



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

**VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y FENOLÓGICA EN HELECHOS ARBORESCENTES
(CYATHEACEAE) EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JESSICA ESTHER HERNÁNDEZ TAPIA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DR. SANTIAGO ALEJANDRO RAMÍREZ BARAHONA

INSTITUTO BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS

INSTITUTO ECOLOGÍA, UNAM

DR. MARK EARL OLSON ZUNICA

INSTITUTO BIOLOGÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2022



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

**VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y FENOLÓGICA EN HELECHOS ARBORESCENTES
(CYATHEACEAE) EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JESSICA ESTHER HERNÁNDEZ TAPIA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

DR. SANTIAGO ALEJANDRO RAMÍREZ BARAHONA

INSTITUTO BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS

INSTITUTO ECOLOGÍA, UNAM

DR. MARK EARL OLSON ZUNICA

INSTITUTO BIOLOGÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2022



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

OFICIO CPCB/971/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 13 de junio de 2022 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de SISTEMÁTICA de la estudiante HERNANDEZ TAPIA JESSICA ESTHER con número de cuenta 312276755 con la tesis titulada "Variación morfológica y fenológica en helechos arborescentes (Cyatheaceae) en un gradiente altitudinal", realizada bajo la dirección del DR. SANTIAGO ALEJANDRO RAMÍREZ BARAHONA quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN
Vocal: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
Vocal: DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA
Vocal: DR. NATALIA IVALÚ CACHO GONZÁLEZ
Secretario: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 19 de octubre de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

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

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por darme la oportunidad de realizar mis estudios de maestría en su programa.

Al CONACYT (CVU: 1034560) por brindarme una beca que permitió la realización de mis estudios de posgrado a tiempo completo.

Al proyecto DGAPA-PAPIIT IA-202320 por la financiación para el proyecto titulado: “Variación fenológica, morfológica y genética de dos especies de helechos arborescentes a lo largo de un gradiente altitudinal”.

A mi tutor Dr. Santiago Ramírez Barahona y a los miembros de mi comité tutor Dr. Mark Olson y Dr. Luis Eguiarte quienes a pesar de todos los problemas que existieron durante mis estudios de posgrado me guiaron y apoyaron para la realización de este escrito.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Aun cuando mi maestría fue pandémica y no pude disfrutar de muchas cosas como pudieron haber sido presencialmente, agradezco al Posgrado en Ciencias biológicas y a la universidad que después de tantos años aun me sigue formando y dando momentos maravillosos.

A mi tutor, el Dr. Santiago Ramírez por apoyarme y tenerme mucha paciencia. A pesar de que a veces se olvidaba que nos teníamos que reunir y a veces parecía un desastre, gracias. Por lograr convencerme a unirme al lado oscuro de los helechos y de R. Fue muy divertido y un poco tortuoso ver que mi script no funcionaba. Por enseñarme la valiosa lección de que, aunque parezca todo perdido, siempre se puede hacer muchas cosas.

A mi comité tutor, el Dr. Mark Olson y el Dr. Luis Eguiarte que pudieron haber sido muy duros como Santiago me dijo que eran, pero fueron amables y muy puntuales con sus comentarios. Además de haber sido muy comprensivos de que este trabajo cambiase tanto a lo largo de los dos años. Muchas veces pensé que me había ido terrible en los tutorales, pero al final solo eran suposiciones mías. Por prestarnos casi todos los materiales de campo, aprendí a la mala que es bueno usar la escalera para medir a los helechos. Muchas gracias por ayudarme a mejorar este trabajo. Por todo gracias.

Al Comisariado de Bienes Comunales y a la comunidad de Santiago Comaltepec, Oaxaca, por habernos recibido incluso durante la pandemia. Por dejarnos trabajar en sus bosques y por toda su amabilidad. Esta tesis está dedicada a ustedes y a sus bosques, porque gracias a ustedes me di cuenta de que los helechos también son muy hermosos y me enamoré de nuevo de la naturaleza.

A la Dra. Morena Avitia Cao Romero, del Laboratorio Nacional de Ciencias de la Sostenibilidad, del Instituto de Ecología, UNAM y al Dr. Andrés Enrique Ortiz Rodríguez por su apoyo en la organización y realización del trabajo de campo. Además, al Dr. Mark Olson, al Dr. Luis Eguiarte y a la Dra. Susana Magallón por prestarnos todos los materiales necesarios para realizar el trabajo de campo. A Enrique Soto y a Jair Páez por acompañarnos a campo y por esas buenas pláticas de auto, por haberme ayudado a muestrear y cargar el material de campo, sin todos ustedes nada habría sido posible. Fueron aventuras muy divertidas.

A todos los que conocí en los zoomestres y a mis profesores, que, aunque pudo haber sido todo un desastre, aun así, nos lograron enseñar muchas cosas y logramos hacer grandes cosas incluso desde casa.

A mi familia, por no reclamarme cuando me enojaba sin razón. Por robarme el internet cuando todos estábamos conectados, pero que aun así no nos peleábamos por ello. Por seguir unidos, aun cuando no nos decimos todos nuestros problemas, pero, sobre todo, por su apoyo incondicional. Gracias.

A Angel que, desde el comienzo de este corto viaje, pero que se ha sentido muy largo, me ha apoyado. Gracias por ser mi conejito de indias al que le preguntaba si estaba siendo clara o si se entendía lo que hacía, aun cuando quizá no sabías mucho del tema. Por escucharme, aconsejarme y reconfortarme en todo momento. Y principalmente por todo el amor que me has brindado. Por ser tú, simplemente gracias.

A la Alets por ser mi otro conejito de indias, por decirme que necesitaba relajarme. Por siempre acordarme que hay razones para seguir adelante y por echarme esas flores que yo siempre me quito. Por leer y ver mis primeros intentos de tesis y por todo tu cariño que me has brindado aun cuando soy una pequeña roca. Por tu amistad a pesar de todo lo que hemos pasado, gracias.

A Ro y Pau que, aunque paso una pandemia de por medio seguimos escuchándonos y apoyándonos unas a otras, su apoyo incondicional es invaluable. Espero podamos recuperar esas tardes de café y chisme.

A todos los aquí mencionados y los que no están porque despistadamente no los incluí. ¡Gracias!

DEDICATORIA

De lo perdido lo encontrado...

Frase que desde el comienzo del posgrado nos acompañó y nos dio esperanza a mi tutor y sobre todo a mi durante los dos años que resultaron muy inusuales. Y que a pesar de todo me enseñó que, aunque parezca todo perdido, siempre hay algo que se puede rescatar y engrandecer, aun cuando se vea pequeño e insignificante.

A la comunidad de Santiago Comaltepec, Oaxaca.

Quienes me compartieron un poco de sus bosques y para que sigan amando y cuidándolos, bosques a los que yo también me encariño.

Índice

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVOS	11
METODOLOGÍA	12
PRIMER ENFOQUE: <i>PATRONES FENOLÓGICOS GENERALES EN HELECHOS ARBORESCENTES (CYATHEALES)</i>	12
SEGUNDO ENFOQUE: <i>CARACTERIZACIÓN FENOLÓGICA DE CYATHEA FULVA EN SANTIAGO COMALTEPEC, OAXACA, MÉXICO</i>	18
RESULTADOS	23
PRIMER ENFOQUE: <i>PATRONES FENOLÓGICOS GENERALES EN HELECHOS ARBORESCENTES (CYATHEALES)</i>	23
SEGUNDO ENFOQUE: <i>CARACTERIZACIÓN FENOLÓGICA DE CYATHEA FULVA A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN OAXACA, MÉXICO</i>	34
DISCUSIÓN	43
PRIMER ENFOQUE: <i>PATRONES FENOLÓGICOS GENERALES EN HELECHOS ARBORESCENTES (CYATHEALES)</i>	43
SEGUNDO ENFOQUE: <i>CARACTERIZACIÓN FENOLÓGICA DE CYATHEA FULVA A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN OAXACA, MÉXICO</i>	47
CONCLUSIONES	54
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	56
APÉNDICE A	63
APÉNDICE B	67

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

Figuras

Figura 1. Definición de fenología a través del tiempo.	4
Figura 2. Diferencias entre <i>Gymnosphaera salvinii</i> (A), <i>Cyathea fulva</i> (B) y <i>Cyathea divergens</i> (C), de arriba hacia abajo respectivamente.	9
Figura 3. Definición de los eventos fenológicos en helechos.	15
Figura 4. Montaje y diseño experimental del gradiente altitudinal y diseño de cada parcela en la localidad del Cerro Relámpago en Santiago Comaltepec, Oaxaca.	19
Figura 5. Mapa de distribución de individuos de <i>Cyathea fulva</i> en el Cerro Relámpago, Santiago Comaltepec, Oaxaca. Parcela 3 (2018 m s. n. m.).	20
Figura 6. Número de poblaciones (61 localidades) donde se describen los eventos fenológicos en helechos arborescentes (<i>Cyathea</i> les).	24
Figura 7. Correlación de Spearman para los eventos fenológicos fértiles.	25
Figura 8. Correlación de Spearman para los eventos fenológicos estériles.	26
Figura 9. Eventos fenológicos asociados a estructuras reproductivas.	30
Figura 10. Eventos fenológicos asociados a estructuras estériles.	30
Figura 11. Correlaciones de Spearman.	31
Figura 12. Agrupaciones hojas fértiles (Ft) y estériles (St).	32
Figura 13. Producción total de hojas y de circinios de <i>Cyathea fulva</i> a lo largo de un gradiente altitudinal.	35
Figura 14. Producción total de hojas fértiles y estériles de <i>Cyathea fulva</i> a lo largo de un gradiente altitudinal.	36
Figura 15. Valores promedio por mes y sensor ambiental de temperatura, humedad relativa (RH) y cantidad lumínica a lo largo de un año.	37
Figura 16. Resumen de las variables ambientales a lo largo del gradiente en la localidad del Cerro Relámpago, en Santiago Comaltepec, Oaxaca.	38
Figura 17. Análisis lineal discriminante para valores ambientales, valores fenológicos agrupado por parcelas/altitud.	40
Figura 18. Análisis lineal discriminante para valores del suelo agrupado por parcelas/altitud.	41
Figura 19. Cantidad de individuos categorizados por altura en <i>Cyathea fulva</i> a lo largo del gradiente en la localidad del Cerro Relámpago en Santiago Comaltepec, Oaxaca.	42
Figura 20. Mapa de distribución de los individuos. en Santiago Comaltepec, Oaxaca. Parcela 1 (2210 m s. n. m.).	63
Figura 21. Mapa de distribución de los individuos en Santiago Comaltepec, Oaxaca. Parcela 5 (1978 m s. n. m.).	64
Figura 22. Mapa de distribución de los individuos en Santiago Comaltepec, Oaxaca. Parcela 2 (2178 m s. n. m.).	65
Figura 23. Mapa de distribución de los individuos. en Santiago Comaltepec, Oaxaca. Parcela 4 (2007 m s. n. m.).	66

Tablas

Tabla 1. Referencias y especies analizados en el análisis de trabajos fenológicos. _____	12
Tabla 2. Información adicional encontrada en los artículos analizados. _____	14
Tabla 3. Síntesis de la información obtenida de los 31 estudios fenológicos analizados en helechos arborescentes. _____	23
Tabla 4. Resumen de los modelos lineales mixtos de fenología como función de variables climáticas de temperatura y precipitación, en el mes que se produjo el evento fenológico (TP0) y con el promedio del mes en el que se produjo el evento fenológico y un mes anterior al suceso del evento fenológico (TP01).27	
Tabla 5. Resumen de los modelos lineales mixtos de producción de hojas fértiles y estériles en grupos positivos y negativos como función de variables climáticas de temperatura y precipitación, en el mes que se produjo el evento fenológico (TP0) y con el promedio del mes en el que se produjo el evento fenológico y un mes anterior al suceso del evento fenológico (TP01). _____	33

Resumen

El recambio altitudinal de especies es afectado por la asociación entre la fenología y el ambiente. En las plantas con flor (angiospermas) se ha registrado que alteraciones en la fenología relacionadas con cambios ambientales, principalmente los que se presentan en los gradientes altitudinales, afectan la periodicidad, sincronía y regularidad en la producción de flores. Sin embargo, se desconoce si la asociación entre la fenología y del ambiente en grupos de plantas sin semilla, por ejemplo, los helechos arborescentes (Cyatheaales), está asociada con el recambio altitudinal de especies. Además, tampoco se ha determinado si existen patrones fenológicos en estas especies, aun cuando los helechos arborescentes presentan un marcado recambio altitudinal. En el presente estudio demostré que existen patrones fenológicos asociados al ambiente y que el tipo de asociación (valores correlación) que presenta con el ambiente difiere entre familias. Asimismo, los gradientes altitudinales afectan levemente la fenología de los helechos arborescentes, pero afectan más la distribución y tamaño de los individuos. A partir de un análisis de artículos de fenología (e. g., producción de hojas) de especies incluidas del orden Cyatheaales, encontré que la precipitación tiene influencia sobre todos los eventos fenológicos, mientras que la temperatura afecta principalmente eventos asociados a la reproducción (i.e., producción hojas fértiles y maduración de soros). Observé patrones similares entre especies, pero con marcadas diferencias en la asociación fenología-ambiente entre distintas familias dentro del orden. A partir del seguimiento en campo de la fenología de *Cyathea fulva* a lo largo de un gradiente altitudinal encontré que los individuos de tallas pequeñas (100 cm de altura) producen un menor número de hojas en un tiempo determinado, pero de manera constante a lo largo del año, mientras que los individuos mayores a 100 cm producen varias hojas de manera simultánea, pero estacionalmente. Asimismo, observé que las diferencias en altitud (2000-2300 m s. n. m.), así como en las variables ambientales a escala fina, influyen la distribución espacial de los individuos y su fenología. Esto sugiere la presencia de variación fenológica dentro de poblaciones asociadas a gradientes ambientales, lo cual se ha observado en estudios previos de fenología de helechos arborescentes que incorporan distintas localidades. Ante la falta de información fenológica en el orden Cyatheaales, es necesario realizar estudios detallados sobre fenología y su asociación con variables ambientales, en los que se deberán considerar tres aspectos: 1) variación ambiental a escalas pequeñas, 2) variación genética y estructura poblacional, y 3) fenología de la fase gametofítica. Los resultados de este tipo de estudios permitirán comprender de manera más detallada los patrones fenológicos y su asociación con los gradientes altitudinales y el recambio de especies en helechos.

Abstract

Altitudinal turnover of species is affected by the association between the phenology and the environment. In flowering plants (angiosperms), it has been recorded that alterations in phenology related with environmental changes, mainly those occurring along altitudinal gradients, affect the periodicity, synchronicity, and regularity in flower production. However, it remains unknown whether the association between phenology and environment in seedless plants, such as tree ferns (Cyatheales), explains the altitudinal turnover of species. In addition, it has not been determined whether there are general phenological patterns in these species, even though tree ferns show a marked altitudinal species turnover. In the present study I document phenological patterns associated with the environment and show that the type of association (correlation values) differs among families. Through the analysis of papers on the phenology of the species included in the order Cyatheales, I found that precipitation has an influence on all phenological events, while temperature mainly affects events associated with reproduction (i.e., production of fertile leaves and maturation of spores). I observed similar patterns at the species level, but with marked differences in the phenology-environment association between different families within the order. In addition, through field monitoring of the phenology of *Cyathea fulva* along an elevational gradient, I found that individuals of small sizes (100 cm in height) produce a smaller number of leaves at any given time, but constantly throughout the year, whereas individuals larger than 100 cm in height produce multiple leaves simultaneously, but seasonally. Likewise, I observed that differences in altitude (2000-2300 m a.s.l.), as well as in fine-scale environmental variables, influence the spatial distribution of individuals and their phenology. This suggests the presence phenological variation within populations associated with environmental gradients, which has been observed in previous studies encompassing several localities. Given the lack of phenological information for species in the order Cyatheales, detailed studies on their phenology and its association with environmental variables are necessary, in which three aspects should be considered: 1) environmental variation at small scales, 2) genetic variation and population structure, and 3) phenology of the gametophytic phase. The results of this type of study will allow a more detailed understanding of the phenological patterns and their association with elevational gradients and the turnover of species in ferns.

Introducción

Diferentes organismos, que van de peces a mamíferos, y de hepáticas a helechos y angiospermas, muestran un recambio de especies a lo largo de gradientes altitudinales. La distribución altitudinal de muchas especies está restringida a intervalos ambientales específicos que rara vez permiten el traslape con especies cercanas (Bates *et al.*, 2013; Cacia-Toledo *et al.*, 2018; de Gasper *et al.*, 2015; Ferro & Barquez, 2014; García López, 2013; Guerrero & Sarmiento, 2010; Malizia *et al.*, 2012). La presencia de preferencias ambientales específicas determinan el desarrollo óptimo, la distribución geográfica, la fenología y la morfología entre y dentro de las poblaciones (Erofeeva, 2021; Janmohammadi *et al.*, 2015; Kluge & Kessler, 2007; Körner *et al.*, 2016; Lande, 2014; Saavedra *et al.*, 2013). Dichas preferencias pueden ser amplias o estrechas dependiendo de las preferencias ambientales y de la diversidad genética y la plasticidad de las especies (Kluge & Kessler, 2007; Lande, 2014; Nomura *et al.*, 2020; Sheth & Angert, 2014). Por lo tanto, los gradientes ambientales altitudinales, al ser muy pronunciados (Paudel *et al.*, 2019), pueden ser un factor importante en la determinación de la distribución altitudinal de las poblaciones y el recambio de especies.

Los principales gradientes ambientales analizados en plantas se han asociado mayormente con temperatura (Janmohammadi *et al.*, 2015; Körner *et al.*, 2016; Saavedra *et al.*, 2013) y en menor proporción con la humedad relativa, luz o composición del suelo (Brock *et al.*, 2019; Ospina *et al.*, 2015). Asimismo, la fenología y la morfología son las más afectadas por la presencia de gradientes ambientales (Creese *et al.*, 2011; de Gasper *et al.*, 2015; Gallinat *et al.*, 2021), pero se desconoce si los intervalos ambientales se encuentran asociados al recambio de especies. Por ejemplo, se ha reportado que la presencia de intervalos ambientales de temperatura estrechos afectan la distribución espacial de los individuos mediante restricciones a la germinación de semillas o esporas y al establecimiento de los individuos adultos (Goller *et al.*, 2007; Perez-Garcia & Riba, 1982; Rathcke & Lacey, 1985).

La fenología se puede definir en términos de la temporalidad, periodicidad, regularidad y sincronización de distintos eventos biológicos a lo largo del ciclo de vida de los organismos (*e. g.*, producción de hojas, floración), ya sea entre especies o entre poblaciones de una misma especie. La temporalidad o “Timing” se refiere al momento en el que se produce un evento fenológico particular (*e. g.*, producción de hojas), mientras que la periodicidad o “Rhythmicity” se refiere a la cantidad de veces que se repite dicho evento fenológico en el año. La sincronía o “Synchrony” se refiere a la duración, intensidad y sincronización del evento fenológico a lo largo del año entre individuos y la regularidad o “Regularity” se refiere a la reincidencia del evento fenológico, con la misma temporalidad, periodicidad y sincronía, a lo largo del tiempo o entre poblaciones (Thel *et al.*, 2022) (Fig. 1).

La fenología de las especies ha sido mayormente estudiada en plantas con flor (angiospermas), en las cuales distintos eventos fenológicos suceden bajo condiciones específicas de temperatura y precipitación (Rathcke & Lacey, 1985). Variaciones ambientales generan variación fenológica principalmente en la morfología floral (*e. g.*, color, tamaño) y el tiempo de la floración, las cuales se encuentran asociados a la especificidad de distintos vectores de polinización (Wester & Claßen-Bockhoff, 2007). Esto sugiere posibles escenarios en donde las poblaciones se pueden diferenciar por plasticidad fenotípica o por adaptación local a variaciones microambientales (Lande, 2014) y puede resultar en la diversificación de especies (Sianta & Kay, 2021).

Se ha sugerido que la plasticidad fenotípica es un factor importante en la generación y mantenimiento de la diferenciación poblacional a lo largo de gradientes ambientales (Sianta & Kay, 2021; Sobel *et al.*, 2010; Via, 2001). La plasticidad permite que los rangos ambientales de las especies puedan ampliarse (*e. g.*, especies invasoras), mediante el aumento de la variación morfológica, fisiológica y fenológica de las especies (Creese *et al.*, 2011; de Gasper *et al.*, 2015; Gallinat *et al.*, 2021; Kluge & Kessler, 2007; Lande, 2014). Las presiones de selección natural favorecen adaptaciones locales a partir de las variaciones fenotípicas, principalmente en los caracteres asociados a la reproducción (tamaño de la flor) y en su fenología (Chinchilla, 2008; Martin *et al.*, 2007; Schluter, 2001; Schwartz, 2013; Waser & Campbell, 2004). De esta manera, se ha visto que gradientes ambientales principalmente en la temperatura, composición del suelo e intensidad lumínica, pueden generar diferenciación entre poblaciones y estar asociados al recambio de especies (Kluge & Kessler, 2007; Lande, 2014; Nomura *et al.*, 2020).

En grupos de plantas sin semilla, por ejemplo en los helechos (Monilophyta), los estudios en gradientes altitudinales, en su gran mayoría, se enfocan en la distribución, diversidad y riqueza de las especies (*e. g.*, Tejedor, 2017), siendo escasos los que se enfocan en la fenología (*e. g.*, Arens, 2001; Mehlreter & García-Franco, 2008). A pesar de eso, en helechos se han observado patrones fenológicos similares a los observados en las angiospermas, donde los eventos reproductivos (*e. g.*, producción de esporas) están asociados con factores ambientales como la temperatura, la luz y la humedad (Lee *et al.*, 2018; Mehlreter, 2008). Sin embargo, existe insuficiente evidencia sobre la presencia de patrones generales de fenología en helechos y sobre su posible asociación con gradientes altitudinales y de recambio de especies. Además, escasos estudios se han enfocado en la

sincronización y regularidad de la fenología entre poblaciones de una misma especie o de aquellas cercanamente emparentadas (*e. g.*, Arens, 2001; Camacho, 2017; Wick & Hashimoto, 1971), lo que limita nuestro entendimiento sobre los factores ambientales y bióticos que generan y mantienen los patrones espaciales de diversidad en helechos (recambio de especies). Resulta necesario documentar y analizar no sólo la temporalidad y periodicidad de los eventos fenológicos en helechos, sino la presencia de eventos fenológicos sincrónicos y regulares y su posible asociación con factores ambientales, geográficos y biológicos.

Un claro ejemplo de la existencia de recambio de especies a lo largo de gradientes altitudinales son los helechos arborescentes (Cyatheaales) (Bystriakova *et al.*, 2011; Ramírez-Barahona, 2014; Gabriel Merino, Instituto de Ecología UNAM, pers. comm.). El recambio altitudinal y la distribución altitudinal restringida en los helechos arborescentes sugiere que existe una marcada diferenciación ecológica importante entre estas especies, probablemente asociada a variación fenológica que puede generar diferenciación poblacional (Ramírez-Barahona, 2014). Estos patrones han sido principalmente observados en Cyatheaceae y Dicksoniaceae, aunque también se presenta en otros géneros del orden (*e. g.*, *Cibotium*) (Bystriakova, Schneider, *et al.*, 2011). Muchas especies de estas familias se desarrollan preferencialmente en zonas de áreas abiertas, o al menos su distribución espacial está asociada a dinámicas de cobertura de dosel que afectan la intensidad lumínica, así como a condiciones de perturbación (Bystriakova, Bader, *et al.*, 2011; Ghosh *et al.*, 2014; Ngatinem Praptosuwiryo, 2015; Walker & Sharpe, 2010). Este es el caso de algunas especies australianas que presentan un mejor crecimiento después de ocurrir algún incendio que aclara el dosel y permite una mayor incidencia de luz (Blair *et al.*, 2017).

Los helechos, junto a las licofitas, presentan diferencias biológicas y ecológicas importantes respecto a los demás grupos de plantas vivientes. El ciclo de vida de los helechos y licofitas presenta una alternancia de generaciones con una fase gametofítica de vida libre e independiente de la fase esporofítica. Al dispersarse por esporas, presentan como sus principales vectores de dispersión al agua y al viento (Page, 2002). La fase gametofítica está asociada a condiciones ambientales muy restringidas, debido a que la germinación y la fecundación necesitan de ambientes particulares (principalmente húmedos) para que puedan suceder, lo que significa que probablemente estas plantas no se puedan reproducir en cualquier temporada del año (Bernabe *et al.*, 1999; Page, 2002). Estas condiciones ambientales son esenciales para el establecimiento y supervivencia de los individuos en su fase esporofítica (Brock *et al.*, 2019; Page, 2002). Sin embargo, es importante mencionar que se desconoce la influencia que tiene la existencia de bancos de esporas en el suelo y la presencia de gametofitos en un área determinada en el establecimiento de los individuos adultos (Brock *et al.*, 2019; Page, 2002).

