



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

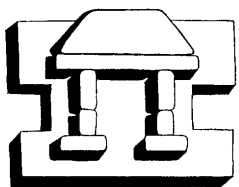
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**“LOS HELECHOS EPÍFITOS; ADAPTACIONES EN
POLYPODIACEAE”**

SEMINARIO DE TITULACIÓN
TÓPICOS SELECTOS EN BIOLOGÍA

TESINA
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIÓLOGA
PRESENTA

LILIA SÁNCHEZ GONZÁLEZ



IZTACALA

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSÉ DANIEL TEJERO
DIEZ

LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO

OCTUBRE 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

A mis padres por todo el amor y apoyo que siempre me han dado.

A Mario quien siempre me alentó a concretar este proyecto con su amor, su apoyo, comprensión y solidaridad.

A ti Gianluigi por todo el amor que me das.

A mi hermana por su cariño, amistad y apoyo incondicional.

Al Dr. José Daniel Tejero D. por su dedicación y apoyo para la culminación de esta tesina.

A Luisa Scheherezada por su amistad y ayuda en la elaboración de esta tesina.

A mi sobrino Omar por su amistosa colaboración en este trabajo.

Y como no quiero omitir a nadie también agradezco a:

A mis hermanos, sobrinos, amigos.

Y a todos los que han compartido conmigo parte del camino,

A los que han contribuido con su presencia y conocimientos

En mi formación personal y profesional

GRACIAS.

INDICE

Agradecimientos	Pag.
Resumen.....	3
Introducción.....	4
Ciclo de vida de los helechos.....	5
Objetivo.....	8
Método.....	8
Resultados.....	9
- La espora.....	9
- El gametofito.....	9
- El esporofito.....	11
- A) La mimercofilia.....	16
- B) Hojas colectoras de humus.....	17
- C) Formación de suelo (histosoles).....	17
Conclusiones.....	19
Bibliografía.....	20

RESUMEN

Las plantas epífitas desempeñan un papel muy importante en la dinámica de las comunidades, ya que ofrecen una gran cantidad de nichos y recursos que son aprovechados por multitud de grupos orgánicos. Entre los principales grupos de plantas epífitas se encuentran los helechos de la familia Polypodiaceae, los cuales están representados por numerosas especies en los bosques húmedos y subhúmedos de la zona montañosa tropical. Su importancia radica fundamentalmente en que son formadores del suelo de dosel; ambiente sumamente importante para mantener el balance hídrico del bosque y soportar una serie de microhábitats que pueden ser ocupados por multitud de otras comunidades tanto de epífitas como de organismos animales. Estas especies epífitas se mantienen en constante equilibrio con los forófitos debido a una dinámica que encierra adaptaciones fisiológicas y morfo-anatómicas. El alto grado de especialización de las epífitas polipodiáceas las ha hecho ser exitosas, adaptando su rizoma a una rápida multiplicación vegetativa y sus esporas, germinando en un tiempo menor que el de otros helechos; otra adaptación en algunas especies es la vía fotosintética MAC en la cual los estomas permanecen cerrados en la mayor parte del día y la apertura sólo es en la noche. Para obtener sus nutrientes han adoptado diversas estrategias como la mimercofilia (simbiosis con hormigas); hojas colectoras de humus y la desintegración lenta de sus hojas para formar suelos de dosel. Por lo anterior, el entendimiento de los helechos epífitos es de importancia para entender la dinámica de los ecosistemas beneficiados con su presencia y proponer así mecanismos para su conservación y manejo adecuado.

INTRODUCCIÓN

Las plantas epífitas son organismos que, por diversas razones, han abandonado el hábito terrestre y se han adaptado a vivir sobre otras plantas. Obtienen del medio atmosférico y por propias auto-modificaciones del sitio de anidamiento los recursos que necesitan para desarrollarse. Aunque estrictamente hablando no parasitan (no obtienen recursos energéticos o básicos) del hospedero (llamado forófito) se sabe que pueden ocasionarle algunos daños mecánicos (Aguilar-Rodríguez et al. 2007). Para una planta, vivir sobre otras plantas no resulta nada sencillo: en primer lugar, no hay suelo, es decir, no hay un sustrato donde se lleve a cabo el intercambio de nutrientes y humedad para llevar a cabo las funciones vitales básicas y, en los helechos especialmente, la reproducción sexual. Así, el conjunto de modificaciones morfológicas, anatómicas, fisiológicas y de ciclo vital que les permite resolver las carencias mencionadas son las llamadas adaptaciones que permiten el epifitismo (Ceja Romero et al., 2008).

Las plantas epífitas desempeñan un papel muy importante en la dinámica de las comunidades donde se encuentran ya que al estratificarse verticalmente desde el suelo hasta la copa de los árboles y, al desarrollar por el acumulo de materia orgánica matas de suelo (histosoles) en las ramas, ofrecen una gran cantidad de nichos y recursos que son aprovechados por otros grupos de animales (como ratones, anfibios, artrópodos y aves) y hongos, contribuyendo al incremento de la biodiversidad de las comunidades donde se encuentran. Por otra parte, sostienen en el ecosistema una dinámica de nutrientes y microclimático dado que en las matas se guarda grandes montos de agua que no solo provee de humedad para el microsistema biológico, si no que tiene influencia en el balance de agua del bosque. El suelo de dosel incrementa la capacidad del bosque para la captura y retención de carbono y minerales, cooperando con el intercambio y ciclo de nutrientes del bosque. El suelo de dosel puede tener un efecto significativo sobre el microclima del sotobosque debido a que modera los extremos de temperatura y humedad atmosférica, reduciendo las tasas de desecación (Ambrose, 2004 y Ceja Romero et al., 2008). Entre los principales grupos de plantas epífitas formadoras de suelos de dosel se

encuentran los helechos, quienes preparan el terreno para la llegada de otros grupos de plantas como las bromelias y las orquideas.

Los helechos son un grupo de plantas caracterizadas por poseer megáfilas; forman un conjunto monofiléticos con los espermatofitos denominado eufilofitos, pero a diferencia de estos últimos presentan un ciclo de vida compuesto por dos generaciones independientes (Fig. 1). Este ciclo es un reto para los estudios de adaptación al epifitismo dado que cada planta (gametófito y esporófito) se suele estudiar por separado y posteriormente integrarse como un todo.

