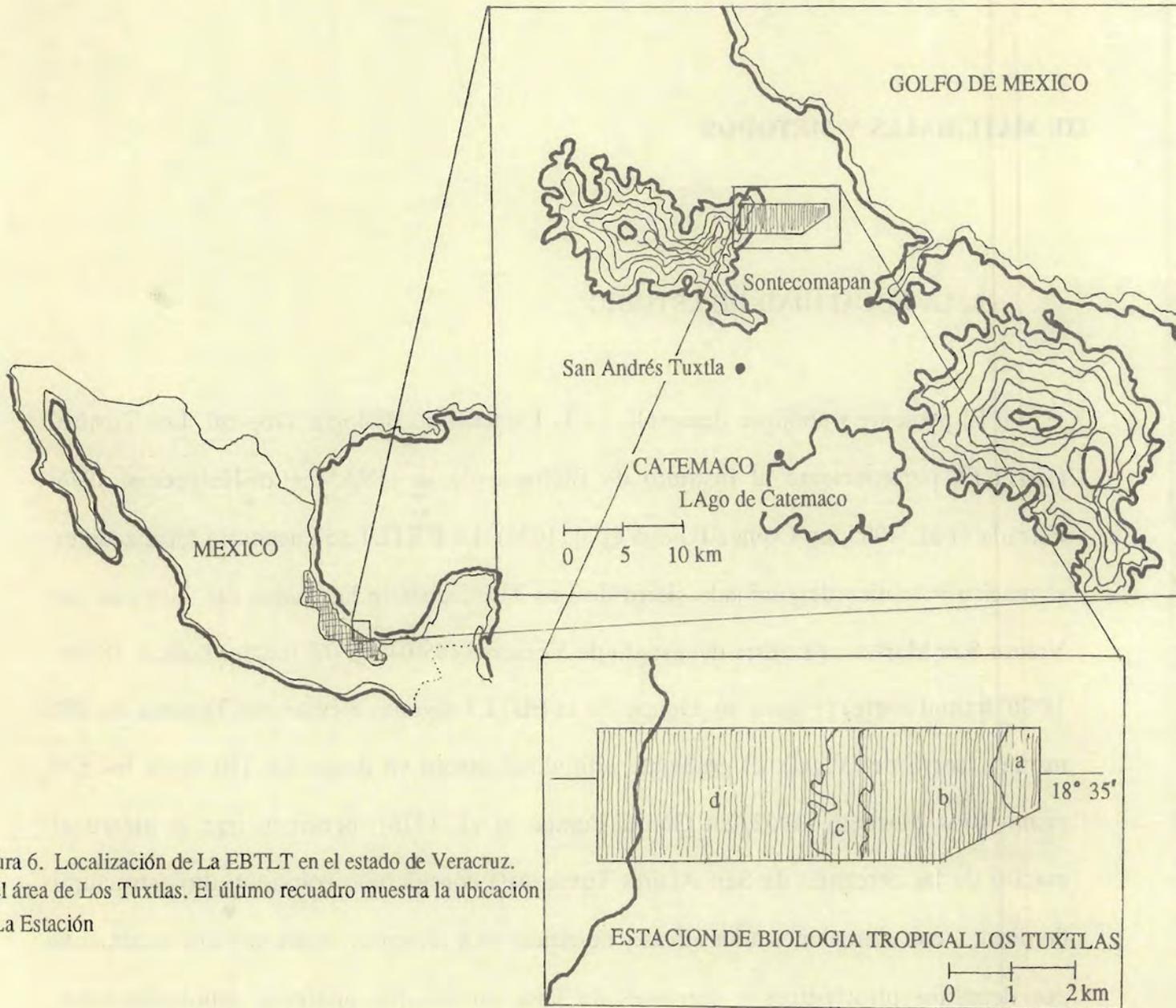


Figura 6. Localización de La EBTLT en el estado de Veracruz, en el área de Los Tuxtlas. El último recuadro muestra la ubicación de La Estación

Existen algunos trabajos sobre los suelos de la Estación (Flores, 1971; Rico 1972; Rico y Gomez-Pompa, 1976, en Gómez-Pompa *et al*, 1976) y de la región en general (Vera

y Zapata, 1962; Andrieu, 1964; Alvarez del Castillo, 1976, en Gómez-Pompa *et al.*, 1979). Los suelos de la región se describen como jóvenes y poco desarrollados, generados por procesos de acarreo y deposición de materiales (Chizon, 1985 en Gómez-Pompa *et al.*, 1976).

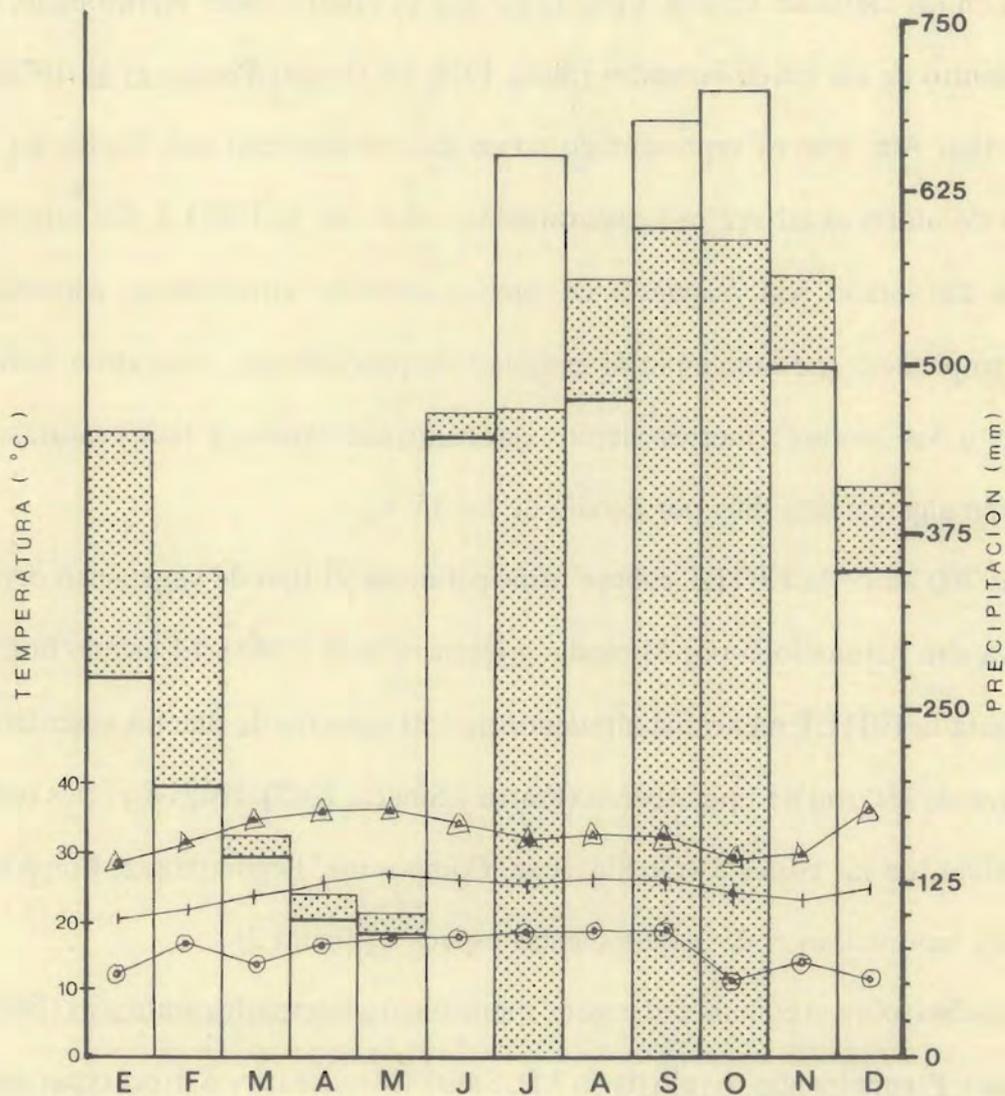


Figura 7. Diagrama climatológico de la estación de meteorología de Coyame (30 km. al sur de La ETBLT). Se muestra también la precipitación mensual para La ETBLT. Por último, se incluye la temperatura mínima (⊙), promedio (+) y máxima (▲).

El clima de la región es cálido-húmedo correspondiendo al tipo "A" dentro de la clasificación de Koeppen. En este clima la temperatura media del mes más frío está por encima de los 18 °C, y su temperatura media anual es mayor a los 22 °C (ver Figura 7).

Dentro del tipo A de la misma clasificación, se presentan tres subtipos en la región de los Tuxtlas: Af, Am y Aw. La estación se puede describir con el Af, que es un clima húmedo, con lluvias todo el año, y al subtipo Af (m) ya que la mayor precipitación se concentra en los meses de verano. Cabe notar que el subtipo antes mencionado, es el más húmedo dentro de los cálido-húmedos (Soto, 1976; en Gómez-Pompa *et al.*, 1976).

El tipo Am, que es representado como caliente-húmedo con lluvias en verano y principios de otoño es tal vez más aproximado al clima de la EBTLT. En este tipo (Am) las lluvias de verano son respuesta de fuertes cambios atmosféricos conocidos como "ciclones tropicales" que aumentan la cantidad de precipitación. Aunado a esto hay que considerar a los "nortes": fuertes vientos que acarrearán lluvias y temperaturas bajas en invierno (en algunos días muy por debajo de los 15 °C).

Las 700 ha de la EBTLT cubren principalmente el tipo de vegetación denominado como selva alta perennifolia por Miranda y Hernández-X (1963). El listado florístico más reciente para la EBTLT menciona alrededor de 850 especies de plantas vasculares, de las cuales cerca de 250 son de tipo arbóreo (Ibarra y Sinaca, 1987). Estas especies representan a 118 familias, de las cuales 5 (Orchidaceae, Compositae, Leguminosae, Polypodiaceae y Rubiaceae) representan el 25% de todas las especies (Figura 2).

Estudios sobre la comunidad vegetal mencionan a Nectandra ambigens (Blake) Allen (Lauraceae), Pseudolmedia oxyphyllaria J.D, Smith (Moraceae) y Astrocaryum mexicanum Liebm. ex Mart. (Palmae), como las especies de mayor representación estructural (en términos de cobertura, abundancia y frecuencia) en el nivel alto (por encima de los 25 m), medio (entre los 10 y 20 m) y bajo (por debajo de los 10 m) respectivamente (Ibarra, 1986; Bongers *et al.*, 1988).

A nivel del suelo predominan especies de Araceae, las cuales llegan a constituir más del 50% del follaje encontrado en el espacio de 0-1 m sobre el suelo (Martínez-Ramos, com. pers., Calvo, com. pers.,). Estudios realizados sobre la dinámica de regeneración de esta selva, indican que la tasa media de recambio ("turnover rate") de la comunidad arbórea es de ± 50 (d.s.) años, con una varianza espacial y temporal considerable (Martínez-Ramos *et al.*, 1988)

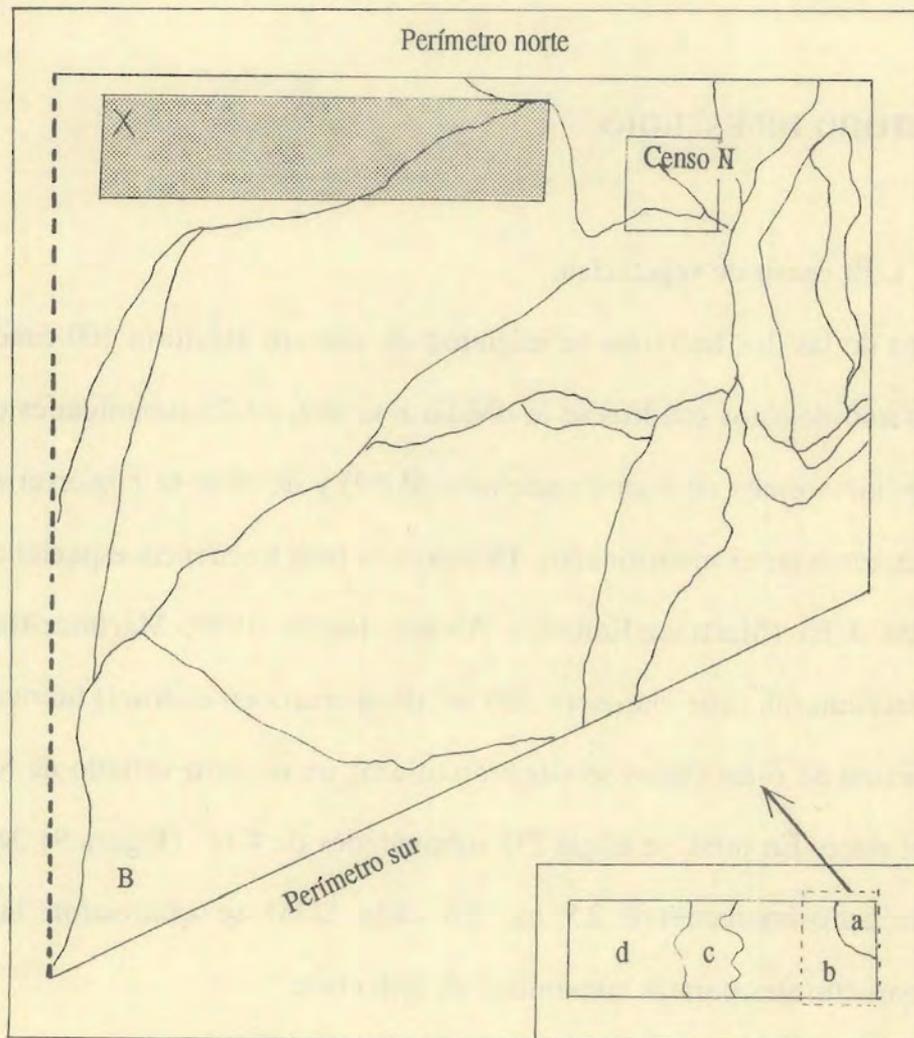


Figura 8. Sitio de estudio. El recuadro muestra La ETBLT. El área B muestra la zona de estudio localizada con la letra X.

B. SITIO DE ESTUDIO.

El sitio de estudio se encuentra dentro de la EBTLT, en el área denominada Censo de Vegetación I (Figura 8). Esta área cubre una superficie rectangular de 5 ha (100 x 500 m), en un transecto que corre en dirección este-oeste. Para el estudio se seleccionaron las dos primeras hectáreas (100 x 200 m, del borde del camino hacia el interior de la selva) de este transecto. Estas hectáreas se encuentran reticuladas en cuadros de 10 x 10 m por medio de estacas de aluminio.

C. METODO DE ESTUDIO.

i. El censo de vegetación.

Dentro de las dos hectáreas se eligieron de manera aleatoria 100 cuadros de 10 x 10 m. A cada uno de estos cuadros se le dividió a su vez, en 25 subunidades de muestreo de 4 m² (que llamaremos de aquí en adelante SUM) y de ellas se eligieron al azar, tres, para los 100 cuadros antes mencionados. Debido a la baja frecuencia espacial de los claros grandes en las 2 ha (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1989; Martínez-Ramos *et al.*, 1988a), se seleccionaron ocho claros (≥ 100 m² de apertura en el dosel) fuera de este sitio. En cada uno de estos claros se eligieron al azar un número variado de SUMs, según el tamaño del claro. En total, se eligió 275 subunidades de 4 m² (Figura 9) dentro de una área total de aproximadamente 2.5 ha. En cada SUM se obtuvieron las siguientes parámetros estructurales para la comunidad de helechos:

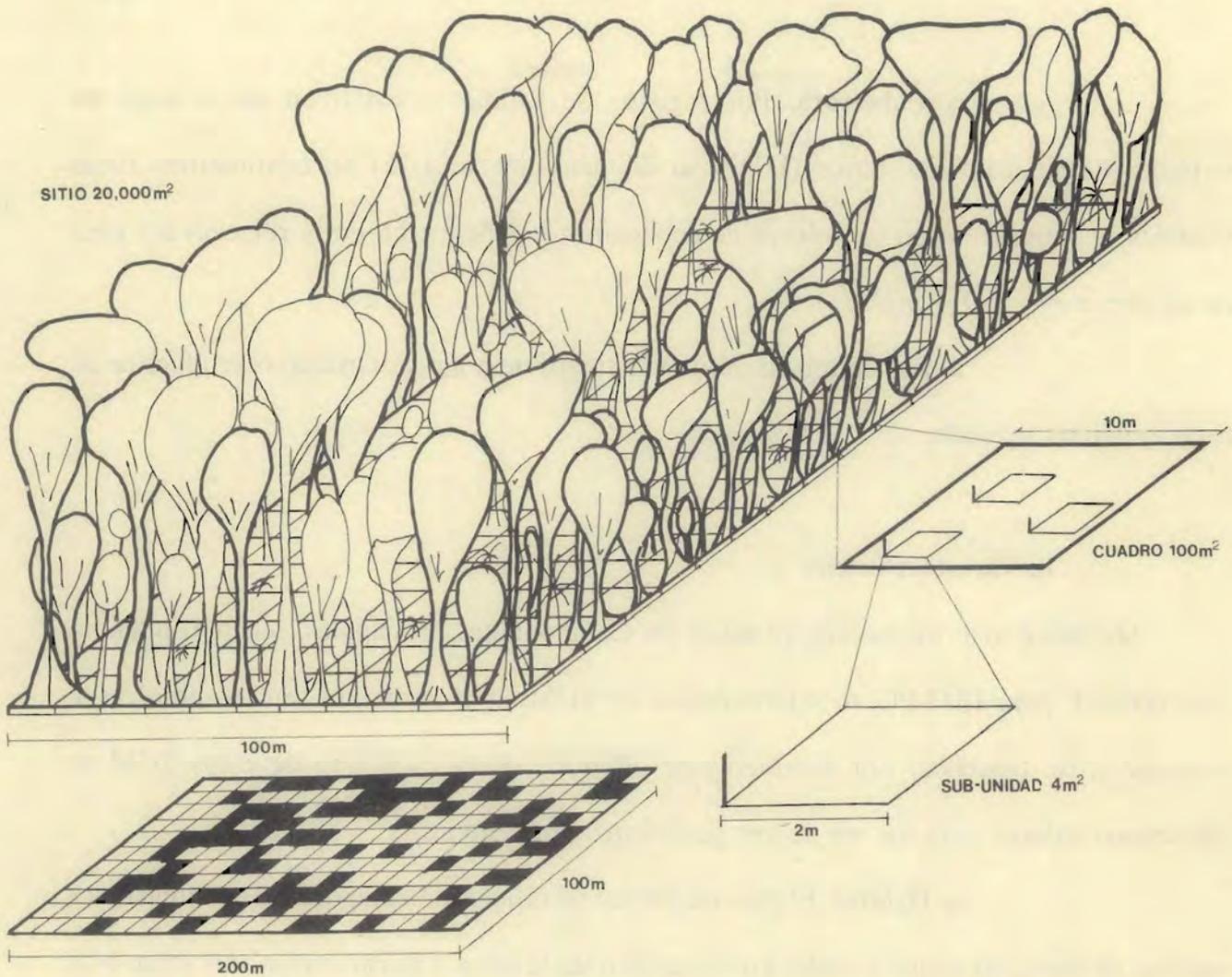


Figura9. Representación del área de estudio, cuadros de 10 x 10 m y unidades de muestreo de 2 x 2 m .

a. Registro. Se consideró como registro si el rizoma (origen de las Hojas), del helecho quedaba incluido dentro de un SUM.

b. Identificación taxonómica. Para la mayoría de los registros se llegó a la identificación de especie. Se recolectó un ejemplar de cada especie no conocida para ser identificada por un especialista. Estos ejemplares pueden ser consultados en el Herbario Nacional (MEXU).

c. **Cobertura.** Por registro, se estimó la extensión de la copa en términos de su diámetro mayor (D1) y su diámetro menor (D2) en centímetros. Estas medidas se transformaron en valores de cobertura (A) por medio de la relación del área de un elipse $A = (D1/2)(D2/2)\pi$.

d. Por último, se anotó el número de hojas y el estado reproductivo de cada individuo censado.

ii. Variables físicas

Mediante una ordenación, (Análisis de Componentes Principales, según el paquete STATGRAF para IBM-PC, se seleccionaron 80 SUM cuya estructura (en términos de la comunidad de helechos) era notablemente diferente. Para cada uno de estos SUM se obtuvieron valores para los siguientes parámetros ambientales:

a. **Hábitat.** El tipo de hábitat se refiere a 4 categorías de estimaciones visuales de los estados sucesionales en el mosaico de la selva. Las categorías son: claro (C), borde de claro (BC), maduro (M) y cañada (C). Esta variable se obtuvo para todas las 275 SUMs.

b. **Edad sucesional de los parches.** La edad sucesional se obtuvo por el método de Martínez-Ramos *et al.*, 1988. La edad de perturbación de un sitio se estima usando las muescas dejadas por los traumas causados por la caída de árboles sobre los tallos de la palma *Astrocaryum mexicanum*. La longitud entre la muesca y la base foliar de la hoja más vieja se traduce en una estimación temporal muy precisa de la apertura de un claro. Las mediciones de esta variable no se obtuvieron directamente en el campo, sino que se basaron en datos reportados previamente para otros estudios (Martínez-Ramos datos no

publ.).

c. Estructura vertical del dosel. Se obtuvo el número y la altura de las copas de árboles sobre cada una de las SUM. Por medio de una estimación visual, se midieron y clasificaron las capas del dosel en categorías de tamaño de: **2** (de 0-2m), **4** (de 2-4m), **8** (de 4-8m), **16** (de 8-16m) y más de 16 metros de altura.

d. Azimut. La orientación geográfica de la pendiente dominante se obtuvo con una brújula. Para ello, en cada SUM se determinaba visualmente hacia donde se localizaba la exposición dominante, y con la brújula se localizaba su orientación geográfica (Figura 10).

e. Hojarasca. La cantidad de hojarasca se midió tomando con una charola 5 muestras del suelo, una en el centro y las restantes una cercanas a cada eje del SUM. La charola es de 21 x 21 cm de área y de 6 cm de profundidad. Estas muestras se pesaron posteriormente, tras haberlas secado en una estufa al menos por tres días (Figura 10)

f. Luz. La cantidad y calidad de luz se midió mediante el análisis de fotografías hemisféricas por el método de Chazdon y Field (1987). La cámara se montó sobre un tripié a 1m. de distancia de suelo. Ahí, mediante el uso de una brújula, se niveló y orientó hacia el norte. Posteriormente, se tomaron las fotografías en horas del día sin luz directa (mañana y tarde o en días nublados), para evitar que las impresiones resultaran sobre expuestas. Para este mismo efecto se aumentaron dos pasos (f stop) a partir de la lectura de velocidad del exposímetro de la cámara.

g. Pendiente. La pendiente se midió utilizando un clisímetro. Este instrumento se montó sobre una varilla de aluminio de 1m de altura en uno de los 4 ángulos

de cada SUM. Después, en el ángulo opuesto, se montó otra varilla de 1m de altura. La pendiente se obtuvo midiendo la diferencia en grados entre una varilla y la otra. El procedimiento se repitió para los 2 ángulos restantes del SUM. (Figura 10).