Helechos arborescentes

Los helechos arborescentes (Cyatheaales) son el segundo orden más diverso dentro de los helechos vivos, con aproximadamente 700 especies distribuidas a lo largo del mundo (PPG I, 2016). El orden Cyatheaales está conformado por ocho familias y 14 géneros (Cibotiaceae, Cyatheaceae, Culcitaceae, Dicksoniaceae, Loxsomataceae, Metaxyaceae, Plagiogyriaceae y Thyrsopteridaceae). Los helechos arborescentes se caracterizan, como lo indica su nombre, por el crecimiento arborescente de muchos de sus miembros; sin embargo, hay especies que presentan otros tipos de crecimiento (Korall *et al.*, 2006, 2007; Large & Braggins, 2004; Mickel & Smith, 2004). En general, presentan hojas monomórficas, con excepción de Plagiogyriaceae que tiene hojas dimórficas, es decir, tienen hojas fértiles y hojas estériles con una morfología diferenciada. Las esporas generalmente son tetraédricas, redondeadas a triangular-redondeadas, y son dispersadas por el viento y a veces por agua (Korall *et al.*, 2006, 2007; Large & Braggins, 2004; Mickel & Smith, 2004).

Habitualmente los helechos arborescentes se distribuyen en zonas tropicales húmedas, pero algunas especies se llegan a encontrar en bosques subtropicales y en regiones templadas como Japón, Nueva Zelanda y el sur de Chile (Ramírez-Barahona *et al.*, 2011). Los helechos arborescentes, en general, se desarrollan en zonas donde la temperatura y la humedad son relativamente constantes durante el año (Bystriakova, Bader, *et al.*, 2011; Bystriakova, Schneider, *et al.*, 2011), originando patrones de distribución restringida y un marcado recambio altitudinal entre especies cercanamente emparentadas. Las dos familias más diversas dentro del orden (Cyatheaceae y Dicksoniaceae) presentan patrones marcados de recambio de especies a lo largo de gradientes ambientales, particularmente de altitud, y existen múltiples casos de endemismos locales (Ramírez-Barahona, 2014). La familia Cyatheaceae está conformada por aproximadamente 500-650 especies y cuatro géneros (*Cyathea*, *Alsophila*, *Gymnosphaera* y *Sphaeropteris*), siendo ésta la más diversa de todo el orden Cyatheaales (Large & Braggins, 2004; PPG I, 2016). Las especies de Cyatheaceae se encuentran predominantemente en zonas tropicales húmedas de montaña (Ramírez-Barahona, 2009; Tryon, 1976). La familia se distingue del resto del orden por la presencia de múltiples morfologías de escamas, la posición de los soros sobre la lámina de las hojas y por siempre presentar un porte arborescente (Korall *et al.*, 2007). Muchas de las especies del género *Cyathea* se distribuyen en zonas con ambientes muy específicos, en las que existe elevada cobertura del dosel, la intensidad lumínica es baja, la humedad es alta y constante y el tipo de perturbación de suelo puede variar (Arens, 2001; Bystriakova, Bader, *et al.*, 2011; Tryon, 1976).

En Cyatheaceae se ha reportado un recambio altitudinal marcado a lo largo de zonas montañosas en todo el mundo (*e. g.* los Andes, Madagascar, Nueva Guinea), principalmente en los géneros *Alsophila*, *Cyathea* y *Gymnosphaera*. Asimismo, el recambio parece, en muchos casos, presentarse entre especies que se encuentran cercanamente emparentadas, como lo son *A. erinaceae* (800 – 2000 m. s. n. m.) y *A. cuspidata* (0 – 800 m. s. n. m.) o el caso en *Cyathea patens* (1900 – 2700 m. s. n. m.) y *C. nephele* (2600 – 3600 m. s. n. m.) (Ramírez-Barahona, 2014). A pesar de esto, existen muy pocos trabajos relacionados a variaciones morfológicas, gradientes altitudinales, fenología y su

asociación con variables climáticas (e. g., *Cibotium*; Wick & Hashimoto, 1971). En la Sierra Norte de Oaxaca, México, por ejemplo, existe un marcado recambio altitudinal entre especies de Cyatheaceae, las cuales se distribuyen desde los 400 hasta los 2300 m s. n. m., con ligeros traslapes en la distribución de las especies y con variaciones morfológicas y anatómicas intraespecíficas a lo largo de este gradiente (Mickel & Smith, 2004; Gabriel Merino, Instituto de Ecología UNAM, pers. comm).

En particular, *Cyathea fulva* (M. Martens & Galeotti) Fée destaca de las demás especies de helechos arborescentes en la región, debido a que se encuentra en mayor abundancia en el bosque y es componente importante en la dinámica del dosel, ya que la especie llega a medir hasta 12 m de altura. Aunque la especie ha sido reportada con una distribución altitudinal en México desde los 800 hasta los 2700 m s. n. m., en la Sierra Norte de Oaxaca la especie se distribuye únicamente de los 1500 hasta los 2300 m s. n. m., con dos zonas de traslape con *Cyathea divergens* Kunze en la parte baja del gradiente altitudinal (1500-1700 m s. n. m.) y con *Gymnosphaera salvinii* (Hook.) S.Y. Dong en la zona alta del gradiente (2200- 2300 m s. n. m.). Morfológicamente, *C. fulva* se distingue de *C. divergens*, porque esta última tiene el color de las escamas pardo-oscuro hacia pardo-blancuzcas conforme se acerca a los márgenes, pinnas levemente pediceladas y porque las hojas senescentes son persistentes (Mickel & Smith, 2004; Riba, 1981) (Fig. 2). Aunque las tres especies traslapan su distribución, no se tiene evidencia genética de hibridación entre especies o de formas morfológicas intermedias (Gabriel Merino, Instituto de Ecología UNAM, pers. comm.).



Figura 2. Diferencias entre *Gymnosphaera salvinii* (A), *Cyathea fulva* (B) y *Cyathea divergens* (C), de arriba hacia abajo respectivamente. De lado izquierdo se presentan los tallos de cada una de las especies. Del lado derecho se presenta un acercamiento de las hojas. Las imágenes de las hojas de *C. divergens* y *G. salvinii* corresponden a ejemplares de herbario y la fotografía de *C. divergens* fue tomada de <https://tropicos.org/name/26607131>. Ejemplares utilizados: Guatemala. Salvin; Godman, #4 [beta] (1862). *Cyathea salvinii* (Hook.) Domin. K000589753. Cobán. Guatemala. H. von Türckheim, #II 1645. *Cyathea divergens* var. *tuerckheimii* (Maxon) R.M. Tryon. MO-122581.

En helechos arborescentes existen trabajos fenológicos, pero no han sido analizados de manera conjunta para explorar la presencia de patrones fenológicos generales y la asociación con variables ambientales. Los trabajos de Mehltreter (2008) y de Lee *et al.*, (2018) son los únicos que cuentan con una recopilación de información fenológica en especies de helechos, resaltando la asociación de la temperatura y la precipitación con eventos fenológicos particulares, principalmente en Polypodiales. Sin embargo, se desconoce si la asociación con estas variables es la misma para los helechos arborescentes. Además, la mayoría de los trabajos fenológicos solamente describen la fenología de las especies y rara vez analizan variables ambientales a escalas locales (Lee *et al.*, 2018; Mehltreter, 2008). Además, las descripciones fenológicas se enfocan principalmente en la descripción de la temporalidad de los eventos fenológicos y raras veces se describe o analiza (y menos estadísticamente) la sincronía, la periodicidad y la regularidad de los eventos fenológicos a lo largo del tiempo y espacio, ya sea comparando diferentes poblaciones de una misma especie o diferentes especies en una o en varias localidades (Thel *et al.*, 2022). Por ello, en el presente trabajo realicé una revisión de trabajos fenológicos en el orden Cyatheaales y exploré la existencia de patrones generales en los eventos fenológicos reproductivos y de crecimiento y su asociación con factores ambientales. Además, incluí la descripción de eventos fenológicos en 68 individuos de *Cyathea fulva* a lo largo de un gradiente altitudinal de 300 metros en la Sierra Norte de Oaxaca, México.

Objetivos

Esta tesis tiene como objetivo general describir los patrones fenológicos en helechos arborescentes (Cyatheales) y su asociación con variables ambientales a lo largo de gradientes altitudinales. Este objetivo general fue analizado con dos distintos enfoques.

El primer enfoque busca determinar la posible existencia de patrones fenológicos en especies del orden Cyatheales y tiene como objetivos: 1) describir los patrones generales de fenología en helechos arborescentes (Cyatheales); y 2) analizar la asociación entre variables climáticas y los eventos fenológicos (producción de hojas fértiles y estériles, senescencia de las hojas, maduración de los soros y maduración de las hojas). Para esto realicé una revisión de trabajos fenológicos de la fase esporofítica en todo el orden, en el cual propongo una metodología estandarizada para la toma de datos fenológicos y para el análisis de futuros trabajos. Entre otras cosas, la obtención de patrones fenológicos generales en el grupo me permitió realizar predicciones sobre el comportamiento fenológico para aquellas especies en las que no se encuentra descrita su fenología.

El segundo enfoque tiene como objetivos: 1) describir la variación fenológica y morfológica en el helecho arborescente *Cyathea fulva*; y 2) estimar la asociación entre las variables climáticas a escala local y la fenología de esta especie. Para esto, durante un año (julio 2021-agosto2022) realicé trimestralmente el seguimiento de la fenología de *Cyathea fulva* en Santiago Comaltepec, Oaxaca. Los resultados de este trabajo permitieron realizar una primera descripción poblacional de la morfología y la fenología de la especie a lo largo de un gradiente altitudinal. Además, me permitió analizar el efecto del gradiente altitudinal y de las variaciones microambientales sobre eventos fenológicos a nivel poblacional. Asimismo, bajo esta perspectiva discutí cómo estos patrones fenológicos en campo se alinean con los patrones globales inferidos mediante el análisis de trabajos fenológicos a escala global.

Metodología

Primer enfoque: *Patrones fenológicos generales en helechos arborescentes (Cyatheaales)*

Obtención de datos

Datos fenológicos.

Para analizar los patrones fenológicos generales en el orden Cyatheaales recopilé información de un total de 31 artículos sobre fenología en el grupo (Tabla 1). Los artículos los seleccioné a partir de las referencias citadas en los trabajos de Mehltreter (2008) y Lee *et al.*, (2018) y de una búsqueda en “Google Scholar” utilizando palabras clave (“fern phenology”, “tree fern phenology”, “phenology tree ferns”, “phenology of tree ferns”, “phenology of <género o familia>”, “<género o familia> phenology”, “<género o familia> fenología”). La búsqueda la realicé durante el período de agosto a noviembre del 2020, en la cual no incluí ningún tipo de filtro, de manera que se incluyeron la mayoría de los trabajos referentes a fenología de la fase esporofítica en Cyatheaales.

Tabla 1. Referencias y especies analizadas en el análisis de trabajos fenológicos. Los nombres entre paréntesis corresponden a la nomenclatura asignada a cada especie y población en el presente trabajo.

Referencias	Especies	Referencias	Especies
Arens (2001)	<i>Cyathea caracasana</i> (<i>Cyathea_caracasana_OP</i> <i>Cyathea_caracasana_LC</i> <i>Cyathea_caracasana_HC</i>)	Ramírez-Valencia & Sanín (2009)	<i>Dicksonia sellowiana</i> (<i>Dicksonia_sellowianaCO</i>)
Arosa <i>et al.</i> , (2009)	<i>Culcita macrocarpa</i> (<i>Culcita_macrocarpaSM</i>)	Sato (1982)	<i>Plagiogyria matsumereana</i>
Ash (1987)	<i>Gymnosphaera hornei</i>	Sawamura <i>et al.</i> , (2009)	<i>Plagiogyria euphlebica</i> <i>Plagiogyria japonica</i>
Bittner & Breckle (1995)	<i>Alsophila erinaceae</i> <i>Alsophila polystichoides</i> <i>Cyathea bicrenata</i> <i>Cyathea delgadii</i> (<i>Cyathea_delgadiiCR</i>) <i>Cyathea nigripes</i> <i>Cyathea pinnula</i>	Schmitt & Windisch (2006)	<i>Alsophila setosa</i> (<i>Alsophila_setosaMR</i>) <i>Alsophila setosaSP</i>
Camacho (2017)	<i>Alsophila amintae</i> (<i>Alsophila_amintaeMJ</i> <i>Alsophila_amintaeMG</i> <i>Alsophila_amintaeCR</i>)	Schmitt & Windisch (2007)	<i>Cyathea delgadii</i> (<i>Cyathea_delgadiiBR</i>)
Durand & Goldstein (2001)	<i>Cibotium chamissoi</i> (<i>Cibotium_chamissoiL</i> <i>Cibotium_chamissoiM</i> <i>Cibotium_chamissoiH</i>) <i>Cibotium glaucum</i>	Schmitt <i>et al.</i> , (2009)	<i>Dicksonia sellowiana</i> (<i>Dicksonia_sellowianaBR2</i>)

	(<i>Cibotium_glaucum</i> HW1) <i>Cibotium menziesii</i> (<i>Cibotium_menziesii</i> H) <i>Cibotium_menziesii</i> M) <i>Sphaeropteris cooperi</i>		
Lee, Lin & Chiou (2009)	<i>Alsophila spinulosa</i> (<i>Alsophila_spinulosa</i> NT) <i>Gymnosphaera podophylla</i> (<i>Gymnosphaera_podophylla</i> NT2) <i>Plagiogyria adnata</i> <i>Plagiogyria dunii</i>	Schmitt & Windisch (2012)	<i>Cyathea atrovirens</i>
Lee, Chiou & Huang (2009)	<i>Gymnosphaera denticulata</i> <i>Gymnosphaera metteniana</i> <i>Gymnosphaera podophylla</i> (<i>Gymnosphaera_podophylla</i> NT1)	Seiler (1981)	<i>Gymnosphaera salvinii</i>
Mehltreter & García-Franco (2008)	<i>Alsophila firma</i>	Silva <i>et al.</i> , (2018)	<i>Cyathea praecincta</i>
Liang & Jin (2010)	<i>Alsophila spinulosa</i> (<i>Alsophila_spinulosa</i> CH)	Hanum (2019)	<i>Dicksonia blumei</i>
Müller <i>et al.</i> , (2019)	<i>Dicksonia sellowiana</i> (<i>Dicksonia_sellowiana</i> BR1)	Tanner (1983)	<i>Alsophila pubescens</i> <i>Alsophila woorwardioides</i> <i>Cyathea furfuracea</i>
Nagano & Suzuki (2007)	<i>Alsophila spinulosa</i> (<i>Alsophila_spinulosa</i> JP)	Walker & Aplet (1994)	<i>Cibotium glaucum</i> (<i>Cibotium_glaucum</i> HW2)
Neumann <i>et al.</i> , (2014)	<i>Cyathea corcovadensis</i>	Wen-Liang <i>et al.</i> (2001)	<i>Cibotium cumingii</i>
Quintanilla & Pías (2016)	<i>Culcita macrocarpa</i> (<i>Culcita_macrocarpa</i> PI)	Wick & Hashimoto (1971)	<i>Cibotium splendens</i> (<i>Cibotium_splendens</i> 1 <i>Cibotium_splendens</i> 2 <i>Cibotium_splendens</i> 3 <i>Cibotium_splendens</i> 4 <i>Cibotium_splendens</i> 5)

Cada artículo fue revisado para determinar si incluía información explícita de al menos uno de los eventos fenológicos de interés (producción de hojas fértiles y estériles, maduración de las hojas, maduración de las esporas y senescencia de las hojas), así como el tiempo de suceso de cada evento fenológico; de no ser el caso, el artículo no fue considerado para el posterior análisis. De cada artículo recopilé información adicional (Tabla 2) y la información de los eventos fenológicos reportados. En algunos artículos solamente se presentaba el nombre de la localidad geográfica, de manera que las coordenadas las obtuve mediante la georreferenciación manual. En el caso de especies repetidas y múltiples poblaciones, les asigné una nomenclatura para diferenciar entre estudios y poblaciones (Tabla 1).

Tabla 2. Información adicional encontrada en los artículos analizados. En la columna “Datos generales” se encuentra el dato extraído de cada artículo, mientras que en la segunda columna está la información que se agrupó en cada casilla. La información en esta tabla permitió encontrar las limitaciones, diferencias y similitudes entre cada artículo.

Información adicional	Características de cada categoría
Duración del estudio	Período en el que se realizó cada estudio. Cantidad en años o meses.
Fecha del estudio	Fecha de inicio y término de cada estudio (se incluyó la periodicidad con la que se muestreo).
Localidad	Lugar en el que se realizó cada estudio.
Coordenadas	Coordenadas geográficas de la localidad del estudio.
Elevación	Distancia entre un punto de la superficie terrestre respecto al nivel del mar. Solo si era incluido.
Origen datos y variables ambientales	Las variables ambientales registradas por estudios (precipitación, temperatura, luz, suelo) y su fuente de origen (estación meteorológica cercana o en el sitio utilizando sensores ambientales).
Área y tipo de muestreo	Forma de muestreo (parcelas, transectos) y dimensiones de cada una de las parcelas o transectos.
Número especies, poblaciones e individuos	Se indica esta información de cada artículo revisado.
Análisis estadístico	El tipo de análisis estadístico que se realizaba para asociar distintos factores ambientales con la fenología de las especies.

Debido a la existencia de variación en las definiciones de los eventos fenológicos entre estudios, en el presente trabajo estandaricé la definición de estos eventos para fines comparativos en seis categorías (Fig. 3).

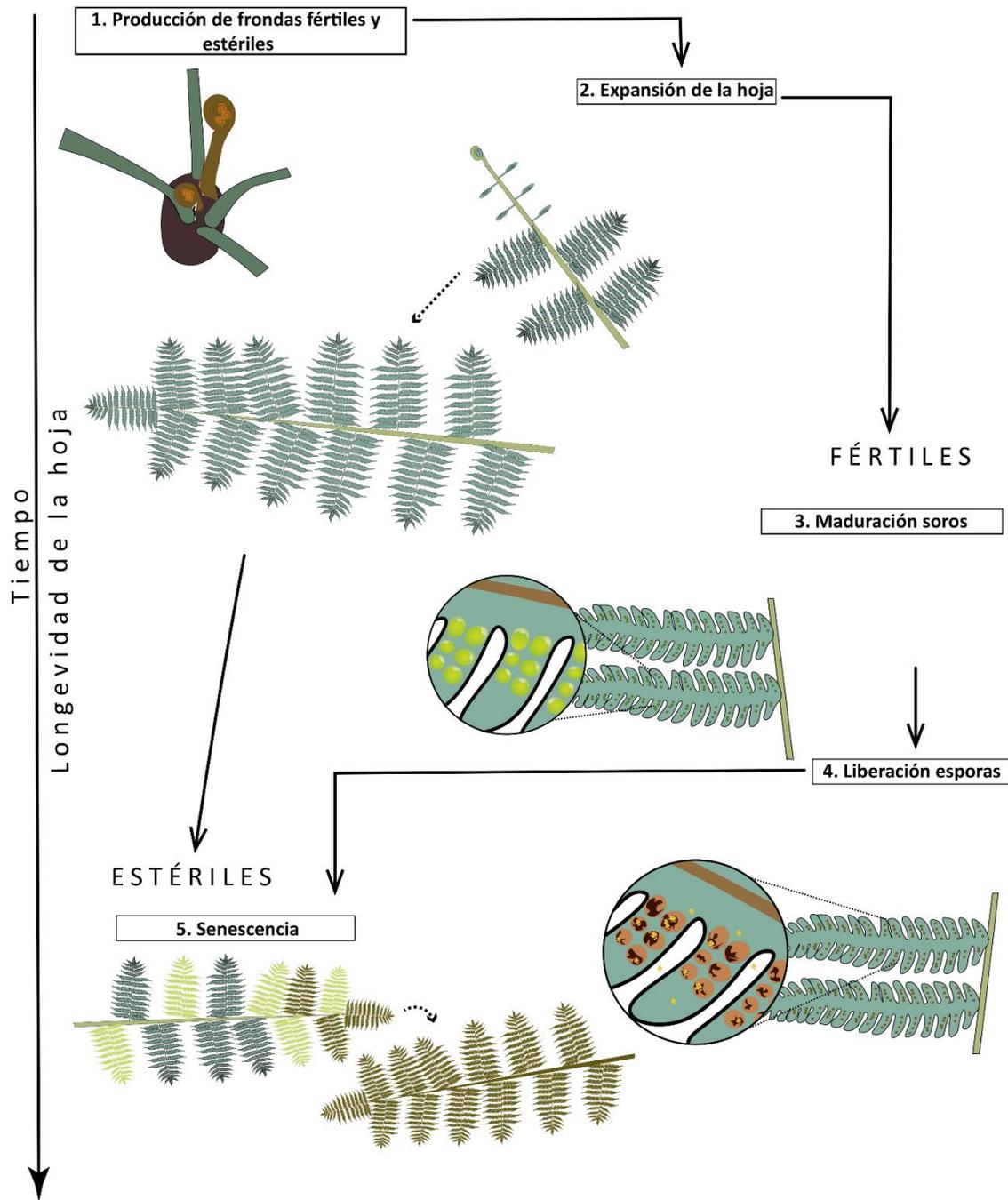


Figura 3. Definición de los eventos fenológicos en helechos. 1. Producción de hojas fértiles y estériles corresponde a la aparición de los circinios. 2. Expansión de la fronda es cuando la fronda comienza a extenderse hasta que está completamente extendida y presenta su tamaño final. Si las hojas son fértiles, continúa al número 3. 3. Maduración de los soros, sucede tras terminar de extender la fronda y termina cuando comienzan con la apertura de los soros. 4. Etapa que abarca la liberación de las esporas de los soros maduros hasta que este proceso finaliza. 5. La senescencia corresponde al momento en que comienza a marchitarse la hoja hasta que está completamente marchita; ambas hojas, fértiles y estériles, senescen. El tiempo que dura la fronda se le conoce como tiempo de vida de la hoja y puede variar dependiendo de la especie y el tipo de hoja.

De cada publicación usé los datos reportados, los cuales dividí en tres categorías: 1) datos absolutos reportados por individuo (*e. g.*, total de hojas por mes); 2) datos con los valores promedio reportados (*e. g.*, número de hojas promedio por mes e individuo); y 3) datos descriptivos sobre un evento fenológico (*e. g.*, presencia de esporas por mes). Los datos absolutos los transformé en valores promedio, tomando en cuenta el número de individuos reportados en cada artículo.

Para la visualización de los patrones realicé una estandarización de los valores con el método de máximo-mínimo (Mitsa, 2010) para cada una de las especies y los valores ambientales reportados en cada uno de los artículos. Todos los datos los grafiqué en función de las temporadas del año (verano, otoño, invierno, primavera) y no por mes, debido a las diferencias hemisféricas. Las especies las ordené acorde a sus relaciones filogenéticas basadas en la filogenia de Nitta *et al.*, (2022).

Datos climáticos.

Para obtener los datos ambientales y analizar los factores climáticos que están asociados con los eventos fenológicos, extraje los datos de temperatura máxima, mínima y precipitación de la serie temporal de CHELSA (<https://chelsa-climate.org/chelsacruts/>; Karger, Dirk Nikolaus & Zimmermann, Niklaus E., 2018) con la paquetería “raster” y “tidyverse” del software R (R Core Team, 2020). Esta serie contiene datos mensuales de temperatura y precipitación para el período 1901–2016. Los datos climáticos los obtuve para cada una de las localidades, para los meses y años durante los cuales se realizaron los estudios respectivos, con ayuda de la información adicional extraída de cada uno de los estudios (Tabla 2). Para la temperatura, calculé la temperatura media mensual a partir de los datos de temperatura máxima y mínima. En caso de estudios con duración de más de un año y que los datos fenológicos se reporten como promedio mensual, las variables climáticas mensuales se promediaron (*e. g.*, promedio de precipitación enero 1976 y enero 1977). Para analizar la relación entre los eventos fenológicos y condiciones climáticas pasadas, obtuve datos rezagados por un mes (lag1) con respecto al mes en el que se realizaron las mediciones fenológicas (lag0) para todos los eventos fenológicos y todas las especies. Por ejemplo, para marzo de 1976 se obtuvieron datos de febrero del mismo año.

Asociación entre fenología y clima

Una vez obtenidos los datos fenológicos para todas las especies, proseguí a analizar la asociación entre cada uno de los eventos fenológicos y las variables climáticas. Para cada especie estimé correlaciones de Spearman entre los eventos fenológicos y las variables climáticas de precipitación y temperatura. Estas correlaciones las estimé utilizando datos climáticos para el mes correspondiente (lag0) y para un mes anterior (lag1). A partir de las correlaciones, agrupé a las especies de acuerdo al signo de la correlación estimada (positiva “Grupo $P_{Ft/St}$ ” o negativa “Grupo $N_{Ft/St}$ ”) entre clima y fenología; para cada género estimé la proporción de especies con correlaciones positivas o negativas para cada evento fenológico y variable climática. Los trabajos con datos descriptivos no fueron incluidos en estos análisis.