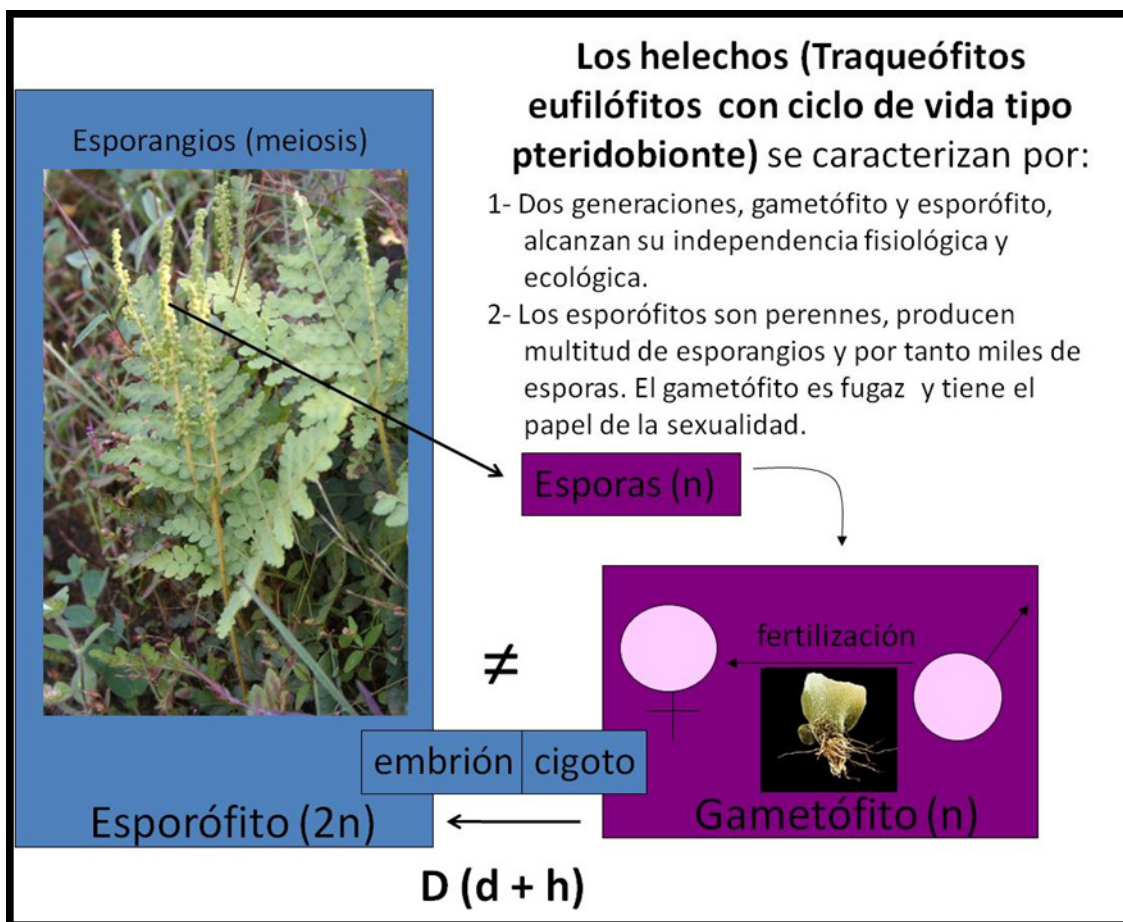


Fig. 1. Ciclo de vida de los helechos

Los helechos epífitos, por su peculiar ciclo de vida, han tenido un reto extra con respecto a las angiospermas epífitas para poder ocupar los espacios epifíticos. Por un lado la

dependencia del gametófito del agua para que se pueda llevar a cabo la fertilización (reconocimiento de anteridiógenos y desplazamiento de anterozooides). Por otro lado la supervivencia de un esporófito a la vida perenne xerofítica. Por lo anterior, la ocupación de forófitos para los helechos modernos conllevó adaptaciones en ambos tipos de plantas del ciclo de vida.

Los helechos modernos (Polypodiales) tuvieron un auge explosivo justo en el límite Cretácico-Terciario; prácticamente dominaron el ambiente durante el Eoceno. Pronto, decayeron en cantidad pero se diversificaron como producto de las adaptaciones a las condiciones que el advenimiento de las nuevas masas forestales de angiospermas tuvo durante el Terciario. (Fig. 2) (Schneider et al. 2004).

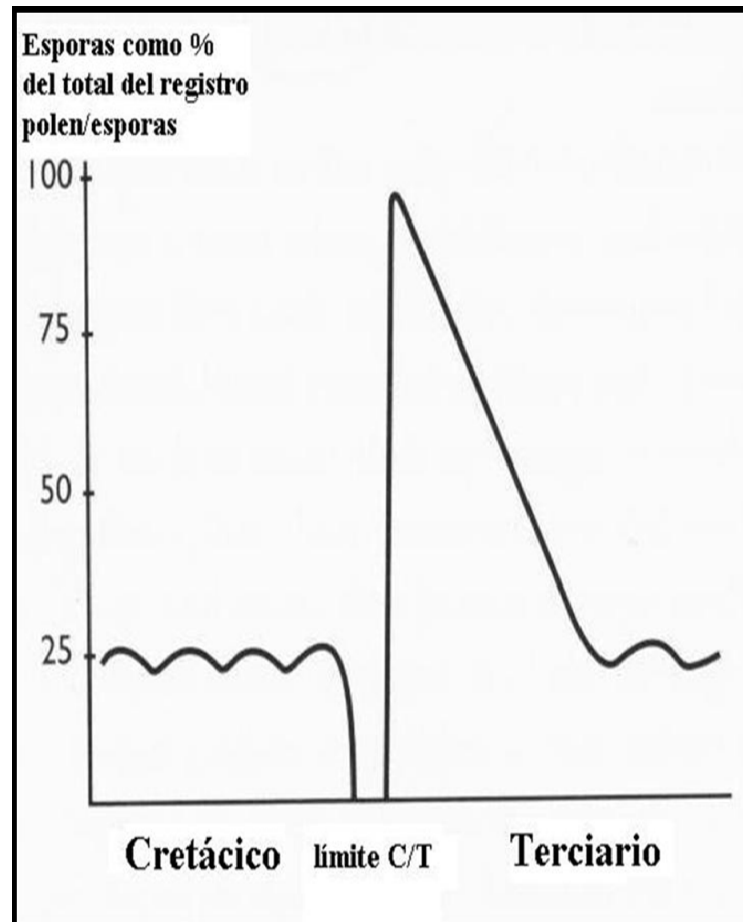


Fig. 2. La explosión numérica de los helechos modernos durante el Terciario temprano.