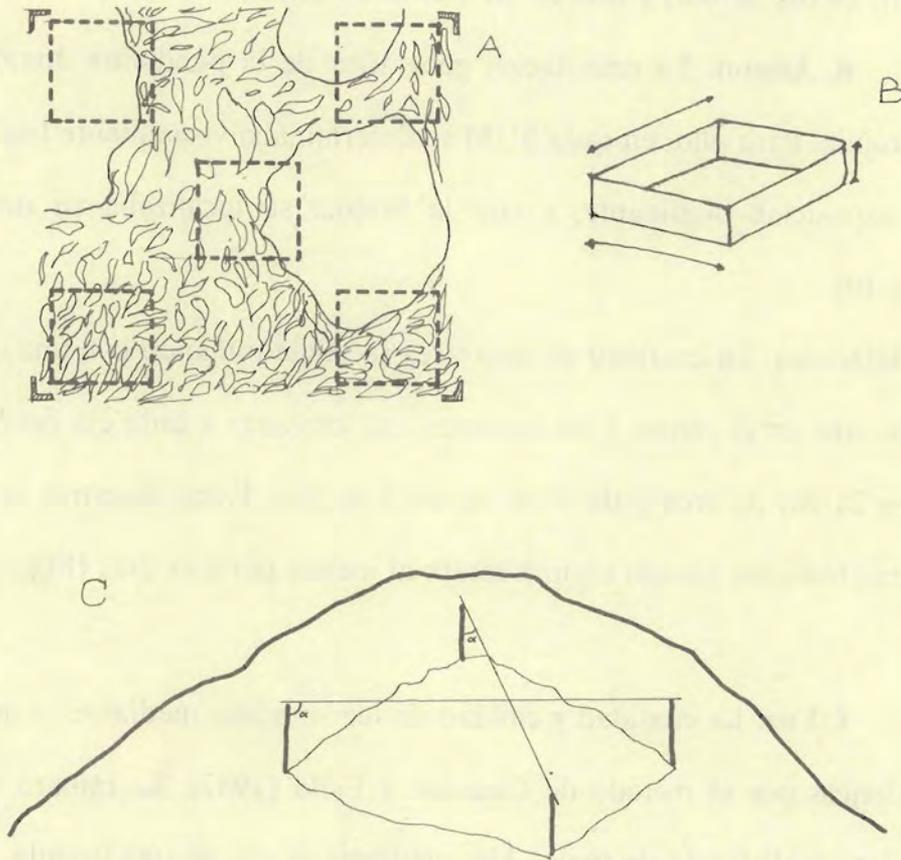


Figura 10 A.. Vista superior de la subunidad de muestreo de $4m^2$. En ella se muestran los cinco sitios donde se tomaron las muestras de hojarasca en cada SUM.. B. Ilustración de la charola utilizada para muestrear la hojarasca. C. Ilustración del metro de medición de la pendiente.

h. Rocosidad. La rocosidad superficial se estimó visualmente, como el porcentaje de area de la SUM ocupado por rocas; se usaron 5 categorías: (0=0%, 1=1-25%, 2=26-50%, 3=51-75%, 4=76-100%) (Figura 10).

Los hábitats fueron caracterizados con base en estas variables.

D. ANALISIS DE DATOS.

i. Estructura general de la comunidad.

Con los datos estructurales obtenidos en el censo de vegetación se calculó una tabla de valores sinecológicos. Esta incluye los siguientes parámetros:

a. Cobertura. Este valor indica la cobertura total de cada especie, en las 275 SUM. La relación de área está dada en m^2 . La cobertura relativa es una expresión porcentual de este valor respecto al valor total de la comunidad.

b. Frecuencia. El número de SUM en el que aparece la especie citada. La frecuencia relativa resultó del cociente de la frecuencia absoluta por especie entre la suma total de las frecuencias de todas las especies.

c. Valor de importancia. Se obtuvo como la suma de la frecuencia relativa + la cobertura relativa.

d. Riqueza de especies. Esta variable se obtuvo simplemente contando el número de especies taxonómicamente determinadas para la comunidad total censada.

e. Diversidad. Se obtuvieron dos estimaciones de esta variable estructural. i) se calculó el valor de diversidad y equitabilidad de la comunidad, como el índice de diversidad y equitabilidad de Simpson (Magurran, 1988; Begon *et al.*, 1987). ii) Los datos de cobertura total por especie se ajustaron a diferentes modelos de dominancia-diversidad siguiendo a Magurran (1988).

ii. Estructura de la comunidad por hábitat.

Las variables estructurales anteriores fueron analizadas tomando los hábitats de claro, bordes de claro, sitios maduros y cañadas, por separado.

iii. Análisis estructural por especie entre los hábitats.

a. Componentes principales.

Para definir si las especies se encontraron asociadas a un hábitat de regeneración específico se llevo a cabo, como paso inicial, una ordenación de la comunidad con respecto a la variable hábitat. La ordenación tomó en cuenta sólo a las especies que presentaron más de 0.08% de la cobertura total de la comunidad censada. La información obtenida del censo de vegetación se resumió en forma matricial. Cada celda de esta matriz contuvo el valor de cobertura total por especie para cada uno de las 275 SUM muestreadas inicialmente. A partir de esta matriz se realizó un análisis de componentes principales (ACP) no centrado ni estandarizado (Noy-Meir, 1973, Noy-Meir *et al.*, 1975), utilizando el paquete estadístico StatGraphics (1988) para IBM-PC. Este análisis provee una ordenación simultánea de los sitios (en nuestro caso las SUM) y de las especies con lo que es posible proponer relaciones sitio (variable ambientales)-especies (Ezcurra *et al.*, 1988). Los puntos presentes en el espacio bidimensional de los dos primeros ejes principales resultantes de la ordenación por SUM fue substituido por un indicador del hábitat presente en cada una de las SUM. La constelación resultante fue comparada para aquella obtenida de la ordenación bidimensional, usando los dos primeros ejes principales de las especies. Las relaciones hábitat-especie sugeridas de este análisis fueron sujetas a pruebas de hipótesis.

b. Pruebas de hipótesis. La distribución y abundancia de las especies entre los hábitats.

Para este procedimiento fueron elegidas sólo las especies más abundantes sujetas a análisis estadísticos. Un primer análisis fue la evaluación de la hipótesis de distribución independiente de las especies entre los hábitats. Se obtuvo la proporción del área total censada representada por cada uno de los hábitats. Esta proporción por hábitat representó la probabilidad de encontrar a una planta de una especie dada en ese hábitat. El número total de registros por especie se multiplicó por dichas probabilidades para obtener el número de individuos esperado bajo la hipótesis nula de distribución independiente. Por medio de una prueba de G (Sokal y Rohlf, 1981), estos valores esperados se compararon con los observados y se tomó una decisión de rechazo de la hipótesis nula al nivel de significancia de $P \leq 0.05$.

Un segundo análisis consideró la productividad (estimada como la cantidad de cobertura foliar) de las especies, y por planta promedio de cada especie, en los hábitats. La hipótesis a evaluar en este caso es si el valor medio de cobertura $\text{SUM}^{-1} \text{ especie}^{-1}$, y el de cobertura $\text{planta}^{-1} \text{ especie}^{-1}$, varió significativamente entre los hábitats. Después de transformar a la variable cobertura en $\text{cobertura}^{-1/2}$, para ajustarla a una con distribución normal, se utilizó un análisis de varianza de una vía para evaluar la hipótesis. Un análisis a posteriori de Tukey (Sokal y Rohlf, 1981) permitió separar tratamientos significativamente ($P \leq 0.05$) diferentes.



IV. RESULTADOS

A. RIQUEZA DE ESPECIES.

i. La comunidad de helechos herbáceos terrestres.

La comunidad de helechos herbáceos terrestres presentó un total de 15 especies en la superficie muestreada (952 m²) dentro de 2 hectáreas de selva en Los Tuxtlas (Cuadro I). Siguiendo a Ibarra y Sinaca (1987), estas especies son representativas de tres familias (Apendice A). Si bien la mayoría de estas especies son estrictamente helechos herbáceos terrestres, cuatro especies (*Bolbitis bernoullii*, *Hemionitis palmata*, *Lygodium heterodoxum* y *Lygodium venustum*) tienen hábito trepador como adultos. Estas especies se incluyeron en el presente estudio cuando su rizoma y hojas se encontraron en el suelo o cercanos al mismo durante su fase vegetativa.

Un total de cinco morfo-especies no pudieron ser determinadas taxonómicamente, debido a que sus esporofitos se encontraron en estados muy tempranos de desarrollo y/o reproductivamente estériles. Estas especies se reportan numeradas de acuerdo a un registro de datos de campo (Cuadro I). Al hablar de la riqueza de especies (S), debe tomarse en cuenta que se trata de un índice claramente sujeto a la intensidad de muestreo, es decir, el número de especies aumenta al ir aumentando progresivamente una área muestreada (Magurran, 1988). Esto se debe en parte a que al aumentar el área se cubre una mayor heterogeneidad ambiental con hábitats y especies restringidos. Asimismo, la abundancia de dichas especies, se incrementa con el aumento en área. (Hubbell y Foster 1986a).

Cuadro I. Familias y especies de helechos herbáceos terrestres encontradas en 2.5 ha en la EBTLT, Veracruz.

FAMILIA POLYPODIACEAE*		CLAVE
<u>Diplazium lonchophyllum</u> Kunze		Dilo
<u>Bolbitis bernoullii</u> (Kuhn ex Christ) Ching		Bobo
<u>Thelypteris rhachiflexuosa</u> Riba @		Thrh
<u>Thelypteris resiliens</u> (Macou) A.R. Smith #		Thre
<u>Thelypteris tetragona</u> (Swartz.) Small æ		Thte
<u>Thelypteris imbricata</u> (Liebm.) Reed		Thim
<u>Thelypteris dentata</u> (Forssk.) E. St. John		Thde
<u>Pteris altissima</u> Poiret æ		Ptal
<u>Adiantum</u> sp.		Adia
<u>Polypodium rhachipterigium</u> Liebm.		Porh
<u>Hemionitis palmata</u> L.		Hepa
<u>Lomariopsis recurvata</u> Fée		Lore
FAMILIA SCHIZAEACEAE		
<u>Lygodium heterodoxum</u> Kunze		Lihe
<u>Lygodium venustum</u> Sw.		Live
FAMILIA MARATTIACEAE		
<u>Danaea nodosa</u> (L.) Smith		Dano
MORFO-ESPECIES		
Especie 2		II
Especie 18		XVIII
Especie 21		XXI
Especie 28		XXVII
Especie 32		XXXII

* En su sentido amplio según Bierhorst, 1971 (en Bold, et al., 1980).

@ Especie nueva

Primer registro para Veracruz

æ Especies encontradas exclusivamente en el sitio de 2.5 ha.

Como es posible observar en el Cuadro II, al aumentar un 25% el área de muestreo hacia los claros, la riqueza de especies aumenta también (se suman 2 especies). Se suman

al listado las especies Lomariopsis recurvata y Thelypteris tetragona. Este incremento refleja que ciertas especies presentan una distribución limitada a los claros. Esta discusión se retoma al final de esta sección.

Cuadro II. Diferencias en área, abundancia, riqueza y cobertura de la comunidad de HHT al aumentar el área de estudio de 2 ha a ca 2.5 ha.

AREA DEL SITIO DE ESTUDIO	2 ha	2.5 ha
AREA MUESTREADA	952 m ²	1100 m ²
No. DE CUADROS MUESTREADOS	238	275
No. DE CUADROS CON HELECHOS	196	227
No. DE REGISTROS	787	971
COBERTURA TOTAL	136.58 m ²	169.46 m ²
PORCENTAJE DE COBERTURA	14.3 %	15.4 %
TOTAL DE spp	18	20

La discusión principal del presente trabajo (de no mencionarse lo contrario) gira alrededor del área de 2 ha., por representar ésta un muestreo no sesgado de la estructura de la comunidad de helechos en la selva.

ii. La riqueza de helechos de la EBTLT.

Como se mencionó en los antecedentes de este trabajo, la flora pteridofítica de la Estación de Los Tuxtlas es muy rica (61 especies en 4 familias, ver Apéndice A). Esta

comunidad se encuentra compuesta por plantas que en su fase esporofítica ocupan distintos ámbitos: **i)** Especies del sotobosque, representan el 75 % de la flora pteridofítica de la EBTLT, entre las cuales se encuentran rupícolas, hemiepífitas y terrestres; y **ii)** especies epífitas (Figura 3).

Existen 41 especies del sotobosque en la EBTLT, esta cifra incluye 5 especies que no se encuentran en el listado florístico de la misma (Ibarra y Sinaca, 1987; Apéndice A). El análisis estructural de la comunidad de HHT detecta a sólo el 48% de ellas en el presente estudio, tomando el área de estudio de 2 ha e incluyendo las morfo-especies no determinadas (Cuadro I).

B. VALORES SINECOLOGICOS.

i. La comunidad en el área de estudio.

Se censaron en el sitio de estudio 952 m² representados por 238 subunidades de muestreo (SUM) de 4 m² cada una. De este total, se encontró la presencia de helechos en 196 SUM, lo que significa que estuvieron presentes en 69 % de los cuadros censados.

El follaje total de helechos cubre 169.4 m², que respecto al área de muestreo, representa una cobertura del suelo de 14.8% (Cuadro II). Sin embargo, este valor cambia notablemente de acuerdo al mosaico de regeneración de la selva. Este aspecto será analizado posteriormente (sección D).

ii. Cobertura.

La comunidad de HHT se encontró fuertemente jerarquizada en términos de la cobertura por especie (Cuadro III, Figura 11). De las 18 especies registradas, las primeras cuatro aportaron el 98.28 % de la cobertura total y sólo dos de ellas: (**Diplazium**

lonchophyllum y Bolbitis bernoullii), contribuyeron con el 91.21 %, teniendo la primera una cobertura considerablemente mayor que la segunda. Las 14 especies restantes contribuyen en conjunto con 1.98 % de la cobertura de la comunidad.

Esta estructura no es resultante del tamaño promedio por especie (Cuadro IV), expresada como la cobertura foliar por planta promedio, sino de la abundancia y distribución de las mismas (ver más adelante). Así la especie de mayor tamaño es Danaea nodosa pero es estructuralmente mucho menos importante que Diplazium lonchophyllum que tiene una cobertura promedio estadísticamente igual. Es interesante notar la existencia de al menos tres grupos de especies de helechos terrestres con diferentes categorías de cobertura foliar en la selva de Los Tuxtlas.

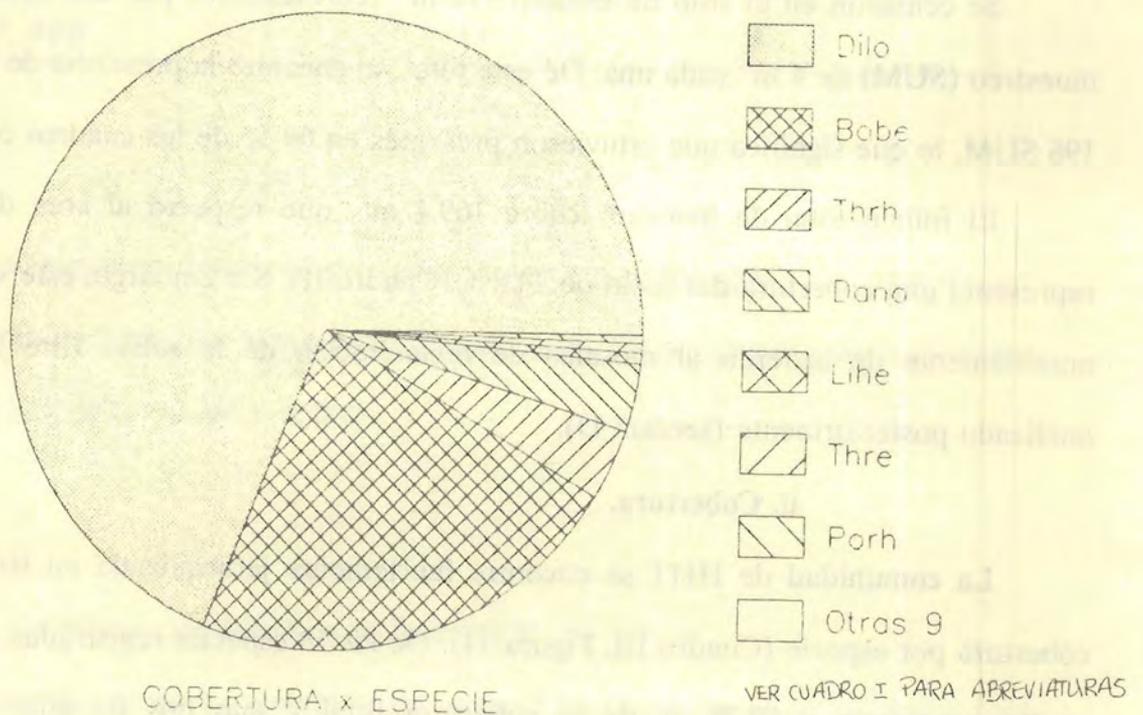


Figura 11. Cobertura (%) de la comunidad de HHT en la selva de La EBTLT

Cuadro III. Valores sinecológicos para la comunidad de helechos herbáceos terrestres de la selva de ETBLT. A) En la selva en su estado natural. B) Con un sobre-muestreo de claros en el dosel.

A) COBERTURA EN 2 Ha.

SP	COB	% COB	FREC:	FREC:ABS	FREC:REL	VI
Dilo	93.94	68.78	180	91.84	55.73	124.51
Bobo	30.73	22.5	50	25.51	15.48	37.98
Thrh	4.91	3.6	41	20.92	12.69	16.29
Dano	4.76	3.49	3	1.53	0.93	4.41
Lihe	0.76	0.56	5	2.55	1.55	2.1
Thre	0.67	0.49	11	7.65	6.64	5.13
Porh	0.5	0.37	6	3.06	1.86	2.22
Lore	0.08	0.06	4	2.04	1.24	1.3
Live	0.07	0.05	4	2.04	1.24	1.29
XXVIII	0.04	0.03	1	0.51	0.31	0.34
Thim	0.03	0.02	2	1.02	0.62	0.64
XXXII	0.03	0.02	1	0.51	0.31	0.33
XXI	0.01	0.01	1	0.51	0.31	0.32
Hepa	0.01	0.01	1	0.51	0.31	0.32
Thde	0.01	0.01	1	0.51	0.31	0.32
XVIII	0.01	0.01	1	0.51	0.31	0.32
II	0.01	0.01	1	0.51	0.31	0.32
Aspl	0.01	0.01	4	3.06	1.86	1.86
TOTAL 18 Spp	136.58	100	196	164.8	100	200

B) COBERTURA EN 2.5 Ha.

SP	COB	% COB	FREC	FREC.ABS	FREC.REL	VI
Dilo	117.72	69.52	206	90.75	54.35	123.87
Bobo	33.06	19.52	58	25.55	15.3	34.82
Thrh	7.43	4.39	55	24.23	14.53	18.9
Dano	5.52	3.26	4	1.76	1.06	4.32
Lihe	2.06	1.22	9	3.96	2.37	3.59
Ptal	1.72	1.02	3	1.32	0.79	1.81
Thre	0.46	0.4	8	3.52	2.11	2.51
Porh	0.5	0.29	6	2.64	1.58	1.87
Thte	0.16	0.09	1	0.44	0.26	0.36
Thim	0.16	0.1	6	2.64	1.58	1.68
Lore	0.1	0.06	5	2.2	1.32	1.38
Live	0.09	0.05	6	2.64	1.58	1.64
XXVIII	0.04	0.02	1	0.44	0.26	0.29
XXII	0.03	0.02	1	0.44	0.26	0.28
Hepa	0.03	0.02	1	0.44	0.26	0.28
Aspl	0.13	0.08	2	0.88	0.53	0.61
XXI	0.01	0.01	1	0.44	0.26	0.27
XVIII	0.01	0	1	0.44	0.26	0.27
Thde	0.23	0	4	1.76	1.06	1.06
II	0.01	0.01	1	0.44	0.26	0.27
TOTAL 20 Spp	169.46	100.06	227	166.96	100	200.06

Cuadro IV. Biomasa (cobertura foliar) promedio por especie. Los valores entre paréntesis indican un error estandar. Para cada especie, los valores que comparten letras iguales indican similitud estadística (intervalo de confianza, $P < 0.05$). Los resultados de un análisis de varianza de una vía mostraron una $F = 16.136$, $P < 0.0001$ con 5, 871 grados de libertad.