Para explorar la presencia de patrones generales entre eventos fenológicos y las condiciones climáticas en Cyatheales, implementé modelos lineales mixtos. Los modelos incluyeron efectos fijos de variables de temperatura y precipitación sobre la fenología y toman en cuenta los efectos aleatorios asociados a las distintas especies. Los efectos aleatorios incluyen a la pendiente y al intercepto. El primer modelo (TP0) lo definí de la siguiente manera (sintaxis de acuerdo el paquete de R “lme4”):

$$F \sim TM_{lag0} + PP_{lag0} + (1 + TM_{lag0} + PP_{lag0} | Especie),$$

donde F es el evento fenológico particular; $TM_{lag0} + PP_{lag0}$ representan los efectos fijos de la temperatura y precipitación media del mes correspondiente, respectivamente, y “ $(1 + TM_{lag0} + PP_{lag0} | Especie)$ ” representa los efectos aleatorios (pendiente e intercepto) por especie.

Posteriormente, el modelo TP0 lo modifiqué para incorporar datos climáticos para el mes previo (lag1). Debido a problemas de convergencia en los modelos, utilicé el promedio de lag0 y lag1 en lugar de las variables por separado. El modelo expandido (TP01) incluye el promedio de las variables climáticas para el mes correspondiente y un mes anterior; este modelo lo definí de la siguiente manera:

$$F \sim TM_{lag01} + PP_{lag01} + (1 + TM_{lag01} + PP_{lag01} | Especie),$$

donde F es el evento fenológico particular; $TM_{lag01} + PP_{lag01}$ representan los efectos fijos de la temperatura y precipitación promedio del mes correspondiente y un mes anterior, respectivamente; y “ $(1 + TM_{lag01} + PP_{lag01} | Especie)$ ” representa los efectos aleatorios (pendiente e intercepto) por especie.

Para estimar la significancia de los efectos aleatorios, realicé pruebas del cociente de verosimilitud, comparando los modelos TP0 y TP01 contra modelos que solamente incluyen efectos fijos para precipitación o temperatura. Todos los modelos mixtos generales los ajusté con el paquete “lme4” (Bates *et al.*, 2015) en R (R Core Team, 2020) y las correlaciones de Spearman también las estimé en R (R Core Team, 2020). En ambos análisis utilicé datos estandarizados. Los resultados fueron visualizados con los paquetes ggplot2 (Wickham., 2016) y ggtree (Yu, 2020) de R (R Core Team, 2020), con ediciones finales para su presentación realizadas en el software Adobe Illustrator y Adobe Photoshop (Adobe Inc, 2019).

Segundo enfoque: *Caracterización fenológica de Cyathea fulva en Santiago Comaltepec, Oaxaca, México*

Zona de estudio

El municipio de Santiago Comaltepec pertenece a la región de la Sierra Norte, del distrito de Ixtlán de Juárez en Oaxaca (Ayuntamiento Santiago Comaltepec, 2010; INAFED, 2010). Ubicado en las coordenadas 17° 34' N y 96° 33' W a una altitud promedio de 2000 m s. n. m.. Colinda con San Juan Quiotepec, San Pedro Yólox, San Juan Bautista Valle Nacional, San Pablo Macuilitianguis, Ixtlán de Juárez y Atyotzintepec (Ayuntamiento Santiago Comaltepec, 2010; INAFED, 2010). La temperatura media anual reportada para el municipio es de 18°C con una precipitación anual de 2000 mm. La temporada de lluvias sucede de junio a noviembre y la temporada seca es de marzo a mayo. Las temperaturas más frías se alcanzan de octubre a febrero mientras que las más altas se registran de marzo a mayo. Durante febrero y marzo existe un aumento en la presencia de vientos. En noviembre y diciembre la niebla se intensifica, llegando a ocurrir heladas (Ayuntamiento Santiago Comaltepec, 2010). El municipio presenta tres tipos de suelo: acrisol húmico, que es el que predomina en el municipio; cambisol húmico, en las zonas cercanas a Atyotzintepec; y lluvioso vértico, en las zonas aledañas a San Pablo Macuilitianguis y San Juan Quiotepec. Los suelos acrisólicos húmicos cuentan con acumulación de arcilla y son muy pobres en nutrientes. Los cambisoles húmicos suelen ser ácidos y presentan cantidades de limo, arcilla y arena. Los suelos lluviosos vérticos son sialíticos y arcillosos (Ayuntamiento Santiago Comaltepec, 2010).

El municipio pertenece al sistema montañoso del norte de Oaxaca, encontrando múltiples cerros a lo largo del municipio, que en general presentan ambientes templados con algunas zonas cálidas a semicálidas (Ayuntamiento Santiago Comaltepec, 2010). Al ser zonas montañosas, se pueden observar gradientes ambientales pronunciados, los cuales están asociados al recambio de especies, principalmente de helechos arborescentes (Gabriel Merino, Instituto de Ecología UNAM, pers. comm.). En el municipio se pueden observar al menos seis especies de Cyatheaceae con un marcado recambio altitudinal (400 – 2300 m s. n. m.). En la parte más baja del gradiente crecen *Sphaeropteris horrida* y *C. mysuroides*, en la parte media *Alsophila firma* y *C. divergens* y en la parte alta *C. fulva* y *G. salvinii* (Gabriel Merino, Instituto de Ecología UNAM, pers. comm.).

La vegetación es muy diversa dentro del municipio, predominando los bosques de pino, encino, mesófilos de montaña, tropical perennifolio y tropical caducifolio. El Cerro Relámpago se caracteriza por presentar vegetación de bosque mesófilo de montaña muy húmedo dentro de la zona semicálida húmeda del municipio entre los 1000 y 2000 m s. n. m. (Ayuntamiento Santiago Comaltepec, 2010). Su vegetación dominante es de un bosque latifoliado denso con una estratificación compleja y un alto grado de epifitas. Asimismo se encuentran especies de *Quercus*, Lauráceas, *Oreomunnea mexicana* o “caudillo”, y tres especies de helechos arborescentes, *C. divergens*, *C. fulva* y *G. salvinii* (Gabriel Merino, Instituto de Ecología UNAM, pers. comm.).

Muestreo y diseño experimental

Para describir la fenología en *Cyathea fulva*, realicé cuatro muestreos en intervalos de cerca de tres meses (10/julio/2021, 07/octubre/2021, 27/febrero/2022 y 27/mayo/2022) en la localidad del Cerro Relámpago en Santiago Comaltepec, Oaxaca. El muestreo lo llevé a cabo a lo largo de un gradiente altitudinal, de los 1978 a los 2210 m s. n. m., en donde coloqué cinco parcelas de 20 x 4 metros y marqué un total de 68 individuos no mayores a 4 m de altura, debido a la dificultad para medir a los individuos de mayor altura (Fig. 4). Aquellos individuos que presentaban una altura mayor a 4 m solamente fueron registrados, para tener una idea de la distribución espacial de los individuos dentro de las parcelas.

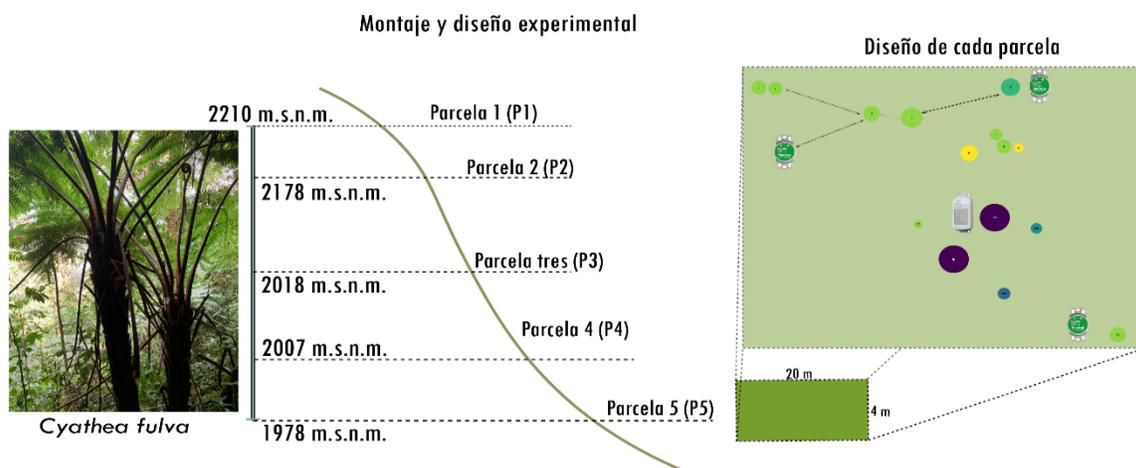


Figura 4. Montaje y diseño experimental del gradiente altitudinal y diseño de cada parcela en la localidad del Cerro Relámpago en Santiago Comaltepec, Oaxaca. En un gradiente altitudinal de 300 m, coloqué cinco parcelas a diferentes altitudes (P1, P2, P3, P4 y P5) En cada parcela coloqué tres sensores ambientales para luz y temperatura y un sensor para humedad relativa y temperatura. Dentro de cada parcela realicé un mapa de distribución de los sensores ambientales y los individuos.

Para describir el ambiente a lo largo del gradiente altitudinal y poder asociarlo a la fenología, coloqué cuatro sensores ambientales por parcela: tres para medir temperatura y luz (HOBO MX2202) y uno para medir temperatura y humedad relativa (HOBO MX2301A). Este último lo coloqué en el centro de la parcela, mientras que los otros tres sensores los coloqué en la parte central de la parcela y en los extremos, con el objetivo de captar la variación ambiental dentro de cada una de las parcelas (Fig. 4). Todos los sensores los programé para tomar medidas cada dos horas todos los días. Asimismo, para describir el entorno y la cobertura del dosel de cada parcela tome ocho fotografías. Cuatro son hemisféricas tomadas cerca de la posición de cada uno de los sensores ambientales a una altura del suelo de 1.5 m y las otras cuatro fotografías corresponden al entorno en dirección de los cuatro puntos cardinales. Todas las fotografías fueron tomadas con ayuda de un Iphone XR, cámara posterior – 26mm f1.8.

Para asociar el ambiente a cada uno de los individuos en cada parcela, realicé mapas de distribución a escala 1:100, donde se muestra la ubicación de todos los individuos marcados (incluidos los individuos mayores a 4 m y la ubicación de los sensores ambientales). Estos mapas los realicé mediante la medición de la distancia lineal y la dirección en grados entre individuos (se ejemplifica el mapa de la parcela 3 en la Fig.5; para ver los demás mapas revisar apéndice A). Para cada individuo medí la altura desde la base del tronco hasta la altura de la corona, y la circunferencia del tronco a tres alturas: en la base del tallo, a la altura del pecho y la altura de la corona.

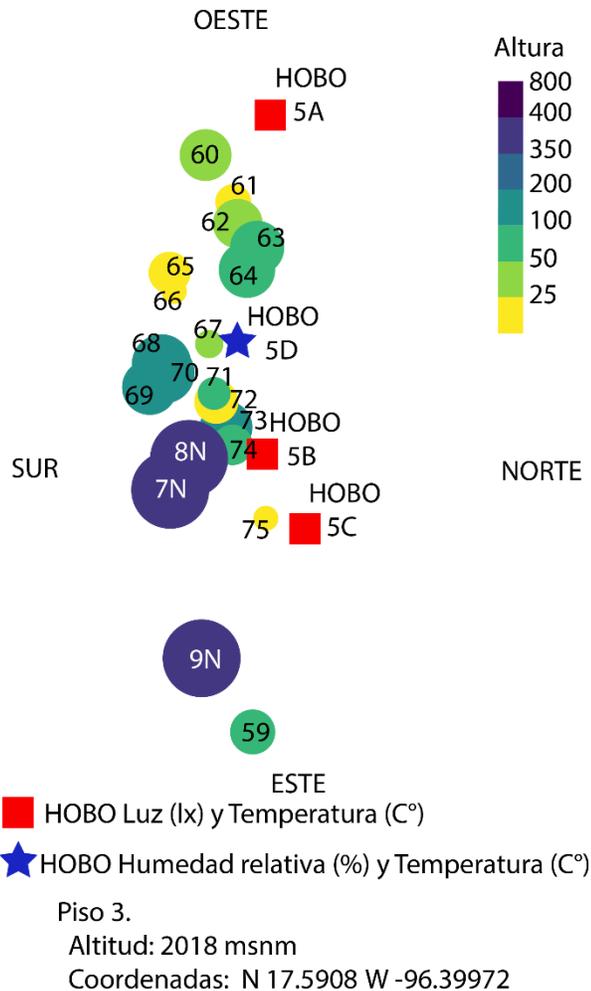


Figura 5. Mapa de distribución de individuos de *Cyathea fulva* en el Cerro Relámpago, Santiago Comaltepec, Oaxaca. Parcela 3 (2018 m s. n. m.). Los colores indican la altura de los individuos. El tamaño de los círculos representa la cobertura del promedio de dos hojas medidas en campo. Los cuadrados de color rojo corresponden a los sensores de temperatura y luz, mientras que la estrella de color azul corresponde al sensor de humedad y temperatura. La escala en la que se encuentra el mapa es 1:100.

Para aproximar la cobertura de la corona para cada individuo, medí la longitud de dos hojas perpendiculares entre sí. Todos los individuos fueron marcados con etiquetas de metal y en febrero de 2022 cada hoja contabilizada fue marcada para su seguimiento temporal. Los datos morfológicos

los ajusté acorde a un solo flexómetro debido al error existente. Por lo que elegí un flexómetro como medida de referencia, aquellos datos muestreados con flexómetros diferentes al de referencia los ajusté añadiendo o restando su diferencia. Además, calculé el diámetro y radio para las diferentes circunferencias medidas. Asimismo, categoricé los individuos por tamaño (cm): 1) menores de 25, 2) 25 - 50, 3) 50 – 100, 4) 100 - 200, 5) 200 - 350, 6) 350 - 400 y 7) 400 - 800. Para la descripción de la fenología, conté la cantidad de hojas presentes en cada individuo y los categoricé de acuerdo con la Figura 3.

Finalmente, para el análisis fisicoquímico del suelo colecté cuatro muestras en cada parcela: tres en la base de tres individuos seleccionados al azar a lo largo del ambiente, y una cuarta en una zona separada por al menos 1.5 m de cualquier individuo de la especie. Las muestras de suelo fueron enviadas para el análisis de pH y nutrientes del suelo en el laboratorio de Fertilidad de Suelos y Química Ambiental, del Colegio de Postgraduados, Institución de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas (Para ver los datos del análisis, revisar Apéndice B).

Análisis datos

Para analizar la variación ambiental a lo largo del gradiente altitudinal en las cinco parcelas y compararla con la fenología, procesé las mediciones climáticas de los sensores durante el período del 10 de julio 2021 al 27 de mayo de 2022. Para la temperatura (T) y la humedad (RH) obtuve valores máximos, mínimos y promedio por mes para cada uno de los sensores; para la intensidad lumínica (Lx) analicé solamente los valores diurnos (de 8:00 am a 6:00 pm) y obtuve valores máximos, mínimos y promedio por mes para cada uno de los sensores, debido a que solamente contaba con cuatro muestreos fenológicos. Para las variables ambientales calculé un promedio ponderado para cada individuo, lo que me permitió asociar características individuales con los datos de temperatura, intensidad lumínica y humedad relativa. Para asignar un valor de cada variable ambiental medida a cada individuo calculé los valores ambientales para cada sensor ponderados por la distancia entre cada uno de los individuos y los sensores; en esencia, estos valores ponderados les dan más peso a los datos ambientales capturados por los sensores más próximos a cada individuo. Las distancias entre individuos y sensores las estimé a partir de la digitalización de los mapas de distribución en R (R Core Team, 2020). El promedio ponderado por individuo lo calculé de la siguiente manera,

$$mean_T = \frac{\sum d_{TA} * T_A + \sum d_{TB} * T_C + \sum d_{TC} * T_C + \sum d_{TD} * T_D}{\sum d_{TA} + \sum d_{TB} + \sum d_{TC} + \sum d_{TD}} \quad (1)$$

$$mean_{Lx} = \frac{\sum d_{LxA} * Lx_A + \sum d_{LxB} * Lx_C + \sum d_{LxC}}{\sum d_{LxA} + \sum d_{LxB} + \sum d_{LxC}} \quad (2)$$

$$mean_{RH} = \frac{\sum d_{RHD} * RH_D}{\sum d_{RHD}} \quad (3)$$

donde, T, Lx y RH representan el valor promedio por día y mes para temperatura, intensidad lumínica y humedad relativa respectivamente por individuo y sensor ambiental; A, B, C y D representan cada uno de los sensores ambientales; d representa la distancia para cada sensor ambiental por individuo; " Σd " representa la suma de todos los valores de distancia para cada individuo por sensor; y " $\Sigma d * T / Lx / RH$ " representa la suma del producto de la distancia por los valores ambientales por individuo.

Para estimar la cobertura del dosel utilicé el paquete "cover" de R (Chianucci *et al.*, 2022), el cual calcula índices de cobertura de dosel a partir de fotografías digitales. Esta variable se calcula mediante el análisis de la cantidad de espacios (GF) en la fotografía por medio de la cantidad de píxeles que representan el cielo entre el total de píxeles para, posteriormente, obtener su complemento que es la cobertura foliar (GF-1). Calculé un valor promedio para cada parcela. Para las muestras de suelo, categoricé los valores del análisis acorde a valores de referencia para determinar la fertilidad y características del suelo (Agrolab, 2005; Martín, 2021; Sotomayor Ramírez, 2012) como indicadores de la calidad del suelo a lo largo del gradiente.

Para todos los individuos estimé correlaciones de Spearman entre los eventos fenológicos y las variables climáticas de temperatura, humedad relativa, cantidad lumínica y altura de los individuos. Para analizar las diferencias entre parcelas a lo largo del gradiente altitudinal, realicé dos análisis multivariados de varianza (MANOVA) con la función "manova" del software R (R Core Team, 2020). El código utilizado fue el siguiente:

$$\text{manova}(\text{depvarfn} \sim \text{indep_varfn}) \quad (1)$$
$$\text{manova}(\text{depvars} \sim \text{indep_vars}) \quad (2)$$

donde, "dep_varfn" representa las variables dependientes, que son la media ponderada para la temperatura, humedad relativa, luz, altura del individuo, circinios y producción de hojas fértiles y estériles; "dep_vars" representa las variables dependientes de suelo, las cuales fueron CE, N y P. "indep_vars" e "indep_varfn", y que corresponde a cada una de las parcelas. Posteriormente realicé un análisis discriminante lineales (LDA) para conocer las diferencias entre parcelas con el paquete "MASS" y la función "lda" ambos del software R (R Core Team, 2020).

Todos los datos los procesé en R (R Core Team, 2020) y visualicé utilizando el paquete ggplot2 (Wickham., 2016) de R y el programa Adobe Illustrator (Adobe Inc, 2019). Todas las imágenes fueron editadas en el software Adobe Illustrator (Adobe Inc, 2019).

Resultados

Primer enfoque: *Patrones fenológicos generales en helechos arborescentes (Cyatheaales)*

Encontré datos sobre la periodicidad de eventos fenológicos en 34 especies de helechos arborescentes (Tabla 1), que representan a cinco de las ocho familias del orden, siendo la familia Cyatheaceae la que cuenta con un mayor número de trabajos. En general, existen estudios fenológicos para sólo el 4.9% de las especies reportadas para el orden Cyatheaales (Tabla 3). En términos de la proporción de especies estudiadas por género (del total de especies conocidas), los mejor representados son *Cibotium*, *Culcita* y *Plagiogyria*, con 55.5, 50 y 33.3%, respectivamente (Tabla 3). Las familias Metaxyaceae, Loxsomataceae y Thyrsopteridaceae no cuentan con estudios de fenología. La mayor cantidad de trabajos analizados fueron realizados, principalmente, entre 2000-2020, en Brasil, Hawái y Taiwán.

Tabla 3. Síntesis de la información obtenida de los 31 estudios fenológicos analizados en helechos arborescentes. A cada uno de los trabajos analizados se le contabilizó el total de especies. En varios estudios se analiza más de una especie y en ocasiones estas se repiten. SPP., cantidad de especies analizadas por género. REF., cantidad de artículos por género. D.A., cantidad de estudios con datos fenológicos sin procesar. D.P., cantidad de estudios con datos ya procesados (datos promedio). A.E., número de estudios en los que se realizó algún tipo de análisis estadístico diferente a los que incluyen correlaciones (AC). E.C., número de estudios con análisis cualitativos. E.D.A. indica el número de estudios con datos ambientales locales, es decir obtenidos de sensores ambientales, el resto de los estudios corresponde a los que analizan datos de estaciones meteorológicas o simplemente no analizan el ambiente.

Familia	Género	SPP.	REF.	D.A.	D.P.	A.E.	A.C.	E.C.	E.D.A.
Cibotiaceae	<i>Cibotium</i> (9 spp.)	5	4	2	2	2	0	2	0
Culcitaceae	<i>Culcita</i> (2 spp.)	1	2	0	2	1	1	0	1
	<i>Alsophila</i> (275 spp.)	8	9	2	7	3	2	4	0
Cyatheaceae	<i>Cyathea</i> (265 spp.)	9	7	0	7	3	2	2	1
	<i>Gymnosphaera</i> (39 spp.)	5	5	2	3	1	2	2	0
	<i>Sphaeropteris</i> (103 spp.)	2	2	0	2	2	0	0	0
	<i>Calochlaena</i> (5 spp.)	0	0	0	0	0	0	0	0
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia</i> (26 spp.)	2	4	1	3	1	2	1	1
	<i>Lophosoria</i> (4 spp.)	0	0	0	0	0	0	0	0
Loxsomataceae	<i>Loxsonia</i> (1 spp.)	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Loxosomopsis</i> (1 spp.)	0	0	0	0	0	0	0	0
Metaxyaceae	<i>Metaxya</i> (6 spp.)	0	0	0	0	0	0	0	0
Plagiogyriaceae	<i>Plagiogyria</i> (15 spp.)	5	3	1	2	0	1	2	1
Thyrsopteridaceae	<i>Thyrsopteris</i> (1 spp.)	0	0	0	0	0	0	0	0
Total		37	36	8	28	13	10	13	4

De los seis eventos fenológicos, la producción de hojas estériles es el que ha sido reportado en mayor proporción, con el 87% de los estudios con datos para este evento (Fig. 6). La expansión de hojas y la liberación de esporas son los eventos que han sido registrados con menor frecuencia, con sólo el 30 y 36% de las localidades, respectivamente (Fig. 6). De las 61 localidades de helechos arborescentes incluidas en el presente trabajo, sólo en seis se registraron todos los eventos fenológicos de interés y su asociación con variables climáticas (Fig. 6). Para 40 localidades se reportaron valores para variables ambientales (*e. g.*, temperatura y precipitación) y en 36 se presentaban análisis de asociación con los eventos fenológicos (Tabla 3).

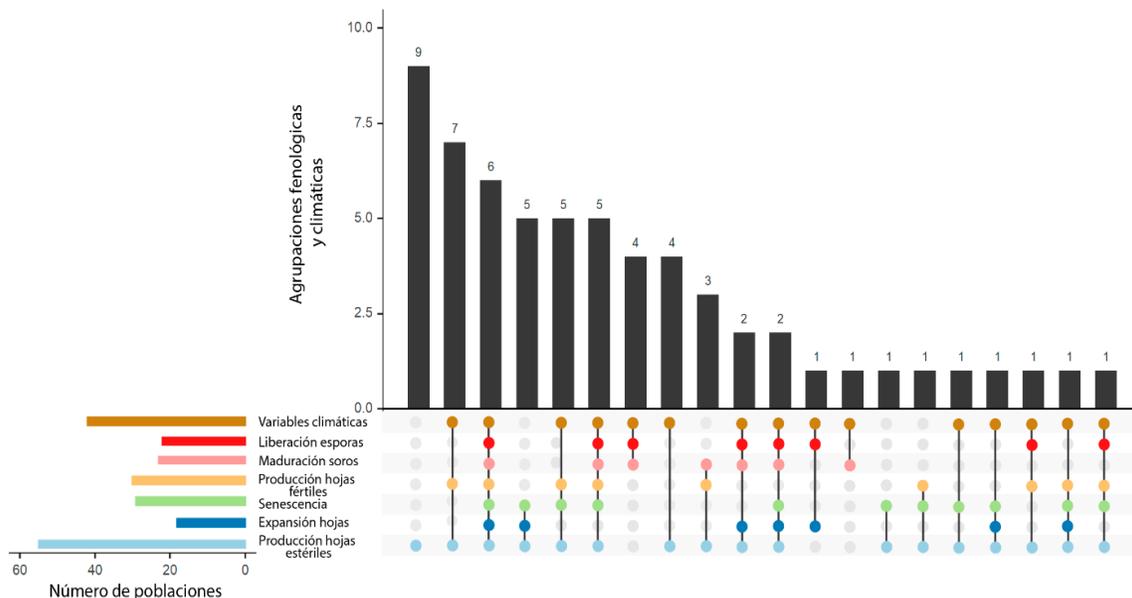


Figura 6. Número de poblaciones (61 localidades) donde se describen los eventos fenológicos en helechos arborescentes (Cyatheales). En la gráfica de barras (gráfica de colores) se muestra la cantidad de localidades por evento fenológico y variable climática. El histograma (gráfica de color negro) se encuentra la frecuencia de localidades que presentan cada una de las diferentes combinaciones existentes de los eventos fenológicos (eje X, puntos de colores).