Si bien, la proliferación de las angiospermas durante el Cretácico esta acoplada al decaimiento de los helechos en general, su radiación también debió estar directamente relacionado a la formación de nuevos microhábitats que tendrían que haber sido ocupados por nuevas líneas filogenéticas. Los helechos leptoesporangiados, sobretodo del orden Polypodiales, fue la línea filogenética que aprovechó los nuevos ecoespacios, gracias al advenimiento de una molécula poco convencional fotoreceptora; el fitocromo 3 (PHY3) (Kawai et al. 2003). Este fitocromo, identificado inicialmente en *Adiantum* y exclusivo a los helechos polipodioides, provee una explicación ecofisiológica para la diversificación de este grupo de helechos en los hábitats umbrófilos. La PHY3 es una proteína quimérica con un fitocromo receptor en el rojo/lejano- de la luz roja en su extremo amínica terminal y una absorción fototrópica de la luz azul en su extremo carboxio terminal. Como el mecanismo de señalización inducido por la luz puede ser inmediatamente captado, este es capaz de acoplar la fotosensibilidad del fitocromo con la actividad de la quinasa al fototropismo, para que tanto la luz roja como la azul funcionen en el fototropismo y movimiento del cloroplasto; por tanto, confiere a los helechos moderno una gran ventaja bajo la luz de baja intensidad en las condiciones del sotobosque (Schneider et al. 2004). Si bien esta propiedad fisiológica permitió que los microhábitats forestales fueran rápidamente ocupados por los modernos helechos, la familia polypodiaceae fue una de las pocas que además de una diversificación, logró conquistar el ambiente epífítico, probablemente porque el suelo ya tuviese mucha competencia.

La familia polypodiaceae, a la cual nos referiremos principalmente en este ensayo, es un grupo de helechos primordialmente compuesto de organismos epífitos, que tienen varios centros de diversificación secundaria (pantropicales desde un punto de vista amplio). Se caracterizan por poseer soros redondeados a oblongos, carentes de indusio, sus hojas, que están articuladas a un filopodio, se disponen en dos hileras dorsales alternadas a lo largo de un rizoma.

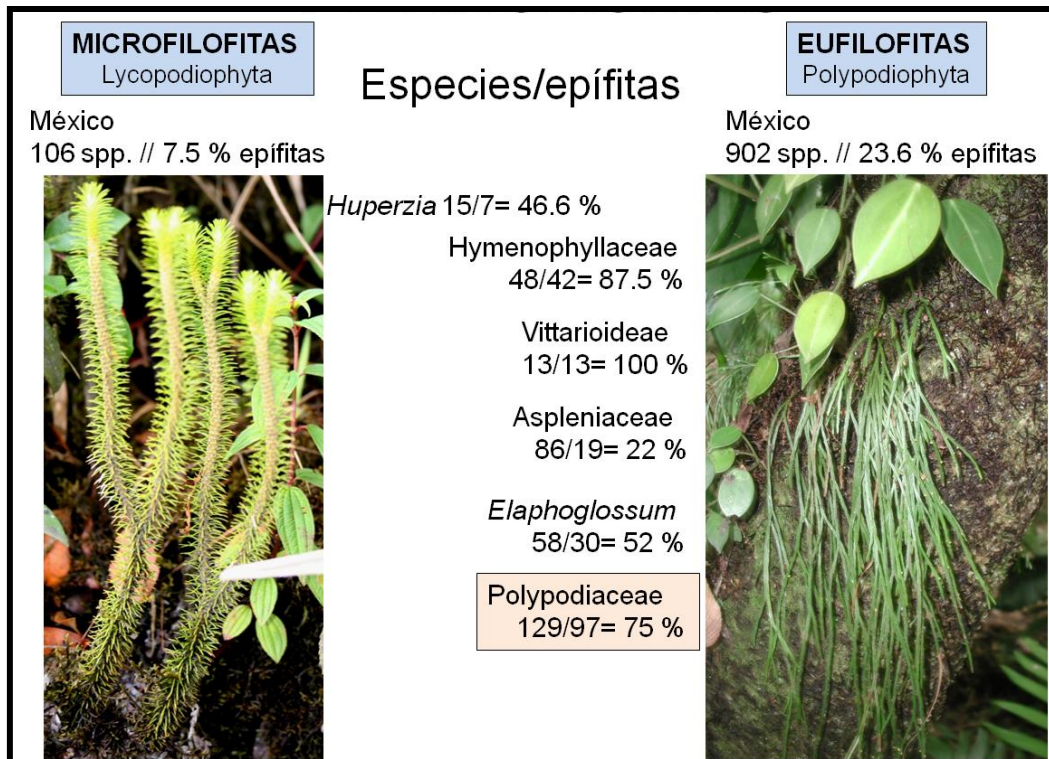


Fig. 3. Número de especies epífitas en México de diferente grupos de helechos y licopodios.

OBJETIVO

Existen numerosos trabajos referentes a las adaptaciones morfológicas en plantas superiores a la vida epifítica, pero pocas en helechos; por ello, el objetivo del presente trabajo es el de recopilar de la literatura pertinente las principales adaptaciones en los helechos de la familia Polypodiaceae al epifitismo.

METODO

Por medio de una revisión bibliográfica se pretende abordar el tema de las adaptaciones al epifitismo entre los helechos polipodiáceos.

RESULTADOS

1. La espora.

Dos de las principales características distintivos de los helechos de la familia polypodiaceae, como es la presencia de un rizoma de rápida multiplicación vegetativa y las esporas de color ambarino que germinan en menor tiempo que la de los helechos edáficos, le confieren ventajas para abarcar la vida epifítica. Las esporas (propágulos haploides producido en esporangios de la planta esporófito por medio de meiosis) de la mayor parte de los helechos son de color café o negro, a excepción de los polipodios (e Hymenophyllaceae y en otras cuantas especies) que son de color amarillo a amarillo-verdosas. Estas esporas contienen pigmentos fotosintéticos clorofílicos y a diferencia de las no verdosas son de rápida germinación, aunque de corta viabilidad. Esta propiedad permite a los polipodios epífitos, dispersar las esporas para que germina en un tiempo muy corto, dejando al gametófito la sobrevivencia al periodo de sequía (Moran, 2004). Las esporas son propágulos exploradores (con alta variabilidad genética) ambientales que pueden dar viabilidad a la especie en la ocupación de nuevos espacios; si no se obtiene resultados, los polipodios están dotados de poderosos rizomas que permiten la multiplicación vegetativa dándole así perpetuidad a la combinación genética exitosa.

2. El Gametófito.

Los gametófitos de los helechos epífitos generalmente crecen entre las matas de musgos, líquenes y otras plantas vasculares instaladas en troncos y ramas de los forófitos. En este microhábitat, con niveles de humedad muy variables tanto en un día como a lo largo del año, la interacción alogámica entre gametofitos vía anteridiógenos, así como la transferencia de esperma, puede ser significativamente difícil, comparativamente con respecto a los helechos terrestres (Dassler & Farrar, 2001). El desarrollo del gametófito en esta familia de polipodios epífitos es sumamente variable. Esta variación incluye la habilidad de formar filamentos o laminas inmediatamente después de la germinación, pueden tener un crecimiento indeterminado y ramificarse profusamente, formando colonias de tamaños considerables. Esta plasticidad es un resultado indirecto del hábitat que ocupan sobre los árboles (Fig. 4).