Especie	Número de individuos	Tamaño Promedio (m ²)
Bobo	184	0.308b (0.022)
Dano	18	0.517c (0.049)
Dipl	525	0.404c (0.011)
Lihe	26	0.257ab (0.023)
Thrh	97	0.251ab (0.012)
Thre	27	0.146a (0.017)

iii. Frecuencia.

Al igual que con la cobertura, la estructura de la comunidad estuvo fuertemente jerarquizada en términos de la frecuencia espacial por especie (Cuadro III). Sólo tres especies (*Diplazium lonchophyllum*, *Bolbitis bernoullii* y *Thelypteris rhachiflexuosa*) mostraron frecuencias mayores al 20 %, y notablemente *Diplazium lonchophyllum* se encontró ampliamente distribuida con una frecuencia mayor al 90 por ciento. Más de un tercio de las especies fueron estructuralmente raras ya que se encontraron únicamente en una subunidad de muestreo.

iv. Valor de importancia.

El valor de importancia se determinó como la suma de la frecuencia relativa y la cobertura relativa por especie. Por ello, es un resultado esperable el encontrar el mismo patrón estructural respecto a la jerarquía de las especies que para los resultados antes descritos (Cuadro III). Sin embargo, usando este parámetro, es aún mas clara la dominancia estructural de la especie Diplazium lonchophyllum en el sitio de estudio.

C. DIVERSIDAD.

i. Patrones de Diversidad.

Como una consecuencia de la fuerte jerarquía estructural existente entre las especies de helechos estudiados, la diversidad de la comunidad en términos del índice de diversidad de Simpson y su equitatividad, es notablemente baja (Cuadro IV).

Cuadro IV. Diversidad de la comunidad de Helechos Herbáceos Terrestres en La Estación de Biología "Los Tuxtlas". Tomando una área de 2 ha.

Indice de Simpson	S = 1.91
Equitatividad	E = 0.11
Indice de Shannon	H = 0.52
Equitatividad	J = 0.18

Sin embargo, una visión mas completa de la distribución de la abundancia de las especies en la comunidad, surge de la relación dominancia-diversidad (Whittaker, 1975, Cuadro VI).

En realidad el patrón resultante de la curva se ajusta al de la serie geométrica (o hipótesis de nicho pre-vaciado , Figura 12), este patrón ha sido comúnmente encontrado para comunidades de baja diversidad (Magurran, 1988).

Cuadro. VI muestra la curva descrita al graficar el rango de las especies vs. su abundancia (en términos de biomasa) para la comunidad de HHT. En la serie geométrica la abundancia de las especies, en un orden jerárquico de la más a la menos abundante, se describe de la siguiente manera:

$$n_i = N C_k k (1-k)^{i-1}$$

donde: n_i = al número de individuos en la especie i
 N = al número total de individuos
 $C_k = [1-(1-k)^N]$ que es una constante que asegura que $\sum n_i = N$.

En este modelo, se considera que la especie más abundante pre-vacía una porción k de algún recurso limitante. La segunda especie en abundancia pre-vacía la misma proporción k del recurso remanente, y así sucesivamente ocurre con el resto de las especies. Ya que la diferencia logarítmica entre la abundancia de una especie y la que le precede en jerarquía es constante, la serie geométrica aparece como una recta en una gráfica semi-logarítmica.

ii. Las especies dominantes.

Dentro de la estructura de la comunidad (Cuadro III) la extraordinaria dominancia de Diplazium lonchophyllum salta a la vista. La diversidad y equitabilidad de la comunidad está fuertemente regida por esta especie. Bolbitis bernoullii es la siguiente especie en un orden jerárquico de dominancia, aunque su contribución es proporcionalmente menor. El resto de las especies de la comunidad presentan coberturas y frecuencias comparativamente muy bajas.



PATRON DE DOMINANCIA-DIVERSIDAD DE LA COMUNIDAD DE HHT

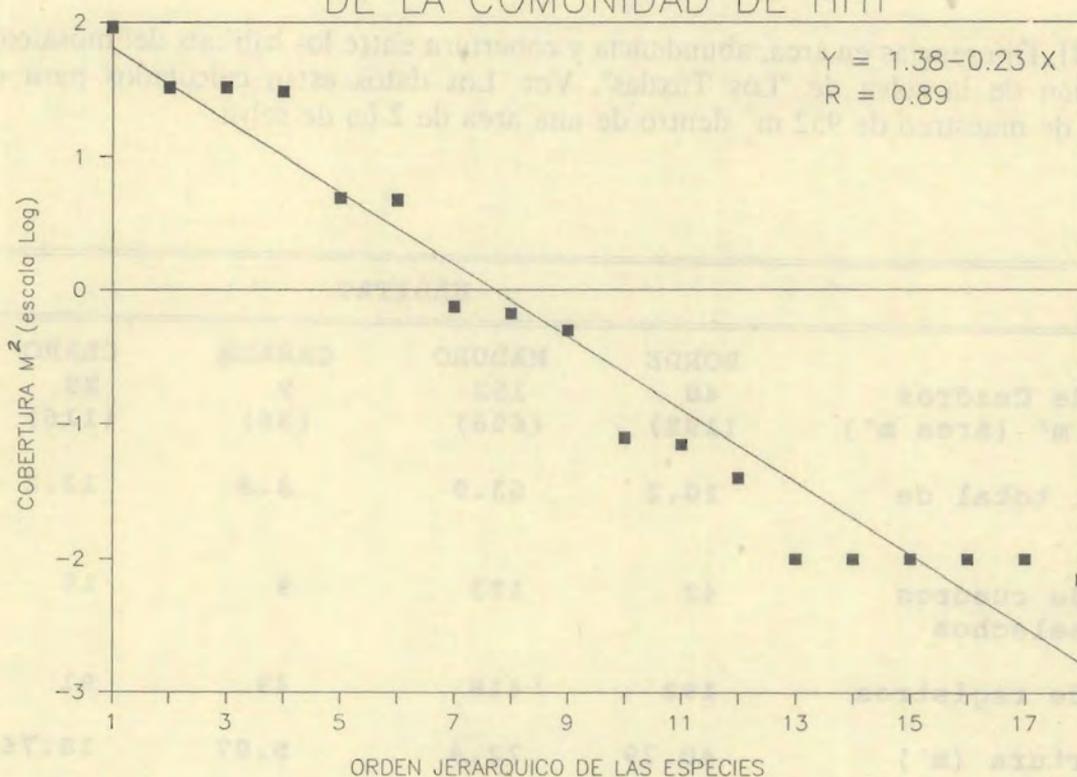


Figura 12. Patrón de dominancia-diversidad encontrado para la HHT en La ETBLT.

D. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD EN EL MOSAICO DE REGENERACION.

i. El mosaico de regeneración de la selva.

La selva presentó una frecuencia heterogénea de hábitats dentro del mosaico de regeneración natural en el sitio de estudio (Cuadro VII). Como era de esperarse (ver antecedentes) el hábitat predominante fué el bosque maduro, los hábitats de borde de claro y claro le siguieron en frecuencia, por último se encontró a las cañadas con la menor proporción del área total censada.

Cuadro VII. Diferencias en área, abundancia y cobertura entre los hábitats del mosaico de regeneración de la selva de "Los Tuxtlas", Ver. Los datos están calculados para una superficie de muestreo de 952 m² dentro de una area de 2 ha de selva.

	HABITAT			
	BORDE	MADURO	CAÑADA	CLARO
No. de Cuadros de 4 m ² (área m ²)	48 (192)	152 (608)	9 (36)	29 (116)
% del total de área	20.2	63.9	3.8	12.2
No. de cuadros con helechos	42	123	9	15
No. de registros	192	418	49	91
Cobertura (m ²)	40.79	72.4	5.87	18.76
% de cobertura en cada hábitat	21.24	11.9	16.3	16.2

En términos porcentuales, el cociente entre la cobertura (m²) de los helechos y el área en cada hábitat (m²), no siguió el patrón antes descrito. La cobertura más alta se registró en los bordes de los claros y la menor en los sitios maduros (Cuadro VII).

ii. Estructura de la comunidad dentro del mosaico de regeneración.

La Figura 13, muestra la cobertura (en términos porcentuales) de las especies más abundantes en el bosque. Este patrón representa la estructura de la comunidad general, y refleja además el rendimiento de las especies en todo el mosaico forestal.

Como ya se mencionó, la comunidad se observa fuertemente jerarquizada por la

presencia de las dos especies dominantes (Diplazium lonchophyllum y Bolbitis bernoullii), que junto con Thelypteris rhachiflexuosa y Danaea nodosa representan el 95% de la cobertura total. La Figura 13, (Apendice B) muestra el desempeño en términos de cobertura foliar de las especies más abundantes de la comunidad de HHT en los hábitats del mosaico de regeneración de la selva. Al analizar la estructura por hábitat del bosque se observan algunos cambios con respecto a la estructura general descrita con anterioridad.

COBERTURA DE LA COMUNIDAD DE HHT EN 4 SITIOS DEL MOSAICO DE REGENERACION DE LA SELVA DE "LOS TUXTLAS", VER.

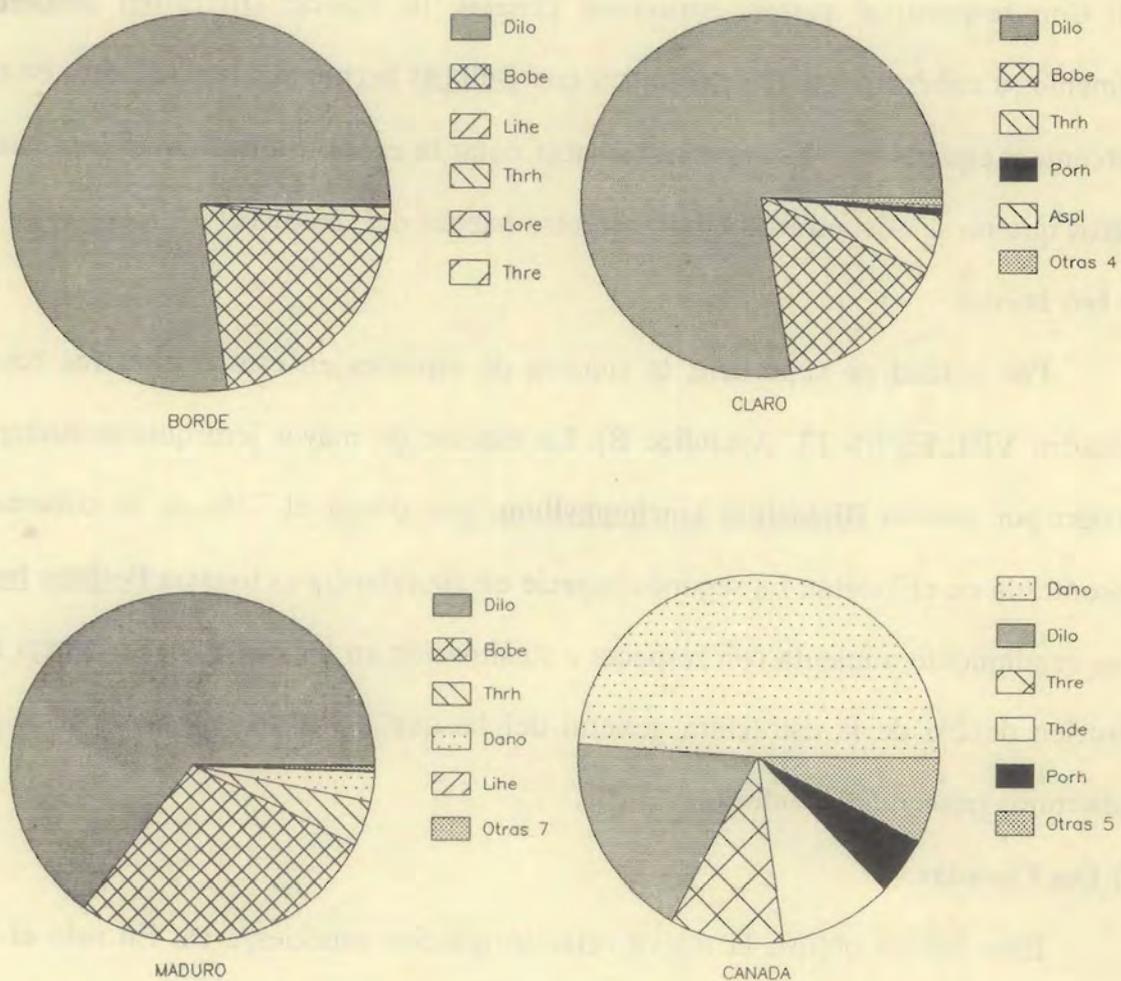


Figura 13. Cobertura (área foliar porcentual) de las especies dominantes en cada sitio del mosaico de regeneración en La ETBLT.

a) Sitios maduros.

Los sitios maduros presentan un patrón estructural muy similar al encontrado en el mosaico forestal en conjunto. Sin embargo, se encontró solamente al 60 % del total de especies registradas para la Estación (S = 20). Una especie (**Asplenium sp.**), se encontró exclusivamente en este hábitat del mosaico (Apendice B).

b) Los claros.

Este hábitat presentó 8 especies, de las cuales las tres primeras se mantuvieron en el mismo orden jerárquico encontrado para el bosque en su conjunto (Figura 13, Apendice B). Con respecto al patrón estructural general, la especie **Diplazium lonchophyllum** aumentó su cobertura ca 10%, mientras que **Bolbitis bernoullii** la disminuyó en un valor porcentual equivalente. Es importante hacer notar la existencia de 3 morfo-especies en los claros que no se encontraron en ningún otro hábitat del mosaico.

c) Los bordes.

Por unidad de superficie, la riqueza de especies en este habitat fué baja (S=6) (Cuadro VIII, Figura 13, Apendice B). La especie de mayor jerarquía estructural sigue siendo por mucho **Diplazium lonchophyllum**, que ocupa el 77% de la cobertura total encontrada en el hábitat. La segunda especie en abundancia es todavía **Bolbitis bernoullii**, y su rendimiento aumenta con respecto a su situación en los claros y se asemeja más a su posición dentro de la estructura general del bosque. El resto de las especies presenta coberturas porcentuales inferiores a 2%.

d) Las Cañadas.

Este hábitat obtuvo la mayor relación relación especies/área. En solo el 4 % del area total muestreada (Cuadro VIII) se encontraron 9 especies componentes (el segundo

hábitat en importancia al respecto). El orden jerárquico y la composición de especies de las cañadas es notablemente diferente a las de cualquier otro hábitat (Figura 13, Apéndice B). La especie dominante fue Danaea nodosa (54 %). Diplazium lonchophyllum fue la segunda especie en importancia, y su rendimiento disminuye considerablemente (en un 55 %) con respecto al mostrado en cualquiera de los otros hábitats. La tercera y última especie componente del bloque dominante (de > 5%) es Thelypteris dentata, una especie presente únicamente en las cañadas. La especie Bolbitis bernoullii se encontró aquí con una cobertura < 1 %. Es importante remarcar por último, que al menos otra especie (Thelypteris imbricata) se encontró únicamente en este hábitat.

iii. Resumen estructural y variables ambientales dentro de los hábitats del mosaico de regeneración.

El mayor número de especies (riqueza) se encontró en las cañadas (ponderado por unidad de área). Los claros presentaron el segundo lugar en este índice y los sitios maduros el último. La diversidad fue más alta en las cañadas que en ningún otro hábitat estudiado. El índice de diversidad de las cañadas es estadísticamente diferente (al realizar una prueba a posteriori de intervalo de confianza) del resto de los valores en los otros hábitats. Los bordes son un hábitat intermedio en su diversidad entre las cañadas y el grupo estadístico de menor diversidad, formado por los sitios maduros y los claros.

Cuadro VIII. Resumen estructural y valores de algunas variables físicas del sotobosque en los hábitats del mosaico de regeneración de la selva de la EBTLT. Los datos se tomaron en un sub-muestreo de 85 cuadros de 4 m² representando una área de 340 m² dentro de las 2 ha del sitio de estudio (salvo en los sitios marcados con @, donde se tomaron los datos para 2 ha). Se realizaron análisis de varianza de una vía para las variables continuas (1) y análisis de covarianza (prueba de Kruskal-Wallis) para las variables discretas (2, rechazando las P > 0.05). Para cada variable (1), los valores que comparten letras iguales indican similitud estadística (Prueba de DMS).

	HABITAT			
	BORDE	MADURO	CAÑADA	CLARO
Cobertura (m ² /4m ²)@	0.36a	0.31b	0.25b	0.34c
Riqueza (S)@ *	1.46a	1.45a	2.89b	1.74a
Diversidad (1)@ F= 3.38 P= 0.02	1.43ab	1.04a	1.71b	1.04a
Luz (1) F= 3.66 P= 0.01	8.98a	8.88a	7.37a	11.75b
Pendiente (1) F = 3.62 P= 0.01	18.21a	20.91a	28b	20.65a
Hojarasca (1) F= 0.55 P= 0.64	128.70a	128.12a	119.15a	110.12a
Edad (2) N.S.	57.68	44.48	53.38	24.60
Orientación (2) N.S.	45.55	43.82	13.44	51.23
Capas (2) N.S.	42.94	45.41	48.55	37.30
Rocosidad (2) P= 0.051	44.36	49.76	37	34.21

* Especies promedio por unidad de area (4m²)

El análisis estadístico de las variables ambientales muestreadas mostró los siguientes patrones en los hábitats del mosaico forestal (Cuadro VIII):

Para el primer grupo de variables (variables continuas) se aplicaron análisis de varianza de una vía. La primera de estas variables, la luz, es un componente ambiental que cambia significativamente entre los hábitats estudiados. Un análisis *a posteriori* (prueba de diferencia mínima significativa, DMS) mostró solamente dos grupos con luz distinta: por un lado, los claros y por otro el resto de los hábitats. Sin embargo, es posible encontrar una tendencia a la formación de un gradiente de menos a más luz que va desde las cañadas, hasta los claros, pasando por los sitios maduros y los bordes de claro. La pendiente no presentó diferencias estadísticas entre los hábitats, aunque de nuevo, se presenta una tendencia a encontrar una mayor pendiente en las cañadas. La hojarasca tampoco presentó variación dentro de los hábitats, los claros y cañadas tienden a contener menos cantidad de hojarasca.

Al segundo grupo de variables (variables discretas) se les aplicó un análisis de covarianza (Prueba de Kruskal-Wallis). Dentro de estas variables, la edad sucesional (estimada en años), la orientación y el número de capas en el dosel no presentaron variaciones estadísticas entre los hábitats del mosaico. Por otro lado, la rocosidad en el suelo de la selva sí presentó variaciones entre dichos hábitats. El valor más alto de esta variable se encontró en los sitios maduros, le siguen en orden descendiente los bordes, las cañadas y los claros.

iv. Análisis de Componentes Principales (ACP).

La Figura 14, muestra los resultados del análisis de componentes principales tomando los ejes 2 y 3 que explican el 47% y 51% de variación encontrada en la comunidad. El análisis demuestra la existencia de grupos de especies asociadas a distintos

hábitats. Estos hábitats representan tres constelaciones grandes (hábitats 1, 2, 3 y 4) y dos puntos aislados (representando al hábitat 3 y al 4).

Por otro lado, las especies se asocian en cinco grupos claramente delimitados. Estos grupos se encuentran formados por las siguientes especies (Figura 14):

1. El conjunto formado por las especies: **Polypodium rhachipterigium** y **Thelypteris rhachiflexuosa** (en la figura, Numeros 9 y 5).
2. El conjunto formado por las especies: **Pteris altissima** y **Danaea nodosa** (6 y 3).
3. El conjunto formado por las especies: **Thelypteris resiliens** y **Thelypteris tetragona** (4 y 10)
4. El conjunto formado por las especies: **Lygodium heterodoxum**, **Lygodium venustum** y **Bolbitis bernoullii** (7, 2 y 8).
5. La especie **Diplazium lonchophyllum** (1).

La especie **Diplazium lonchopyllum** se asocia a los claros pero está distribuida también en otros hábitats (Figura 14). Por otro lado, las especies **Polypodium rhachipterigium** y **Thelypteris rhachiflexuosa**, se asocian a los hábitats maduros y de borde de claro. **Thelypteris resiliens** y **Thelypteris tetragona** son dos especies que se relacionan claramente a un hábitat de cañada.