Fenología y clima

Las correlaciones de Spearman estimadas muestran una correlación más elevada con variables climáticas para los eventos fenológicos reproductivos (*e. g.*, maduración de soros) que para los eventos fenológicos no reproductivos (*e. g.*, producción de hojas estériles). Estas correlaciones son más fuertes con la temperatura media para el mes correspondiente y, en menor medida, con la temperatura media para un mes anterior (Figs. 7 y 8). En específico, la correlación entre la maduración y liberación de las esporas con la temperatura media para el mes correspondiente es más consistente entre especies (Fig. 7); la producción y liberación de esporas tiene un aumento durante los meses de verano e inicios de otoño (Fig. 9). Para la mayoría de las especies, los estimados de correlación muestran relaciones positivas entre temperatura y precipitación con la maduración y liberación de esporas (Fig. 7).



Figura 7. Correlación de Spearman para los eventos fenológicos fértiles. La gama de colores rosas corresponden a correlaciones con valores positivos, la gama de tonos verdes son correlaciones negativas. En la parte superior se observa un resumen del porcentaje de correlaciones positivas y negativas por variable ambiental en lag0 y lag1. El panel principal corresponde a los valores de correlación por especie acomodados acorde a la filogenia tomada de Nitta *et al.*, (2022) y agrupadas por familia: Cyatheaceae (color naranja), Dicksoniaceae (color azul), Cibotiaceae (color violeta) y Plagiogyriaceae (color rojo).

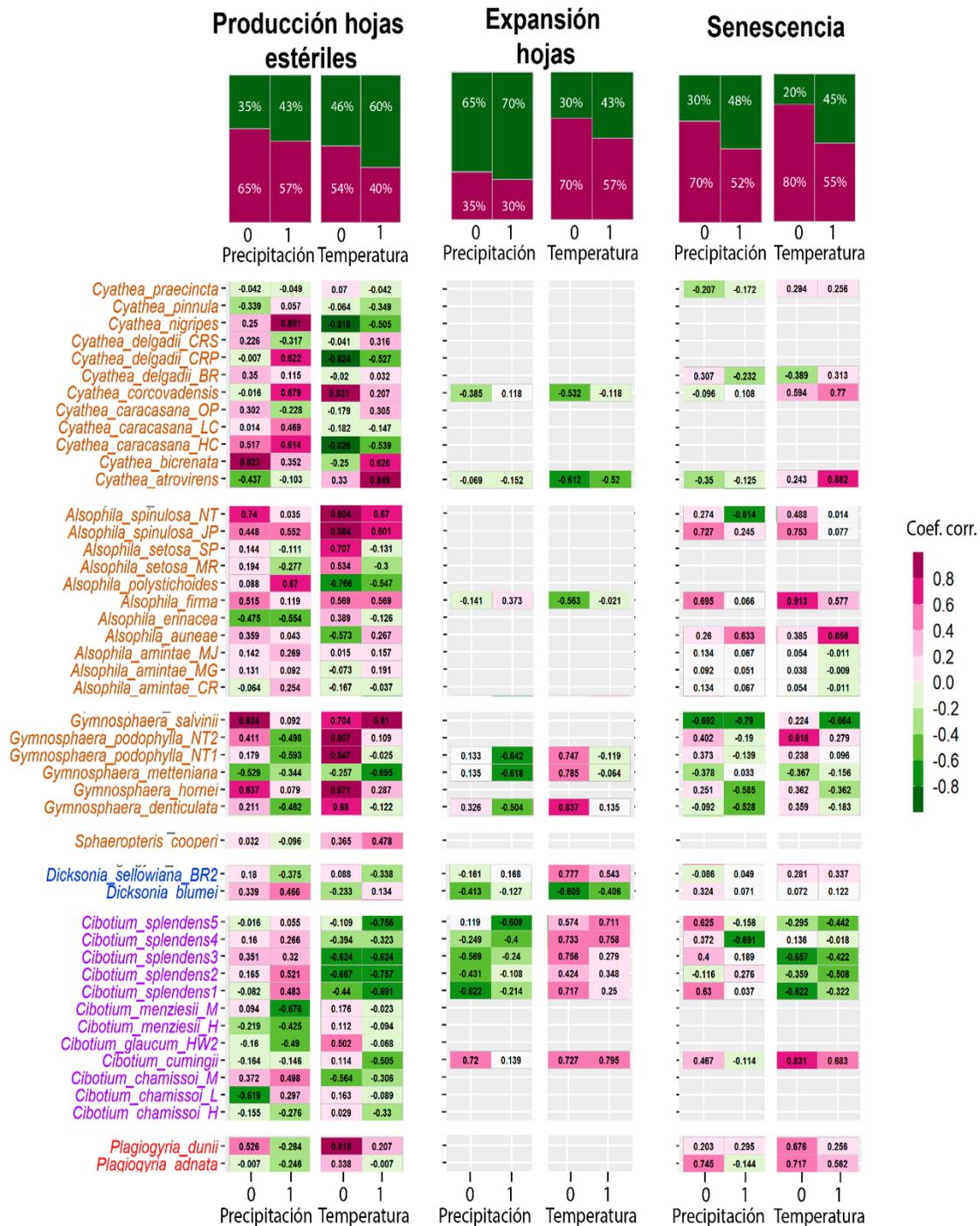


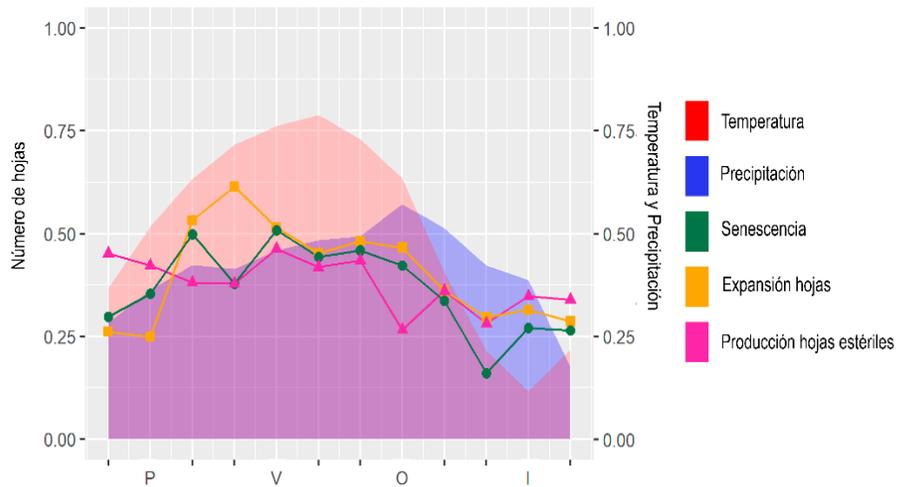
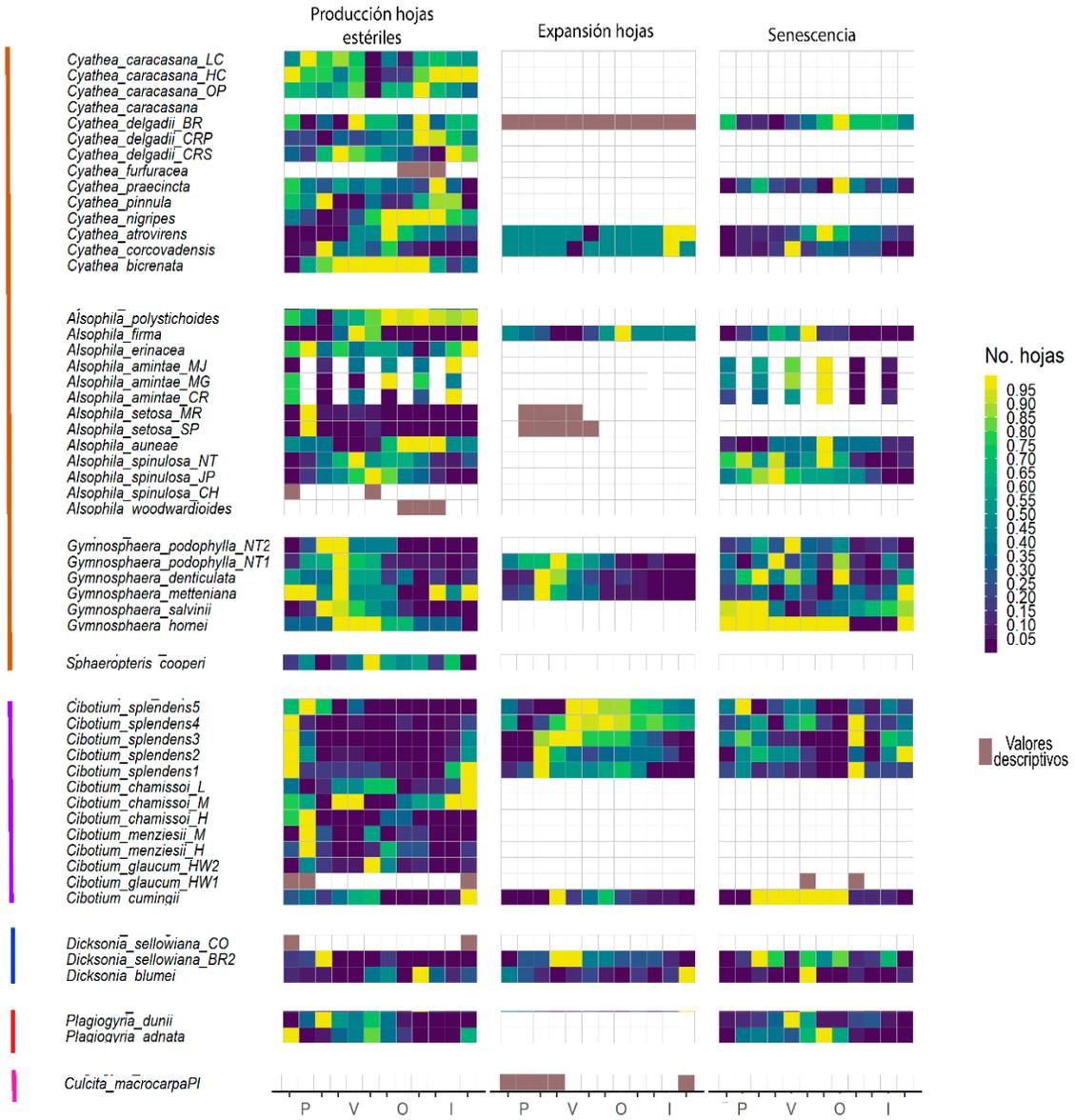
Figura 8. Correlación de Spearman para los eventos fenológicos estériles. La gama de colores rosas corresponden a correlaciones con valores positivos, la gama de tonos verdes son correlaciones negativas. En la parte superior se observa un resumen del porcentaje de correlaciones positivas y negativas por variable ambiental en lag0 y lag1. El panel principal corresponde a los valores de correlación por especie acomodados acorde a la filogenia tomada de Nitta *et al.*, (2022) y agrupadas por familia: Cyatheaceae (color naranja), Dicksoniaceae (color azul), Cibotiaceae (color violeta) y Plagiogyriaceae (color rojo).

La producción de hojas estériles y su correlación con variables climáticas es menos consistente (Fig. 8), ya que la producción de hojas es relativamente constante a lo largo de todo el año (Fig. 10). La expansión y la senescencia de las hojas parece tener una ligera disminución en los meses de invierno (Fig. 10). Las correlaciones para la producción de hojas estériles muestran un patrón inconsistente entre especies, ya que algunas especies muestran correlaciones negativas, y otras correlaciones positivas (Fig. 8).

En cuanto a los modelos mixtos ajustados, el modelo TPO indica que la temperatura y la precipitación tienen un efecto significativo sobre los patrones temporales de producción de hojas fértiles y senescencia (Tabla 4), mientras que el segundo modelo TP01 indica que ambos factores climáticos tienen efectos significativos sobre la mayoría de los eventos fenológicos, exceptuando la liberación de esporas y la senescencia (Tabla 4). En ambos modelos (TPO y TP01) observé que la R^2 marginal fue baja con respecto a la R^2 condicional, lo que indica que los efectos fijos explican una proporción baja de la varianza y que la varianza es explicada principalmente por los efectos aleatorios entre especies (Tabla 4).

Tabla 4. Resumen de los modelos lineales mixtos de fenología como función de variables climáticas de temperatura y precipitación, en el mes que se produjo el evento fenológico (TPO) y con el promedio del mes en el que se produjo el evento fenológico y un mes anterior al suceso del evento fenológico (TP01). β_T y β_P = coeficientes de regresión para temperatura y precipitación respectivamente. var_T y var_P = varianza para temperatura y precipitación respectivamente. R^2_M = R^2 marginal y R^2_C = R^2 condicional. Los asteriscos y valores en negritas son la significancia de cada una de las variables climáticas con el evento fenológico. $\cdot p < 0.1$ * $p < 0.05$ ** $p < 0.01$ *** $p < 0.001$

Modelo TPO	β_T	β_P	var_T	var_P	R^2_M	R^2_C
Producción hojas fértiles	0.098789 ·	-0.068556 ***	0.20474	0.03504	0.014	0.258
Maduración de soros	0.5809	-0.1235 ***	0.03823	0.02936	0.31	0.356
Liberación esporas	0.2982	0.07677 ***	0.13537	0.01708	0.111	0.231
Producción hojas estériles	0.1306	-0.01621 ***	0.1632	0.02951	0.017	0.207
Expansión hojas	0.1955	-0.1459 ***	0.28413	0.002815	0.059	0.348
Senescencia	0.348033 **	0.038788 ***	0.0566843	0.100926	0.124	0.27
Modelo TP01						
Producción hojas fértiles	0.016744 ***	-0.059362 *	0.25706	0.03708	0.014	0.258
Maduración de soros	0.5971 ***	-0.312 **	0.0001895	0.0009528	0.31	0.356
Liberación esporas	0.3825	-0.04055 ***	0.09882	0.03136	0.111	0.231
Producción hojas estériles	0.094702 *	-0.071136 ***	0.1913	0.0717	0.017	0.207
Expansión hojas	0.1426 ***	-0.2235 *	0.3064	0.1098	0.059	0.348
Senescencia	0.39112	-0.1562 ***	0.09046	0.05469	0.124	0.27



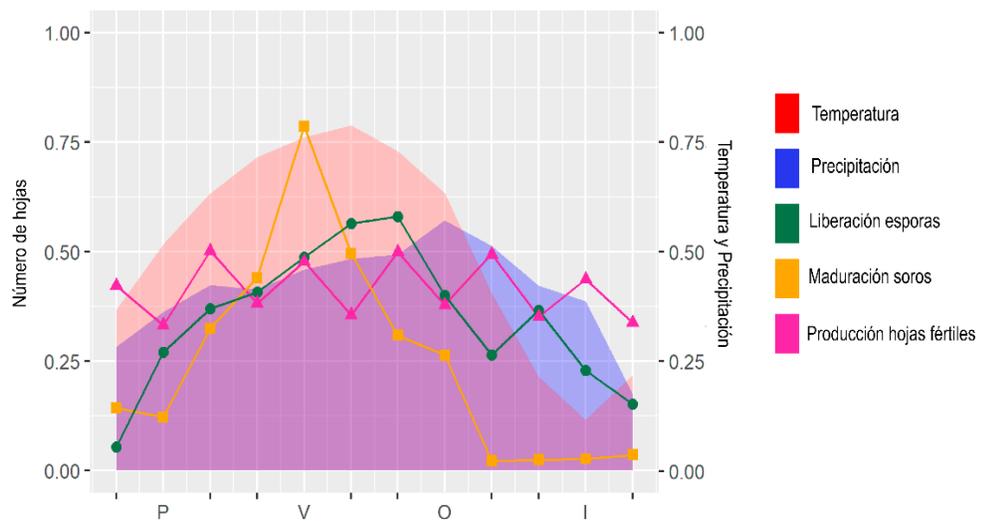
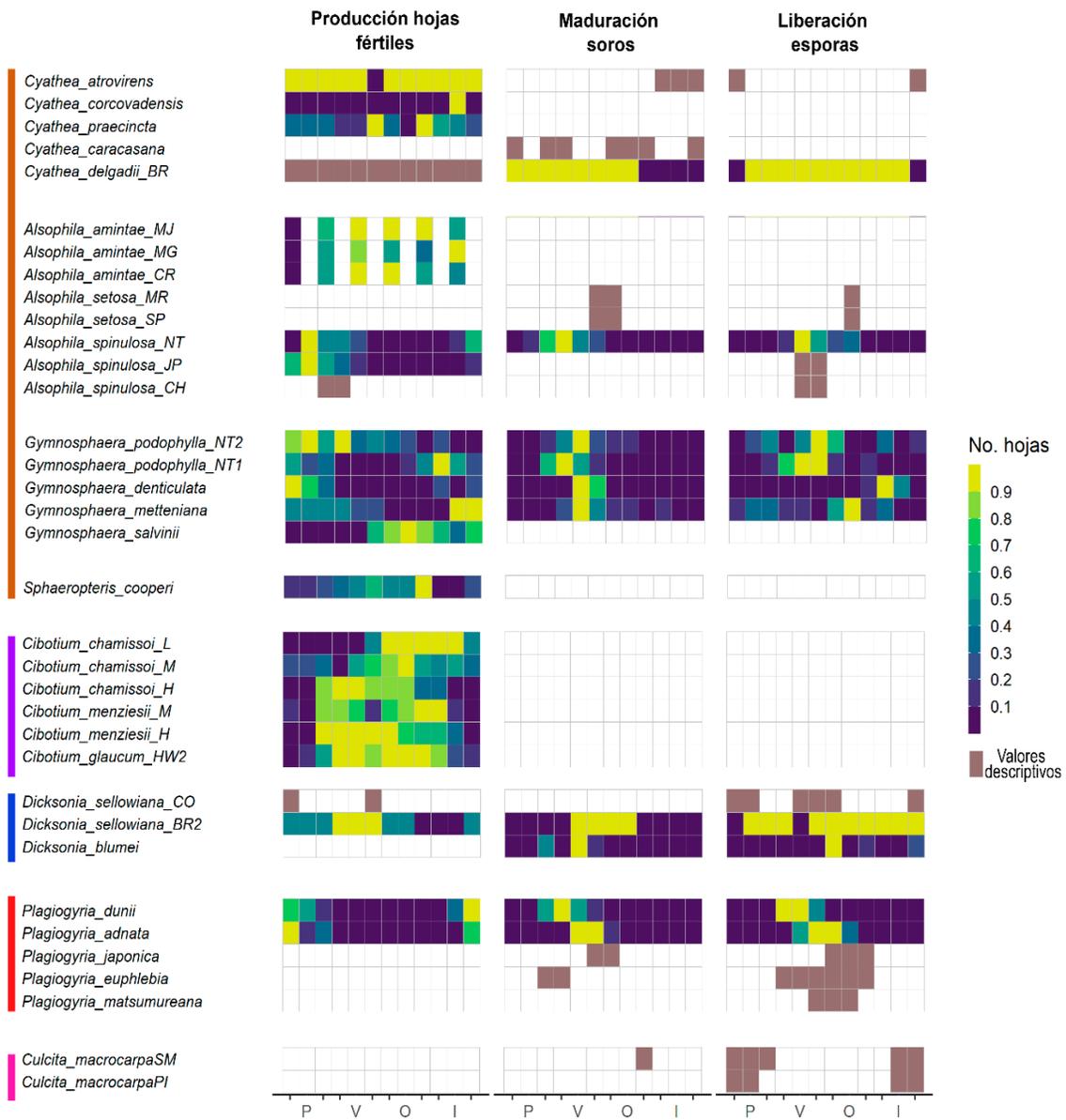


Figura 9. Eventos fenológicos asociados a estructuras reproductivas. En el panel superior las especies están ordenadas acorde a la filogenia de Nitta *et al.*, (2022) y agrupadas por familia: Cyatheaceae (color naranja), Cibotiaceae (color violeta), Dicksoniaceae (color azul), Plagiogyriaceae (color rojo) y Culcitaceae (color rosa). Los datos del panel superior se encuentran estandarizados con el método de máximos y mínimos (para mayor detalle revisar métodos), por lo que la escala de los valores del suceso del evento fenológico es de 0 a 1. Los valores cercanos a 0 corresponden a nada o poco suceso del evento fenológico (escalas de color violetas y azules); y el 1 se refiere al máximo del suceso del evento fenológico (escala de color verde a amarillo). Los cuadros de color marrón corresponden a los valores descriptivos, los cuales no fueron estandarizados. El panel inferior corresponde a un resumen general de los patrones fenológicos y de las variables ambientales para la producción de hojas fértiles, maduración de soros y liberación de esporas. El eje X corresponde a las temporadas del año (P= primavera, V= verano, O= otoño e I=invierno). Ambos ejes Y corresponden a los valores de temperatura (color rojo), precipitación (color azul; eje Y izquierdo) y suceso del evento fenológico (eje Y derecho), estandarizados con el método de máximos y mínimos [Pág. 28].

Figura 10. Eventos fenológicos asociados a estructuras estériles. En el panel superior las especies están ordenadas acorde a la filogenia de Nitta *et al.*, (2022) y agrupadas por familia: Cyatheaceae (color naranja), Cibotiaceae (color violeta), Dicksoniaceae (color azul), Plagiogyriaceae (color rojo) y Culcitaceae (color rosa). Los datos del panel superior se encuentran estandarizados con el método de máximos y mínimos (para mayor detalle revisar métodos), por lo que la escala de los valores del suceso del evento fenológico es de 0 a 1. Los valores cercanos a 0 corresponden a nada o poco suceso del evento fenológico (escalas de color violetas y azules); y el 1 se refiere al máximo del suceso del evento fenológico (escala de color verde a amarillo). Los cuadros de color marrón corresponden a los valores descriptivos, los cuales no fueron estandarizados. El panel inferior corresponde a un resumen general de los patrones fenológicos y de las variables ambientales para la producción de hojas fértiles, maduración de soros y liberación de esporas. El eje X corresponde a las temporadas del año (P= primavera, V= verano, O= otoño e I=invierno). Ambos ejes Y corresponden a los valores de temperatura (color rojo), precipitación (color azul; eje Y izquierdo) y suceso del evento fenológico (eje Y derecho), estandarizados con el método de máximos y mínimos. [Pág. 29]

Filogenia y fenología

Al analizar los estimados de correlación entre géneros y familias, observé que las especies parecen tener comportamientos consistentes dentro de cada género y familia (Figs. 11 y 12). Por ejemplo, para la correlación entre la producción de hojas fértiles y la temperatura, las especies de Cyatheaceae y Plagiogyriaceae tienen asociaciones negativas (Grupo N_{Ft}), mientras que las especies de Dicksoniaceae y Cibotiaceae muestran asociaciones positivas (Grupo P_{Ft}, Fig. 12).

Los modelos ajustados por grupos de especies (Grupo P_{Ft}, P_{St} y Grupo N_{Ft}, N_{St}) indican de manera consistente que la precipitación tiene un efecto significativo sobre los eventos fenológicos, especialmente para el primer grupo de especies (Tabla 5), mientras que para la temperatura sólo los modelos TP01 indican que esta variable tiene un efecto sobre los eventos fenológicos. Asimismo, los valores de las R² marginales aumentan su valor con respecto a los de las R² condicionales, con excepción para la producción de hojas estériles (Tabla 5).

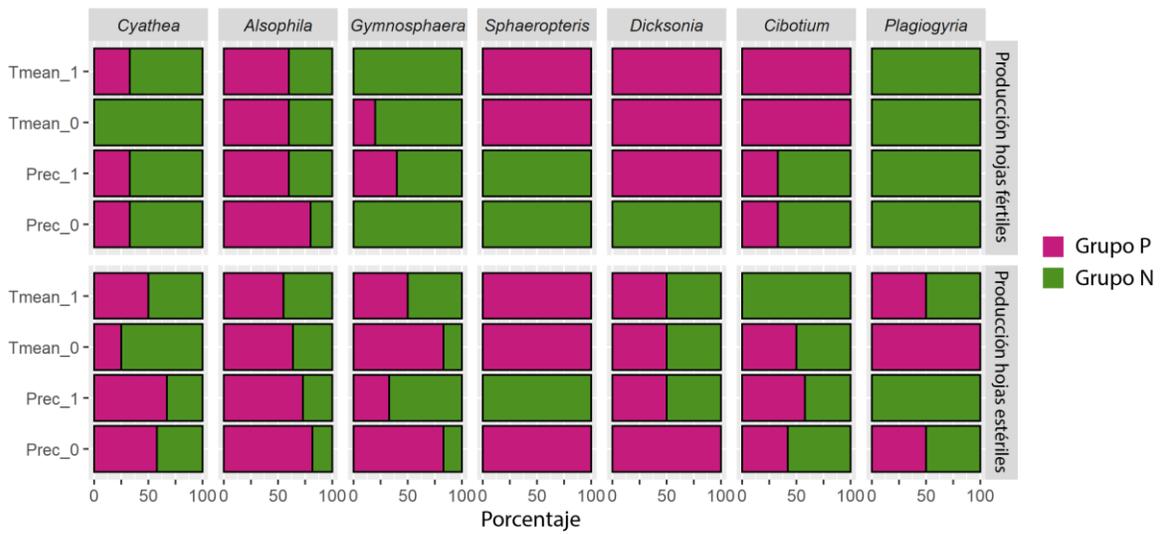


Figura 11. Correlaciones de Spearman. Porcentaje de las especies que presentan un tipo de asociación por género para la producción de hojas fértiles y estériles. El grupo N y el P representa el porcentaje de especies que presentan asociación negativa y positiva respectivamente con respecto a la precipitación y temperatura en lag0 y lag1. Tmean_1= temperatura media lag1, Tmean_0= temperatura media lag0, Prec_1= precipitación media lag0 y Prec_0=precipitación media lag0.