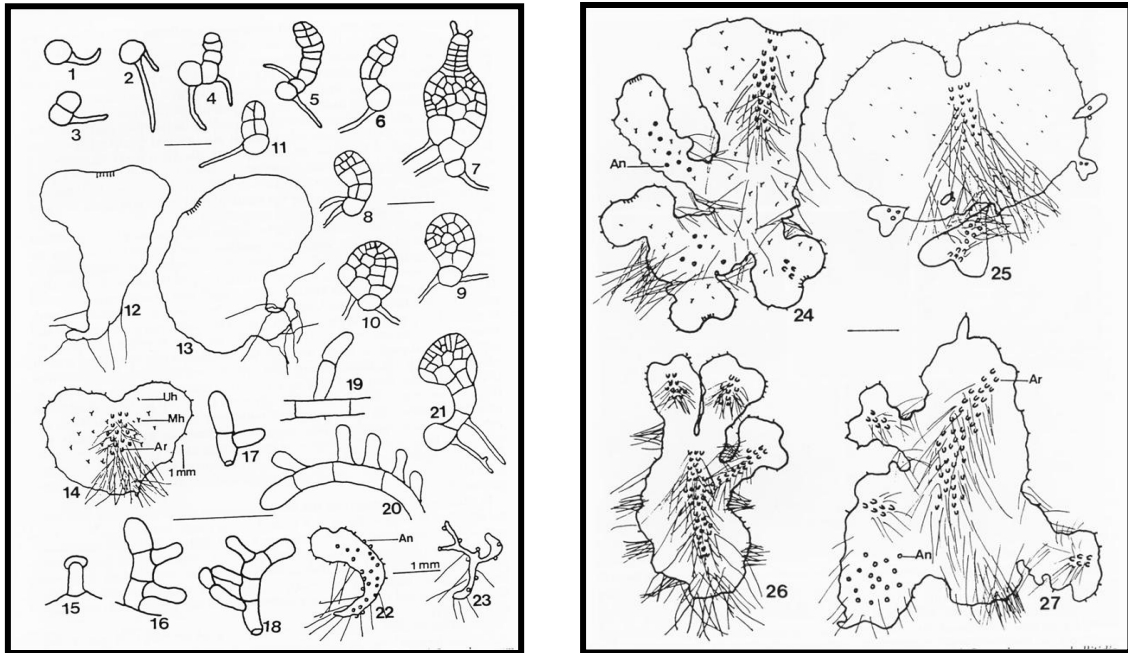


Fig. 4a. Variación en el desarrollo de gametófitos de géneros polipodiáceos. 1-3/12-18= *Campyloneuron*; 5-10= *Microgramm*; 19-21= *Phymatosorus*; 11/22-23= *Polypodium*; Fig. 4b. tipos de gametófitos adultos y propágulos; 24= *Campyloneuron phyllitides*; 25= *Phlebodium aureum*; 26= *Lepisorus thunbergianum*; 27= *Microgramma heterophylla* (Según Chiou & Farrar 1997).

Aunque entre los helechos epífitos de la familia polypodiaceae se ha reportado sistemas de autofertilización (tanto autogamia como geitonogamia), los estudios electroforéticos de enzimas indican que esta forma de vida también tienden a tener altos grados de alogamia (genogamia) (Ranker, 1992; Chiou & Farrar, 1997; Hooper & Haufler, 1997). Así pues, las colonias de gametófitos y el sistema de integración por anteridiógenos juega un doble papel en los helechos epífitos de la familia polypodiaceae:

- a) De acuerdo a Chiou y Farrar (1997) y Dassler & Farrar (2001), la genogamia en los helechos epífitos de la familia polypodiaceae es un producto de la larga vida y multiplicación vegetativa de sus gametófito, que de esta forma incrementa la oportunidad para la interacción de poblaciones de gametófitos originados de diferentes esporófitos. Lo anterior, aunado a fenómenos de expresión sexual de los gametófitos como la dioecia, protoginia, protandria, etc. (observado en estudios como los de Chiou y Farrar, 1997 y Chiou et al. 2002), producto de una interacción compleja de anteridiógenos, permiten concebir un sistema adaptativo

que tiene como principal función tanto nivelar las tasas de fertilización oogonial como asegurar una buena cantidad de poblaciones de esporofitos por alogamia, seguramente para disminuir la depresión endogámica.

- b) Por otra parte, se encuentran los gametófitos resultado de la dispersión de esporas aisladas a larga distancia (entre forófitos alejados). En este caso, los gametófitos deben ser capaces de producir esporófitos mediante la autogamia; esto a partir de gametófitos bisexuales o apogamia y que por consiguiente, forma colonias de esporófitos con una baja carga genética (Chiou et al., 2002).

3. El esporófito.

Las escasas fertilizaciones o la producción de colonias apogámicas de esporófitos serán aquilatadas por la permanencia de la fase diploide. El esporófito ha tenido una mayor cantidad de modificaciones morfo-anatómicas y fisiológicas que le permiten ser tolerantes o evasoras al estrés hídrico y hacer frente a un sustrato oligotrófico. Esta variedad de vías adaptativas al epifitismo permite a su vez la clasificación taxonómica de la familia polypodiaceae.

La tolerancia a una larga temporada de sequía por medio de la pérdida del agua fisiológica celular es una de las propiedades extremas en el reino Plantae. Pocas especies pueden perder entre el 76 y 97 % del agua citoplasmática libre para entrar en latencia y, al re-hidratarse nuevamente, continuar el proceso de la vida (Proctor & Tuba, 2002). El género *Pleopeltis* (s.l.) o “helechos de la resurrección” son especialistas en el escape a la marchitez. El fenómeno, aun poco conocido, es denominado poiquilohidria (poiquiloclorosis, poiquilohomoclorosis), permite que la planta mantenga sus sistemas fisiológicos en estado de latencia sin que se deteriores por el estrés hídrico, lumínico o de temperatura. Aparentemente, en estas plantas, la integridad de citoplasma es conservado en parte por la concentración de metabolitos vacuolares, los cuales se solidifican al secarse, pero previenen el colapso completo del protoplasto (Kessler & Siorak, 2007).

Con respecto a la resistencia al estrés hídrico, se sabe que algunos helechos epífitos estudiados presentan una mayor negatividad osmótica que la esperada como decremento del contenido relativo de agua (expresado como porcentaje de saturación), como *Pyrrrosia* (0.8 a -2.75 M Pa). Los efectos de agobio hídrico son en ocasiones mitigados por la habilidad de las plantas para regular el potencial osmótico. Esta habilidad generalmente esta dada por mecanismos de defensa como la sensibilidad estomática aunado al mantenimiento de células con savia diluida en los vacuolos, lo cual permiten mantener la turgencia bajo las circunstancias de agobio hídrico.