Asociadas también a las cañadas, pero en un grupo distinto, se encuentra a **Lygodium heterodoxum**, **Lygodium venustum** y **Bolbitis bernoullii**. Por último, **Pteris altissima** y **Danaea nodosa** se encontraron dentro de un sólo claro. Todos estos resultados sugieren una segregación entre hábitats para algunas especies. Esta sugerencia será analizada estadísticamente a continuación.

fisiológicas que pueden, en cierto momento, no ser consistentes con las observaciones de campo. Por ejemplo, una especie puede presentar una cobertura foliar pequeña pero una biomasa subterránea grande, o en otros casos algunas especies pueden tener tasas respiratorias altas con biomasa pequeña. Sin embargo, los datos obtenidos en este trabajo permiten ilustrar algunas tendencias en la ecología de los helechos del sotobosque de la selva estudiada. La cobertura foliar se toma en este caso como un índice del rendimiento que una especie tiene bajo un ambiente particular.

A continuación se describen tres pruebas de hipótesis que indican la cobertura, distribución y rendimiento de las especies más abundantes de helechos herbáceos terrestres dentro del mosaico de regeneración de la selva estudiada.

i. Cobertura las especies.

El Cuadro IX, muestra la cobertura de las 5 especies más abundantes dentro del mosaico de regeneración de la selva. La especie **Bolbitis bernoullii** no presenta diferencias significativas en cobertura entre los hábitats del mosaico de regeneración de la selva. **Diplazium lonchophyllum** es una especie que presenta una mayor cobertura hacia los hábitats con luz. Su biomasa foliar es notablemente mayor en los claros y los bordes de estos mismos. **Lygodium heterodoxum** es otra especie que como **Bolbitis bernoullii** no presenta diferencias significativas en su desempeño (en términos de cobertura) dentro del mosaico de regeneración. **Thelypteris resiliens** se observa claramente favorecida en su dentro de las cañadas, presentando aquí la mayor cobertura. Por último, la situación para la especie **Thelypteris rhachiflexuosa** es difícil de interpretar ya que los valores de cobertura máximo y mínimo ocurren en ambientes con alta exposición lumínica, claro y bordes de claros respectivamente.

Los resultados anteriores son la expresión de dos variables poblacionales que pueden ser afectadas por los hábitats: i) la abundancia de individuos y ii) la cobertura foliar promedio por planta.

Cuadro IX. Cobertura Foliar $m^2 / 4m^2$ de las cinco especies más abundantes de HHT en distintos hábitats del mosaico de regeneración en 2.5 ha de selva en La EBTLT. Las últimas 2 columnas indican los resultados por especie de un análisis de varianza de una vía. Dentro de cada especie los valores con la misma letra indican que la cobertura no difiere significativamente ($P > 0.05$) entre los hábitats, de acuerdo a un análisis a-posteriori de DMS.

Especie	HABITAT				F	P
	CLARO n = 53	B.C n = 43	CAÑADA n = 9	MADURO n = 121		
Bobo	0.0982 ^a	0.1909 ^a	0.0095 ^a	0.1615 ^a	0.46	0.710
Dilo	0.7247 ^b	0.7346 ^b	0.1192 ^a	0.3855 ^a	8.25	0.000
Lyhe	0.0245 ^a	0.0116 ^a	0.0188 ^a	0.0007 ^a	1.31	0.269
Thre	0.0000 ^a	0.0005 ^a	0.0655 ^b	0.0004 ^a	33.67	0.000
Thrh	0.0663 ^b	0.0097 ^a	0.0118 ^{ab}	0.0280 ^{ab}	3.92	0.009

* Productividad = Cobertura foliar $m^2 / 4 m^2$.

ii. Hipótesis de distribución independiente *

La evaluación de la hipótesis nula de distribución independiente de las especies entre los hábitats muestra los siguientes patrones:

* En este análisis se excluyeron las coberturas promedio por especie con un tamaño menor a 0.01 m^2 . Por ello, algunas especies no presentan valores en algunos de los hábitats censados.

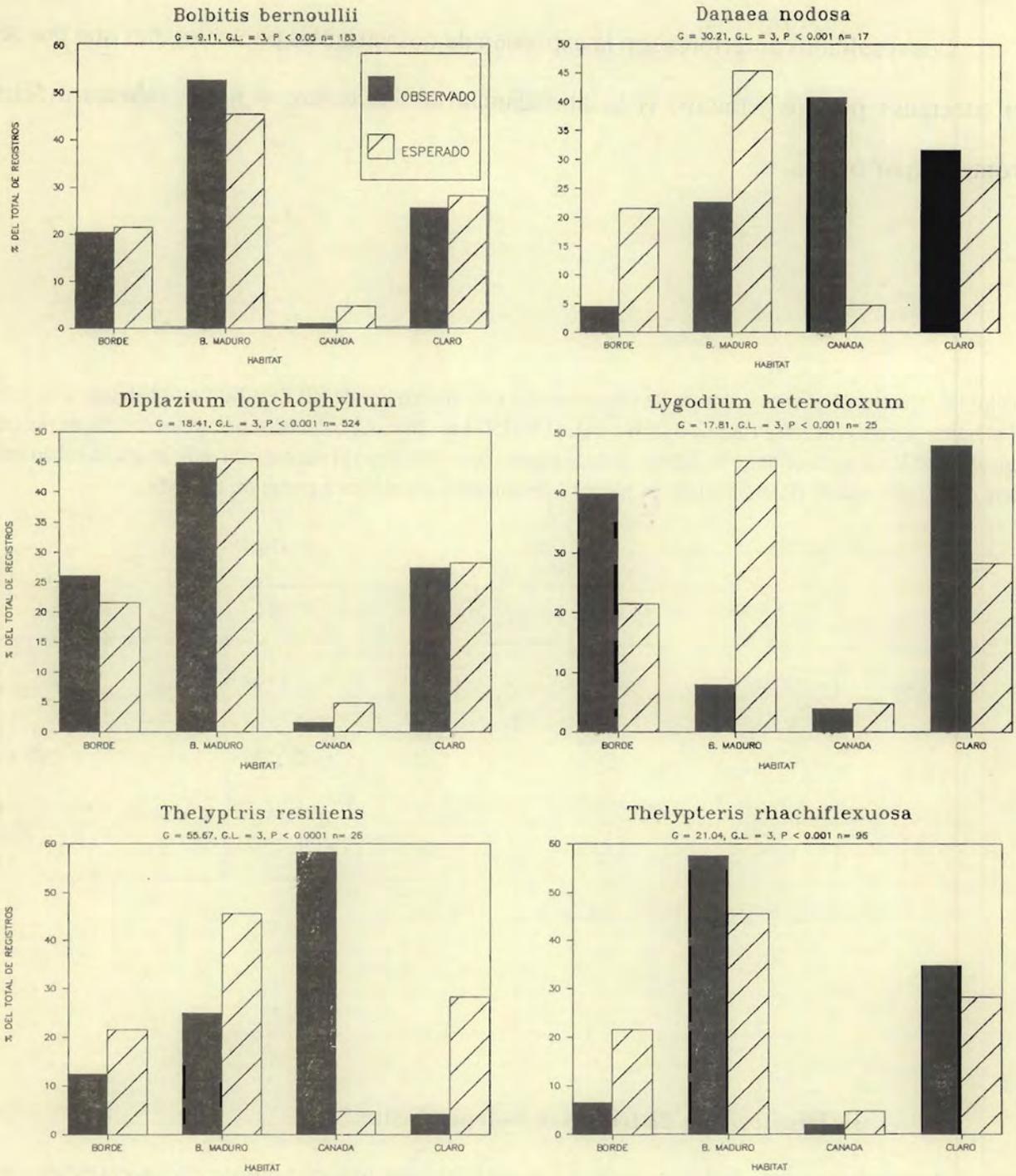


Figura 15. Patrones de distribución de las especies de mayor abundancia en diferentes hábitats de La ETBLT. El valor esperado corresponde a la hipótesis nula de distribución independiente entre hábitats.

La prueba fué significativa para todas las especies analizadas (Figura 15). **Bolbits bernoullii** es una especie que tiende a encontrarse preferencialmente en hábitats cerrados, su distribución es ahí más alta de lo esperado por azar. Se encuentra con menos frecuencia de la esperada en el resto de los hábitats del mosaico: en las cañadas su presencia es casi nula. **Danaea nodosa** presenta una tendencia clara a distribuirse en las cañadas, aunque su frecuencia es también mayor de la esperada en los claros. Su frecuencia en los bordes de claro y el bosque maduro es considerablemente menor de lo esperado. **Diplazium lonchophyllum** es una especie con distribución amplia dentro del mosaico de regeneración. Aparece más de lo que se esperaría por una distribución al azar en los bordes de los claros, y se encuentra en una frecuencia menor a la esperada en las cañadas, estas diferencias son significativas.

Para el caso de **Lygodium heterodoxum**, parece ser claro que su distribución es afectada por la luz, su frecuencia en los hábitats de claro y borde de claro es notablemente mayor a la encontrada en el bosque maduro. Se distribuye también en las cañadas donde su valor observado es casi igual al esperado.

Por otro lado, **Thelypteris resiliens** es una especie distribuida con una frecuencia muy alta en las cañadas. Se le encuentra claramente menos de lo esperado en los otros hábitats del mosaico. Por último, **Thelypteris rhachiflexuosa** aparece como una especie con una distribución agregada en el bosque y curiosamente también en los claros, más no en el borde de los mismos. Se le encuentra menos de lo esperado en las cañadas.

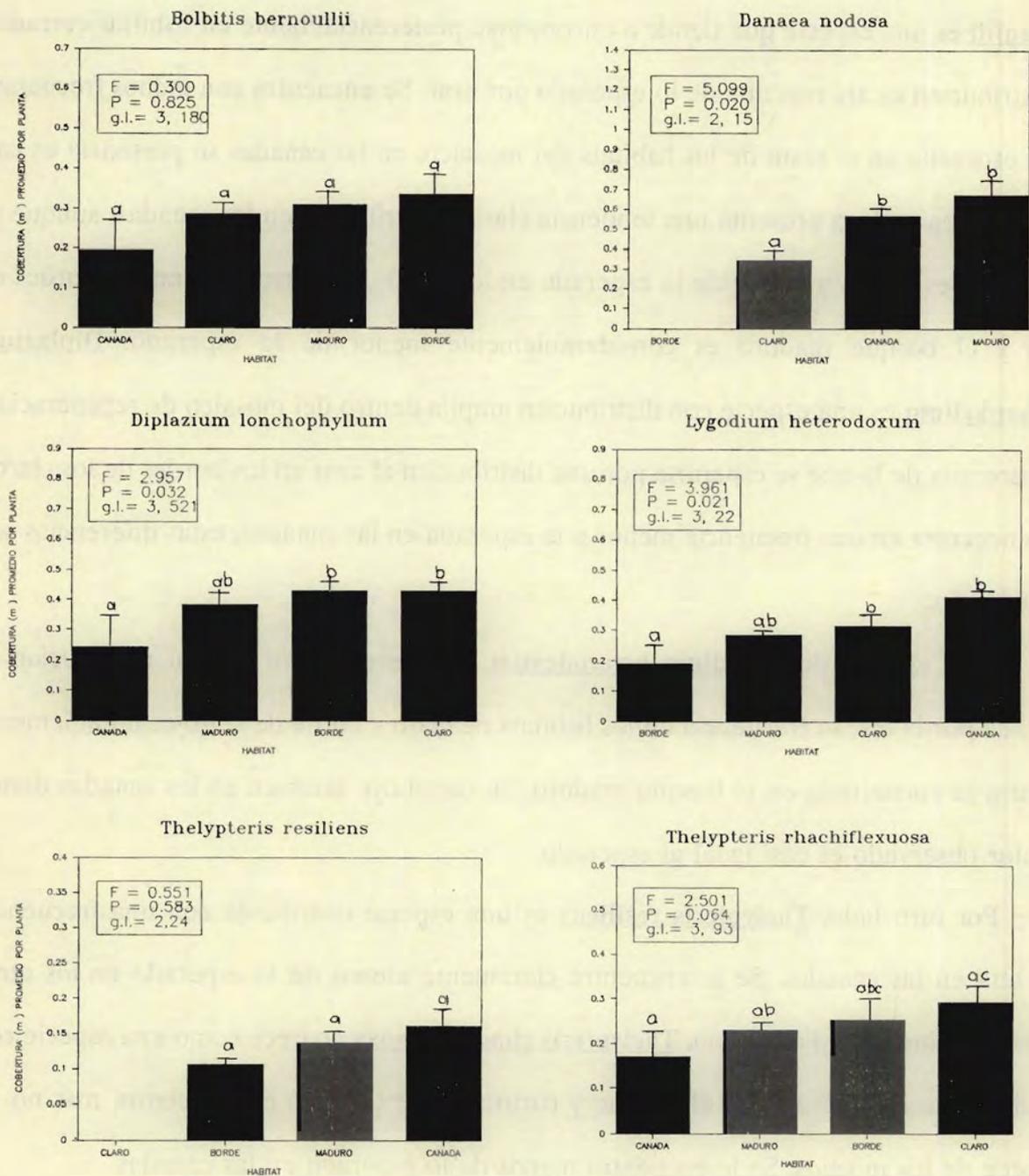


Figura 16. Efecto del hábitat sobre el desempeño en biomasa (área por cobertura foliar) promedio por individuo de las especies de HHT de mayor abundancia en la ETBLT. Las líneas verticales indican un error estándar para cada especie, las barras que comparten letras iguales indican similitud estadística (prueba de DMS, $p < 0.05$). Los recuadros muestran los resultados del análisis de varianza de una vía aplicado a cada caso. Se transformó la variable cobertura a $\text{cobertura}^{-1/2}$ para ajustar ésta a una variable con distribución normal.

iii. Efecto del hábitat

El análisis de la cobertura foliar promedio por individuo de cada especie, mostró el siguiente patrón en los distintos hábitats del mosaico de regeneración en el sitio de estudio (Figura 16):

La especie **Bolbits bernoullii** presentó un rendimiento (medido como su cobertura) estadísticamente homogéneo entre los hábitats muestreados. En **Danaea nodosa** se observa una cobertura significativamente diferente entre estos mismos hábitats. La cobertura promedio por individuo de esta especie es máxima en los sitios oscuros (maduros y cañadas). En los claros su cobertura es menor. Por último, se encontró un sólo registro (con un tamaño menor a 0.01 m) en los bordes de claro. **Diplazium lonchophyllum** es otra especie que presenta una cobertura diferencial dentro del mosaico de regeneración de la selva. Es particularmente interesante el encontrar que la cobertura promedio por individuo para esta especie, aumenta de acuerdo a un gradiente desde hábitats cerrados, hacia los claros. Posteriormente, observamos que **Lygodium heterodoxum** se distribuye con una cobertura mayor en las cañadas. El patrón de cobertura de esta especie no parece estar ligado a la apertura del dosel (como el caso anterior) ya que su cobertura no siguió un gradiente en este vector. Las diferencias encontradas para esta especie son estadísticamente significativas. **Thelypteris resiliens** no presentó diferencias estadísticamente significativas en su cobertura dentro del mosaico de regeneración.

Por último, la especie **Thelypteris rhachiflexuosa** también aumenta su tamaño de acuerdo a un gradiente desde hábitats cerrados, hacia los claros*.

* En este análisis se excluyeron las coberturas promedio por especie con un tamaño menor a 0.01 m². Por ello, algunas especies no presentan valores en algunos de los hábitats censados.



V. DISCUSION

A. LAS ESPECIES DEL SOTOBOSQUE.

En la selva de Los Tuxtlas existe una notable variedad de formas de crecimiento vegetal: árboles, arbustos, epifitas, trepadoras y herbáceas terrestres (Bongers *et al.*, 1988). Los helechos terrestres constituyen una parte minoritaria de la vegetación herbácea del sotobosque (Figura 1 de los antecedentes). En los últimos dos años se han realizado estudios en Los Tuxtlas (Martínez-Ramos, datos no publ. y Calvo *et al.*, datos no publ.) sobre otros componentes estructurales del sotobosque (herbáceas fanerógamas, palmas y plántulas de árboles, arbustos y bejucos) con los que es posible discutir la importancia estructural de los helechos bajo estudio.

La comunidad de helechos es la más pobre del sotobosque en número de especies, si consideramos diferentes formas de vida en la estructura de la vegetación encontrada hasta un metro del suelo (cuadros X y XI). Sin embargo, el hecho de que esta comparación confronte plantas encontradas en diferentes fases de ciclo de vida (*i.e.* plántulas de árboles y lianas contra formas juveniles y adultas de las herbáceas), conduce a tomar con cautela tal comparación.

Cuadro X. Riqueza de algunos grupos del sotobosque (plantas > 1 m de altura) en cinco sitios maduros y planos de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Los datos estan calculados para una superficie de muestreo de 320 m², dentro de una area de 3,380 m² de selva (M. Martinez-Ramos dat. no publ.)

FORMA DE VIDA	Arboles	Lianas	Herbáceas*	Helechos@
Riqueza de especies	91	46	21	6

* Fanerógamas terrestres y semi-epifitas.

@ Terrestres y semi-epifitos

Cuadro XI. Riqueza de especies (S) del sotobosque de la selva de "Los Tuxtlas" en seis transectos que incluyen un gradiente desde sitios cerrados del bosque, hasta claros. Los datos estan calculados para una superficie de muestreo de 604 m² (Calvo et al. datos no publ.).

	FORMA DE VIDA				
	Arboles	Lianas	Herbáceas hemiepifitas	Herbáceas fanerógamas	Helechos terrestres
(S)	103	43	2	14	7

Existen diferencias importantes entre las plantas herbáceas terrestres y las plántulas. Por ejemplo, las herbáceas terrestres (tanto pteridofitas como fanerógamas) llevan todo (o gran parte de) su ciclo de vida cerca del suelo. Los árboles y lianas ocupan un lugar transitorio en el sotobosque mientras ganan altura a medida que pasan de una fase de vida a otra. Aún no es claro qué factores y mecanismos mantienen y promueven la diversidad en las selvas (Denslow, 1987), pero es de llamar la atención que las formas herbáceas terrestres presenten notablemente menor riqueza de especies que las arbóreas y trepadoras (Cuadros X y XI).

Los árboles y bejucos encuentran un ambiente de mayor heterogeneidad espacial y temporal como producto de su desarrollo vertical (Oldemann, 1990). El crecimiento vertical pronunciado expone a las plantas a un mayor número de ambientes biológicos y físicos a través de la heterogeneidad espacial horizontal. La dispersión de propágulos sexuales se ve influenciada positivamente en planos horizontales mayores (Augspurger, 1988). Es muy probable que este nivel mayor de heterogeneidad ambiental, que afecta el desarrollo de árboles y bejucos, esté involucrado en el mantenimiento de la diversidad de las especies leñosas del dosel (Hubbell y Foster, 1986a,b; King, 1990). La elevada riqueza de especies observada en las plántulas del sotobosque es el producto de una fuerte segregación espacial de propágulos sexuales por dispersión (Augspurger, 1988).

Por el contrario, la vegetación herbácea del sotobosque se enfrenta a un ambiente que varía limitado a un plano horizontal. En este ambiente la baja disponibilidad lumínica aparece como un factor común (Chazdon, 1987). La dinámica de apertura de claros provee de pulsos de luz directa que afectan a la comunidad del sotobosque (Percy, 1988; Collins *et al.* 1985; Collins y Pickett, 1987). Sin embargo, la incidencia de luz directa en el sotobosque es mucho menor que en el dosel (p.ej. Kira, 1976) y el aumento de luz directa a nivel del suelo por la apertura de claros tiene una duración muy corta (Fetcher *et al.* 1986). Estos dos hechos delimitan claramente el ambiente lumínico del sotobosque. Es probable que la baja diversidad de la comunidad herbácea del sotobosque encuentre parte de su explicación en este ambiente lumínicamente escaso y homogéneo que puede traducirse en un número bajo de "nichos" (ver Smith, 1986 y Calvo no publ.). Podría ser que muchas especies herbáceas del sotobosque dependan más del crecimiento vegetativo para su expansión poblacional.

B. DISTRIBUCION Y ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES.

i. Relación especies-área

Se sabe que el área de un sistema dado (incluyendo sus atributos ecológicos) juega un papel importante en la determinación de la diversidad de sus comunidades componentes (May, 1975). Se sabe también que el número de especies se incrementa con el área (Frankel y Soulé, 1981; Soulé, 1986), sin embargo, no son claros los mecanismos ecológicos involucrados en la formación de este patrón. Se puede analizar este problema con un enfoque poblacional, en donde la diversidad de un sistema esta dada por el balance entre la inmigración y nacimientos por un lado, y emigración y muertes por el otro (MacArthur y Wilson 1967). Con este enfoque, son los atributos biológicos de las especies, en combinación con las variables ambientales, los que determinan la diversidad de una comunidad para una área dada. El incremento en número de especies con un incremento en área puede reflejar, entre otras cosas, la heterogeneidad ambiental del sitio y el espectro del nicho ecológico de sus especies.

Las relaciones especie-área para las especies herbáceas del sotobosque difieren de la situación conocida para árboles (Lunt, 1990). Las comunidades herbáceas llegan a estabilizarse en un área claramente menor que aquellas de especies arbóreas. Este patrón refleja diferencias en la respuesta a las condiciones contrastantes enfrentadas por grupos con distintas características biológicas (como las expuestas en la sección anterior).

La comunidad de helechos estudiada presentó un índice de diversidad bajo (Cuadro V), lo que podría indicar que se requiere ampliar el área de muestreo para aumentar este

valor. Por otro lado, este patrón puede representar la situación general encontrada en el sotobosque dadas las condiciones biológicas y ambientales a que se enfrentan sus especies componentes (ver secciones V. A, Bi, ii y iii)

ii. La comunidad registrada y los datos reportados para la EBTLT.