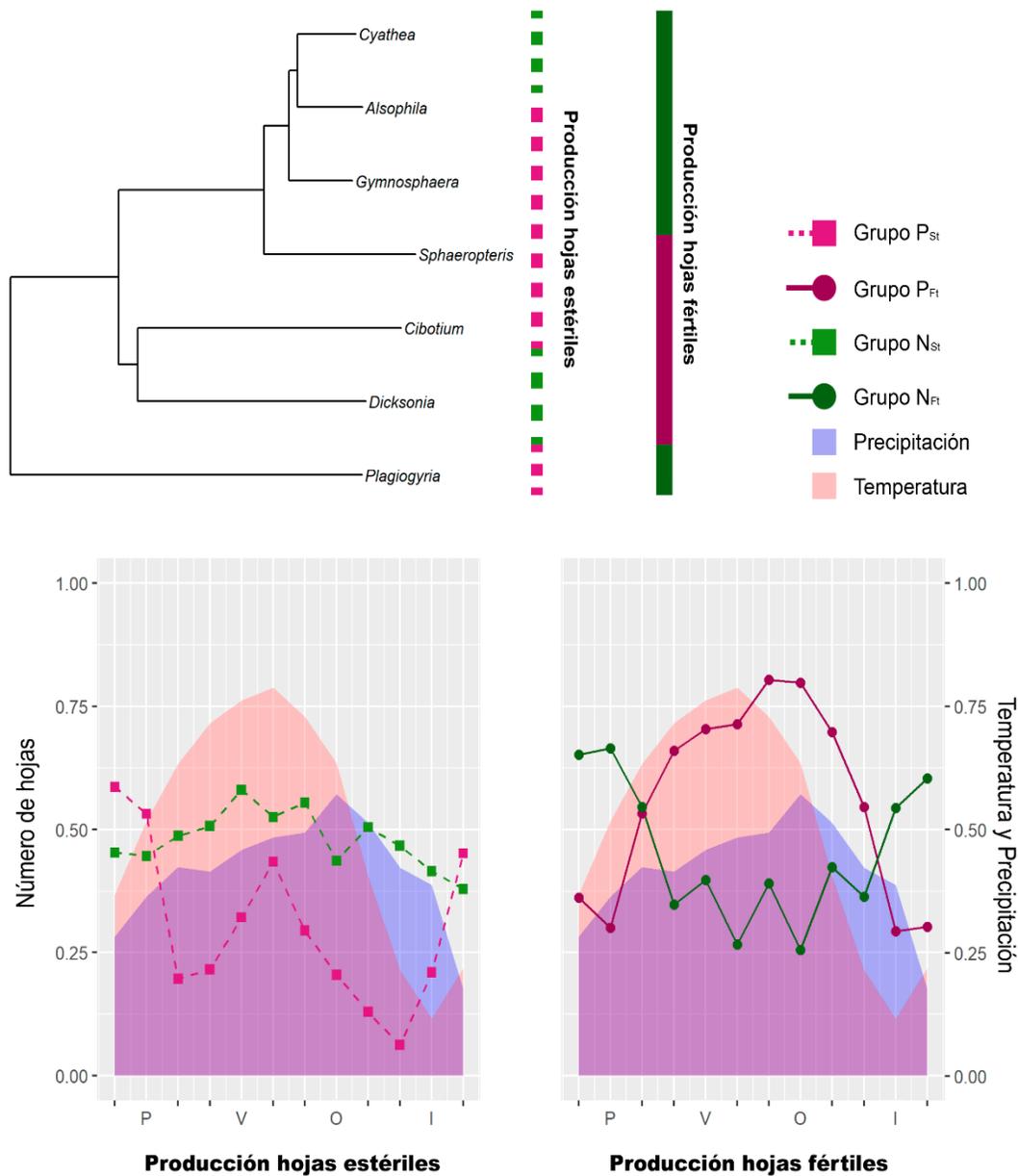


Figura 12. Agrupaciones hojas fértiles (Ft) y estériles (St). El panel superior corresponde a las agrupaciones por género acorde a la filogenia tomada de Nitta *et al.*, (2022). De color rosa y violeta se agrupan las familias del grupo $P_{Ft/St}$, es decir presentan valores de correlación positivo con el ambiente. De color verde se agrupan las familias del grupo $N_{Ft/St}$, es decir presentan valores de correlación negativo con el ambiente. En el panel inferior se muestra el resumen de los patrones fenológicos por grupos $P_{Ft/St}$ y grupo $N_{Ft/St}$ para la producción de hojas fértiles y estériles. La producción de hojas estériles (panel inferior izquierdo) están representados por cuadrados y línea punteada de color lila y verde claro. La producción de hojas fértiles (panel inferior derecho) está representado por círculos y línea continua de color violeta y verde oscuro. El eje X se encuentra categorizado por las estaciones del año (P=primavera, V= verano, O= otoño e I= invierno) debido a las diferencias entre hemisferios. Los valores de temperatura, precipitación y producción de hojas fértiles y estériles se encuentran estandarizados con el método de máximos y mínimos. La escala va de 0 (escases del suceso fenológico y valores bajos de temperatura y precipitación) a 1 (exceso del suceso fenológico y valores altos de temperatura y precipitación).

Tabla 5. Resumen de los modelos lineales mixtos de producción de hojas fértiles y estériles en grupos positivos y negativos como función de variables climáticas de temperatura y precipitación, en el mes que se produjo el evento fenológico (TP0) y con el promedio del mes en el que se produjo el evento fenológico y un mes anterior al suceso del evento fenológico (TP01). β_T y β_P = coeficientes de regresión para temperatura y precipitación respectivamente. var_T y var_P = varianzas para temperatura y precipitación respectivamente. R^2_M = R^2 marginal y R^2_C = R^2 condicional. Los asteriscos y valores en negritas son la significancia de cada una de las variables climáticas con el evento fenológico. \cdot $p < 0.1$ * $p < 0.05$ ** $p < 0.01$ *** $p < 0.001$

Modelo TP0	β_T	β_P	var_T	var_P	R^2_M	R^2_C
<i>Producción hojas fértiles</i>						
Grupo P _{Ft}	0.7282	0.2171 ***	4.827E-12	1.451E-11	0.434	0.434
Grupo N _{Ft}	-0.309494	-0.091329 ·	0.04803	0.05856	0.129	0.284
<i>Producción hojas estériles</i>						
Grupo P _{St}	0.2224871	-0.0618718 ***	0.1765314	0.0009975	0.228	0.052
Grupo N _{St}	-0.06296	0.05966	0.05784	0.04298	0.115	0.01
Modelo TP01						
<i>Producción hojas fértiles</i>						
Grupo P _{Ft}	0.6917	0.0489 ***	1.137E-14	1.747E-11	0.458	0.458
Grupo N _{Ft}	-0.185466 ·	-0.16369 ***	0.0550489	0.011837	0.082	0.166
<i>Producción hojas estériles</i>						
Grupo P _{St}	0.185766 **	-0.22407 ***	0.25609	0.02482	0.072	0.323
Grupo N _{St}	-0.001077	0.1887	0.0658	0.04814	0.036	0.152

Segundo enfoque: *Caracterización fenológica de *Cyathea fulva* a lo largo de un gradiente altitudinal en Oaxaca, México*

El seguimiento fenológico en *C. fulva* indica que existen diferencias fenológicas respecto al tamaño de los individuos. Los individuos con un diámetro de tallo pequeño y de altura menor a 100 cm, presentan una producción baja, pero constante de hojas (patrón asincrónico), mientras que los individuos de diámetros más grandes y tallas mayores a 100 cm producen sus hojas en momentos concretos, y en mayor cantidad (patrones sincrónicos; Fig. 13). Conforme los tamaños y diámetros aumentan la fenología parece tener más sincronía. Al estar asociado el tamaño de los individuos a diferencias fenológicas, es probable que los factores que afecten a la morfología también interfieran directamente en la fenología de los individuos.

Además de la diferencia fenológica entre el tamaño de los individuos, también existe un patrón de temporalidad para la fenología asociada al ambiente. La producción de circinios es mayor durante el período julio-octubre, cuando la temperatura, la intensidad lumínica y la humedad relativa son más elevadas y conforme disminuyen los dos primeros factores, durante el invierno, la producción de circinios se desacelera, al grado de que la mayoría de los individuos carecen de hojas nuevas (Valores correlación positivos = 0.43; Figs. 13 y 15). La producción de circinios es sincrónica y regular a lo largo del gradiente, donde observe una cantidad constante de hojas estériles durante todo el año, con un ligero incremento hacia el período de febrero. Existe una mayor producción de hojas fértiles (hojas fértiles, soros maduros e inmaduros) durante el período octubre-febrero (otoño-invierno), cuando los valores de temperatura, humedad y luz se ven disminuidos (Valores correlación negativa = -0.06 Figs. 14 y 15).

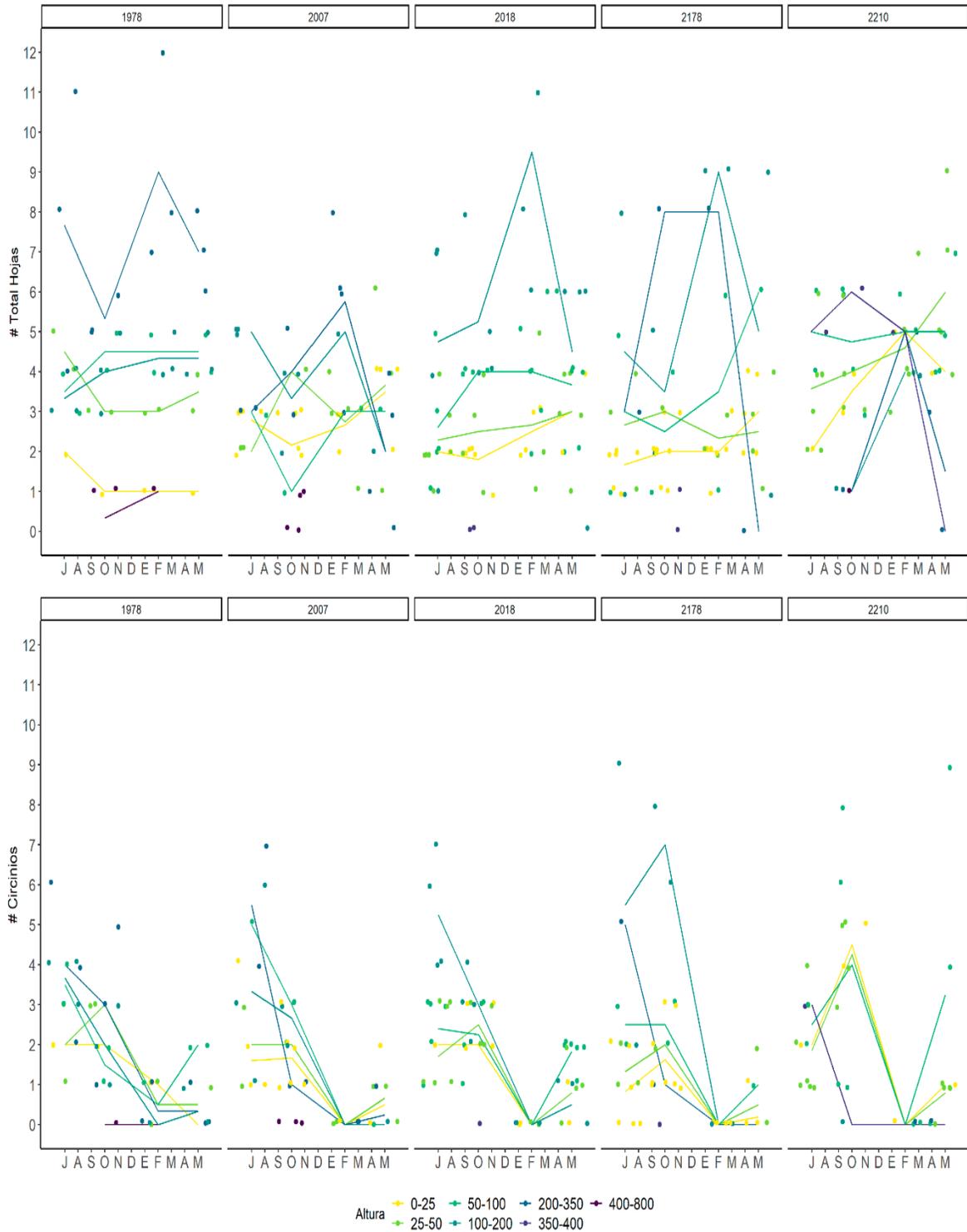


Figura 13. Producción total de hojas y de circinios de *Cyathea fulva* a lo largo de un gradiente altitudinal. Cada una de las gráficas están separadas por parcela a lo largo del gradiente altitudinal, de las altitudes más bajas a las más altas de izquierda a derecha. Se muestra los valores fenológicos para la cantidad total de hojas por individuo durante los cuatro muestreos. Las líneas corresponden a los valores promedio por parcela y mes, mientras que los puntos corresponden a los valores por individuos.

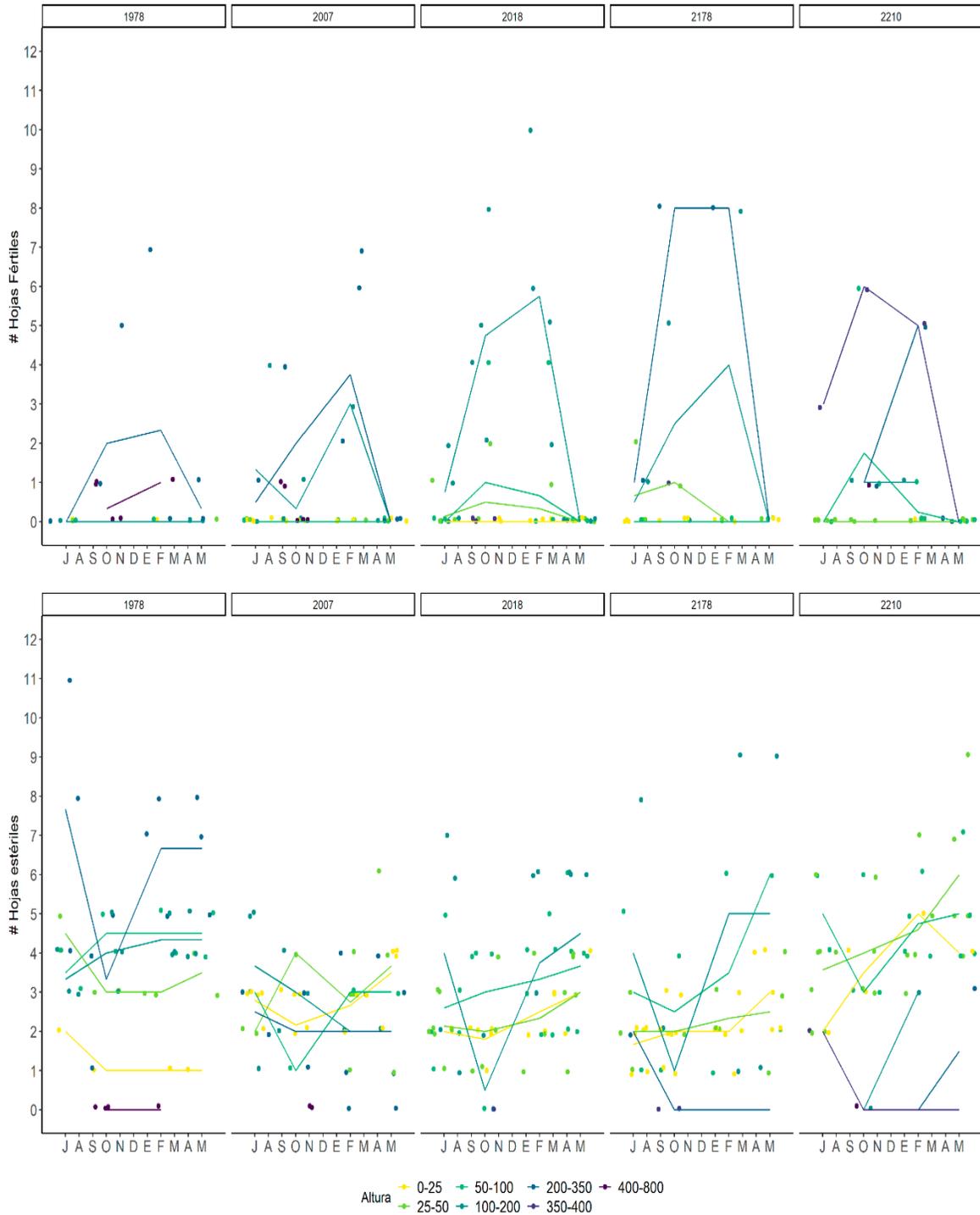


Figura 14. Producción total de hojas fértiles y estériles de *Cyathea fulva* a lo largo de un gradiente altitudinal. Cada una de las gráficas están separadas por parcela a lo largo del gradiente altitudinal, de las altitudes más bajas a las más altas de izquierda a derecha. Se muestra los valores fenológicos para la cantidad total de hojas por individuo durante los cuatro muestreos. Las líneas corresponden a los valores promedio por parcela y mes, mientras que los puntos corresponden a los valores por individuos.

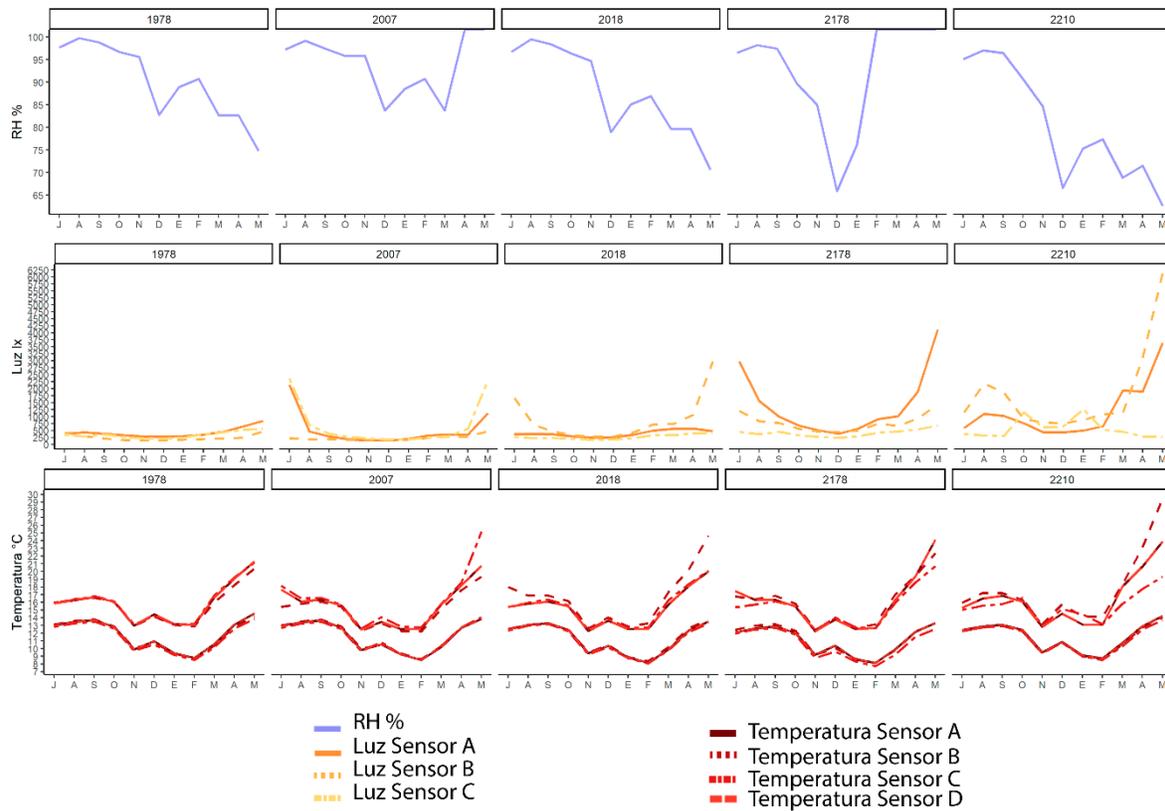


Figura 15. Valores promedio por mes y sensor ambiental de temperatura, humedad relativa (RH) y cantidad lumínica a lo largo de un año. Cada una de las gráficas están separadas por parcela a lo largo del gradiente altitudinal, de izquierda a derecha las altitudes más bajas y altitudes más altas. En el panel superior se muestra de color azul el porcentaje mínimo de humedad relativa promedio por día y por mes. El panel del centro se muestra de color amarillo valores promedio diurnos por día y por mes para intensidad lumínica en lúmenes (lx). El panel inferior se muestra de color rojo valores máximos y mínimos promedio por día y mes para temperatura (°C). Los diferentes tipos de líneas corresponden a cada uno de los sensores ambientales para luz y temperatura.

Gradientes altitudinales y ambiente

A lo largo del gradiente altitudinal existe variación para todas las variables ambientales (temperatura, humedad relativa, intensidad lumínica, suelo y cobertura de dosel). La temperatura promedio de la localidad en el período de tiempo de julio-febrero fue de 12.7 °C, con un rango de temperatura mínima y máxima de 7.5 °C y 20.7 °C, respectivamente. De acuerdo con lo esperado, las parcelas en menor elevación tienden a tener temperaturas promedio más elevadas, aunque la temperatura máxima es mayor en la parcela más alta, con una diferencia de ~2 grados. En esta parcela existe una mayor variación en la temperatura comparada con las parcelas a menor altitud. De agosto a septiembre, la temperatura aumenta, mientras que, para noviembre y febrero, se presentaron los valores bajos (3°C) (Figs. 15 y 16).

La humedad relativa (RH) promedio es mayor al 90% en todas las parcelas. Sin embargo, al igual que en la temperatura existen fluctuaciones importantes a lo largo del tiempo. En las parcelas más altas es donde se presentan los valores más bajos (55.3%), mientras que el resto de las parcelas la humedad relativa siempre es mayor al 75%. Además, existe una disminución en la humedad relativa durante el invierno y un aumento durante agosto a septiembre (Figs. 15 y 16), valores contrarios a los reportados para el municipio (Ayuntamiento Santiago Comaltepec, 2010).

	Microambiente				Suelo					
	Dosel	Luz lx	Temp °C	RH %	pH	N %	P ppm	K ppm	Ca ppm	C %
Parcela 1 2210 msnm	0.85 	849.32  (36.82 - 24 915.69)	12.76  (8.01-20.69)	91.56  (56.49-100)	3.4 - 3.8 	0.2-0.4 	7 - 39 	0.3 - 1.5 	0.2 - 3.5 	4.8 - 41.2 
Parcela 2 2178 msnm	0.88 	700.81  (40.83 - 15 559.97)	12.53  (7.56-18.85)	92.17  (55.32-100)	3.3 - 3.8 	0.2 - 0.9 	5 - 10 	0.2 - 0.6 	0.6 - 2 	4.5 - 21.3 
Parcela 3 2018 msnm	0.82 	388.35  (19.20 - 7 083.68)	12.67  (7.80-18.20)	95.68  (73.68-100)	3.4 - 3.6 	0.3 - 0.8 	5 - 18 	0.2 - 0.5 	0.1 - 3 	4.35 - 21.93 
Parcela 4 2007 msnm	0.89 	401.87  (11.99 - 9 059.12)	12.91  (8.35-18.17)	96.32  (78.76-100)	3.3 - 3.9 	0.2 - 0.6 	5 - 27 	0.3 - 0.7 	0.2 - 2.7 	7.7 - 22.8 
Parcela 5 1978 msnm	0.90 	279.43  (11.80 - 3 802.01)	13.10  (8.23-18.27)	96.74  (77.62-100)	3.8 - 4.4 	0.3 - 0.4 	11 - 17 	0.2 - 0.4 	0.6 - 2.2 	4.2 - 7.5 

Figura 16. Resumen de las variables ambientales a lo largo del gradiente en la localidad del Cerro Relámpago, en Santiago Comaltepec, Oaxaca. En la primera columna se muestra el promedio de cuatro fotos de la cobertura del dosel (índice de cobertura foliar FC de "Cover" y una foto representativa para cada una de las parcelas. En la segunda, tercera y cuarta columnas se muestran la luz, la temperatura y la humedad relativa respectivamente con valores promedio (valor en negritas) y rango mínimo y máximo (entre paréntesis) para cada una de las parcelas. Las últimas tres columnas muestran rangos máximos y mínimos para valores de pH, Nitrógeno (N), fósforo (P), Potasio (K) y Carbono.