Aparte de ser tolerantes extremos a la pérdida de agua, muchos polipodios comparten la presencia de escamas foliares (el género *Pleopeltis*). Experimentos han demostrado que estas escamas están involucradas en una rápida re-hidratación foliar al momento de presentarse humedad ambiental, dado que las raíces son poco eficaces en dicho proceso por ser especies epífitas pioneras (sobreviven en rocas o troncos con muy poco substrato) (Stuart, 1968) (Fig. 5).

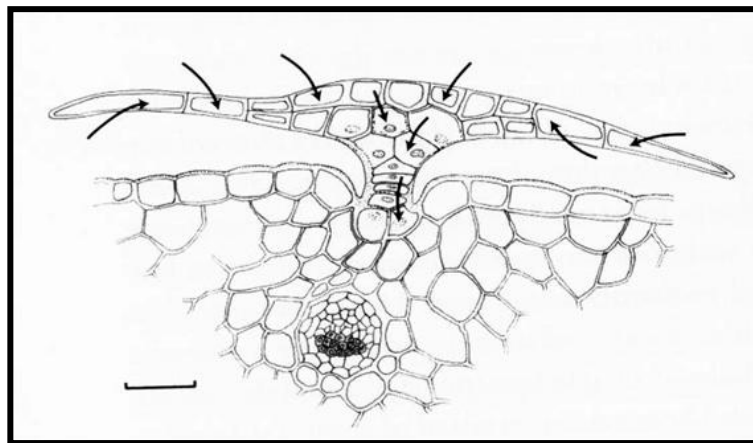


Fig. 5. Esquema de una escama foliar en *Pleopeltis* mostrando las vías de penetración de agua.

Sin embargo, la mayor parte de las adaptaciones del esporófito de los polipodios epífitos se encuentran como una forma de evadir el agobio hídrico. Se trata de adaptaciones morfo-anatómicas de índole xeromorfo. Entre estas adaptaciones se encuentra la abscisión foliar. La familia polypodiaceae presenta un área de dehiscencia en la base del pecíolo; un área entre el filopodio (base rizomatosa de la hoja) y el pecíolo (base foliar). Consiste en una articulación formada por un anillo de células de pared gruesa lignificada

y una capa de separación (Fig. 6). Cuando la planta tiene una pérdida de agua, los nutrientes se reabsorben, el anillo se estrecha, la capa se lisa y cicatriza; la hoja cae una vez terminado el proceso. Ello permite un importante ahorro de agua que de lo contrario se perdería por evapotranspiración.

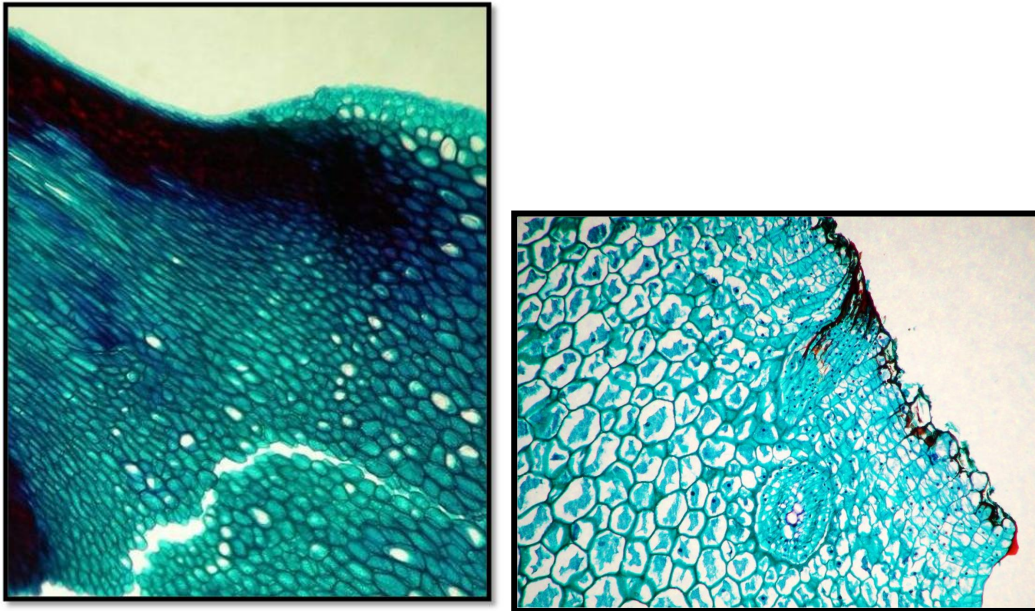


Fig. 6 a,b. Zona de abscisión en el contacto del peciolo y el filopodio de *Polypodium*

La zona de abscisión presenta inicialmente un cuello de estrangulamiento que, al deshidratarse la hoja, se estrecha haciendo un corte limpio. El parénquima aledaño inmediatamente se redefine formando un meristemoide. Este meristemoide actúa a semejanza del felógeno de la peridermis en plantas superiores; diferencia inmediatamente una felodermis interna de células dispuestas radialmente que taponan la herida y un par de hileras superiores de células suberinizadas (suber o ritidoma?) que cicatrizan la herida (Tejero-Díez, 2005)

Por otra parte, las hojas de la mayoría de los helechos epífitos son xeromorfas; entre los aspectos sobresalientes se encuentra la relación superficie foliar/volumen, la cual es pequeña y por ello, en general, el tamaño de la hoja en los helechos epífitos es de mediana a pequeña. Sin embargo, está bien documentado que la reducción en el tamaño de la superficie foliar esta correlacionada por cambios anatómicos tal como: reducción del tamaño celular, un aumento en el grosor de paredes celulares, aumento en la relación

estomas/superficie, una mayor densidad y complejidad en el sistema vascular, incremento en el tejido de empalizada a expensas del esponjoso, etc. Así pues, entre los helechos epífitos, la aparición en el mesófilo de un tejido de empalizada y decremento del espacio ocupado por el parénquima esponjoso son los caracteres sobresalientes adquiridos en el proceso adaptativo. Además, generalmente se presenta en esta forma de vida un aumento en grosor de la cutícula epidérmica (Tejero-Díez, 2005) (Fig. 7).