El método de muestreo utilizado para estudiar a los helechos herbáceos terrestres de la selva de La EBTLT no logró incorporar a toda la comunidad que se reporta en los listados florísticos de la estación (Cuadro I y Apéndice A). El censo de vegetación realizado en este trabajo registró 20 especies (incluyendo 5 morfoespecies) de las 31 reportadas en el listado florístico de la Estación (Ibarra y Sinaca, 1987, Apéndice A). Este resultado no indica necesariamente que se requiera incrementar el área de muestreo en el sitio de estudio. El listado florístico de la EBTLT (Ibarra y Sinaca, 1987) se efectuó con base en recolecciones realizadas en toda el área de la EBTLT (700 ha) e inclusive en zonas aledañas que presentan vegetación ruderal (Ibarra, com. pers.). Dentro de la Estación existen variaciones en altitud (en un gradiente que abarca de los 160 msnm hasta los 530 msnm), topografía y suelos (existen hábitats como arenales y pedregales) entre otros. Estas variaciones sin duda generan condiciones ambientales, tanto edáficas como microclimáticas, que conforman hábitats distintos para el establecimiento, crecimiento y reproducción de la comunidad de helechos. Nuestro estudio abarcó sólo una parte de dicha variación.

Varias especies del listado florístico son de hábitats extra-selváticos, principalmente ruderales (p.ej. *Polypodium polypodioides*), o bien se encuentran en sitios con condiciones particulares dentro de la EBTLT (p.ej. sobre pedregales o arenales de basalto) no representados en la parcela de estudio (p.ej. *Adiantopsis radiata*, *Asplenium auriculatum*,

Elaphoglossum latifolium, Vittaria lineata). En este sentido, nuestro muestreo captó gran parte de la diversidad alfa del área aledaña a la zona de los edificios de la EBTLT (Figura 8) donde gran parte de los estudios se realiza, pero no la diversidad beta presente en los diferentes hábitats de la misma. Sin embargo, probablemente el ampliar la intensidad de muestreo en ciertos hábitats dentro de la misma área, particularmente las cañadas, pueda mejorar los resultados obtenidos. Este hábitat se encontró con baja frecuencia dentro del censo, sin embargo, como ya se mencionó, presentó una alta riqueza en especies comparado con los otros hábitats censados (Cuadro VIII). Dadas estas condiciones, es posible que un sobre-muestro de este hábitat reclute nuevas especies.

iii. Relación dominancia-diversidad.

El modelo de la serie geométrica, ajustado significativamente a la comunidad de helechos terrestres en la EBTLT, se ha documentado también para comunidades creciendo en ambientes hostiles o bien en comunidades sucesionales jóvenes (Magurran, 1988). Por otro lado, se sabe que los helechos, tras eventos severos de perturbación (tales como erupciones volcánicas), llegan a dominar, durante varios años, el proceso de sucesión primaria resultante (Holttum 1938, Page 1979, Riba y Reyes, 1990; Whitmore, 1985a).

La comunidad de HHT estudiada, con una estructura tan fuertemente jerarquizada, se antoja análoga a una comunidad típica de estado sucesional temprano. Sin embargo, la comunidad de helechos herbáceos terrestres puede representar también una comunidad creciendo en un "ambiente hostil", en los términos de Magurran (1988). La baja disponibilidad de luz y humedad son factores que pueden condicionar la sobrevivencia y limitar el crecimiento y/o reproducción de las plantas en el sotobosque (Denslow, 1987;

Collins *et al.*, 1985). La existencia de más especies de helechos terrestres por unidad de área en las cañadas y claros, con respecto a los sitios maduros (Cuadro VIII), apoya esta idea. Esta última tendencia fué también documentada por Smith (1986) para herbáceas terrestres en una selva de Panamá. Posiblemente pocas especies son capaces de obtener balances fotosíntesis/respiración positivos y prosperar profusamente en la penumbra seca del sotobosque. Si éste es el caso de *Diplazium lonchophyllum* y *Bolbitis bernoullii* queda por ser investigado con un enfoque ecofisiológico. Sin duda, otros factores de naturaleza biótica (p.ej. interferencia entre plantas, herbívoros y patógenos) y abiótica (p.ej. microclima y microtopografía del sustrato de establecimiento) afectan la germinación de las esporas, la sobrevivencia del gametofito, el éxito de la fecundación en el mismo y el establecimiento del esporofito de las especies y su desarrollo y eventual especialización. Un enfoque demográfico puede ayudar a entender en qué grado estos factores determinan los fuertes contrastes en abundancia encontrados entre las especies.

Finalmente, la estructura geométrica de comunidades sucesionales cambia hacia aquella descrita por la serie logarítmica, y en ocasiones a una del tipo vara partida, a medida que la comunidad madura supuestamente como resultado de la aparición de un mayor número de nichos (Magurran, 1988; Bazzaz y Picket, 1980). La comunidad de helechos estudiada, no se ajusta a esta expectativa (según Magurran, 1988). La estructura de la comunidad de helechos terrestres en la selva de la EBTLT, supuestamente una comunidad vegetal sucesionalmente madura, ejemplifica un patrón de dominancia-diversidad fuertemente jerarquizado coexistiendo con una comunidad muy rica y diversa de árboles y bejucos.

La baja diversidad de la comunidad de helechos puede ser consecuencia de que el estudio se concentró a un solo plano en sentido vertical. Los resultados podrían ser diferentes si se tomaran en cuenta otros helechos (epifitos) encontrados en el gradiente vertical del dosel. Sin embargo, el hecho de que estas formas epifitas sean un componente minoritario del total de especies de helechos (27% de 60 especies en el listado de la EBTLT, Apéndice, B) hace sospechar que se producirían pocos cambios en la tendencias estructurales hasta ahora discutidas.

C. CARACTERIZACION DEL MOSAICO.

i. El mosaico de regeneración del sitio de estudio.

En el sitio de estudio, la selva presentó una frecuencia heterogénea de hábitats dentro del mosaico de regeneración natural de la comunidad arbórea (Cuadro VII). La fase de bosque maduro se encontró en 64% de las SUM, los bordes de claros en 20%, los claros en 12% y el hábitat de cañada en el 4%. Excluyendo este último hábitat, y juntando los bordes de claros a la fase madura, las SUM se reparten 87% en bosque maduro y 13% en claros.

El valor porcentual en claros es notablemente alto respecto al promedio reportado para claros de un año de edad (2%) en el mismo sitio de estudio (Martínez-Ramos et al., 1988). Esto significa que nuestra categoría de claro incluye no sólo a los más recientes sino a otros de edades mayores (de hasta 5 años) en los que todavía es posible reconocer aperturas en el dosel. En realidad, la edad promedio de los claros fue de 25 años (Cuadro VIII). Este valor indica que varios claros pequeños, que constituyeron la gran mayoría de

los claros censados, no fueron apropiadamente fechados por los tallos de Astrocaryum mexicanum. Esta técnica tiene deficiencias cuando los claros son menores de 25 m (Martínez-Ramos *et al.*, 1988). Sin embargo, en estos claros existe ya una abundante vegetación de regeneración (Sarukhán *et al.*, 1986; Brokaw, 1985) y el nivel lumínico en el suelo puede ya no diferir de aquél encontrado en los sitios completamente cerrados (Fetcher *et al.*, 1986). Es por esto (y tomando en cuenta que los datos de edad datan de hace 5 años, vease método de estudio) que el nivel promedio de luz en los claros fué sólo 1.3 veces mayor que el registrado en los sitios cerrados (bordes de claros y sitios maduros) y 1.59 veces mayor que en las cañadas (Cuadro VIII). Estudios detallados sobre el ambiente lumínico señalan diferencias de dos o más órdenes de magnitud entre los claros grandes (> 300 m) recién abiertos y los sitios cerrados (Chazdon y Fetcher, 1984; Chazdon, 1988; Bongers *et al.*, 1988).

Las SUM en sitios maduros estuvieron en realidad en áreas de selva encontradas en diferentes fases de regeneración, de construcción y madurez (*sensu* Whitmore, 1975), en los cuáles no existen claros apreciables en el dosel. Respecto a los claros, estos sitios no difieren en pendiente del terreno ni en la cantidad de hojarasca encontrada sobre el suelo (Cuadro VIII).

Dos de los habitats elegidos para el presente estudio, los bordes de los claros y las cañadas, no son comúnmente utilizados como representantes del mosaico de regeneración de la selva (Martínez-Ramos, 1985; y Denslow, 1987). Durante el trabajo de campo se eligió incluir a los primeros, dada la alta frecuencia de claros pequeños (< 10 m) existentes en la selva La EBTLT (Martínez-Ramos *et al.* 1988). Asimismo, los bordes de los claros representan una zona de transición ambiental entre los claros y los sitios cerrados. En La

EBTLT dicha zona de transición parece ser importante en la regeneración de muchas plantas (Popma y Bongers, 1988, Calvo *et al.* datos no publ.).

Las cañadas tampoco son sitios que se integren comúnmente a la clasificación del mosaico de regeneración de la selva (Martinez-Ramos, 1985). El hecho de que las cañadas no son un componente importante del paisaje de todas las selvas (p.ej. la selva Lacandona en Chajul, Chiapas, Medellín com. pers.), puede ser la razón de la nula importancia que se les ha dado como hábitat regenerativo. Las cañadas no fueron un componente abundante en el sitio de estudio (basados en los datos obtenidos), sin embargo en la región de Los Tuxtlas, dado el origen volcánico de su suelo, las cañadas si son un componente topográfico común a nivel de toda la reserva. Respecto a los otros hábitats, las cañadas tuvieron pendientes del terreno significativamente mayores (Cuadro VIII) y dada su cercanía a los arroyos, la notable presencia de briofitas y la menor cantidad de luz directa a que están expuestas (Cuadro VIII), puede presumirse que es el hábitat más húmedo. El papel que juegan las cañadas en la regeneración de las especies arbóreas no ha sido investigado. Para el caso de los helechos terrestres, el presente estudio muestra evidencias de que la cañada es un hábitat importante para algunas especies (véan más adelante). En las cañadas se encontró agrupado el mayor número de especies raras (Figura 3, y Apéndice A).

D. DISTRIBUCION DE LAS ESPECIES EN LOS HABITATS: MECANISMOS CAUSALES Y FACTORES AMBIENTALES.

La dispersión de propágulos, germinación, sobrevivencia, crecimiento y reproducción de las plantas en una selva son eventos del ciclo de vida sensibles a la formación de claros

en el dosel (Denslow, 1987). De ahí que los patrones de distribución y abundancia de las especies puedan estar relacionados con la heterogeneidad del ambiente generado por la dinámica de claros (Hubbell y Foster, 1986a; Denslow, 1987; Smith, 1986; Crawford, 1976; Veblen y Ashton, 1978; Collins et al., 1985). Se ha hipotetizado que la coexistencia de especies es resultado, en parte, de la formación de claros que participan en la diferenciación de estas especies en sus nichos de regeneración (sensu Grubb, 1977; Martínez-Ramos, 1985; Denslow, 1987).

La comunidad de helechos terrestres en La EBTLT parece apoyar en parte las anteriores expectativas. A nivel de toda la comunidad de HHT, los claros presentaron la mayor biomasa (evaluada por la cobertura del follaje $m^2/4m^2$) de entre los hábitats considerados. Se ha postulado que la heterogeneidad ambiental dentro de los claros crea hábitats que son colonizados diferencialmente por las especies (Orians, 1982; Brandanii et al., 1987). Nuestro estudio no permite por el momento evaluar esta idea para los helechos terrestres. Sin embargo, las cañadas, que presentan significativamente menor luz que los claros, contienen la mayor riqueza y diversidad de entre los hábitats estudiados (Cuadro VII).

Se encontraron, por otro lado, evidencias a favor de una diferenciación entre las especies de helechos herbáceos terrestres con respecto a los hábitats analizados. De las seis especies de mayor abundancia dos de ellas se encontraron preferencialmente en claros, dos en cañadas y dos preferencialmente en sitios maduros (Apendice A). El rendimiento por planta, evaluado por la cobertura foliar a nivel de especie, indica también diferencias biológicas en el aprovechamiento de los recursos dentro de los hábitats del mosaico de regeneración (Figura 16).

Todas las plantas registradas estuvieron en condición juvenil y/o potencialmente reproductiva. Por esto es de hacer notar la ausencia de especies restringidas a un solo hábitat. En este sentido, por ejemplo, no existen entre los helechos estudiados análogos al gremio de árboles pioneros. Al parecer, las especies difieren más bien en sus grados de tolerancia a la humedad y la sombra (Figuras 15 y 16).

Los resultados hasta ahora obtenidos abren la posibilidad de explorar las diferencias fisiológicas y poblacionales que generan tal diferenciación. Los helechos son protagonistas importantes en ciertos procesos de invasión y colonización (Holtum, 1938; Page, 1979). Su capacidad de respuesta a sitios recién abiertos indican, en algunas especies, una buena tolerancia a la luz directa (Page, 1979). Sin embargo, en el sitio de estudio se encuentran especies que parecen distribuirse preferencialmente en hábitats cerrados. Quedan muchas preguntas sin responder en la comunidad estudiada: ¿Que requerimientos de luz presentan las especies estudiadas a lo largo de su ciclo vital?, ¿que tanto varía la tolerancia a la sombra entre las especies? y ¿cómo afectan los agentes de mortalidad como herbívoros y patógenos, el destino de plantas individuales de las distintas especies?

E. LA COMUNIDAD DE HELECHOS HERBACEOS TERRESTRES: UNA COMUNIDAD DOMINADA POR ESPECIES RARAS.

Dentro de una comunidad encontramos un grupo heterogéneo de organismos con áreas de distribución geográfica variable, ocupando hábitats diferentes y con tamaños poblacionales variables. Si bien es cierto que dentro de algunas comunidades existe una mayoría de especies raras (Hubbell y Foster, 1986c), es necesario notar que existen distintos

tipos de rareza y que no todos implican fragilidad o connotan un valor "especial" (Rabinowitz, 1986).

Basados en el trabajo de Rabinowitz (1986) podemos agrupar a las especies de la comunidad de helechos herbáceos terrestres de acuerdo a los siguientes criterios: i) la especificidad del hábitat, criterio que separa a las especies dependiendo de la amplitud a la cual aparecieron entre los hábitats, ii) el tamaño de la población local, referida como el valor de importancia por especie. Con este enfoque se puede observar que la comunidad de HHT, una comunidad con una jerarquía estructural muy fuerte, presenta especies raras que se diferencian en su distribución entre los hábitats.

El Cuadro XII ilustra la ubicación de las especies de la comunidad de HHT de acuerdo a criterios semejantes a los propuestos por Rabinowitz (1986). En un extremo de lo que podríamos llamar un gradiente de rareza-abundancia, encontramos a **Diplazium lonchophyllum**, una especie con distribución amplia en todos los hábitats y con una población grande. Por otro lado, se observan especies con rangos de distribución pequeños y hábitats restringidos (Cuadro XII). Encontramos dentro de este gradiente, helechos con hábitats específicos pero con distribuciones amplias (**Thelypteris rhachiflexuosa** y **Polypodium rhachipterygium** entre otros), y helechos con frecuencias ínfimas y un solo hábitat de distribución (**Danaea nodosa** y **Thelypteris imbricata** entre otros). Algunas especies tienen amplia distribución pero son de frecuencias medianas (**Bolbitis bernoullii**) (Cuadro XII).

Cuadro XII. Distribución de las especies de helechos herbáceos terrestres dentro de un gradiente de distintas formas de rareza. (modificado de Rabinowitz, 1986)

	ESPECIFICIDAD DE HABITAT	AMPLIA 3 o 4 Hábitats	RESTRINGIDA 1 o 2 Hábitats
D i v e r s i d a d	GRANDE VI* > 80	Dilo	
	MEDIANO VI* > 80 < 20	Bobo	Dano
	PEQUEÑO VI* < 20	Thrh, Porh, Lih, Thre, Live	28, Thim 32, Aspl, 18, 21, Hepa, 2, Thde, Lore.

* Valor de importancia (Cuadro III). Revisar Cuadro I para las abreviaturas de las especies.

La distribución y abundancia de las especies refleja la capacidad de establecimiento y el rendimiento de las mismas dentro de la selva. Como se ha visto a lo largo de este trabajo, las especies de helechos se segregan en su distribución dentro de la heterogeneidad del mosaico de regeneración del bosque. Esta segregación también muestra los patrones de abundancia para cada especie. Es notable el encontrar que la mayoría de las especies (especies con frecuencias infimas) son especies presumiblemente especialistas (Cuadro XII). La especie de mayor distribución, cobertura, abundancia y la segunda en tamaño promedio por individuo (*Diplazium lonchophyllum*) parece ser generalista y no presenta diferencias significativas en su patrón de distribución dentro del mosaico de regeneración (Figuras 15, 16 y Cuadro IX). Sin embargo, esta especie parece estar favorecida en su establecimiento por los claros (Figura 15). Exceptuando este caso, el resto de la comunidad presenta una mayoría de especies con poblaciones pequeñas, oscilando entre el grupo de las especies

restringidas en su distribución y aquellas de distribución amplia.

A un nivel geográfico mayor (tal vez hasta nivel continental), la mayoría de las especies son comunes en algún sitio (Brown, 1984; Shmida y Ellner, 1984; tomado de Rabinowitz, 1986). Es necesario conocer los tamaños poblacionales, rangos de distribución y preferencia de hábitat de las especies de helechos herbáceos terrestres estudiadas a un nivel geográfico mayor, y entonces poder confirmar si éste es también el caso de las pteridofitas.

Dentro de nuestro sitio de estudio, solo dos especies tienen poblaciones con un porcentaje de cobertura mayor al 20% (Diplazium lonchophyllum y Bolbits bernoullii, Cuadro III); la mayoría de las especies se encuentran representadas por muy pocos individuos. De manera general, es evidente que el grupo de mayor rareza en el Cuadro XII (poca distribución en los hábitats y baja abundancia) es el representado con el mayor número de especies. Por lo tanto, localmente la mayoría de las especies son raras. Sin embargo, los resultados de Rabinowitz (1986) indican que la mayoría de las especies son comunes en algún lugar dentro de su rango de distribución. Este hecho puede indicar que gran parte de las especies tienen poblaciones locales pequeñas a lo largo de la mayoría de los sitios en donde se presentan. Hasta ahora estos datos se desconocen para la comunidad de helechos estudiada.

Las especies de amplia distribución geográfica, con hábitats restringidos pero con tamaños poblacionales grandes, es la categoría mas frecuente en la flora de las islas Británicas (Rabinowitz, 1986). Es muy posible, como lo demuestran en parte nuestros resultados, que se encuentre un patrón similar al encontrado por Rabinowitz a nivel

geográfico. Exceptuando las especies generalistas con alto potencial de invasión (como se considera a Diplazium lonchophyllum), la mayoría de las especies de helechos estudiadas aquí presentan hábitats restringidos. Estudios posteriores podrán demostrar si las especies estudiadas tienen tamaños poblacionales grandes o no a nivel geográfico.

Por último se encuentra un caso interesante que es el de la especie Thelypteris rhachiflexuosa. Esta especie nueva fue encontrada durante el censo de vegetación de este trabajo, se distribuye en todos los hábitats estudiados y tiene un tamaño poblacional medianamente alto (es la tercera especie en cobertura dentro de la comunidad) (Cuadro III, Figura 15). Sin embargo, es posible que sea endémica a nivel geográfico (Riba com. pers.). De ser éste el caso, esta especie entra en la categoría de especies con población local grande, con limitada distribución geográfica y con hábitat restringido (Cuadro XII)

El Estado de Veracruz es un buen sitio de estudio de distribución geográfica ya que de los 90 a 100 géneros de pteridofitas reportadas para México, 90 se encuentran en este Estado.

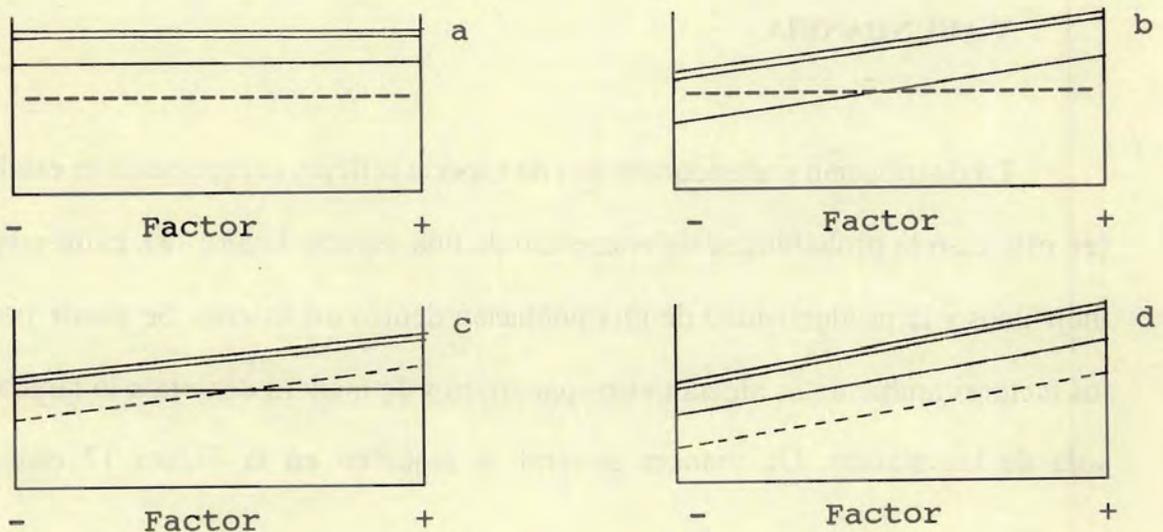
F. ESTABLECIMIENTO Y RENDIMIENTO: UNA HIPÓTESIS DE DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA.