La intensidad lumínica varía a lo largo del gradiente altitudinal, donde las parcelas más elevadas presentan un valor mayor y conforme se desciende en altitud la intensidad lumínica disminuye. Existe variación intra-parcela para la intensidad lumínica, pero no para temperatura y humedad relativa. Estas diferencias se asocian con la cobertura del dosel, ya que las parcelas bajas (P4, P5) presentan una cobertura de dosel mayor (0.89 y 0.90, respectivamente), con valores ligeramente menores en las parcelas altas e intermedia (P1, 0.85; P2, 0.88; P3,0.82). Además, la intensidad luminica disminuye hacia el invierno (Figs. 15 y 16). Algunas de las características del suelo son similares a las de un suelo fértil, ya que se encuentran altas cantidades de materia orgánica (MO) y muy buena conductividad eléctrica (CE). Los suelos no son salinos, y tienen una buena capacidad de intercambio iónico (CIC), lo que significa que la cantidad de partículas con cargas negativas es alta y permite una mejor retención de otros nutrientes. Sin embargo, la cantidad de nutrientes en el suelo (N-P-K-Ca) indican que son suelos pobres, ya que la cantidad de K, P, y Ca son bajos, mientras que la de N es alta (Fig. 16).

Fenología y gradientes altitudinales

El análisis de MANOVA indica que existen diferencias entre el ambiente (luz, humedad relativa, temperatura y altura de individuos), los eventos fenológicos (circinios, hojas fértiles y estériles) y las parcelas a lo largo del gradiente altitudinal (valores $F= 2.2e-16^{***}$). Sin embargo, al realizar los análisis post hoc las diferencias son mínimas (Fig. 17). Aun así, el LDA indica que la mayoría de los individuos de la parcela 5, pueden diferenciarse del resto de acuerdo a los valores ambientales y de fenología. Asimismo, los individuos de la parcela 2 y 4 muestran algunas diferencias con respecto a las demás parcelas. El análisis de MANOVA para los suelos entre parcelas no indica grandes diferencias entre las parcelas (Valores $F= 0.08811$). Al realizar el LDA pude observar que existen diferencias a lo largo del gradiente altitudinal, pero no existe un patrón claro (Fig. 18).

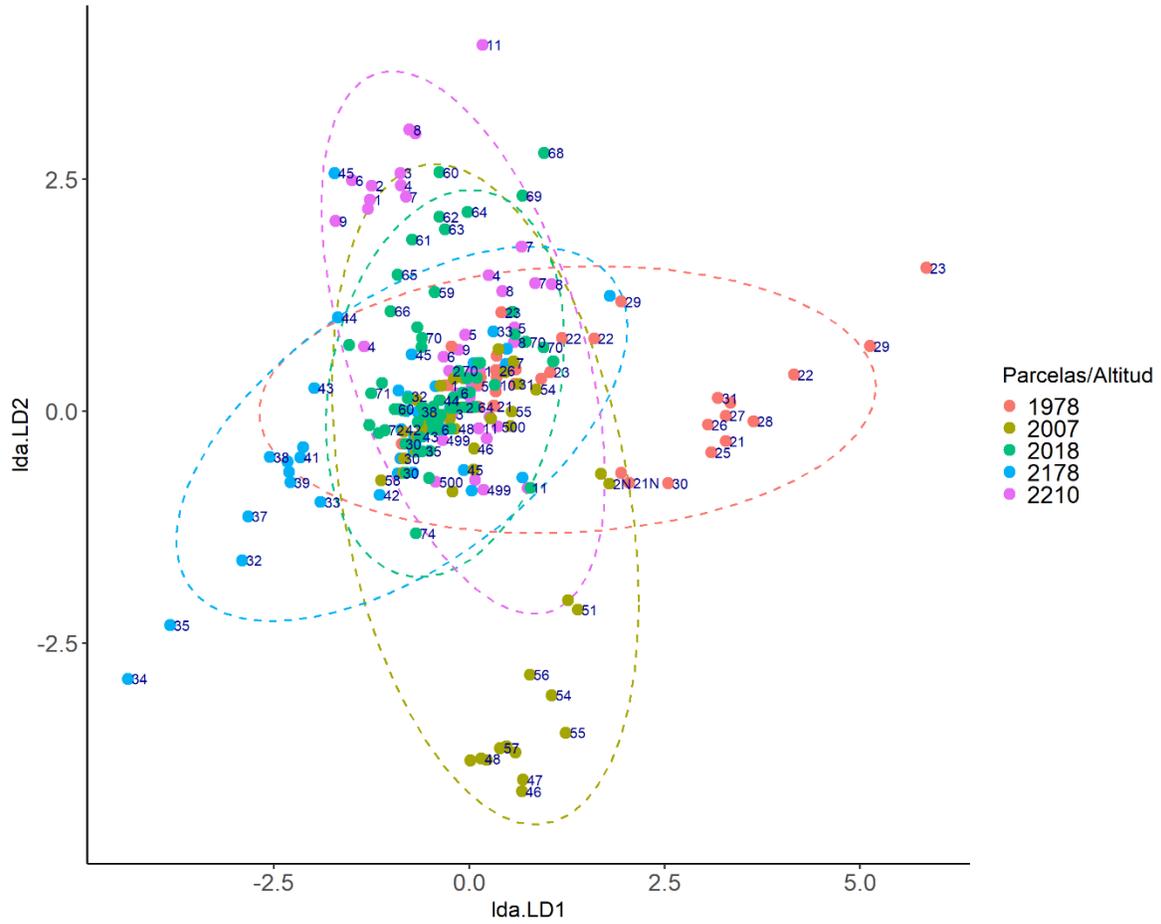


Figura 17. Análisis lineal discriminante para valores ambientales, valores fenológicos agrupado por parcelas/altitud. En cada eje se muestra los componentes discriminantes LD1 y LD2, los cuales caracterizan las diferencias entre parcelas por variable. Los puntos y números corresponden a cada uno de los individuos, mientras que los colores corresponden a cada una de las parcelas.

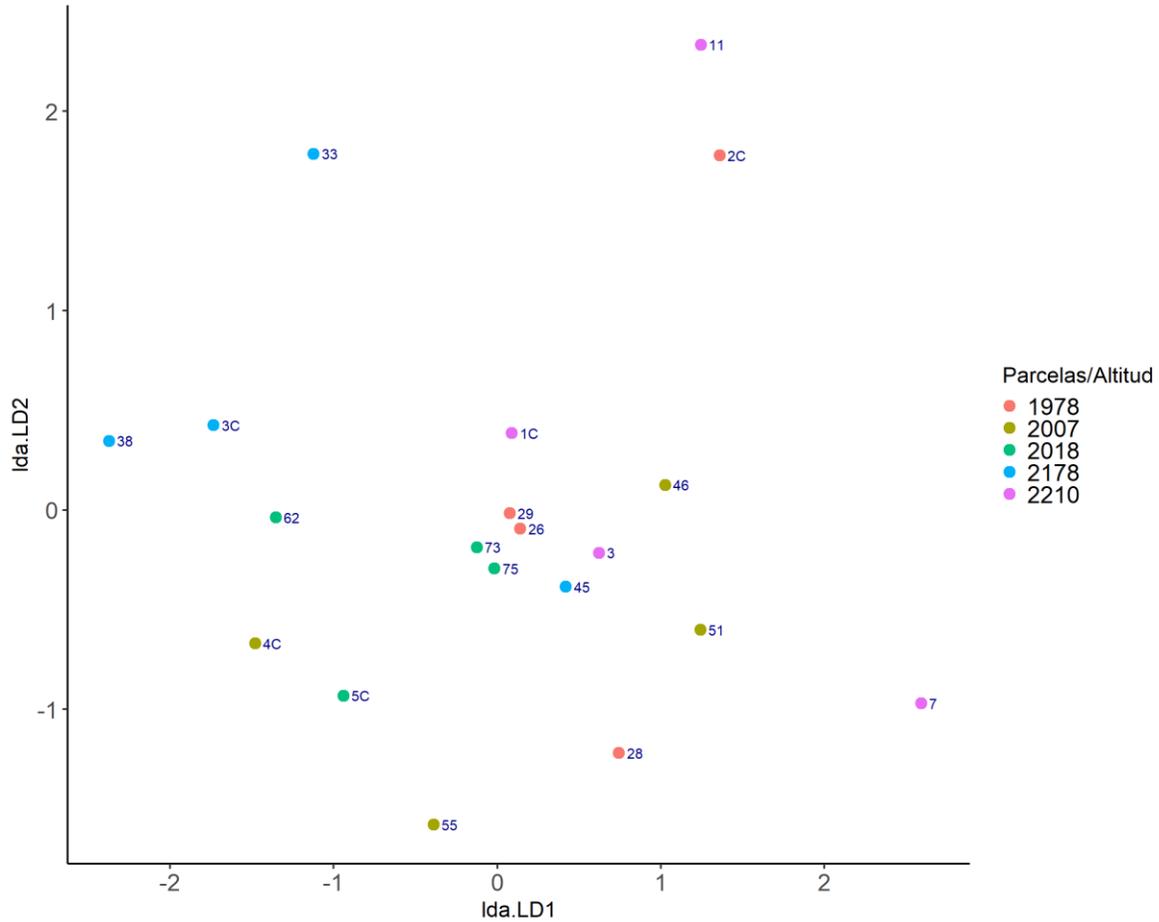


Figura 18. Análisis lineal discriminante para valores del suelo agrupado por parcelas/altitud. En cada eje se muestra los componentes discriminantes LD1 y LD2, los cuales caracterizan las diferencias entre parcelas por variable. Los puntos y números corresponden a cada uno de los individuos, mientras que los colores corresponden a cada una de las parcelas.

Tamaño y ambiente.

La distribución de tamaños de los individuos varía a lo largo del gradiente altitudinal. La proporción de individuos de talla pequeña es mayor en las parcelas altas, mientras que los de tallas más grandes aumentan en frecuencia en las parcelas más bajas (Fig. 19). El tamaño de los individuos parece estar asociado a la intensidad lumínica y a la cobertura del dosel y de los nutrientes del suelo, de manera que, si la intensidad lumínica es baja, hay una mayor cobertura de dosel y pocos nutrientes, se incrementa el número de individuos grandes (Coeficiente de correlación = -0.09). Los valores de la cobertura de dosel y los valores del suelo, junto a los mapas de distribución de los individuos, indican que los individuos de tallas grandes se encuentran distribuidos en zonas con una cobertura de dosel más densa, poca intensidad lumínica y un suelo más pobre en P, K, Ca, contrario a lo observado en individuos de talla pequeña (Figs. 15, 16 y 19).

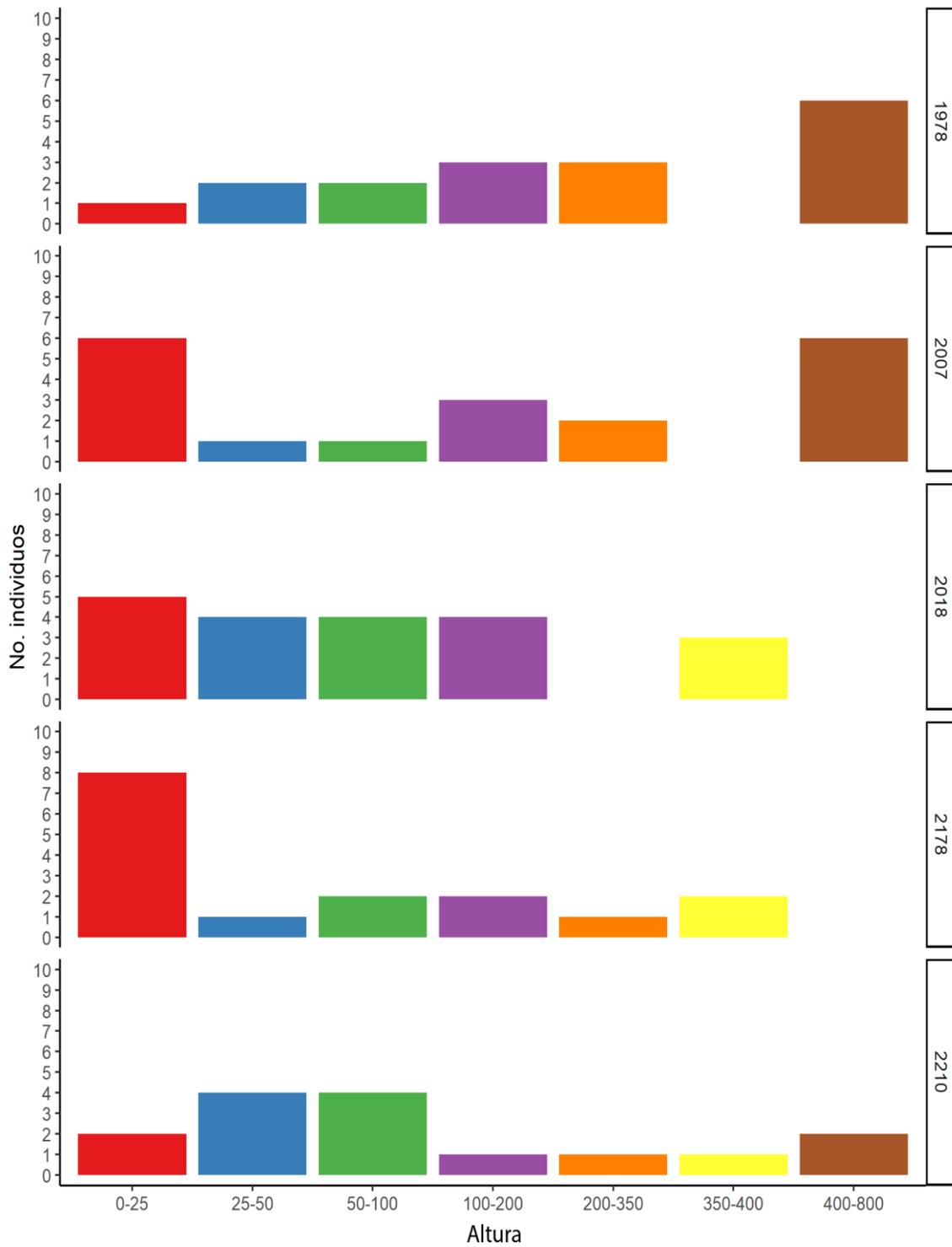


Figura 19. Cantidad de individuos categorizados por altura en *Cyathea fulva* a lo largo del gradiente en la localidad del Cerro Relámpago en Santiago Comaltepec, Oaxaca. En las gráficas se puede observar la cantidad de individuos por altura por parcela. Cada gráfica corresponde al piso altitudinal y cada color corresponde a cada categoría de tamaño.

Discusión

Primer enfoque: *Patrones fenológicos generales en helechos arborescentes (Cyatheaales)*

A partir de la revisión y análisis de datos publicados sobre eventos fenológicos en especies de helechos arborescentes (Cyatheaales) encontré evidencia sobre la presencia de patrones fenológicos variables en el grupo y de sus posibles asociaciones con factores climáticos. La temperatura y la precipitación parecen tener un papel importante en determinar la temporalidad y periodicidad de los eventos fenológicos, aun cuando en algunos casos la proporción de varianza explicada por los modelos es baja.

En general los análisis sugieren la existencia de una asociación entre fenología y clima en helechos arborescentes. Aun cuando sólo cuento con un bajo porcentaje de especies del orden con datos fenológicos, los patrones observados son consistentes con los reportados para otros grupos de helechos (Lee *et al.*, 2018; Mehlreter, 2008). Sin embargo, nuestros análisis muestran casos en los que no existe sincronidad ni regularidad de los eventos fenológicos entre especies hermanas o incluso entre localidades de una misma especie. En estos casos, hipotetizó que el rango ambiental de las especies afecta directamente la periodicidad y la sincronidad de los eventos fenológicos. Por ejemplo, *Cibotium chamissoi* cuenta con tres localidades estudiadas que difieren en altitud y que muestran un ligero desfase en el período de producción de hojas estériles y fértiles (Figs. 9 y 10). Este patrón de asincronía también parece existir en otras especies como *Gymnosphaera podophylla* y *Cibotium menziesii*. En el caso de *Cibotium splendens*, los eventos fenológicos parecen también verse afectados por la variación altitudinal de las poblaciones, cambiando la duración del período de producción de hojas fértiles y la cantidad de hojas producidas (Wick & Hashimoto, 1971).

Los resultados del presente trabajo sugieren la presencia de variación inter-poblacional en los eventos fenológicos, que en el caso particular de *Cibotium* parecen estar relacionados a gradientes altitudinales (Wick & Hashimoto, 1971). Sin embargo, prácticamente no existen estudios de fenología en helechos arborescentes o helechos en general que incorporen directamente variación inter-poblacional en el análisis de la sincronidad y regularidad de los eventos fenológicos (Arens, 2001; Camacho, 2017; Wick & Hashimoto, 1971), lo que limita el entendimiento de la asociación entre fenología y ambiente. A pesar de que logré encontrar evidencia de una asociación fenología-clima, desconocemos los rangos ambientales de las especies y como la posible variación ambiental dentro de éstas influye en los patrones observados.

Las asociaciones fenología-clima difieren entre especies de Cyatheaales, de modo que no se puede generalizar que a mayor temperatura o precipitación aumenté la probabilidad de observar un evento fenológico en particular. Aun cuando el porcentaje de especies con un tipo de asociación es inconsistente entre especies de una misma familia, esto no significa que la variable climática en cuestión no sea relevante para los eventos fenológicos de las especies. Esta idea es apoyada por la presencia de dos grupos de especies de Cyatheaales (Grupo $P_{St/Ft}$ vs. Grupo $N_{St/Ft}$), que se corresponden en gran medida con las relaciones (Fig. 12) filogenéticas propuesta para la familia (Korall *et al.*, 2007; Nitta *et al.*, 2022). Sin embargo, para poder comprender si la presencia de estos grupos cuenta con una verdadera señal filogenética será necesario implementar análisis incluyendo las agrupaciones por

evento fenológico a un análisis filogenético. La existencia de diferentes grupos dependiendo del tipo de asociación existente entre especies proporciona evidencia sobre la temporalidad, periodicidad y sincronía entre especies: en algunas especies aumenta la producción de hojas fértiles conforme aumenta la temperatura mientras que otras muestran una disminución (*e. g.*, *Alsophila*, Fig. 9).

Los grupos asignados al tipo de asociación entre fenología-clima no parece estar asociado solamente con la filogenia, sino que también parece estar asociada con la localidad y al tipo de ambiente en el que se distribuyen las especies, es decir, existe una señal ambiental y geográfica importante en la respuesta fenológica. Por ejemplo, las familias Cyatheaceae y Plagiogyriaceae presentan una relación negativa entre producción de hojas fértiles y la temperatura, lo que sugiere que la producción de hojas fértiles aumenta conforme disminuye la temperatura. Aunque estas dos familias no están cercanamente emparentadas (Figs. 11 y 12), las especies analizadas crecen en su mayoría en zonas templado-húmedas, ya sea en latitudes norteñas o en zonas de montaña (IGM, 2010; Large & Braggins, 2004; Zhang & Nooteboom, 1998). Por otro lado, *Sphaeropteris cooperi* se distribuye naturalmente en zonas templado-húmedas de Australia (Large & Braggins, 2004) en climas similares a los que habitan las especies de Cyatheaceae y Plagiogyriaceae estudiadas. No obstante, las poblaciones de *S. cooperi* estudiadas son invasoras de Hawái (Durand & Goldstein, 2001) y presentan una fenología similar a especies de *Cibotium* en Hawái ((Durand & Goldstein, 2001; Figs. 11 y 12). Faltaría analizar la fenología en zonas de distribución nativa para *S. cooperi* para determinar si hay diferencias entre localidades y probar si existe plasticidad en la respuesta fenológica de las especies a distintos ambientes.

Existen patrones similares para la producción de hojas fértiles entre especies del orden, contrario a lo observado para las hojas estériles, en donde no hay evidencia de asociación fenología-clima. Aun así, existen ligeras diferencias entre especies que puede deberse a la amplia diversidad ambiental presente entre especies (Large & Braggins, 2004; Mickel & Smith, 2004), a adaptaciones locales o plasticidad existentes en cada especie, así como a las diferencias funcionales entre hojas fértiles y estériles. La producción de hojas estériles no está asociada a condiciones ambientales particulares, como si lo está la producción de hojas fértiles. La producción y liberación de esporas necesita llevarse a cabo bajo condiciones específicas para asegurar un mayor éxito reproductivo (Chiou *et al.*, 2005; Obeso, 2002; Watkins *et al.*, 2016).

Los resultados indican que existen asociaciones generales entre fenología y clima, aun cuando los patrones fenológicos llegan a ser inconsistentes entre especies y poblaciones. A pesar de que los modelos mixtos indican que los efectos fijos y las R^2 marginales son menores a 0.5 (Tabla 4), observé una asociación entre las variables ambientales con los eventos fenológicos. Existen diversas fuentes de error que nos pueden explicar, en parte, la relativamente baja proporción de varianza en fenología explicada por los modelos. Por un lado, existen otras variables que pueden tener un efecto importante sobre la fenología. En estudios que se han realizado en helechos arborescentes, se ha visto que interacciones con otros organismos, ya sea competencia (especies invasoras, *e. g.*, *S. cooperi*), presencia de herbivoría o la presencia de algunas bacterias y hongos pueden alterar la temporalidad, periodicidad, sincronía y regularidad de los eventos fenológicos (Cunha *et al.*, 2023; Durand &

Goldstein, 2001; Lara-Pérez *et al.*, 2014; Page, 2002; Sawamura *et al.*, 2009). Asimismo, variables como la cantidad de nutrientes en el suelo, la intensidad lumínica o la cobertura del dosel, afectan directamente en la distribución, crecimiento y fenología en helechos arborescentes (Arens, 2001; Hunt *et al.*, 2002; Richardson & Walker, 2010; Walker & Aplet, 1994). De manera que incluir variables poco estudiadas permitirá comprender de mejor manera la fenología en helechos arborescentes.

Los modelos estadísticos muestran un efecto importante del clima pasado reciente (un mes antes) sobre los eventos fenológicos; esto podría indicar que los helechos probablemente están respondiendo a las condiciones climáticas pasadas, que sirven como señal para dar comienzo a la producción de hojas. Esta respuesta desfasada ocurre de manera similar a lo que sucede con la determinación de la cantidad de estomas que se producen en las hojas nuevas, los cuales están determinados por condiciones pasadas censadas por las hojas maduras (Qi & Torii, 2018). Además, existe evidencia de variación espacial en la producción de estomas en helechos arborescentes (Gabriel Merino pers. comm.), pero a la fecha no hay datos sobre variación temporal, la cual es de relevancia para comprender los patrones temporales de producción de hojas en estas plantas. Esto debido a que las estomas se encargan de la regulación de agua dependiendo de las condiciones ambientales, por ello, es posible pensar que las estomas detectan el ambiente y producen una señal a la planta para indicar cuando producir cierto tipo de hojas. Para poder comprobar que las estomas y el ambiente pasado se encuentra asociado a la fenología, será necesario realizar seguimientos temporales de la densidad de los estomas y forma a lo largo del tiempo, para ver si esta variación sirve de señal junto al ambiente para determinar la fenología en las especies.

A la fecha ningún estudio de fenología en helechos ha incorporado datos ambientales locales para las poblaciones analizadas. Todos los estudios de fenología que incorporan variables climáticas utilizan datos de temperatura y precipitación provenientes de estaciones meteorológicas del período correspondiente. Esto no sólo limita el tipo y número de variables climáticas a estudiar, sino que también limita el análisis directo de la posible variación fenológica y ambiental que existe entre y dentro de las poblaciones (*e. g.*, intensidad lumínica, humedad relativa, nutrientes en el suelo). Además, incorporar datos climáticos a escala local es importante, ya que los helechos (y licofitas) son únicos entre las plantas terrestres por tener las dos fases del ciclo de vida independiente y de vida libre (Mickel & Smith, 2004; Page, 2002), por lo que variación en variables climáticas a escalas locales pueden afectar el establecimiento y la ecología de los individuos. Tener dos fases del ciclo de vida independiente y de vida libre, implica que pueden existir condiciones óptimas diferentes entre las dos fases del ciclo de vida, lo que significa que el gametofito debe germinar y fecundarse en condiciones específicas y similares para que el esporofito se pueda establecer. En el caso de que el gametofito no se desarrolle en condiciones que permitan el crecimiento óptimo del esporofito, probablemente se verán afectados los patrones fenológicos en las poblaciones (*e. g.*, sincronía, regularidad). Dicha hipótesis podría explicar las diferencias en sincronía, periodicidad y regularidad observada entre localidades de una misma especie. Por eso, es necesario incorporar datos ambientales locales y si es posible analizar la fenología del gametofito y como ésta se relaciona con variables ambientales y con la fenología del esporofito (Lee *et al.*, 2018; Mehlreter, 2008).