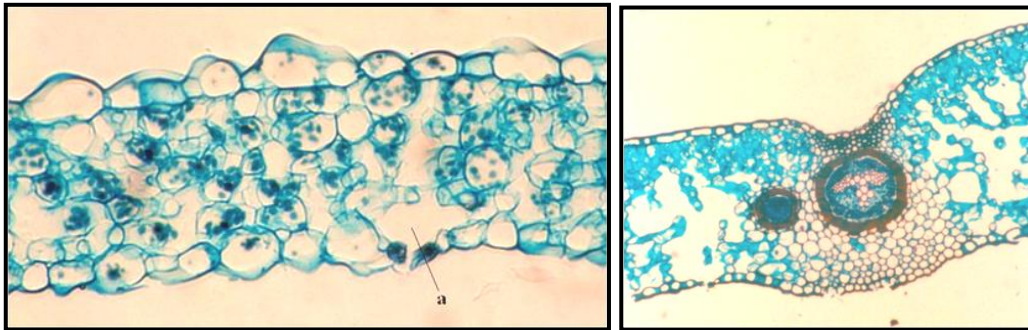


Fig. 7. Mesófilo de hojas de: a) *Polypodium rhodopleuron*, epífita higrófila y b) *P. fraternum*, epífita heliófila.

En el tallo, de tipo rizomatoso en polypodiaceae, se observan también muchas modificaciones xeromorfas. En un grupo de especies de helechos epífitos el rizoma es craso y presenta un parénquima acuoso. En todas las especies, la vaina de los paquetes vasculares o banda cortical tiene carácter de endodermis; se ha postulado que aparentemente evita la salida de agua del xilema cuando el rizoma pierde hasta el 40% del agua durante la temporada de sequía (Terrazas, 2007) o bien, evita el colapso del estele durante este proceso. El rizoma colapsado, generalmente se re-hidrata rápidamente en las primeras lluvias mediante la absorción de humedad ambiental por las escamas que presenta.

Entre las adaptaciones químico-fisiológicas para soportar el agobio hídrico que presentan algunos helechos polypodiáceos epífitos esta la vía fotosintética denominada: Mecanismo Ácido Crasuláceo (MAC). El MAC ha sido especialmente estudiado en las plantas superiores (fanerógamas) de las zonas áridas, sin embargo, recientemente se ha estudiado en plantas pteridobiontas (Hew & Wong, 1974; Holtum & Winter, 1999; Kluge et al. 1989; Martin et al. 1995; Martin et al. 2005): se ha reportado en algunas especies de *Isoetes* (única excepción acuática) y helechos epífitos de las familias

Aspleniaceae, Dryopteridaceae, Polypodiaceae y Vittariaceae entre otras. Entre las fanerógamas sólo *Welwitschia mirabilis* lo presenta entre las gimnospermas y es común en numerosas angiospermas epífitas como Bromeliaceae y orchidaceae. Las plantas con vía fotosintética MAC típicamente se caracterizan por la apertura nocturna de los estomas con la consiguiente absorción de CO₂ y por tener fluctuaciones tisulares ácidas día/noche. Hoy día se sabe que este tipo fotosintético ha aparecido independientemente en diversos taxa. En la mayoría de las plantas MAC, esta es la única forma de fotosíntesis, la cual constituye una adaptación que resulta en una importante conservación del agua. Por ello, la mayoría de las plantas MAC se encuentran en ambientes (o microambientes) áridos o semiáridos y, el epifitismo es solo una extensión de este tipo de ambientes. La vía fotosintética del MAC permite conservar el agua en la planta, dado que los estomas de estos organismos permanecen cerrados durante la mayor parte del día y limitan la apertura estomática al tiempo nocturno siempre más fresco y húmedo. El ácido que se acumula durante la noche, primariamente ácido málico, es el resultado de la fijación de CO₂ por la enzima Fosfoenolpiruvato (PEP) carboxilasa. El ácido Málico es removido de las vacuolas, donde fue guardado durante la noche y, durante el día, se descarboxila. Esta descarboxilación diurna tiene dos consecuencias:

- a) Una alta concentración de CO₂ en el tejido fotosintético que tiene un efecto negativo sobre la apertura de estomas
- b) El CO₂ existente es reducido poco a poco para formar carbohidratos

Como resultado de estos eventos bioquímicos y fisiológicos, la diagnosis de una planta MAC incluye la toma de CO₂ nocturno, fluctuaciones alternantes día/noche de acidez en el mesófilo de la hoja y, una tasa de carbón isotópico alta y más estable (menos negativa) con respecto a las plantas C₃. Sin embargo, algunas plantas que exhiben las típicas fluctuaciones ácidas tisulares propias del MAC, carecen de una toma nocturna de CO₂. Esta forma fotosintética intermedia ha sido reportada para numerosas angiospermas terrestres, sin embargo, es rara entre las epífitas y más aún, entre los helechos donde sólo se ha reportado en dos especies del género *Vittaria* (Martin et al. 2005). Es un mecanismo fotosintético pobremente entendido e hipotéticamente se supone que incluye beneficios en la conservación del carbono, agua y en una reducción

durante el día del potencial foto-inhibidor. También se ha sugerido que este semiciclo del MAC confiere poco beneficio a la planta, pero funciona como un importante precursor para el MAC completo, el cual será importante ante el agobio hídrico.

Esta no es la primera indicación de que el MAC puede ser un aspecto variable de algunos helechos epífitos. La conocida fluctuación de *Pyrrrosia confluens* (cuyo tasa oscila entre 19.2 a 25.3 %) y otras pocas polypodiaceae estudiadas, posiblemente son un reflejo del muestreo en diferentes plantas que presentan una mixtura que varían entre las fotosíntesis C3 y MAC. Es probable que en algunas especies epífitas estos mecanismos sean de tipo facultativo tal como se ha estudiado en algunos miembros de clusiaceae y crassulaceae entre las angiospermas (Craig et al. 1995; Ong et al. 1986).

El acceso a los nutrientes minerales es otro de los aspecto interesante al cual se tienen que adaptar las plantas epífitas es. El ambiente epifíticos carece de un suelo propiamente y esto limita las posibilidades de intercambio de cationes y nutrientes esenciales, lo que influencia sobre el vigor de las plantas. Por ello, varias estrategias adaptativas que ocurren entre los helechos para hacerse de los nutrientes en este hábitat serán descritos a continuación:

A) La mimercofilia es una de estas adaptaciones. Muchas plantas epífitas superiores y helechos como *Lecanopteris*, *Solanopteris* y *Polypodium* presentan simbiosis con hormigas, ya sea endomórficamente en sus rizomas o ectomórficamente en la maraña que forman las raíces. Típicamente se sabe que la mimercofilia es un tipo de relación mutual donde las hormigas dan protección a las plantas de sus posibles herbívoros y la planta ofrece refugio a huevos y larvas, así como una cierta alimentación mediante la savia y el parénquima. Sin embargo, se puede percibir un beneficio mucho mas fino para los helechos epífitos; la actividad biológica de las hormigas forma un campo rico en humus tanto dentro de los rizomas (como entre las raíces en las asociaciones externas). Estos campos de humus, sujetos a descomposición cuando las hormigas abandonan sus nidos, suelen ser excelentes esponjas que atrapan la humedad y proveen tanto de agua

como de nutrientes disueltos que serán absorbidos por las raíces que nacen del rizoma. Si bien, *Solanopteris* es el género más estudiado por sus obvios tubérculos mimercófilos (Gómez, 1974; Moran, 2004; Ramírez-Trejo et al. 1999), numerosas especies tropicales epífitas del género *Polypodium* presentan galerías hechas por hormigas (Tejero-Díez, 2005).