La distribución y abundancia de una especie reflejan la capacidad de establecimiento (en este caso la probabilidad de encuentro de una especie Figura 15), el desempeño de los individuos y la productividad de una población dentro un sistema. Se puede proponer que los factores ambientales afectan estos parámetros de manera distinta a lo largo del ciclo de vida de las plantas. De manera general se resumen en la Figura 17 cuatro modelos

generales de respuesta de una especie vegetal hipotética al incremento de un factor ambiental.

Especies cuya abundancia y distribución es independiente del factor en cuestión pueden mostrar el patrón a, donde la probabilidad de encontrar un individuo y el desempeño (tamaño) del mismo, y por ende la productividad de la especie, no es función de la variable ambiental. Cambios de la productividad de la especie en el gradiente ambiental pueden dar como resultado de que el factor afecte la probabilidad de establecimiento de los individuos (caso b), el desempeño per capita (caso c) o ambos (caso d).

Figura 17. Abundancia (---), desempeño por planta (—) y productividad (≡) total de una especie vegetal al incrementar el valor de algún factor ambiental. Para el caso de los HHT el factor ambiental representa las condiciones prevalecientes dentro del mosaico de regeneración.



De las especies estudiadas, Diplazium lonchophyllum parece ajustarse al caso **d**, ya que en sitios con mayor disponibilidad de luz aumenta tanto la probabilidad de establecimiento como el desempeño individual y la cobertura total. Bolbits bernoullii parece seguir el caso **b**, su probabilidad de establecimiento aumenta en sitios cerrados pero su desempeño individual se mantiene constante dentro del mosaico de regeneración; curiosamente, sin embargo, el grado con el que su abundancia aumentó en los sitios cerrados no provocó incrementos significativos de la productividad total en estos sitios como era de esperarse. Lygodium heterodoxum representa un caso complejo, que posiblemente involucra factores ambientales distintos en combinaciones diferentes. La probabilidad de establecimiento parece depender de la disponibilidad luminica, ya que se encuentra en los claros y sus bordes, pero el desempeño fue significativamente mayor en las cañadas, en donde el factor de humedad ambiental parece reemplazar en importancia al luminico. Sin embargo, existen datos que sugieren que en el suelo de los claros recientes llegan a existir niveles de disponibilidad de agua significativamente mayores que en los sitios cerrados (Lee, 1978). La cobertura total de Lygodium heterodoxum, sin embargo, no varió significativamente entre los habitats.

Los factores prevalecientes en las cañadas parecen ser particularmente importantes para la cobertura de Thelypteris resiliens. En este hábitat la probabilidad de encuentro fue notablemente mayor al de los otros habitats pero sólo existió una tendencia en este mismo sentido con el desempeño individual (caso **c**). Por último, encontramos a Thelypteris rhachiflexuosa, una especie que se ve favorecida en distintos aspectos de su biología tanto por los claros como por los sitios maduros. Muestra un incremento en productividad dentro

de los claros (seguido en esta tendencia por los sitios maduros, cuadro IX), su distribución también es mayor en ambos sitios y finalmente su desempeño individual no presenta un patrón fácil de interpretar, aunque parece ser mejor en los claros. Esta especie se apega entonces al modelo al modelo **d** (Figura 17).

Las ideas recién expuestas ilustran de manera general algunas tendencias observadas en la distribución y abundancia de las especies más abundantes en la comunidad estudiada. Estudios biogeográficos, poblacionales y fisiológicos (entre otros) podrán probar si las tendencias aquí expuestas se mantienen como patrón general o no.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGÍA

VI. CONSIDERACIONES FINALES.

Una pregunta fundamental que gira alrededor de este trabajo es ¿qué procesos están involucrados en la organización de las comunidades en general, y en particular en la comunidad de helechos estudiada? La hipótesis de no equilibrio propone que existe una comunidad que deriva en espacio y tiempo sin un estado florístico fijo y estable. En este sentido, la variación espacial en las selvas resultante, por ejemplo, de la dinámica de la caída de árboles, parece influir de manera directa sobre los cambios temporales encontrados en la densidad poblacional de las especies (Hubbell y Foster, 1987a). Sin embargo, se empiezan a reconocer diferencias en las respuestas que presentan los componentes del dosel y las comunidades encontradas en el sotobosque a dicha dinámica (por ejemplo. Smith, 1987; Dirzo *et al.*, 1990). Por ejemplo, los componentes herbáceos del sotobosque parecen depender más de medios vegetativos de expansión poblacional mientras

que los arbóreos parecen depender en mayor grado de propágulos sexuales. Es interesante también notar que existen familias de plantas que sólo en el sotobosque son dominantes, como las Araceae, Polypodiaceae y Palmae (Cuadro I, Martínez-Ramos datos no publ; Calvo et al. datos no publ; Brokaw, 1982; Ashton, 1978). Hasta el momento, sin embargo, lo más claro es que las comunidades del sotobosque presentan menor riqueza y diversidad que las comunidades de árboles y lianas de las selvas (Cuadros I y II).

Se sabe que la dominancia de una o de unas cuantas especies arbóreas es una excepción para las selvas altas perennifolias (Janzen, 1970; MacArthur, 1969 tomado de Brokaw 1982; Hubbell y Foster, 1986c). Pero la existencia de especies como Diplazium lonchophyllum (Polypodiaceae), Anthurium flexile (Araceae) Astrocaryum mexicanum (Palmae), todas del sotobosque, marcan una clara dominancia en la vegetación que se desarrolló sobre unos cuantos metros por arriba del suelo de la EBTLT (ver además Calvo et al., datos no publ.; Dirzo, et al., 1990; Martínez-Ramos, 1991). Sin embargo, también es cierto que tanto las familias del sotobosque como las del dosel parecen presentar como tendencia general un grupo reducido de especies dominantes y un gran grupo de especies raras.

Es claro que el mosaico de regeneración juega un papel en la estructuración de las comunidades arbóreas. Por otro lado, el estudio aquí presentado muestra tendencias en la distribución y abundancia de la comunidad de helechos herbáceos terrestres estudiada en referencia también al mosaico de regeneración. Sin embargo, cabe cuestionarse ¿qué tan importantes son los hábitats estudiados para la comunidad de helechos? Si bien es cierto que el mosaico de regeneración parece influir en los patrones de distribución de las especies de helechos estudiada, no queda claro aún cuáles son los factores ambientales responsables

y a qué escala espacial operan entre y dentro de los hábitats. Por ejemplo, entre los hábitats maduros y los claros puede existir todo un gradiente continuo de humedad dentro del cual se afecten diferencialmente procesos fundamentales del ciclo de vida de los helechos (como la germinación, o la reproducción del gametofito). La mayoría de las especies presentan abundancias ínfimas en el sitio de estudio. De hecho, casi el 50% de las especies se encuentran solamente en una subunidad de muestreo (4 m ; Cuadro III). Dadas estas condiciones no es posible determinar si existe una relación clara entre el patrón de distribución encontrado y las características biológicas de las especies en respuesta al ambiente del mosaico. Podría ser entonces, que la distribución de estas especies en sus hábitats sea igual a la probabilidad de encontrarlas en ellos por azar. Un estudio posterior, que contemple estos patrones de baja abundancia, puede ser diseñado pensando en una valoración de la variación a una escala mayor.

Las especies con frecuencias mayores (las 6 especies más abundantes del censo, Cuadro III) parecen responder de manera diferente (Figuras 15 y 16, Cuadro IX) a las distintas condiciones ambientales impuestas por el mosaico de regeneración de la selva. De cualquier forma, las frecuencias para 3 de ellas (Cuadro III) siguen siendo muy reducidas a pesar de que el área censada (2.5 ha) no es pequeña (en promedio para los estudios de este tipo realizados en selvas). Sin embargo, se sigue encontrado una tendencia fuerte a la segregación de las especies en distintos hábitats. Esta segregación puede estar reflejando la respuesta biológica, que en un momento dado implica la tolerancia y el desempeño de las especies en cada hábitat.

¿Cómo se confronta este resultado con las hipótesis de organización de comunidades? Si las hipótesis de equilibrio se encuentran cerca de la realidad, la estructura

de la comunidad de helechos herbáceos terrestres estudiada reflejaría características biológicas de las especies ajustadas a nichos ambientales distintos. Así, por ejemplo, si la selva es talada y dejada a sucesión hasta su estado de desarrollo previo es esperable una recolonización por las especies de helechos en un patrón muy similar al encontrado actualmente en la comunidad de HHT. Las condiciones biológicas de "preferencia" de las especies por ciertos hábitats, se mantiene una distribución y abundancia dentro de un rango predecible.

Sin embargo, para evaluar la idea antes expuesta es necesario probar si realmente el patrón de distribución de las especies responde a ajustes biológicos de ellas a las condiciones ambientales que operan en su rango de distribución. De manera general, estudios demográficos de las especies podrían ofrecer parte de la respuesta. Variables como la tasa de sobrevivencia, crecimiento y/o reproducción pueden usarse como criterios del ajuste de las especies a un hábitat particular. Un experimento de introducción de cohortes de gametofitos y/o esporofitos, y su seguimiento temporal por especie a los diferentes hábitats puede ser útil en este sentido. La evaluación de los factores bióticos (tales como enfermedades y daños por herbívoros), como factores de control ó regulación poblacional, debería comprometerse en estos estudios. Complementariamente, o aquí alternativamente, sería indispensable hacer estudios ecofisiológicos que evaluaran los mecanismos funcionales de dichos ajustes. Por ejemplo, experimentalmente se puede establecer un gradiente de algunos factores ambientales (como luz y humedad) en el que se evalúe el rendimiento (con variables fisiológicas, como tasas metabólicas y/o productividad per capita) de las especies en este gradiente, en distintas fases del ciclo de vida. Si la evidencia de todos estos estudios no documentaran ajustes fuertes de las especies a sus supuestos

habitats particulares quedaría en pie la posibilidad de una organización laxa de la comunidad, en la que factores históricos y azarosos podrían desempeñar un papel importante.

Los resultados discutidos en ese trabajo permiten sugerir que en el sotobosque de la selva estudiada, un lugar aparentemente inhóspito en su ambiente lumínico, las especies de helechos se separan en su distribución y abundancia por respuestas biológicas distintas. Este patrón podría ser el mismo para otras comunidades del sotobosque, lo que podría indicar que en este estrato las especies residentes responden especializándose en distintos habitats. Esta proposición, sin embargo, espera estudios futuros que confirmen definitivamente las ideas aquí planteadas sobre la comunidad de helechos terrestres de una selva húmeda neotropical.



VII. BIBLIOGRAFIA CITADA

- Austin, M.P. 1985. Continuum concept, ordination methods, and niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16:39-61.
- Bazzaz F.A., Pickett, S.T.A. 1980. The physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.
- Bazzaz, F.A. 1984. Demographic consequences of plant physiological traits: some case studies. *In: Sarukhán, J. y Dirzo R. (Eds.). Perspectives in plant population ecology.* Sinauer, pp. 324-346. Colorado. USA.
- Bold, H.C., Alexopolus, C.J. y Delevoryas, T. 1980. *Morphology of plantas and fungi.* Harper and Row Publ. N.Y. USA.
- Bongers, F., Popma, J., Meave del Castillo, J., Carabias, J. 1987. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-80.
- Bongers, F. y Popma, J. 1988. Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest. Tesis doctoral. Utrech. Holanda.
- Brandani, A., Harstorn, G.S. y Orians, G.H. 1987. Internal heterogeneity of gaps and tropical tree species richness. *J. Trop. Ecol.* 4: 99-119.
- Brokaw, N.V.L. 1982. Treefalls: frequency, timing and consequences. *In: Leigh E.G., Jr. (Ed.) The ecology of a tropical forest*, pp. 101-108. Washington, D.C. The Smithsonian Institution Press. USA.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Gap phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.
- Canham, C.D., y Marks, P.L. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. *In: Pickett, S.T.A. y White, P.S. (Eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, pp. 197-217. Acad. Press. Orlando. USA.
- Clark, D.A. y Clark, D.B. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66: 1884-1892.

- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-33.
- Collins, B.S., Dunne, K.P. y Pickett, S.T.A. 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. *In*: Pickett, S.T.A. y White, P.S. (Eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, pp. Academic Press. USA.
- Collins, B.S. y Pickett, S.T.A. 1987. Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwoods forest. *Vegetatio* 70: 3-10.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Corlett, R.T. 1990. Flora and reproductive phenology of the rain forest at Bukit Tomah, Singapore. *Jour. Trop. Ecol.* 6: 55-63.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory. The Dynamics of animal plant interactions*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Crawley, M.J. 1986. *Plant Ecology*. Blackwell. USA.
- Chazdon, C.D., y Fetcher, N. 1984. Light environments of tropical forests. *In*: Medina, E., Mooney, H.A., Vazquez-Yanes, C. (Eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, pp. 27-36. Dr. W. Junk. The Hague.
- Chazdon, R.L. 1987. Aspectos importantes para el estudio de los regímenes de luz en bosques tropicales. *Rev. Biol. Trop.* 35 (supl. 1): 191-196.
- Chazdon, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to the forest understory plants. *Adv. Ecol. Res.* 18: 1-63.
- Chesson, P.L. y Warner, R.R. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist* 117: 923-943.
- Denslow, S.J. 1980. Gap partitioning among tropical forest trees. *Biotropica* 12(supplement): 47-55.
- Denslow, S.J. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431-51.
- Deverall, B.J. 1977. *Defense mechanisms of plants*. Cambridge University Press. USA.
- Diamond, J. y Case, T. 1986. *Community Ecology*. Harper & Row. USA.
- Dirzo, R. 1984a. Herbivory: a phytocentric overview. *In*: R. Dirzo y J. Sarukhan (Eds.). *Perspectives on plant population ecology*. pp. 141-165. Sanderland. Sinauer. USA.

- Dirzo, R. 1984b. Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. In: E. Medina, H.A. Mooney y C. Vazquez-Yañes (Eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, pp. 209-224. The Hague: Dr. W. Junk Publishers.
- Dirzo, R., Horvitz, C.C., Quevedo, O., Lopez, M.A. 1991. The effects of gap size and age on the understory community of a tropical mexican rain forest. *Enviado al Journal of tropical ecology* 1991.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* 38: 209-221.
- Ezcurra, E. 1984. The vegetation of el Pinacate, Sonora. A quantitative study. Tesis Doctoral. UCNW. U.K.
- Ezcurra, E., Equihua, M. y López-Portillo, J. 1987. The desert Vegetation of El Pinacate, Sonora, Mexico. *Vegetatio* 71: 49-60.
- Foster, R.B. y Brokaw, N. 1982. Structure and history of the vegetation of Barro Colorado Island In: Leigh, E.G.Jr., Rand, A.S., y Windsor, D.M., (Eds.). *The ecology of a neotropical forest: seasonal rhythms an longer-term changes*. Washington. DC Smithsonian Institute. USA.
- Gentry, H.A. y Emmons, H.L. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory off neotropical forests. *Biotropica* 19(3): 216-227.
- Gentry, A.H. y Dodson, C.H. 1987. Contribution of non trees to species richness of tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149-156.
- Gauch, G.H.jr. 1982. *Multivariate analisis in community ecology*. Cambridge University Press. USA.
- Gomez-Pompa, A. 1976. *Investigaciones sobre la regeneracion de selvas altas en Veracruz, México*. Ed. Continental, México.
- Green, R.H. 1980. Multivariate approaches in ecology: The assessment of ecologic similarity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 1-14.
- Greig-Smith, P. 1964. *Quantitative plant ecology*. Segunda edición. Londres, Butterworth. UK.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107- 145.
- Hanski, I. 1983. Coexistence of competitors in patchy environment. *Ecology* 64(3): 493-500.

- Hartshorn, G.S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson, P.B. y Zimmerman M.H. (Eds.). Tropical trees as living systems, pp. 617-638. Cambridge University press. USA.
- Hartshorn, G.S. 1980. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for the conservation of tropical trees. In: Sutton S.J., Whitmore T.C. y Chadwick, A.C. (Eds.). Tropical rain forest: ecology and management, pp. Blackwell, Oxford. UK.
- Holtum, R.E. 1968. Flora of Malaya. vol 2, Ferns. Govt. Printing office, Singapore.
- Holtum, R.E. 1938. Manual of Pteridology. F.R. Verdoorn. (Ed.) The Hague Martinus. Nijhoff. 420-450.
- Horvitz, C.C. y Schemske, D.W. 1984. Effects of ants and ant-tended herbivores on seed production of a neotropical herb. Ecology 65: 1369-1378.
- Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In: Sutton, S., Whitmore, T.C. y Chadwick, A. (Eds.). Tropical rain forest: ecology and management, pp. 25-41. Blackwell, Oxford.
- Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 1984. Methodologies for the study of the origin of tree diversity in a neotropical rain forest. In: Maury-Lechon, G., Handley, M. y Younes, T. (Eds.). The Significance of species diversity in tropical rain forest ecosystems, pp. 8-13. Biology international (IUBS, Paris).
- Hubbell, S.P. y Foster R.B. 1986a. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. Capitulo 3, In: Crawley, M.J.(Ed.). Plant Ecology, pp. Blackwell, Oxford, U.K.
- Hubbell, S.P. y Foster R.B. 1986b. Biology, chance and history, and the structure of tropical tree communities. Capitulo 19, In: Diamond, J. y Case, T.J. (Eds.). Community Ecology, pp. Harper and Row. N.Y. USA.
- Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 1986c. Commonness and rarity in a neotropical rainforest: Implications for tropical tree conservation. Capitulo 10, In: Soulé, M.E. (Ed.). Conservation biology: science of scarcity and diversity, pp. Sinauer, Sunderland, Mass. USA.
- Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 1987a. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. Revista de Biología tropical 35 (suplemento I): 7-22.
- Hubbell, S.P. y Foster, R.B. 1987b. The spatial context of regeneration in a neotropical forest. Capitulo 19, In: Gray, A. (Ed.). Colonization, succession and stability, pp. Blackwell, Oxford, UK.

- Kira, 1978. Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forests of south east Asia with special reference to Pasoh Forest, West Malasia. *In*: Tomilson, P.B. y Zimmerman, M.H. (Eds.). *Tropical trees as living systems*, pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Levey, D.J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distribution of understory birds and plants. *Ecology* 69(4): 1076-1089.
- Lira, R. y Riba, R. 1984. Aspectos fitogeográficos y ecológicos de la flora pteridofítica de la Sierra de Santa Marta, Veracruz, México. *Biotica* 9: No. 4.
- MacArthur, R.H. y Wilson E.O. 1963. An equilibrium theory of insular geography. *Evolution* 17: 373- 387.
- Magurran, E.A. 1988. *Ecological Diversity and its measurement*. Princeton University Press. USA.
- Martinez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perenifolias. *In*: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. (Eds.) *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*, pp. 191-239. Vol.II. INIREB. Ed. Alhambra, México.
- Martinez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E., Sarukhan, J., Piñero, D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76: 700-716.
- Matteucci, S. D. y Colma, A. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C. USA.
- May, R.M y Anderson, R.M. 1979. Population biology of infectious diseases. *Nature* (Londres), B, 219: 281-313.
- Noy-Meir, I., 1973. Data transformation in ecological ordination: I. Some advantages of non-centering. *J. Ecol.* 61: 329-341.
- Noy-Meir, I. 1975. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *J. Ecol.* 63: 459-483.
- Noy-Meir, I., y Van der Maarel, E. 1987. Relations between community theory and community analysis in vegetation science: some historical perspectives. *Vegetatio* 69: 5-15.
- Orians, G.H. 1982. The influence of tree falls on tropical forest detree species richness. *Trop. Ecol.* 23: 255-279.
- Pacheco, L. y Lorea-Hernández, F.G. 1985. Claves para la identificación de los generos de Pteridophyta de Veracruz, México. *Biotica*: 10 No. 2.

- Page, C.N. 1979. The experimental botany of ferns. Dyer, S. (Ed.). deLondon: Academic Press. UK.
- Pérez-García, B., Orozco-Segovia A. y Riba, R. 1982. El banco de deesporas de helechos en el suelo de Los Tuxtlas, Ver. Boletín de la sociedad botánica de México. No. 43.
- Putz, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. Ecology 65: 1713-1724.
- Rabinowitz, D.1981. Seven forms of rarity. In: Syngé, H. (Ed.). deThe biological aspects of rare plant conservation, pp. 205-217. John Wiley & Sons. Chichester, USA.
- Riba, R. y Pérez-García, B. 1979. Estudio botánico y ecológico de dela región del rio Uxpanapa, Veracruz. No. 9 Pteridofitas. Biotica 4: 135-139.
- Riba, R. 1981. Flora de Veracruz. Fascículo 17. Cyatheaceae. INIREB. de Xalapa, Veracruz, México.
- Riba y Reyes, 1990. *Pityrogramma calomelenos* (L.) Link Adiantaceae on layers of volcanic ash in Los Tuxtlas, Veracruz Mexico.
- Ricklefs, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species dediversity: a hypothesis. American Naturalist 111: 376-381.
- Rowell, C.H.F., Rowell-Rahier, M., Braker, H.E., Cooper-Driver, de G.y Gómez, L.D. 1983. The palatability of ferns and the ecology of two tropical forest grasshoppers. Biotropica 15(3): 207-216.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. In: Tomlinson, P.B. y Zimmerman M.H. (Eds.). Tropical trees as living systems, pp. 163-184. Cambridge University press.
- Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. American Naturalist 122: 240-285.
- Smith A.R. 1972. Comparison of fern and flowering plant distributions with some evolutionary interpretations for ferns. Biotropica 4(1): 4-9.
- Smith, A.P. 1987. Responses of tropical forest understory herbs to enviromental heterogeneity. Rev. Biol. Trop. 35: (Supl.1), 111-119.
- Sokal, R.R. y Rohlf, J.R. 1981. Biometry. W.H Freeman and Co. N.Y. USA.
- Soulé, M.E., y Wilcox, B.A. (Eds). 1980. Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. USA.