Por otro lado, existe una gran varianza en el tipo y número de eventos fenológicos analizados en distintas especies, así como el origen de las variables ambientales utilizadas. Estas diferencias aumentan la probabilidad de obtener información con una alta incertidumbre, debido a la utilización de distintas metodologías para medir los eventos fenológicos (*e. g.*, Hanum, 2019; Tanner, 1983). Esta fuente de varianza se ve reflejada en los resultados de los modelos lineales mixtos, los cuales muestran en general que la varianza explicada por efectos aleatorios es mucho mayor a la explicada por los efectos fijos de temperatura y precipitación. Es probable que gran parte de la varianza no explicada sea el resultado de la falta de variables relevantes en el modelo (Bates *et al.*, 2015), aunque probablemente una parte de esta varianza se debe a la alta variabilidad en los datos de origen. Por ejemplo, muchas de las poblaciones estudiadas presentaban cantidades insuficientes de individuos y en la mayoría de los casos los datos presentados (analizados) son promedios por individuo (*e. g.*, cuatro hojas fértiles por individuo) y solamente ocho estudios proveen datos absolutos (Tabla 3). Esto no sólo dificulta la comparación entre trabajos, sino que hace imposible cualquier análisis detallado que incluya variables ambientales a escala local o datos morfológicos de los individuos estudiados (*e. g.*, Durand & Goldstein, 2001; Lee *et al.*, 2009).

Debido a lo anterior y a la amplia cantidad de metodologías observadas, propongo una serie de definiciones concretas de los eventos fenológicos en especies de helechos arborescentes (Fig. 3), lo que servirá para obtener datos fenológicos más consistentes entre especies. Las definiciones que propongo son las siguientes:

- 1) **Producción de hojas.** Es la cantidad de circinios producidos por periodo de tiempo. Esta categoría, se divide posteriormente en hojas fértiles y estériles para estimar la proporción de las hojas que se formaron en un momento determinado son fértiles y estériles.
- 2) **Expansión de la fronda.** Es cuando la fronda comienza a extenderse hasta que está completamente extendida y presenta su tamaño final. Esta definición es muy compleja de determinar en campo, por ello se puede hacer un estimado del tiempo en el que sucede, usando como tiempo inicial la aparición del circinio y el tiempo final cuando la hoja se encuentra completamente extendida.
- 3) **Maduración de los soros.** Es el tiempo en el que los soros se desarrollan y liberan las esporas. Este periodo se estima utilizando como tiempo inicial el término de la expansión de la hoja, cuando los soros son de color verde y el tiempo final cuando los soros comienzan a abrirse o están de color marrón.
- 4) **Liberación de esporas.** Es cuando los soros se encuentran abiertos hasta que se encuentran completamente vacíos. Debido a que es imposible determinar el tiempo en el que se vacían por completo los soros. Se aplica desde el momento en el que se encuentren maduros los soros, es decir de color marrón o cuando se observen abiertos los soros.
- 5) **Senescencia de las hojas.** Es cuando la hoja comienza a marchitarse hasta estar completamente marchita, ya sea que la especie tire la hoja o sea persistente. Si la

especie presenta hojas persistentes, la senescencia comienza cuando la mitad de la hoja o más de la mitad se encuentra de color marrón o amarillo.

- 6) Tiempo de vida de la hoja.** Es el tiempo que dura una hoja, desde que surge el circinio hasta que senece por completo. Esta definición sólo se puede analizar si se tiene registro de surgimiento y senescencia, para ello es necesario marcar las hojas de manera individual.

Otro factor importante para mejorar los estudios fenológicos es que es preferible incluir variables locales tanto de clima como de suelo, así como realizar los muestreos considerando la variación morfológica y ambiental entre y dentro de poblaciones y de esta manera evitar posibles sesgos. Considero necesario incluir información morfológica y ecológica de los individuos (*e. g.*, tamaño, distribución espacial) e incorporar datos genéticos para explorar la relación entre la fenología (y su regularidad espacial) y el flujo génico dentro y entre poblaciones. Todas estas variables serán necesarias para poder entender la periodicidad, regularidad y sincronía entre especies o inclusive entre poblaciones, que posteriormente permitirán asociarlo a recambio altitudinal de especies, flujo génico o inclusive a aislamiento reproductivo. Por último, es necesario generar datos fenológicos para más especies de helechos arborescentes, en donde se lleven a cabo muestreos que tomen en cuenta variación ambiental (*e. g.*, más de una población o localidad).

Segundo enfoque: *Caracterización fenológica de *Cyathea fulva* a lo largo de un gradiente altitudinal en Oaxaca, México*

Observé diferencias fenológicas asociadas al tamaño de los individuos, de manera que los individuos de mayor tamaño producen hojas periódicamente y los individuos de menor tamaño producen hojas aperiódicamente. Este patrón probablemente se deba a la cantidad de nutrientes presentes en el suelo, ya que se ha visto que estos se encuentran asociados a la morfología y fenología en otros helechos arborescentes (Ingestad, 1995; Richardson & Walker, 2010). La cantidad de nutrientes disponibles que puede captar la planta afectan su fenología y su tamaño (Richardson & Walker, 2010). Esta disponibilidad y capacidad de captura de nutrientes parece ser importante, aunque no existen muchas diferencias nutrimentales a lo largo del gradiente altitudinal estudiado (Fig. 18). Aun así, pueden existir otros factores que afecten la relación entre la fenología y el tamaño de los individuos, como puede ser factores climáticos (intensidad lumínica, humedad relativa, temperatura entre otros), factores bióticos no medidos (otras plantas, microbioma, otras interacciones) y factores genéticos de las plantas. Por lo que será necesario asociar estas otras variables a la altura y fenología de los individuos para determinar si realmente el suelo es el factor más importante que explica los patrones fenológicos en especies de helechos arborescentes, específicamente en *C. fulva*.

Existen dos patrones fenológicos relevantes: uno para producción de circinios y otro para producción de hojas fértiles. La producción de circinios tiene un patrón sincrónico para todos los individuos a lo largo del gradiente altitudinal, presentando un aumento en la producción durante el verano al aumentar la temperatura y un cese de producción durante invierno al disminuir la

temperatura. Mientras que, para la producción de hojas fértiles, es contraria a la de los circinios: durante el invierno hay un aumento en la producción, al reducirse la temperatura y durante el verano disminuye, cuando incrementa la temperatura. Ambos patrones también parecen estar asociados a humedad relativa e intensidad lumínica (Figs. 15 y 16).

La existencia de un cese de producción de hojas durante invierno en *C. fulva* indica que la especie entra en algún tipo de dormancia durante invierno (Lang, 1987). Este comportamiento refleja la sensibilidad de los helechos arborescentes a las bajas temperaturas (Large & Braggins, 2004). El cese de producción durante invierno es similar a especies de angiospermas que se distribuyen en zonas muy frías o en aquellas que son caducifolias, como una adaptación a ambientes hostiles y para evitar la pérdida de nuevos brotes (De Rosa *et al.*, 2021; Vitasse *et al.*, 2014). En *Alsophila firma* se ha visto un patrón similar a *C. fulva*, ya que también se presenta un cese de producción durante invierno (Mehltreter & García-Franco, 2008; Seiler, 1981). La especie *A. firma* fue considerada como una especie caducifolia por Mehltreter & García-Franco (2008), debido a que presenta un recambio de hojas en un momento determinado, similar a plantas con flor que pierden sus hojas durante un tiempo y producen nuevas en otra temporada. *Cyathea fulva* al presentar un patrón similar al de *A. firma*, se podría categorizar como otra especie caducifolia dentro de los helechos arborescentes. Sin embargo, *C. fulva* solamente detiene su producción de hojas durante una temporada, pero no pierde sus hojas durante esa temporada, por lo que no será posible clasificarla como una especie caducifolia, pero si como una especie que podría presentar ecodormancia. Para poder comprobar esto, será necesario estudiar la fisiología de la especie durante la temporada que deja de producir hojas.

El cese y disminución en la producción de hojas durante invierno ha sido reportado en *Alsophila firma* y en *Gymnosphaera salvinii* (Mehltreter & García-Franco, 2008; Seiler, 1981). Lo que indica que los helechos posiblemente presentan una sensibilidad al frío, por lo que evitan la producción de hojas durante este período del año, para así evitar la pérdida de hojas nuevas. Sin embargo, en *Plagiogyria matsumureana* se ha reportado que soporta temperaturas menores a 0°C ((Sato, 1982). Aunque ambas familias (Cyatheaceae y Plagiogyriaceae) pertenecen al mismo grupo de producción de hojas fértiles y estériles pude observar que el rango de tolerancia entre ambas es diferente, ya que los datos reportados para *A. firma*, *G. salvinii* y mis datos en *C. fulva* indican que las especies de la familia son más sensibles al frío debido a que las temperaturas en las localidades de estas especies no bajan de 0°C (Mehltreter & García-Franco, 2008; Seiler, 1981). Para poder determinar si esto es un patrón generalizado en la familia Cyatheaceae, será necesario poner a prueba diferentes especies a temperaturas diferentes, para así determinar el intervalo de temperatura que tolera la familia y si es similar al resto de las familias dentro del orden Cyatheales.

La producción de circinios parece ser periódica y regular a lo largo del gradiente, donde pude observar una cantidad constante de hojas estériles durante todo el año, con un ligero incremento hacia el período de febrero. Aunque esto podría indicar presencia de un pico de producción de hojas estériles antes y durante los primeros meses de invierno (Figs. 14 y 15), este incremento puede deberse a la longevidad de las hojas que se produjeron anteriormente. La cantidad constante de hojas estériles a lo largo del año, aun cuando existe un cese de producción de hojas durante el invierno,

indica que la longevidad de las hojas es mayor a seis meses, lo que permite mantener sus hojas durante toda la temporada en la que la especie entra en ecodormancia. Para medir la longevidad de las hojas es necesario ampliar la cantidad de muestreos o marcar las hojas para darles un seguimiento más detallado.

El aumento en la producción de hojas fértiles durante el invierno es probable que se vea asociado a la maduración y liberación de esporas bajo condiciones específicas y así aumentar la probabilidad de establecimiento (Quinlan *et al.*, 2022). De modo que si los individuos produjeran hojas fértiles en momentos no adecuados para la germinación de esporas, existiría un gasto energético que podría afectar la supervivencia de los gametofitos y a su vez su reproducción (Obeso, 2002). Se ha visto que las esporas de diferentes especies germinan bajo condiciones específicas (*e. g.*, intensidad lumínica o grado de perturbación del área; Bernabe *et al.*, 1999; Martínez *et al.*, 2014; Ospina *et al.*, 2015; Rechenmacher *et al.*, 2010). Aun cuando se ha visto que variables como humedad, intensidad lumínica o grado de perturbación afecta la germinación de las esporas, todavía se desconoce en gran medida los valores, variables y patrones generales para la germinación de esporas entre especies de helechos arborescentes. Por lo que será necesario realizar estudios de germinación, así como una revisión de los trabajos existentes referentes a germinación. Asimismo se ha visto que la fecundación y la supervivencia de los esporofitos jóvenes requieren de condiciones ambientales específicas, siendo los esporofitos jóvenes más sensibles que los gametofitos y los esporofitos adultos (Sato, 1982).

Los resultados del presente trabajo indican que hay una producción diferencial entre las hojas fértiles y estériles. Este patrón es similar a los patrones generales observados en los helechos arborescentes, lo que puede explicarse de dos maneras alternativas: a) diferencias fisiológicas entre los tipos de hojas a pesar de ser una especie sin dimorfismo foliar; y b) diferencias en condiciones específicas para la germinación y supervivencia de los gametofitos. Se ha visto que existen diferencias fisiológicas entre los tipos de hojas - aun en especies con hojas monomórficas -, lo cual explicaría la producción diferencial de los dos tipos de hojas (Chiou *et al.*, 2005; Obeso, 2002; Watkins *et al.*, 2016). Por lo que realizar estudios fisiológicos caracterizando la cantidad de recursos necesarios y la distribución de nutrientes entre los tipos de hojas permitirá comprobar si realmente existen señales ambientales para que se activen mecanismos fisiológicos y se produzca un evento fenológico determinado (producción hojas fértiles o estériles). Algo similar sucede en la cantidad de estomas de las hojas (Qi & Torii, 2018), en donde se ha visto que las hojas maduras, dependiendo de la cantidad lumínica y de agua disponibles, activan señales fisiológicas para aumentar o disminuir la cantidad de estomas en las hojas nuevas.

Por otro lado, las hojas estériles se encuentran mayormente asociadas al mantenimiento de los individuos y por lo tanto tienden a producirse con mayor frecuencia de manera asincrónica, mientras que la producción de hojas fértiles tiene una temporalidad y sincronía más marcada para aumentar la probabilidad de supervivencia de los gametofitos (Page, 2002; Quinlan *et al.*, 2022). También podría haber aspectos fisiológicos asociados a los recursos necesarios en el suelo para la producción de cada tipo de hoja (Walker & Sharpe, 2010), ya que se ha visto que diferentes cantidades de nutrientes interfieren en la producción de las hojas. En *C. fulva* la producción de hojas fértiles

aumenta meses antes de la temporada de lluvias (mayo), lo que podría indicar que las hojas se producen en un momento determinado para así, asegurar la supervivencia de los gametofitos y aumentar la probabilidad de fecundación. Pero al desconocer por completo la fenología de la fase gametofítica en general de los helechos arborescentes, dificulta la asociación al segundo escenario.

Para poder probar estas hipótesis será necesario ampliar el tiempo de monitoreo, explorar la fase gametofítica y analizar las diferencias fisiológicas y morfológicas entre tipos de hojas. Hasta el momento se cuenta solamente con cuatro muestreos, por lo que será necesario ampliar el tiempo de monitoreo para tener al menos dos años completos y poder estimar la sincronía, periodicidad y regularidad de la fenología en *C. fulva* a lo largo del tiempo. Asimismo, explorar la fase gametofítica de la especie realizando experimentos de germinación bajo diferentes tratamientos (*e. g.*, suelo, nutrientes, temperatura, humedad, luz), así como variables biológicas (presencia de otras esporas, fitohormonas, entre otros), nos permitirá conocer cuáles son las condiciones óptimas para que se lleve a cabo el proceso de germinación en las esporas y comprobar si la fase gametofítica puede ser un elemento importante asociado al crecimiento de los esporofitos y su fenología (Bernabe *et al.*, 1999; Brock *et al.*, 2019). Finalmente, analizar las diferencias fisiológicas (tasa fotosintética, intercambio de agua y gases, cantidad nutrientes, entre otras) y morfológicas entre tipos de hojas (cantidad, distribución, tamaño y forma de las estomas) nos permitirá asociar la fenología con la fisiología y detectar si existen diferencias fisiológicas entre tipos de hojas que puedan afectar la fenología.

Fenología y gradientes altitudinales

Las diferencias observadas entre parcelas pueden indicar que existe plasticidad fenotípica o inclusive adaptación local dentro de la población de estudio. Las adaptaciones locales en angiospermas han demostrado ser factores importantes que explican las diferentes respuestas fenológicas a condiciones microambientales cambiantes (Creese *et al.*, 2011; de Gasper *et al.*, 2015; Gallinat *et al.*, 2021; Kluge & Kessler, 2007; Lande, 2014; Sianta & Kay, 2021; Via, 2001). Asimismo, las diferencias observadas indican que existen intervalos ambientales restringidos donde la especie puede desarrollarse de manera óptima. Posiblemente la presencia de individuos que presentan un patrón fenológico diferente en cada una de las parcelas (Fig. 17) se deba a la variación ambiental intra-parcela. Esto podría, eventualmente, llevar a patrones asincrónicos dentro de las poblaciones de la misma manera a lo que ocurre en las plantas con flor (Kluge & Kessler, 2007; Lande, 2014; Nomura *et al.*, 2020). Para poder determinar los intervalos ambientales que presenta la especie y si realmente las diferencias aquí encontradas son constantes, será necesario ampliar el tiempo de estudio y así poder analizar la sincronía y regularidad de los eventos fenológicos.

Tamaño, distribución, ambiente y fenología

Otro problema relevante en los trabajos fenológicos hasta ahora publicados en helechos arborescentes es que no se incluye un análisis de estructura de edades o tamaños. En este trabajo, observé que existe una distribución diferencial en la altura de los individuos a lo largo del gradiente y dentro de cada una de las parcelas lo que indica que existe una asociación ambiental importante para el tamaño de los individuos. A su vez, detecté que el tamaño (*e. g.* altura) tiene un efecto sobre la fenología de los individuos.

Mis datos indican que la intensidad de luz, la cobertura de dosel y la cantidad de nutrientes podrían ser los principales factores asociados a diferencias en el tamaño de los individuos a lo largo del gradiente altitudinal. Existe una mayor cantidad de individuos con alturas mayores a cuatro metros en zonas donde hay mayor cobertura de dosel, menor intensidad lumínica y menor cantidad de nutrientes. Esta distribución de los individuos se explica debido a que los helechos arborescentes retienen altas cantidades de N, P, K y Ca en sus hojas, por lo que la mayoría de los nutrientes se ven atrapados dentro de los individuos. Esta retención de nutrientes evita la competencia por nutrientes y mejora su supervivencia (Walker & Sharpe, 2010). Otra posibilidad es que los individuos de la especie, al crecer en suelos pobres de nutrientes, absorben la cantidad necesaria de nutrientes de la hojarasca y recapturan los nutrientes de sus hojas senescentes (Hunt *et al.*, 2002; Richardson & Walker, 2010). Además, se ha visto que en especies de helechos arborescentes (*Cibotium*) existe un incremento en la tasa de crecimiento y de su fenología en suelos con mayor cantidad de nutrientes (Walker & Aplet, 1994). *Cyathea fulva* se comporta de manera diferente a la observada para la cantidad de nutrientes en el suelo, es decir se distribuye principalmente en zonas donde hay pocos nutrientes disponibles.

La relación negativa entre el tamaño de los individuos con la luz puede deberse a la presencia de poca luz disponible en la zona en la que se encuentra *C. fulva* distribuida, una asociación que también se ha visto en *C. caracasana* (Arens 2001). Sin embargo, los datos para *C. fulva* muestran un patrón contrario a lo observado en *C. caracasana*. En *C. caracasana* se ha reportado que hay mayor producción de hojas y crecimiento, así como una mayor cantidad de individuos, en zonas con mayor incidencia de luz y menor cobertura de dosel. Esto posiblemente sea el resultado de plasticidad fenotípica de la planta, adaptación local o aclimatización temporal de los individuos (Arens 2001). Para poder determinar la razón por la que existe esta distribución asociada a luz y nutrientes en el suelo será necesario realizar más muestras de suelo y determinar la dinámica de los nutrientes en el suelo a lo largo del año. La realización de experimentos de crecimiento en distintos ambientes servirá a determinar si diferentes niveles de nutrientes o de luz modifican el crecimiento y fenología de los individuos y si esto se puede asociar con características propias de los individuos y poblaciones (*e. g.*, variación genética, plasticidad).

Los patrones de tamaño asociados a cobertura de dosel, cantidad de nutrientes en el suelo e intensidad lumínica para *C. fulva* llevan a hipotetizar que los individuos de tallas similares que viven bajo condiciones de luz y suelo similares pertenezcan a la misma cohorte de edad. Primero, observé

que individuos mayores a 80 cm ya presentaban hojas fértiles independientemente del ambiente en el que se encontraran, lo que sugiere que la altura puede ser un indicador de edad y maduración de los individuos independientemente del ambiente. También pude observar una distribución heterogénea de la altura de los individuos dentro de cada parcela, aun en ambientes similares. Por ejemplo, en las parcelas 4 y 5 existen individuos tanto de tallas grandes como de tallas pequeñas. Estas observaciones dificultan la determinación de la asociación existente entre el tamaño y la edad en los individuos, y como el ambiente afecta esta relación determina. Por lo que será necesario realizar análisis a largo plazo, además de análisis demográficos, tasas de crecimiento y experimentos de crecimiento bajo diferentes condiciones para poder asociar tamaño con edad en los individuos.

La asociación tamaño-ambiente parece afectar la fenología de los individuos en esta población de *C. fulva*, ya que existe una diferencia notable en la producción de hojas entre tamaños de individuos. En helechos, la asociación entre tamaño y fenología no ha sido evaluada, pero se ha visto en otros grupos (i.e., angiospermas) que el tamaño puede afectar los patrones temporales en los tiempos de floración (Bustamante & Búrquez, 2008). Aunque es probable que otros factores, como la composición genética de los individuos, sean relevantes para determinar la temporalidad de la fenología. Por lo tanto, analizar la genética de las poblaciones (estructura genética) y su relación con la fenología y la morfología nos permitirá conocer si la genética también es un factor que afecta la fenología.

Existe variación fenológica y morfológica intra-poblacional a lo largo del gradiente altitudinal, lo cual parece estar asociado a diferencias en condiciones del ambiente. Existe una mayor densidad de individuos y un ligero aumento en la producción de hojas en zonas con temperatura y humedad constante y poca intensidad lumínica. La variación fenológica y morfológica en helechos arborescentes puede presentarse de dos formas a lo largo del gradiente altitudinal: 1) una reducción en la sincronidad del evento fenológico, pero con un incremento en la intensidad, conforme se aleja de las condiciones ambientales óptimas de la especie, como en el caso de *Cibotium splendens* (Wick & Hashimoto, 1971); o 2) un desfase temporal en el evento fenológico conforme se aleja de las condiciones óptimas para la especie el evento fenológico se produce en temporalidades diferentes, como sucede en *Culcita macrocarpa* (Arosa *et al.*, 2009). Hasta el momento, los datos apuntan a que *C. fulva* presenta una respuesta similar al primer escenario, para comprobarlo será necesario ampliar la cantidad de muestreos fenológicos, así como incluir toda la distribución altitudinal de la especie (1500-2300 m s. n. m.), otras localidades e incluir la cantidad de hojas de los individuos mayores a 4 m.

Para poder detectar que la variación fenológica y morfológica en *C. fulva* está asociada al recambio de especies será necesario detectar si la variación es debida a plasticidad fenotípica o a adaptaciones locales, por lo que será necesario realizar estudios de tipo de trasplante recíproco. Los estudios de trasplante recíproco han demostrado ser efectivos para analizar las respuestas a cambios de ambiente y de aislamiento reproductivo (de Vargas & Droste, 2014; Sianta & Kay, 2021; Via, 2001). Los estudios de trasplante recíproco permitirán detectar si los patrones observados tanto para el orden como para la especie de estudio son reflejo de factores filogenéticos o de factores ambientales.

Al existir escasa información respecto a trasplantes recíprocos en helechos, realizarlo en helechos arborescentes puede ser un comienzo para entender el efecto de la fenología en el recambio de especies en helechos.

Predicción modelos y fenología C. fulva

Existen comportamientos generales para la producción de hojas fértiles y estériles, que permite agrupar a las especies estudiadas según el tipo de asociación fenología-ambiente. Esto permite hacer predicciones sobre la fenología en especies no incluidas en el análisis de trabajos fenológicos. Por ejemplo, la asociación negativa entre producción de hojas fértiles y ambiente que observé en Cyatheaceae, y en *Cyathea* en particular, se recuperó en gran medida en *C. fulva*. La producción de hojas fértiles aumenta durante el invierno, cuando la temperatura disminuye, y disminuye durante el verano, cuando aumenta la temperatura, comportándose de manera similar a lo esperado. Sin embargo, la especie no se comporta de manera similar a lo esperado cuando se analiza el ambiente de un mes antes de la producción del evento fenológico. Al observar los dos muestreos fenológicos con el ambiente de un mes antes observé que para el mes de octubre (inicio de la producción de hojas fértiles) y septiembre (un mes antes de la producción de hojas fértiles), la temperatura aumenta, contrario al observado en el grupo N_{Ft} . Mientras que para febrero (el aparente pico en la producción de hojas fértiles) y enero (un mes antes de la producción), la temperatura disminuye, igual a lo esperado en el grupo N_{Ft} . Probablemente esto se deba a que el modelo tiende a dar más peso a los valores asociados a los picos para los eventos fenológicos, por lo que el comportamiento para las zonas con menor producción no es reflejado por el modelo.

Los patrones observados para hojas estériles fueron asincrónicos para la mayoría de las especies, pero observé evidencia de dos patrones. El grupo P_{St} está conformado por las familias Plagiogyriaceae, Cibotiaceae y Cyatheaceae a excepción del género *Cyathea*, y muestran una asociación positiva (aumento en la temperatura asociado a un aumento en la producción de hojas estériles), y el grupo N_{St} conformado por *Cyathea* y Dicksoniaceae con una asociación negativa (aumento en la temperatura asociado a una disminución en producción de hojas estériles). Al comparar estos patrones generales con el observado en *C. fulva*, observé que no hay similitud de comportamiento, ya que la especie presenta un ligero aumento de producción de hojas durante verano (aumento temperatura) y un cese de producción durante invierno. Un patrón fenológico similar ocurre en *Cyathea praecincta* y *C. atrovirens* (Jl. Schmitt & Windisch, 2012; Silva *et al.*, 2018), que disminuyen la producción de hojas estériles cuando la temperatura se reduce. Esta discrepancia probablemente se deba a tres factores: 1) la diversidad de los datos analizados en otras especies no permite establecer de manera clara patrones generales; 2) la producción de hojas estériles no está asociada a condiciones específicas; y 3) la diversidad de ambientes que presentan las especies -- incluso dentro de un mismo género y dentro de la misma especie entre poblaciones -- limita una generalización de patrones.