- B) Hojas colectoras de humus es otra de las estrategias fundadas en angiospermas y helechos epífitos. Estas plantas desarrollan humus (litter) en estructuras parecidas a canastas (o nidos) creadas por un arreglo particular de las hojas. Conceptáculos que guardan una microfauna son conocidas en la familia bromeliaceae y en *Asplenium nidus*. En algunos helechos, el nido está formada por una o varias hojas que se re-arreglan a lo largo del rizoma y se presiona contra el tallo del forófito; en algunos casos, como en *Microsorium* o *Drynaria* existe un dimorfismo o trimorfismo foliar al respecto, con hojas fértiles, hojas fotosintetizadoras y hojas recolectoras de humus (Janssen & Schneider, 2005).
- C) Otro aspecto es la formación de suelo (histosoles) en las horquetas de las ramas primarias de árboles senescentes, los cuales se originan por el acumulo de materia orgánica. Estas matas de suelo del dosel arbóreo proveen sustrato u hábitat para una comunidad de plantas vasculares epífitas, anfibios, artrópodos, etc., comunidad de organismos sensibles a la desecación. Las matas de suelo tienen una dinámica de nutrientes y microclimático que ha sido ampliamente estudiado en diversos lugares y forófitos (Ambrose, 2004). Se reconocen los siguiente aspectos:
- a) El suelo de dosel intercepta y guarda grandes montos de agua que no solo provee de humedad para el microsistema biológico, si no que tiene influencia en el balance de agua del bosque.
 - b) El suelo de dosel incrementa la capacidad del bosque para la captura y retención de carbono y minerales, cooperando con el intercambio y ciclo de nutrientes del bosque. Las plantas desarrollan en sus raíces adventicias

asociaciones con hongos micorrícicos lo que les auxilia en la absorción de ciertos nutrientes (fosfatos) y agua.

c) El suelo de dosel puede tener un efecto significativo sobre el clima del sotobosque debido a que modera los extremos de temperatura y humedad atmosférica, reduciendo las tasas de desecación.

Debido a la retención de grandes montos de agua y nutrientes de los suelos del dosel del bosque, los árboles senescentes contribuyen a elevar la biodiversidad y regular la actividad ecológica del bosque húmedo (Andama et al. 2003) (Fig. 8).

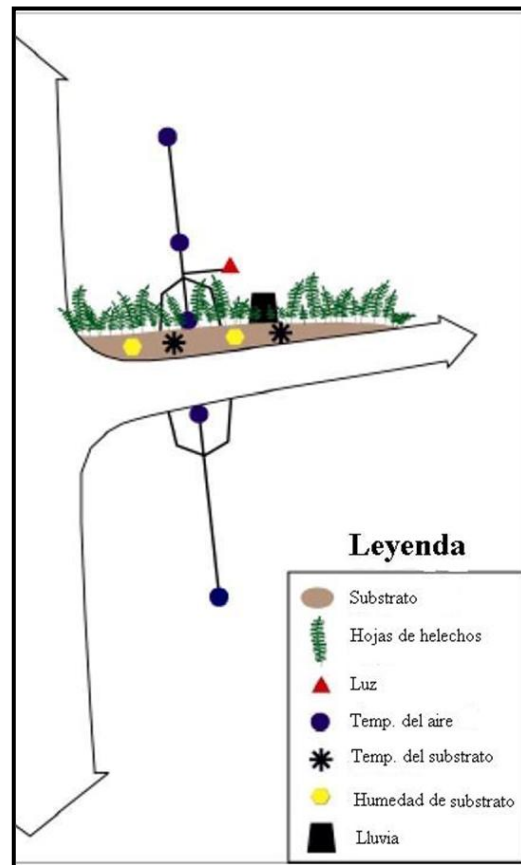


Fig. 8. Modelo de un histosol formado por las raíces u acumulo de materia orgánica en la rama primaria de un árbol.

Estas matas de dosel probablemente se formen por medio de una vía sucesional, donde líquenes, microorganismos, musgos, helechos y plantas superiores se sucedan. Por ello entre los helechos puede haber especies pioneras y especies de tipo climax

CONCLUSIONES

En México, los helechos epífitos de la familia Polypodiaceae son componentes importantes de los bosques templados húmedos y subhúmedos de la zona montañosa. Se calcula que al menos 97 especies de esta familia tengan la forma de vida epifítica, pero su importancia radica fundamentalmente en que son formadores de suelo de dosel; ambiente sumamente importante para mantener el balance hídrico del bosque y soportar una serie de hábitats que pueden ser ocupados por multitud de otros organismos. Los estudios de este nivel espacial en los bosques de otros países, tanto en clima templado como cálido, indican claramente que la alteración de la comunidad de epífitas puede desbalancear seriamente el equilibrio ecológico y biodiversidad del ecosistema poniéndolo en riesgo crítico.

Por lo anterior, el entendimiento de las adaptaciones de los helechos epífitos es de importancia para entender la dinámica de los ecosistemas beneficiados con su presencia y proponer así mecanismos para su conservación y manejo adecuado. Entre los aspectos más interesantes de los helechos epífitos de la familia Polypodiaceae se encuentra la posibilidad de colonizar y extenderse rápidamente en los forófitos del bosque. Sus hojas (en las especies perennifolias poikilohidas) y raíces-rizomas son colectoras de humus, además que se descomponen lentamente y por tanto forman el llamado suelo de dosel. Con ello se mantienen con altos grados de hidratación y nutrientes minerales, pero mantienen a otras comunidades tanto de epífitas como de organismos animales. Estas especies epífitas se mantienen en constante equilibrio con los forófitos debido a una dinámica que encierra adaptaciones fisiológicas y morfo-anatómicas. El alto grado de especialización de las epífitas polipodiáceas implica que para el manejo y conservación de los bosques húmedos mexicanos deberá practicarse un respeto especial por estas plantas, las cuales se afectan notablemente por la apertura del bosque mediante la tala selectiva de árboles senescentes (generalmente para formar carbón) o el retiro de sus