- Sousa, W. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-91.
- Strong, D. 1977. Epiphyte loads, tree falls, and Perennial forest dedisruption: a mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *Journal of Biogeography* 4: 215-218.
- Terborgh, J.W. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. *In*: Estrada, A. y Flemming, T.H. (Eds.). *Frugivores deand seed dispersal*, pp. 371-384. Dr. W. Junk. The Hague, Netherlands.
- Thompson, J.N. 1980. Treefalls and colonization patterns of temperate forest herbs. *The American Midland Naturalist* 104(1).
- Tryon, R.M. 1972. Development and evolution of fern floras of oceanic islands. *Biotropica* 2: 76-84.
- Tryon, R.M., Voeller, B., Tryon, A., Riba, R. 1973. Fern biology in Mexico: a class field study. *BioScience* 23: No.1.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and ecosystems* (2nd. ed.) Macmillan, New York.
- Whitmore, T.C. 1974. Change with time and the role of cyclones in tropical rain forest on Kolombangara, Solomon islands. *Commonw. For. Inst. Paper* 46.
- Whitmore, T.C. 1978. Gaps in the forest cannopy. *In*: Tomlinson, P.B. y Zimmerman M.H. (Eds.). *Tropical trees as living systems*, pp. . Cambridge University Press. USA.
- Whitmore, T.C. 1985. Tropical succession. *Nature* 315: 217
- Young, K.H. y León, B. 1989. Pteridophyte species diversity in the central peruvian amazon: importance of edaphic specialization. *Brittonia* 41(4): 388-395.



B.H.T. (tomado de J. B. S. P.)
 T = Tomado de J. B. S. P.

Apendice A: Lista de especies de
 1947 y complementada con listas de
 Rujicic = Rujicic

VIII APENDICES

Forma de vida

T

R

T

T

T

T

R

H

T

E

R

T

T

E

T

R

T

T

E

E

T

T

S

T

R

T

T

E

T

T

E

T

FAMILIA MARATTIACEAE

Dasylirion (L.) Smith

Dasylirion (L.) Moench

FAMILIA POLYPODIACEAE *

Adiantum (L.) F. & M.

Adiantum (L.) Willd.

Apendice A . Lista de especies de pteridofitas de La EBTLT (tomado de Ibarra y Sinaca, 1987 y completado con datos de campo). Se incluye la forma de vida. T= terretres R= Rupícolas E= Epífitas.

FAMILIA MARATTIACEAE

Forma de vida

Danaea nodosa (L.) Smith,.

T

Olferisa cervina (L.) Moran,.

FAMILIA POLYPODIACEAE *

Adiantopsis radiata (L.) Fée

R

Adiantum concinnum Willd.

T

A. pulverulentum L.

T

A. tetraphyllum Kunth ex Willd.

T

A. trapeziforme L.

T

Asplenium auriculatum Sw.

R

A. auritum Sw.

E

A. cristatum Lam.

T

A. cuspidatum Lam.

E

A. formosum Willd.

R

A. hoffmannii Hieron.

T

A. laetum Sw.

T

A. pyramidatum Liebm.

E

A. serratum L.

T

A. uniseriale Raddi

R

Blechnum fraxineum Willd.

T

Bolbitis bernoullii (Khunth ex Christ) Ching,.

T

Bolbitis pergamentacea (Maxen) Ching

T

Campyloneurom angustifolium (Sw.) Fée

E

C. xalapense Fée

E

Ctenitis melanosticta (Kunze) Copeland

T

Didymochlaena truncatula (Sw.) J. Smith

S

Diplazium lonchophyllum Kunze

T

Elaphoglossum latifolium (Sw.) J. Smith

R

Lastreopsis effusa (Sw.) J. Smith

T

Lomariopsis recurvata Fée

T

Lonchitis hirsuta L.

Microgramma nitida (J. Smith) A.R. Smith

E

Nephrolepis biserrata (Sw.) Schot

T

N. exaltata (L.) Schot

T

Niphidium crassifolium (L.) Lellinger

E

Hemionitis palmata L.

T

Forma de vida

- Peltapteris peltata* (Sw.) Morton
- Pityrogramma calomelanos* (L.) Link.
- Pleopeltis angusta* Kunth ex Willd.
- P. crassinervata* (Fée) H. Moore
- P. revoluta* (Spreng. ex Willd. A. R. Smith
- Polypodium fallax* Schldl. & Cham.
- P. furfuraceum* Schldl. & Cham.
- P. polypodioides* (L.) Watt
- P. rhachipterygium* Liebm.
- P. triseriale* Sw.
- Pteridium aquilinum* (L) Kunth
- Pteris altissima* Poiret
- Tectaria heracleifolia* (Wiild.) Under.
- Thelypteris blanda* (Fée) Reed
- T. dentata* (Forsskal) E St. John
- T. imbricata* (Liebm.) Reed
- T. meniscioides* (Liebm.) Reed
- T. resiliens* (Maxen) A.R.Smith
- T. rhachiflexuosa* Riba
- T. tetragona* (Sw.) Small
- T. torresiana* (Gaud.) Alston
- Vittaria dimorpha* K. Muller
- V. lineata* K. Mueller

E
T
T
E
E
E
E
E
R
E
T
T
T
T
T
T
T
T
T
T
T
R
R
R

FAMILIA SCHIZAEACEAE

- Lygodium heterodoxum* Kunze
- L. venustum* Sw.
- Schizaea elegans* (Vahl) Sw.

T
T
T

APENDICE B. Valores sinecológicos para los cuatro hábitats del mosaico de regeneración de la selva de la EBTLT.

COBERTURA DEL HABITAT 1 BORDE (21% del total)

SP	COB	%COB	FREC	FREC.ABS	FREC.REL	VI
Dilo	31.59	77.45	40	93.02	64.52	141.96
Bobo	8.21	20.13	14	32.56	22.58	42.71
Lihe	0.5	1.23	2	4.65	3.23	4.45
Thrh	0.41	1.01	4	9.3	6.45	7.46
Lore	0.05	0.12	1	2.33	1.61	1.74
Thre	0.02	0.07	1	2.33	1.61	1.69
	40.79	100	43	144.19	100	200

COBERTURA DEL HABITAT 4 CLARO (12% del total)

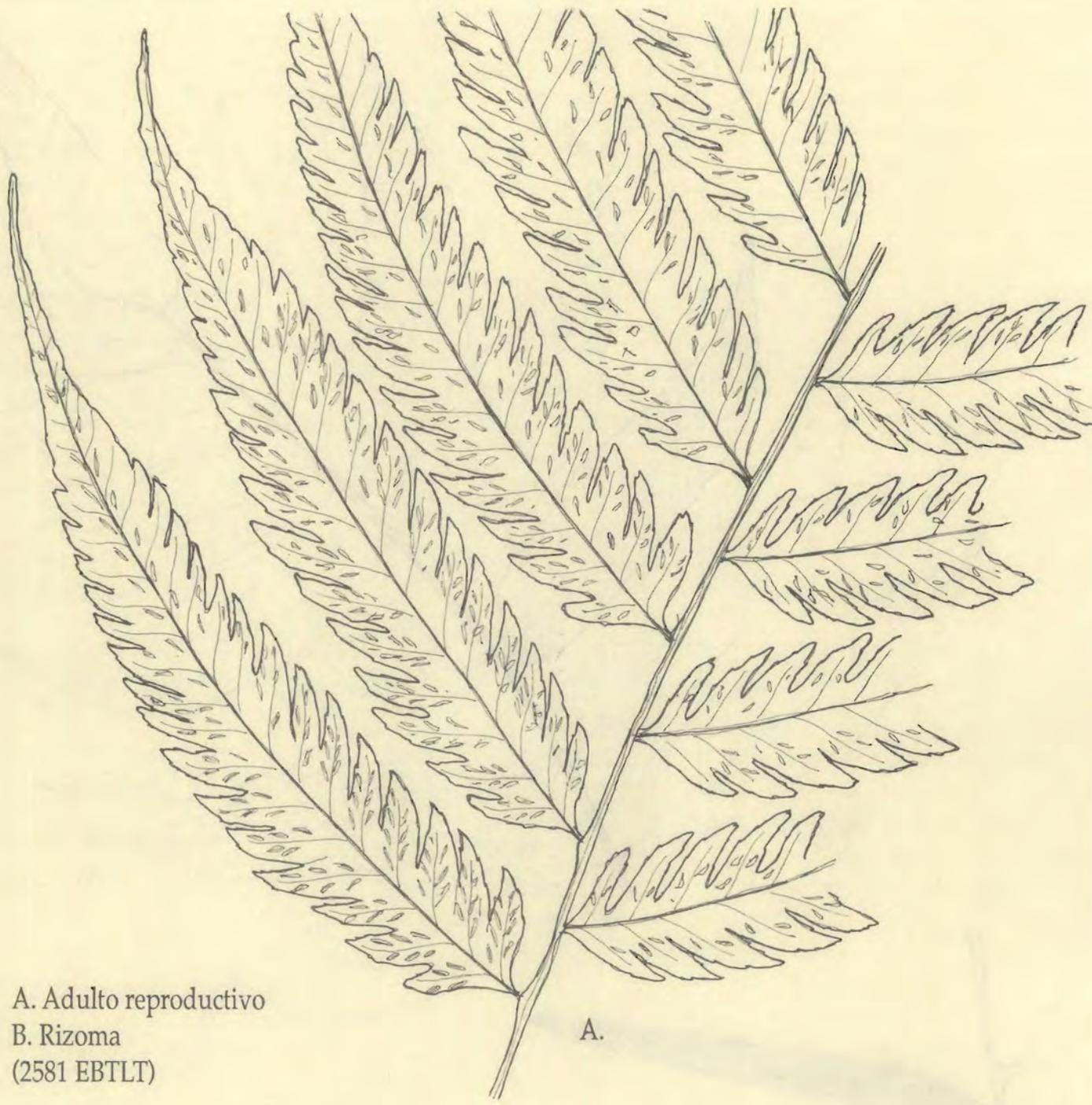
SP	COB	%COB	FREC	FREC.ABS	FREC.REL	VI
Dilo	14.63	78.17	22	91.67	44.9	123.07
Bobo	2.89	15.44	11	45.83	22.45	37.89
Thrh	0.99	5.29	8	33.33	16.33	21.62
Porh	0.13	0.69	1	4.17	2.04	2.74
Aspl	0.05	0.27	3	12.5	6.12	6.15
Especie28	0.04	0.21	1	4.17	2.04	2.25
Especie18	0.01	0.05	1	4.17	2.04	2.09
Live	0.01	0.05	1	4.17	2.04	2.09
especie21	0.01	0.05	1	4.17	2.04	2.09
	18.76	100.24	24	204.17	100	200

COBERTURA DEL HABITAT 2 MADURO (61% del total)

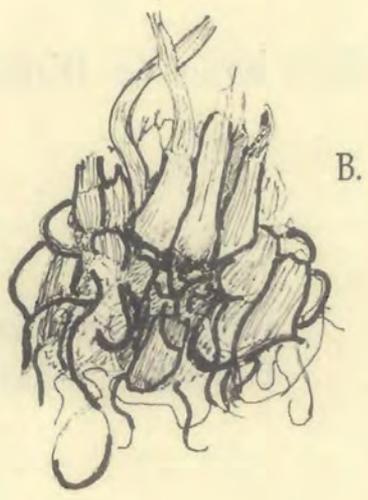
SP	COB	%COB	FREC	FREC.ABS	FREC.REL	VI
Dilo	47	64.92	112	92.56	61.88	126.8
Bobo	20	27.62	24	19.83	13.26	40.88
Thrh	3	4.14	27	22.31	14.92	19.06
Dano	2	2.76	2	1.65	1.1	3.87
Lihe	0.09	0.12	2	1.65	1.1	1.23
Lore	0.07	0.1	3	2.48	1.66	1.75
Porh	0.07	0.1	2	1.65	1.1	1.2
Thre	0.06	0.08	5	4.13	2.76	2.85
Hepa	0.03	0.04	1	0.83	0.55	0.59
Live	0.03	0.04	1	0.83	0.55	0.59
Especie32	0.03	0.04	1	0.83	0.55	0.59
Aspl	0.02	0.03	1	0.83	0.55	0.58
	72.4	100	121	149.59	100	200

COBERTURA DEL HABITAT 3 CAÑADA (4% del total)

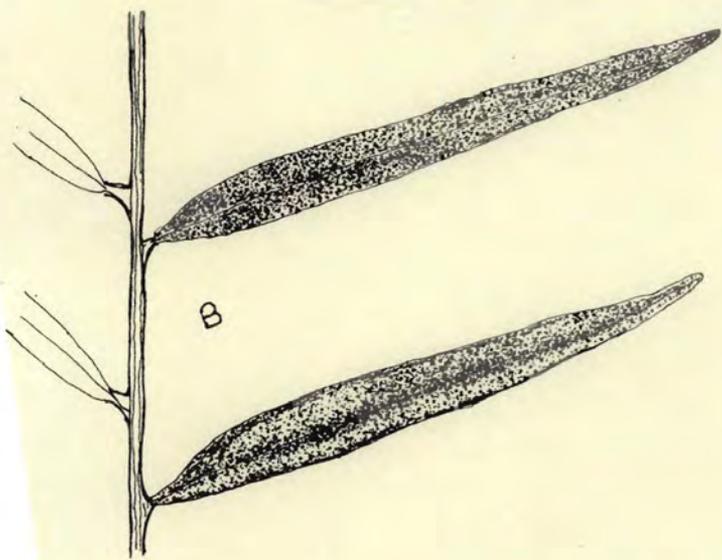
SP	COB	%COB	FREC	FREC.ABS	FREC.REL	VI
Dano	2.87	48.89	1	12.5	4.17	53.06
Dilo	1.07	18.23	6	75	25	43.23
Thre	0.6	10.22	6	62.5	20.83	31.05
Thde	0.59	10.05	1	12.5	4.17	14.22
Porh	0.3	5.11	3	37.5	12.5	17.61
Lihe	0.17	2.9	1	12.5	4.17	7.06
Thrh	0.11	1.87	2	25	8.33	10.21
Bobo	0.09	1.53	1	12.5	4.17	5.7
Thim	0.04	0.68	2	25	8.33	9.01
Live	0.03	0.51	2	25	8.33	8.84
	5.87	100	8	300	100	200



A. Adulto reproductivo
B. Rizoma
(2581 EBTLT)

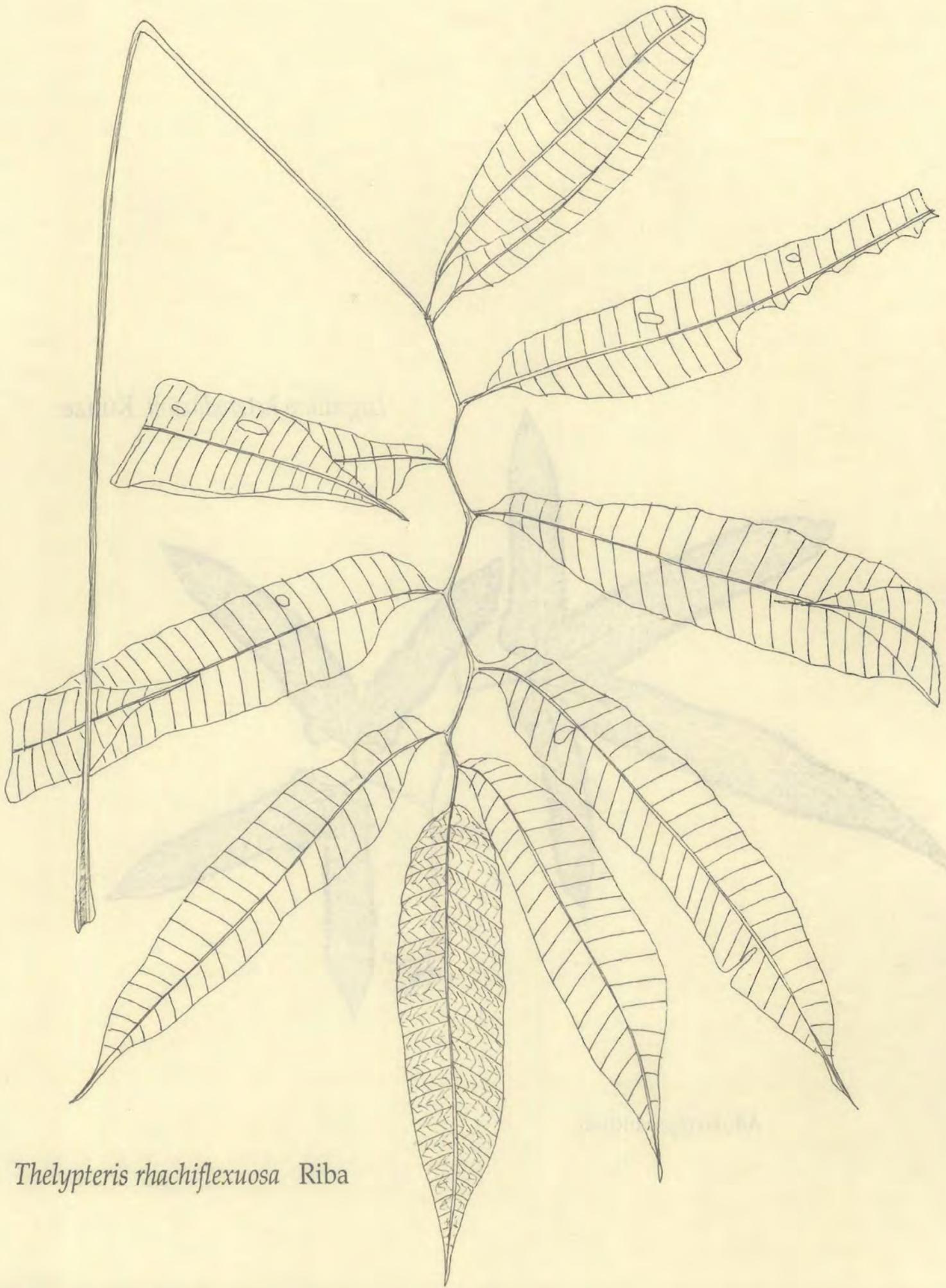


Diplazium lonchophyllum Kunze



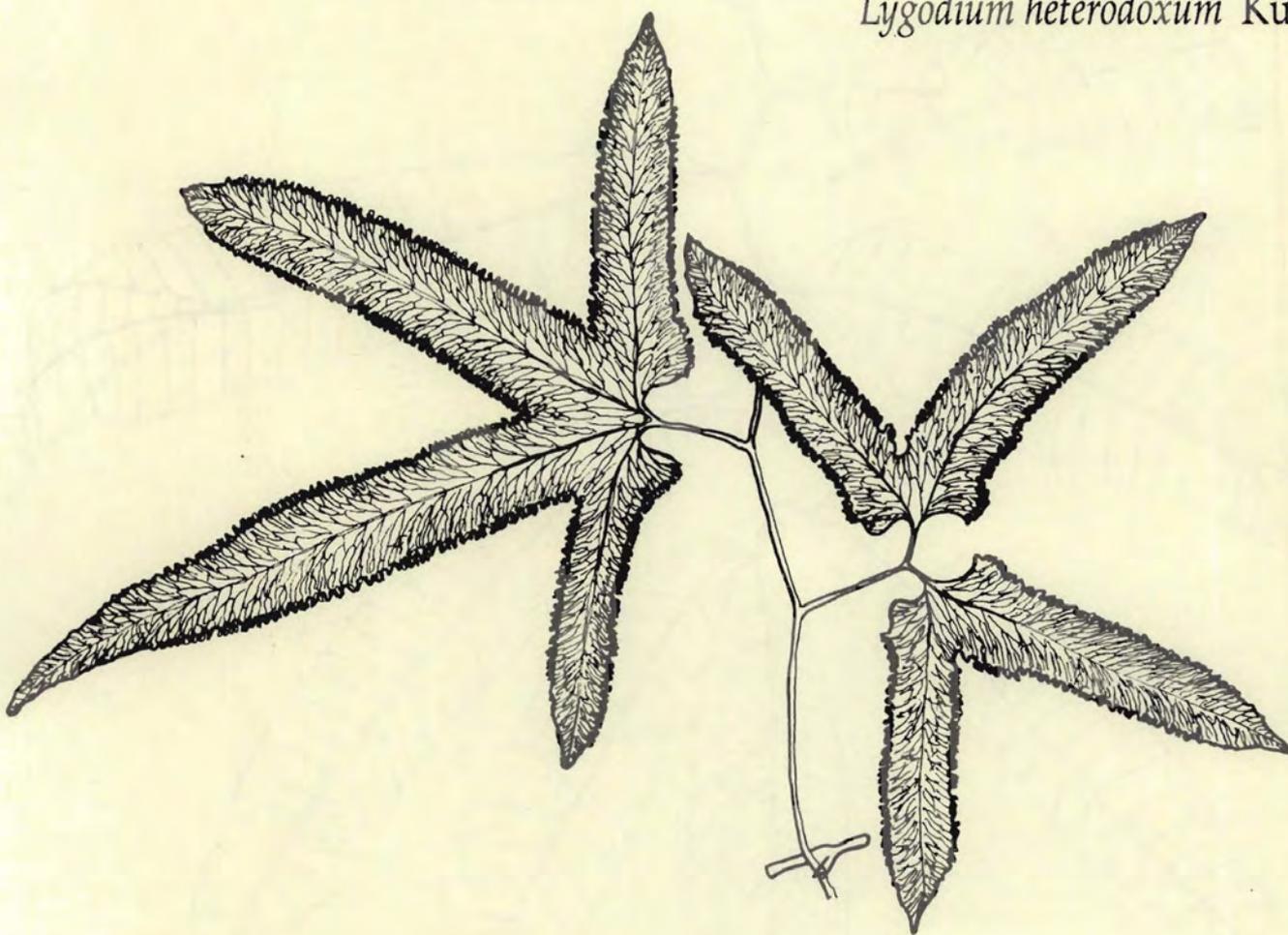
Bolbitis bernoullii (Kuhn ex Christ) Ching