poblaciones con fines comerciales (explotación comercial de orquídeas, bromelias, etc.). Sin embargo, por las propiedades pioneras de estas plantas epífitas, la recuperación de bosques húmedos puede llevarse a cabo por medio de la siembra de forófitos adecuados y de propágulos vegetativos de helechos.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar-Rodríguez, S., T. Terrazas, E. Aguirre-León y M. E. Huidrobo-Salas. 2007. Modificaciones en la corteza de *Prosopis laevigata* por el establecimiento de *Tillandsia recurvata*. Bol. Soc. Bot. Mex. 81: 27-35.
- Ambrose, A. R. 2004. Water-holding capacity of canopy soil mats and effects on microclimates in an old-growth redwood forest: A report to Save-the-Redwoods League. M.S. Thesis, Humboldt State University. Arcata, CA.
- Andama, E., C. M. Michira & G. B. Luilo. 2003. Studies on Epiphytic Ferns as Potential Indicators of Forest Disturbances. Versión original de documento sometido al XII Congreso Forestal Mundial. Quebec, Canadá. Acces to internet septiembre 2008 <http://www.fao.org/DOCREP/ARTICLE/WFC/XII/0129-B1.HTM>
- Ceja-Romero, J., A. Espejo Serna, A. R. López ferraru, J. García Cruz, A. Mendoza Ruiz y B. Pérez García. 2008. Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. Ciencias 91: 34-41.
- Chiou, Wen-Liang & D. R. Farrar. 1997. Antheridiogen producción and response in polypodiaceae species. American Journal of Botany 84(5): 633-640.
- Chiou, Wen-Liang, D. R. Farrar & T. A. Ranker. 2002. The Mating Systems of Some Epiphytic Polypodiaceae. American Fern Journal 92(2):65-79.
- Craig E. Martin, C.E., M. T. Allen & C. H. Haufler. 1995. C3 Photosynthesis in the Gametophyte of the Epiphytic CAM Fern *Pyrrosia longifolia* (Polypodiaceae). *American Journal of Botany*, 82(4): 441-444.
- Dassler, C.L. & D. R. Farrar. 2001. Significance of gametophyte form in long-distance colonization by tropical, epiphytic ferns. *Brittonia* 53: 352-369.
- Gómez, L. D. 1974. Biology of the potato fern *Solanopteris brunei*. *Brenesia* 4: 37-61.
- Haufler C. H., Hooper E. A., Therrien J. P. 2000. Modes and mechanisms of speciation in pteridophytes: implications of contrasting patterns in ferns representing temperate and tropical habitats. *Plant Spec. Biol.* 15: 223-236.

- Hew C. S., Y. S. Wong. 1974. Photosynthesis and respiration of ferns in relation to their habitat. *Am. Fern J.* 64:40–48.
- Holtum J.A.M., K. Winter. 1999. Degrees of crassulacean acid metabolism in tropical epiphytic and lithophytic ferns. *Aust J. Plant Physiol* 26:749–757.
- Hooper, E. A. & C. H. Haufler. 1997. Genetic diversity and breeding system in a group of neotropical epiphytic ferns (*pleopeltis*; polypodiaceae. *Amer. J. Bot.* 84(12): 1664-1674.
- Janssen, T. & H. Schneider. 2005. Exploring the evolution of humus collecting leaves in drynarioid ferns (Polypodiaceae, Polypodiidae) based on phylogenetic evidence. *Pl. Syst. Evol.* 252: 175–197.
- Kawai, H. et al. 2003. Responses of ferns to the red light are mediated by an unconventional photoreceptor. *Nature* 421: 287-290.
- Kessler, M. & Y. Siorak. 2007. Desiccation and rehydration experiments on leaves of 43 pteridophytes species. *Am. Fern J.* 97(4): 175-185.
- Kluge M., P. N. Avadhani, C. J. Goh. 1989. Gas exchange and water relations in epiphytic tropical ferns. Pages 87–108 in U. Lüttge, ed. *Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology*. Springer, Berlin.
- Lupia, R., Lidgard, S. & Crane, P. R. 1999. Comparing palynological abundance and diversity: implications for biotic replacement during the Cretaceous angiosperm radiation. *Paleobiology* 25: 305–340.
- Martin, S.L., R. Davis, P. Protti, Teng-Chiu Lin, Shin-Hwei Lin, & C. E. Martin. 2005. The occurrence of crassulacean acid metabolism in epiphytic ferns with an emphasis on the vittariaceae. *Int. J. Plant Sci.* 166(4):623–630.
- Martin C. E., M. T. Allen, C. H. Haufler. 1995. C₃ photosynthesis in the gametophyte of the epiphytic CAM fern *Pyrrosia longifolia* (Polypodiaceae). *Am. J. Bot.* 82:441–444.
- Moran, R. 2004. *A Natural History of ferns*. Timber press. Cambridge.
- Nieder, J., Engwald, S. & Barthlott, W. 1999. Patterns of neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 20: 66–75.

- Ong B.L., M. Kluge, V. Friemert. 1986. Crassulacean acid metabolism in the epiphytic ferns *Drymoglossum piloselloides* and *Pyrrosia longifolia*: studies on responses to environmental signals. *Plant Cell Environ* 9:547–557.
- Proctor, M. C. F. & Z. Tuba. 2002. Poikilohydry and homohydry: anthithesis or spectrum of possibilities?. *New Phytologist* 156: 327-349.
- Ramírez Trejo M. R., B. Pérez-García y R. Riba. 1999. Solanopteris: hogar, dulce hogar. *Contactos* 33, 11-13.
- Raunker, T. A. 1992. Genetic diversity of endemic Hawaiian epiphytic ferns: implications for conservation. *Selbyana* 13: 131-137.
- Schneider, H., A. R. Smith, R. Cranfill, T. J. Hildebrand, C. H. Haufler & T. Raunker. 2004. Unraveling the phylogeny of polygrammoid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): exploring aspects of diversification of epiphytic plants. *Molecular Phylogenetics and evolution* 31: 1041-1063.
- Schneider, H., E. Schuettpelz, K. M. Pryer, R. Cranfill, S. Magallón y R. Lupia. 2004. Fern diversified in the shadow of angiosperms. *Nature*. 428: 553-557.
- Schuettpelz, E. 2007. The evolution and diversification of epiphytic ferns. Dissertation for the degree of Doctor of Philosophy, Department of Biology, Duke University.
- Stuart, T. S. 1968. Revival of respiration and photosynthesis in dried leaves of *Polypodium polypodioides*. *Planta* 83: 315-324.
- Tejero-Diez, J. D. 2005. Revisión taxonómica del complejo *Polypodium plesisorum* Kunze (Polypodiaceae, Polypodiophyta). Tesis grado Doctor en Ciencias. Univ. Autón. Metropolitana, Unidad Iztapalapa.