A. Fronda vegetativa (adulto)
B. Fronda reproductiva



Thelypteris rhachiflexuosa Riba

Lygodium heterodoxum Kunze

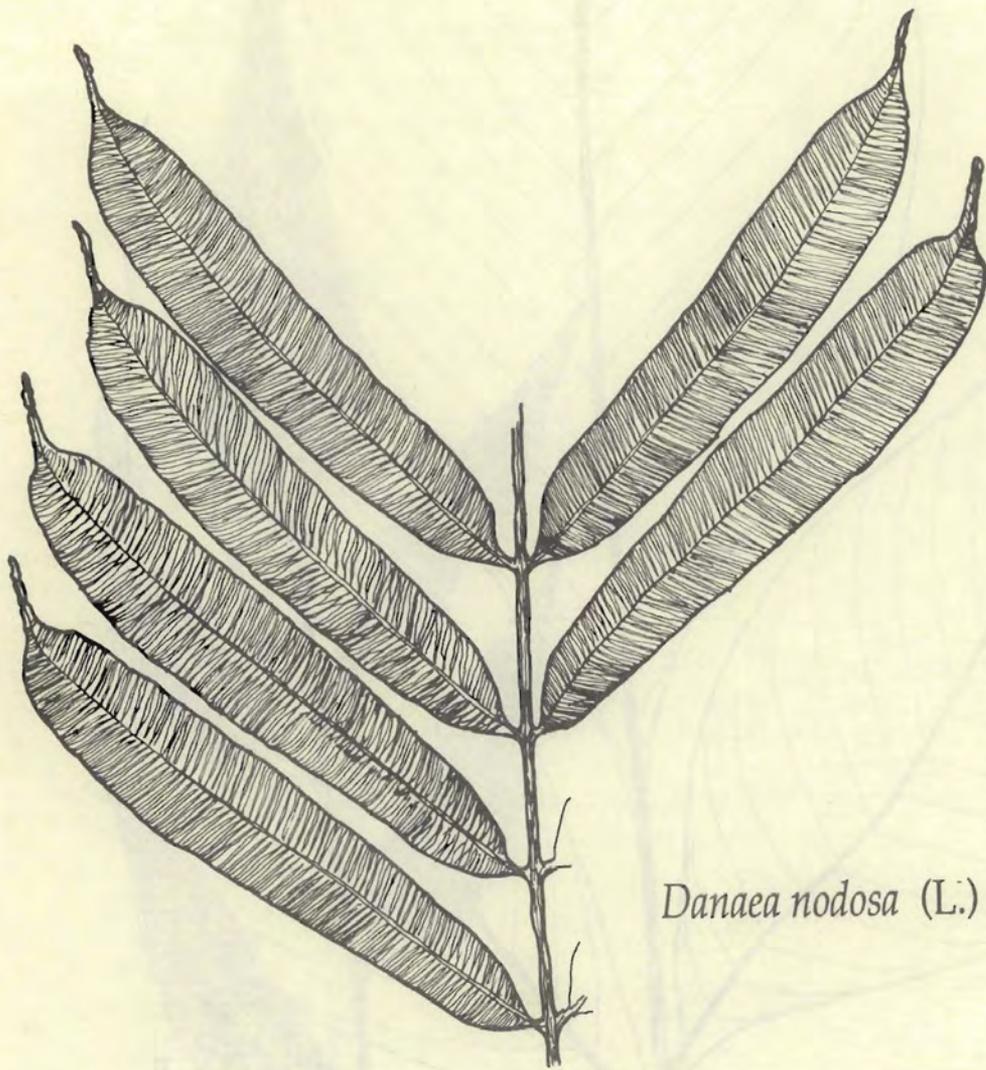


Adulto reproductivo



Bolbitis pergamentacea (Maxen) Ching

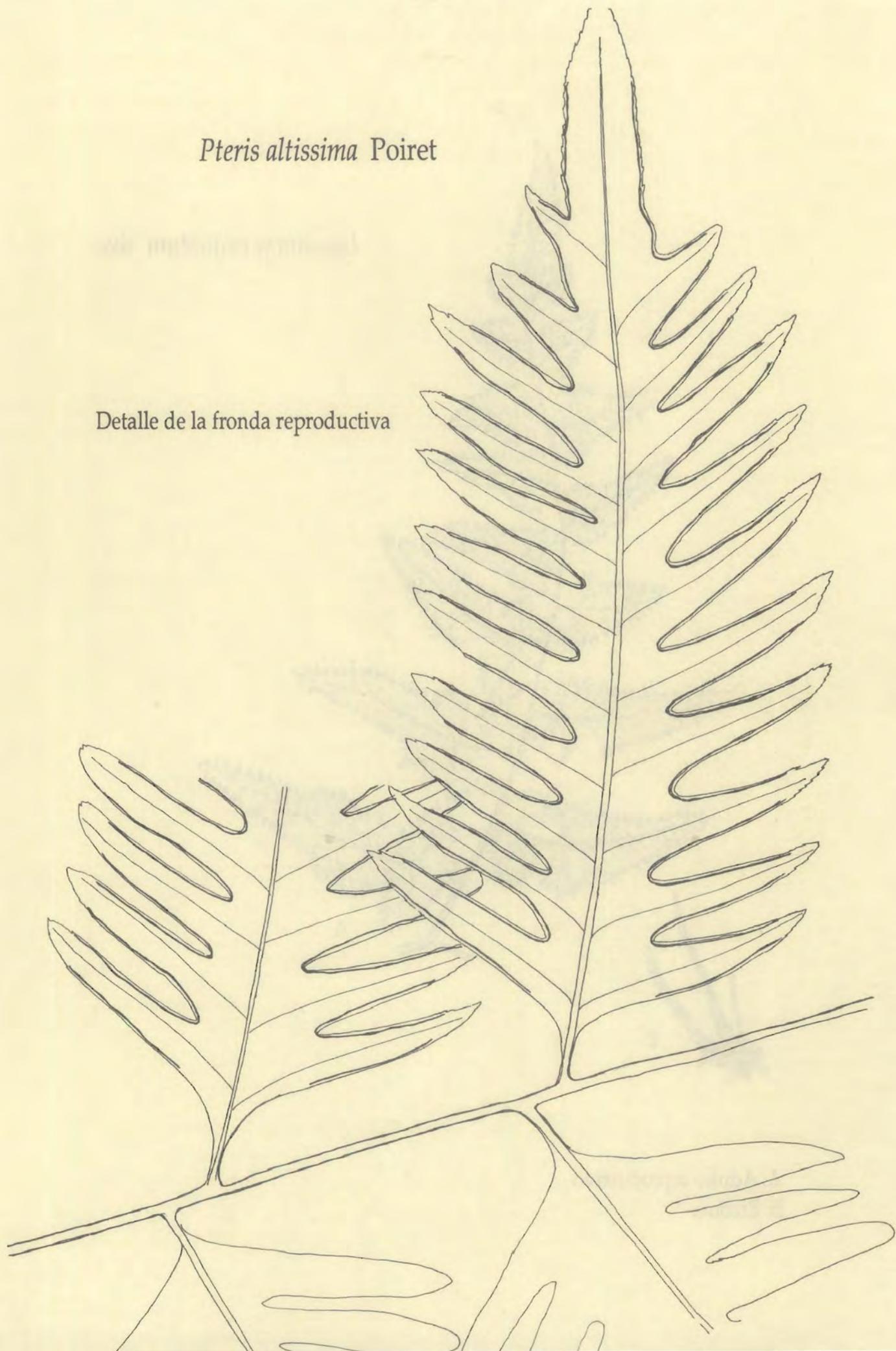
A. Fronda vegetativa
B. Fronda reproductiva



Danaea nodosa (L.) Smith

Pteris altissima Poiret

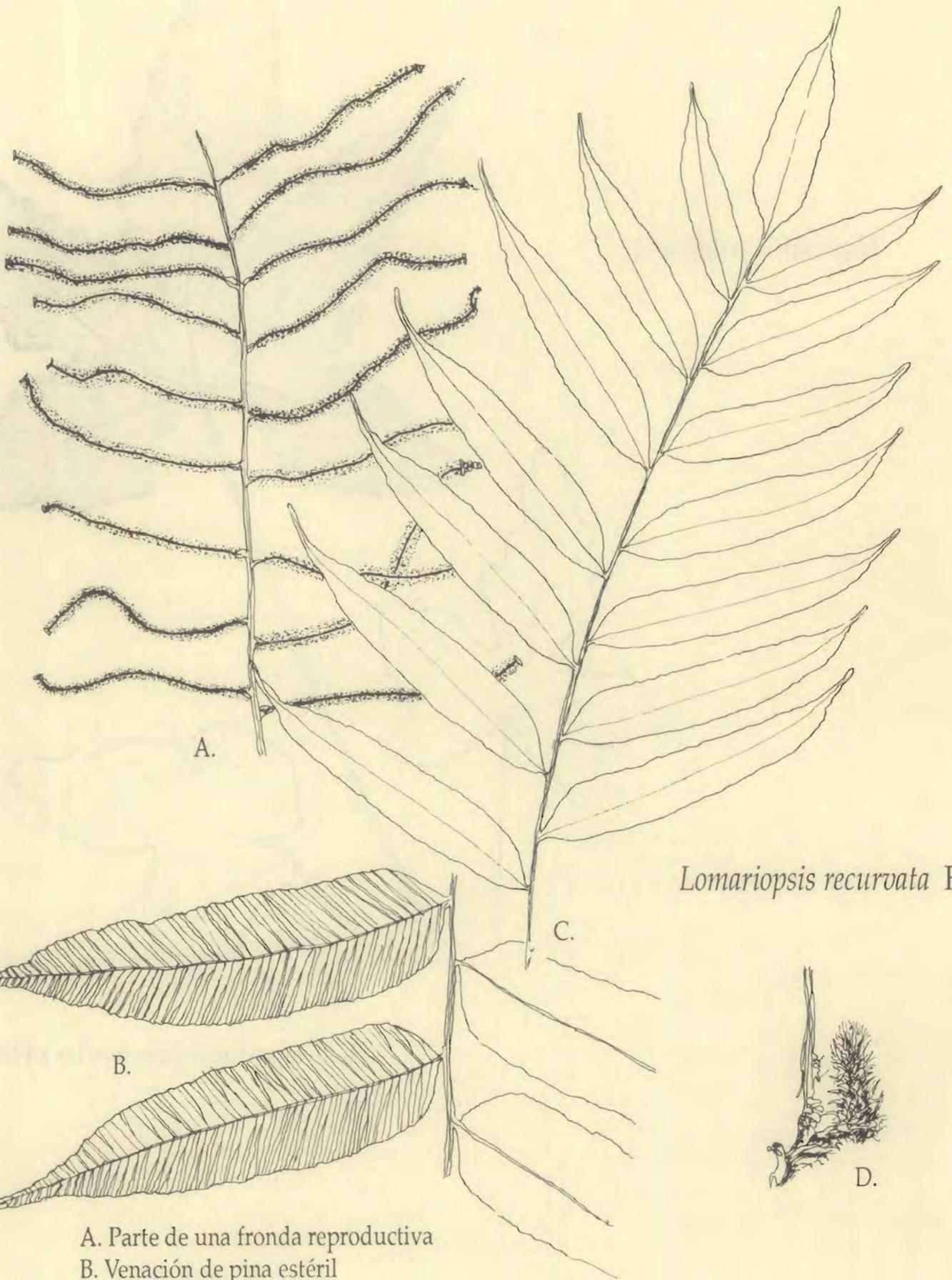
Detalle de la fronda reproductiva



Lygodium venustum Sw.



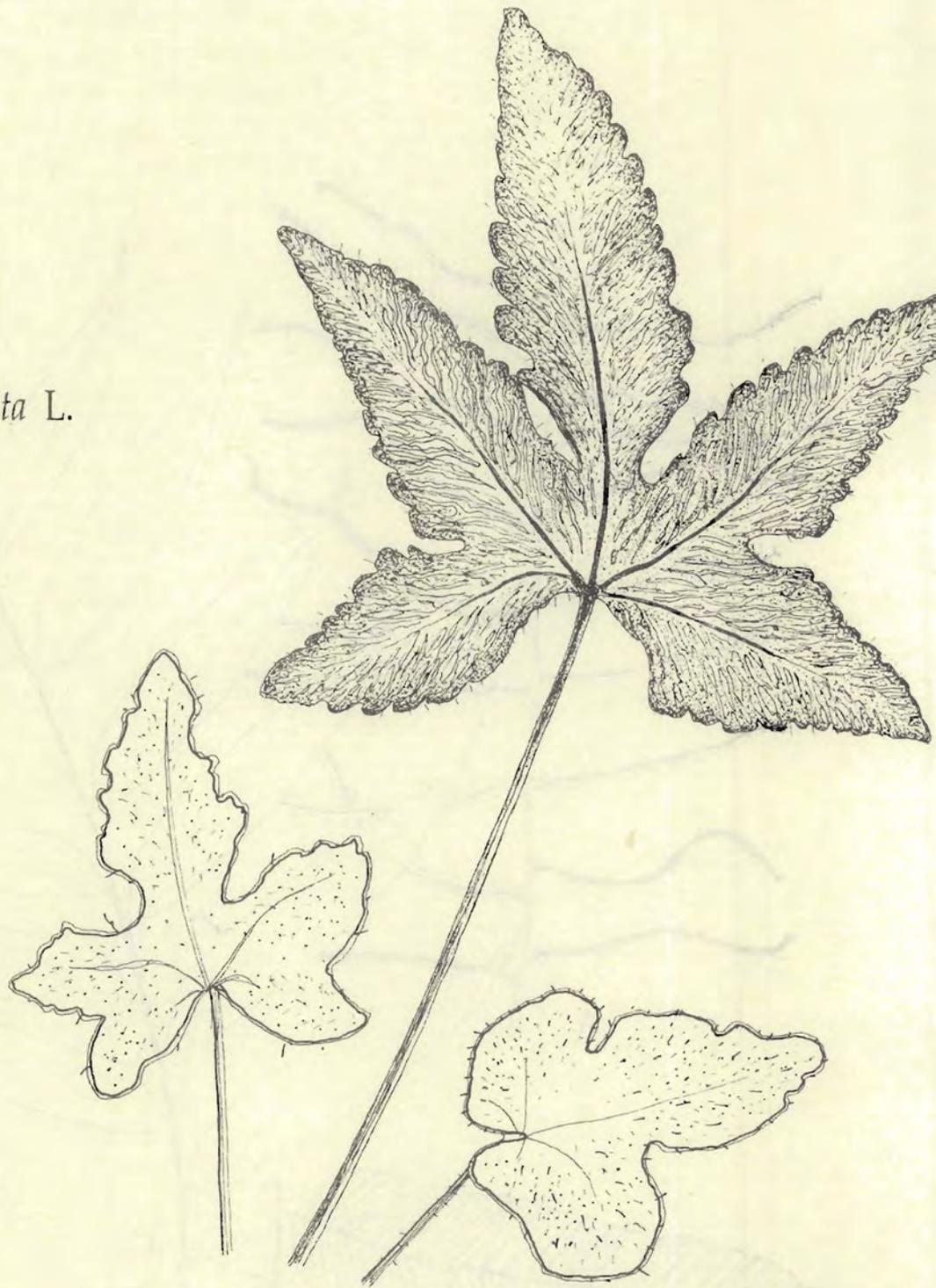
A. Adulto reproductivo
B. Rizoma



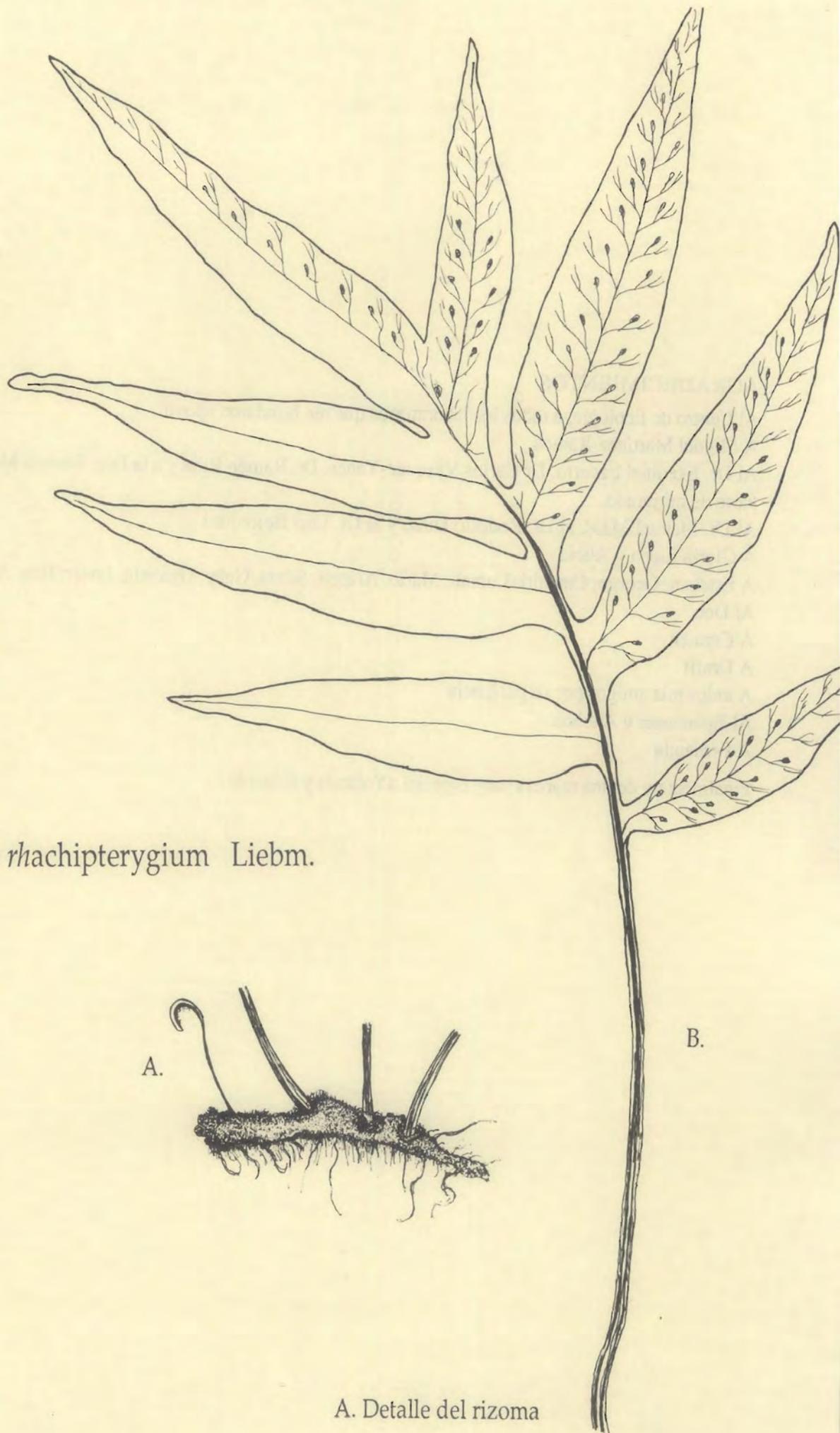
Lomariopsis recurvata Fée

- A. Parte de una fronda reproductiva
- B. Venación de pina estéril
- C. Apice de fronda estéril
- D. Rizoma

Hemionitis palmata L.



Adulto reproductivo con frondas jóvenes



Polypodium rhachipterygium Liebm.

A.

B.

A. Detalle del rizoma

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Ecología, a todos los laboratorios que me brindaron apoyo.

A Miguel Martínez-Ramos

Al Dr. Exequiel Ezcurra, Dr Carlos Vazquez-Yanes, Dr. Ramón Riba y a la Dra. Patricia Moreno por formar parte de mi jurado.

Al Dr. Manuel Maas, al Dr. Rodolfo Dirzo y al Dr. Luis Bojorquez

A Gloria Elena y Alicia

A Esteban, George, Cuicuri, Lumali, Mario, Araceli, Silvia, Gaby, Graciela, Javier, Tere, Ale, y a Carolina.

Al Doc

A Carmen

A Drafft

A todos mis amigos por su paciencia

Al Egomaster y Anchoa

A Fernanda

Finalmente y de una manera muy especial a Yolanda y Eduardo.