Conclusiones

En esta tesis resalté la importancia de analizar los patrones generales de fenología en helechos arborescentes y su relación con el ambiente. Encontré asociaciones generales entre fenología y variables ambientales en especies de helechos arborescentes, con algunas diferencias importantes entre grupos de especies y entre poblaciones de una misma especie. Sin embargo, aún falta mucha información sobre la fenología en el grupo, lo que limita nuestro entendimiento sobre la periodicidad, la regularidad y sincronía de los eventos fenológicos en este grupo de plantas. Por ello, propongo una metodología con definiciones claras de los eventos fenológicos que permitirá capturar y analizar la fenología de manera consistente. Esta metodología fue implementada en campo para llevar a cabo el análisis de la fenología a nivel poblacional a lo largo de un gradiente altitudinal. La aplicación de la metodología planteada me permitió obtener buenos resultados, pero resulta importante seguir refinando las definiciones y la clasificación de cada evento fenológico para que los muestreos futuros sean más precisos y consistentes. Por ejemplo, será necesario establecer una definición precisa y fácil de cuantificar para la senescencia de las hojas, ya que en campo resultó muy complicado medir esta variable. Un seguimiento diario individual de las hojas puede servir para tener mejor precisión de las definiciones de senescencia, expansión de las hojas y longevidad de las hojas.

Para la segunda parte de la tesis realicé un seguimiento de los eventos fenológicos en *Cyathea fulva*, lo que me permitió observar que existen patrones marcados en la producción de circinios a lo largo del gradiente altitudinal. Asimismo, observé que la distribución de los tamaños de los individuos parece estar asociada a la intensidad lumínica y a la cobertura de dosel y que a su vez el tamaño de los individuos parece afectar la temporalidad y sincronía de los eventos fenológicos. Mis datos indican que existe variación morfológica y fenológica a lo largo del gradiente, lo que me permitió explorar la periodicidad y regularidad; así como la presencia de variaciones microambientales a lo largo del gradiente, que podrían estar asociadas a las variaciones morfológicas y fenológicas en *Cyathea fulva*. Sin embargo, será necesario ampliar espacial y temporalmente el seguimiento de la fenología en *C. fulva* para entender de mejor manera como el ambiente afecta a la fenología en esta especie y si existe regularidad en el espacio, en el tiempo y entre especies. Dar seguimiento a la fenología en otras poblaciones de *C. fulva* y otras especies permitirá detectar si el patrón aquí observado es generalizado, o sólo es una situación particular para *C. fulva* en esta localidad, por lo que analizar las demás especies en la zona y otras poblaciones de *C. fulva* resultará relevante.

Este trabajo es uno de los primeros trabajos en analizar la fenología en términos de variación intra-poblacional y de gradientes ambientales, lo cual sirve como primer paso para relacionar los patrones fenológicos con el recambio de especies y responder la pregunta de por qué los helechos arborescentes presentan un marcado recambio altitudinal y para ahondar más en el estudio de los patrones fenológicos en helechos arborescentes y su asociación con gradientes ambientales. Para lograr esto será necesario:

- 1) Estudiar la fenología en las familias y géneros para los que no existe información (Metaxyaceae, Loxsomopsis, Thyrsopteridaceae), así como ampliar el conocimiento para las familias más diversas (Cyatheaceae y Dicksoniaceae). Esto permitirá describir de mejor manera los patrones fenológicos particulares y generales en helechos arborescentes.
- 2) Incluir múltiples poblaciones, ya sea de una misma localidad o de diversas localidades, para incorporar una mayor variación ambiental. Además, incorporar más variables ambientales al estudio, como la composición del suelo, la velocidad y dinámica del viento, e interacciones con otros organismos (*e. g.*, hongos).
- 3) Incluir información genética y espacial para cada individuo con el fin de detectar diferencias genéticas y patrones espaciales de diferenciación y su posible relación con diferencias en el ambiente y la fenología.
- 5) Analizar la estructura de edades (tamaños) para entender como el tamaño afecta la producción de hojas entre los individuos y determinar si el tamaño de los individuos es un buen indicador de la edad.
- 6) Analizar características morfológicas y anatómicas relevantes, como el grosor de las hojas y la cantidad y densidad de estomas y evaluar si existen diferencias entre hojas fértiles y estériles.
- 7) Incorporar a la fase gametofítica al estudio de la fenología en helechos, mediante experimentos en laboratorio o estudios en campo que exploren los tiempos y porcentajes de germinación y maduración y su relación con variables ambientales.

Referencias bibliográficas

1. Adobe Inc. (2019). *Adobe illustrator*. <https://adobe.com/products/illustrator>
2. Agrolab. (2005). *Guía de referencia para la interpretación análisis de suelos AGROLAB*. Agrolab. http://www.agrolab.com.mx/sitev002/sitev001/assets/interpretacion_fertsuel.pdf
3. Arens, N. C. (2001). Variation in performance of the tree fern *Cyathea caracasana* (Cyatheaceae) across a successional mosaic in an Andean cloud forest. *American Journal of Botany*, 88(3), 545–551. <https://doi.org/10.2307/2657118>
4. Arosa, M. L., Quintanilla, L. G., Ramos, J. A., Ceia, R., & Sampaio, H. (2009). Spore Maturation and Release of Two Evergreen Macaronesian Ferns, *Culcita macrocarpa* and *Woodwardia radicans*, along an Altitudinal Gradient. *American Fern Journal*, 99(4), 260–272. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-99.4.260>
5. Ash, J. (1987). Demography of *Cyathea hornei* (Cyatheaceae), a Tropical Tree-Fern in Fiji. *Australian Journal of Botany*, 35(3), 331. <https://doi.org/10.1071/BT9870331>
6. Ayuntamiento Santiago Comaltepec. (2010). *Plan municipal de desarrollo. Santiago Comaltepec, Ixtlán, Oaxaca*.
7. Bates, A. E., McKelvie, C. M., Sorte, C. J. B., Morley, S. A., Jones, N. A. R., Mondon, J. A., Bird, T. J., & Quinn, G. (2013). Geographical range, heat tolerance and invasion success in aquatic species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1772), 20131958. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1958>
8. Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using **lme4**. *Journal of Statistical Software*, 67(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
9. Bernabe, N., Williams-Linera, G., & Palacios-Rios, M. (1999). Tree Ferns in the Interior and at the Edge of a Mexican Cloud Forest Remnant: Spore Germination and Sporophyte Survival and Establishment1. *Biotropica*, 31(1), 83–88. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00118.x>
10. Bittner, J., & Breckle, S.-W. (1995). The Growth Rate and Age of Tree Fern Trunks in Relation to Habitats. *American Fern Journal*, 85(2), 37. <https://doi.org/10.2307/1547463>
11. Blair, D. P., Blanchard, W., Banks, S. C., & Lindenmayer, D. B. (2017). Non-linear growth in tree ferns, *Dicksonia antarctica* and *Cyathea australis*. *PLOS ONE*, 12(5), e0176908. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176908>
12. Brock, J. M. R., Burns, B. R., Perry, G. L. W., & Lee, W. G. (2019). Gametophyte niche differences among sympatric tree ferns. *Biology Letters*, 15(1), 20180659. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0659>
13. Bustamante, E., & Búrquez, A. (2008). Effects of Plant Size and Weather on the Flowering Phenology of the Organ Pipe Cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany*, 102(6), 1019–1030. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn194>
14. Bystriakova, N., Bader, M., & Coomes, D. A. (2011). Long-term tree fern dynamics linked to disturbance and shade tolerance: Niche partitioning by tree ferns. *Journal of Vegetation Science*, 22(1), 72–84. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01227.x>
15. Bystriakova, N., Schneider, H., & Coomes, D. (2011). Evolution of the climatic niche in scaly tree ferns (Cyatheaceae, Polypodiopsida): SCALY TREE FERNS. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 165(1), 1–19. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01092.x>
16. Cagua-Toledo, C. F., Serrano-Cardozo, V. H., & Ramírez-Pinilla, M. P. (2018). Composición y distribución de hepáticas (Marchantiophyta) en un intervalo altitudinal en la Cordillera Oriental de Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 66(2), 559. <https://doi.org/10.15517/rbt.v66i2.33379>
17. Camacho, Y. (2017). *Ecological studies of the tree fern Alsophila amintae D.S.Conant (CYATHEACEAE) in the cloud forest of Puerto Rico*. University of Puerto Rico.

18. Chianucci, F., Ferrara, C., & Puletti, N. (2022). *cover: An R package for processing Digital Cover Photography images to retrieve forest canopy attributes* [Preprint]. *Plant Biology*.
<https://doi.org/10.1101/2022.01.13.475850>
19. Chinchilla, C. F. (2008). *Dinámica de la vegetación a lo largo de gradientes ecológicos en el Departamento de el Progreso: Implicaciones para el futuro (Fase I)*. Universidad de San Carlos de Guatemala Facultad de Ciencias Química y Farmacia Escuela de Biología Dirección general de investigación -DIGIPROGRAMA UNIVERSITARIO DE INVESTIGACION EN RECURSOS NATURALES - PUIRNA.
20. Chiou, W.-L., Martin, C. E., Lin, T.-C., Hsu, C.-C., Lin, S.-H., & Lin, K.-C. (2005). Ecophysiological Differences Between Sterile and Fertile Fronds of the Subtropical Epiphytic Fern *Pyrrosia lingua* (Polypodiaceae) in Taiwan. *American Fern Journal*, *95*(4), 131–140. [https://doi.org/10.1640/0002-8444\(2005\)95\[131:EDBSAF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1640/0002-8444(2005)95[131:EDBSAF]2.0.CO;2)
21. Creese, C., Lee, A., & Sack, L. (2011). Drivers of morphological diversity and distribution in the Hawaiian fern flora: Trait associations with size, growth form, and environment. *American Journal of Botany*, *98*(6), 956–966. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000237>
22. Cunha, S., Endres Júnior, D., Silva, V. L., Droste, A., & Schmitt, J. L. (2023). Herbivory and leaf expansion of *Cyathea phalerata* Mart. (Cyatheaceae) in subtropical Atlantic Forest, southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, *83*, e245386. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.245386>
23. de Gasper, A. L., Eisenlohr, P. V., & Salino, A. (2015). Climate-related variables and geographic distance affect fern species composition across a vegetation gradient in a shrinking hotspot. *Plant Ecology & Diversity*, *8*(1), 25–35. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.843604>
24. De Rosa, V., Vizzotto, G., & Falchi, R. (2021). Cold Hardiness Dynamics and Spring Phenology: Climate-Driven Changes and New Molecular Insights Into Grapevine Adaptive Potential. *Frontiers in Plant Science*, *12*, 644528. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.644528>
25. de Vargas, I. B., & Droste, A. (2014). In vitro propagation of *Cyathea atrovirens* (Cyatheaceae): Spore storage and sterilization conditions. *Rev. Biol. Trop.*, *62*, 10.
26. Durand, L. Z., & Goldstein, G. (2001). Growth, Leaf Characteristics, and Spore Production in Native and Invasive Tree Ferns in Hawaii. *American Fern Journal*, *91*(1), 25–35. [https://doi.org/10.1640/0002-8444\(2001\)091\[0025:GLCASP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1640/0002-8444(2001)091[0025:GLCASP]2.0.CO;2)
27. Erofeeva, E. A. (2021). Plant hormesis and Shelford's tolerance law curve. *Journal of Forestry Research*, *32*(5), 1789–1802. <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01312-0>
28. Ferro, I., & Barquez, R. M. (2014). Patrones de distribución de micromamíferos en gradientes altitudinales del noroeste Argentino. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *85*(2), 472–490. <https://doi.org/10.7550/rmb.38029>
29. Gallinat, A. S., Ellwood, E. R., Heberling, J. M., Miller-Rushing, A. J., Pearse, W. D., & Primack, R. B. (2021). Macrophenology: Insights into the broad-scale patterns, drivers, and consequences of phenology. *American Journal of Botany*, *108*(11), 2112–2126. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1793>
30. García López, A. (2013). Influencia del recambio de especies en la biodiversidad de bosques tropicales: El ejemplo de Costa Rica. *Cuadernos de biodiversidad*, *41*, 8–15. <https://doi.org/10.14198/cdbio.2013.41.02>
31. Ghosh, L., Jiménez, A., & Quintanilla, L. G. (2014). Effect of Nutrients on Environmental Sex Determination and Size of Gametophytes in *Culcita macrocarpa*. *Journal of Life and Earth Science*, *7*, 109–113. <https://doi.org/10.3329/jles.v7i0.20130>
32. Goller, K., Jaros, J., & Rybczyński, A. (2007). Gametophyte and sporophytes of tree ferns in vitro culture. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, *76*(3), 7.

33. Guerrero, R. J., & Sarmiento, C. E. (2010). Distribución altitudinal de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en la vertiente noroccidental de la sierra nevada de santa marta (Colombia). *ACTA ZOOLOGICA MEXICANA (N.S.)*, 26(2). <https://doi.org/10.21829/azm.2010.262699>
34. Hanum, S. F. (2019). FENOLOGI DAUN *Dicksonia blumei* (Kunze) Moore DI KEBUN RAYA "EKA KARYA" BALI, INDONESIA. *Jurnal Penelitian Hutan Tanaman*, 16(1), 1–8. <https://doi.org/10.20886/jpht.2019.16.1.1-8>
35. Hunt, M. A., Davidson, N. J., Unwin, G. L., & Close, D. C. (2002). *Ecophysiology of the Soft Tree Fern, Dicksonia antarctica Labill.* 27, 9.
36. IGM. (2010). *Climas* [Map]. Instituto geográfico militar. Cartografía oficial del estado de chile. https://centroderecursos.educarchile.cl/bitstream/handle/20.500.12246/18330/articles-22805_recurso_jpg.jpg?sequence=1&isAllowed=y
37. INAFED. (2010). *ENCICLOPEDIA DE LOS MUNICIPIOS*. <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM20oaxaca/index.html>
38. Ingestad, T. (1995). *Plant nutrition and growth: Basic principles*. 6.
39. Janmohammadi, M., Zolla, L., & Rinalducci, S. (2015). Low temperature tolerance in plants: Changes at the protein level. *Phytochemistry*, 117, 76–89. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2015.06.003>
40. Karger, Dirk Nikolaus, & Zimmermann, Niklaus E. (2018). *CHELSAcruts—High resolution temperature and precipitation timeseries for the 20th century and beyond* (1.0, p. KB, KB) [Geotiff,PDF]. EnviDat. <https://doi.org/10.16904/ENVIDAT.159>
41. Kluge, J., & Kessler, M. (2007). Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: Patterns and causes. *Ecotropica*, 13, 17.
42. Korall, P., Conant, D. S., Metzgar, J. S., Schneider, H., & Pryer, K. M. (2007). A molecular phylogeny of scaly tree ferns (Cyatheaceae). *American Journal of Botany*, 94(5), 873–886. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.5.873>
43. Korall, P., Pryer, K. M., Metzgar, J. S., Schneider, H., & Conant, D. S. (2006). Tree ferns: Monophyletic groups and their relationships as revealed by four protein-coding plastid loci. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39(3), 830–845. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.01.001>
44. Körner, C., Basler, D., Hoch, G., Kollas, C., Lenz, A., Randin, C. F., Vitasse, Y., & Zimmermann, N. E. (2016). Where, why and how? Explaining the low-temperature range limits of temperate tree species. *Journal of Ecology*, 104(4), 1076–1088. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12574>
45. Lande, R. (2014). Evolution of phenotypic plasticity and environmental tolerance of a labile quantitative character in a fluctuating environment. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(5), 866–875. <https://doi.org/10.1111/jeb.12360>
46. Lang, G. A. (1987). Dormancy: A New Universal Terminology. *HortScience*, 22(5), 817–820. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.22.5.817>
47. Lara-Pérez, L. A., Noa-Carrazana, J. C., Hernández-González, S., Alarcón-Gutiérrez, E., Sánchez-Velásquez, L. R., Zulueta-Rodríguez, R., Lara-Capistrán, L., & Andrade-Torres, A. (2014). Diversity and colonization of arbuscular mycorrhizal fungi in the tree fern *Alsophila firma* in rainy and dry season. *Symbiosis*, 62(3), 143–150. <https://doi.org/10.1007/s13199-014-0279-x>
48. Large, M. F., & Braggins, J. E. (2004). *Tree ferns*. Timber Press.
49. Lee, P.-H., Chiou, W.-L., & Huang, Y.-M. (2009). *Phenology of Three Cyathea (Cyatheaceae) Ferns in Northern Taiwan*. 11.
50. Lee, P.-H., Huang, Y.-M., & Chiou, W.-L. (2018). Fern Phenology. En H. Fernández (Ed.), *Current Advances in Fern Research* (pp. 381–399). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75103-0_18

51. Lee, P.-H., Lin, T.-T., & Chiou, W.-L. (2009). Phenology of 16 species of ferns in a subtropical forest of northeastern Taiwan. *Journal of Plant Research*, 122(1), 61–67. <https://doi.org/10.1007/s10265-008-0191-7>
52. Liang, S., & Jin, F. (2010). *Preliminary Study on the Phenology of Alsophila spinulosa in Chishui*. 16, 46–48.
53. Malizia, L., Pacheco, S., Blundo, C., & Brown, A. D. (2012). Caracterización altitudinal, uso y conservación de las Yungas Subtropicales de Argentina. *Ecosistemas*, 21.
54. Martín. (2021, agosto 4). Interpretación de análisis de suelo. *Herogra Fertilizantes*. <https://herografertilizantes.com/interpretacion-de-analisis-de-suelo/>
55. Martin, N. H., Bouck, A. C., & Arnold, M. L. (2007). The Genetic Architecture of Reproductive Isolation in Louisiana Irises: Flowering Phenology. *Genetics*, 175(4), 1803–1812. <https://doi.org/10.1534/genetics.106.068338>
56. Martínez, O. G., Tanco, M. E., Prada, C., & Guerra, R. (2014). Gametophytic phase of *Alsophila odonelliana* (Cyatheaceae). *Nordic Journal of Botany*, 32(1), 92–97. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.01562.x>
57. Mehltreter, K. (2008). Phenology and habitat specificity of tropical ferns. En T. A. Ranker & C. H. Haufler (Eds.), *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes* (pp. 201–221). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511541827.009>
58. Mehltreter, K., & García-Franco, J. G. (2008). Leaf Phenology and Trunk Growth of the Deciduous Tree Fern *Alsophila firma* (Baker) D. S. Conant in a Lower Montane Mexican Forest. *American Fern Journal*, 98(1), 1–13. [https://doi.org/10.1640/0002-8444\(2008\)98\[1:LPATGO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1640/0002-8444(2008)98[1:LPATGO]2.0.CO;2)
59. Mickel, J., & Smith, A. R. (2004). *The pteridophytes of Mexico*. New York Botanical Garden.
60. Mitsa, T. (2010). *Temporal data mining*.
61. Müller, A., Correa, M. Z., Führ, C. S., Padoin, T. O. H., de Quevedo, D. M., & Schmitt, J. L. (2019). Neotropical ferns community phenology: Climatic triggers in subtropical climate in Araucaria forest. *International Journal of Biometeorology*, 63(10), 1393–1404. <https://doi.org/10.1007/s00484-019-01755-5>
62. Nagano, T., & Suzuki, E. (2007). Leaf demography and growth pattern of the tree fern *Cyathea spinulosa* in Yakushima Island. *Tropics*, 16(1), 47–57. <https://doi.org/10.3759/tropics.16.47>
63. Neumann, M. K., Schneider, P. H., & Schmitt, J. L. (2014). Phenology, caudex growth and age estimation of *Cyathea corcovadensis* (Raddi) Domin (Cyatheaceae) in a subtropical forest in southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 28(2), 274–280. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062014000200014>
64. Ngatinem Praptosuwiryo, T. (2015). Growth, development and morphology of gametophytes of golden chicken fern (*Cibotium barometz* (L.) J. Sm.) in natural media. *Biodiversitas, Journal of Biological Diversity*, 16(2), 303–310. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d160227>
65. Nitta, J. H., Schuettpelez, E., Ramírez-Barahona, S., & Iwasaki, W. (2022). An open and continuously updated fern tree of life. *Frontiers in Plant Science*, 13, 909768. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.909768>
66. Nomura, Y., Shimono, Y., Mizuno, N., Miyoshi, I., Iwakami, S., Sato, K., & Tominaga, T. (2020). *Drastic shift in flowering phenology, an instant reproductive isolation mechanism, explains the population structure of Imperata cylindrica in Japan* [Preprint]. *Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1101/2020.06.30.179440>
67. Obeso, J. R. (2002). The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155(3), 321–348. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00477.x>

68. Ospina, K. R., Briones, O., & Pérez-García, B. (2015). Spore Germination of Three Tree Fern Species in Response to Light, Water Potential, and Canopy Openness. *American Fern Journal*, 105(2), 59–72. <https://doi.org/10.1640/amfj-105-02-59-72.1>
69. Page, C. N. (2002). Ecological strategies in fern evolution: A neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 119(1–2), 1–33. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(01\)00127-0](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(01)00127-0)
70. Paudel, B. R., Dyer, A. G., Garcia, J. E., & Shrestha, M. (2019). The effect of elevational gradient on alpine gingers (*Roscoea alpina* and *R. purpurea*) in the Himalayas. *PeerJ*, 7, e7503. <https://doi.org/10.7717/peerj.7503>
71. Perez-Garcia, B., & Riba, R. (1982). Germinacion de Esporas de Cyatheaceae Bajo Diversas Temperaturas. *Biotropica*, 14(4), 281. <https://doi.org/10.2307/2388086>
72. PPG I. (2016). A community-derived classification for extant lycophytes and ferns: PPG I. *Journal of Systematics and Evolution*, 54(6), 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
73. Praptosuwiryo, T. N. (2011). Inventorying of the tree fern Genus *Cibotium* of Sumatra: Ecology, population size and distribution in North Sumatra. *Biodiversitas, Journal of Biological Diversity*, 12(4), 204–211. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d120404>
74. Qi, X., & Torii, K. U. (2018). Hormonal and environmental signals guiding stomatal development. *BMC Biology*, 16(1), 21. <https://doi.org/10.1186/s12915-018-0488-5>
75. Quinlan, A., Lee, P., Tang, T., Huang, Y., Chiou, W., & Kuo, L. (2022). Providing the missing links in fern life history: Insights from a phenological survey of the gametophyte stage. *Applications in Plant Sciences*. <https://doi.org/10.1002/aps3.11473>
76. Quintanilla, L. G., & Pías, B. (2016). Convergence in leaf phenology traits of two understory ferns in the northwestern Iberian Peninsula. *Journal of Plant Ecology*, rtw125. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw125>
77. R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
78. Ramírez-Barahona, S. A. (2009). *Variación genética y filogeográfica de helechos arborescentes (Cyatheaceae) del bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental*. Universidad Nacional Autónoma de México.
79. Ramírez-Barahona, S. A. (2014). *Genética de poblaciones y filogeografía de helechos arborescentes* [Doctorado]. Universidad Nacional Autónoma de México.
80. Ramírez-Barahona, S., Luna-Vega, I., & Tejero-Díez, D. (2011). Species richness, endemism, and conservation of American tree ferns (Cyatheales). *Biodiversity and Conservation*, 20(1), 59–72. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9946-2>
81. Ramírez-Valencia, V., & Sanín, D. (2009). *Estimación del crecimiento de Dicksonia sellowiana Hook., (Dicksoniaceae Hook.), en la reserva forestal protectora de Río Blanco, Manizales, Caldas y registros colombianos de su fertilidad*. 13, 17–29.
82. Rathcke, B., & Lacey, E. P. (1985). *Phenological Patterns of Terrestrial Plants*. 38.
83. Rechenmacher, C., Schmitt, J., & Droste, A. (2010). Spore germination and gametophyte development of *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae) under different pH conditions. *Brazilian Journal of Biology*, 70(4 suppl), 1155–1160. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842010000600004>
84. Riba, R. (Ed.). (1981). *Flora de Veracruz. Cyatheaceae*. INIREB.
85. Richardson, S. J., & Walker, L. R. (2010). Nutrient ecology of ferns. En K. Mehlreter, L. R. Walker, & J. M. Sharpe (Eds.), *Fern Ecology* (pp. 111–139). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511844898.005>

86. Saavedra, S., Rohr, R. P., Dakos, V., & Bascompte, J. (2013). Estimating the tolerance of species to the effects of global environmental change. *Nature Communications*, 4(1), 2350. <https://doi.org/10.1038/ncomms3350>
87. Sato, T. (1982). Phenology and wintering capacity of sporophytes and gametophytes of ferns native to northern Japan. *Oecologia*, 55(1), 53–61. <https://doi.org/10.1007/BF00386718>
88. Sawamura, M., Kawakita, A., & Kato, M. (2009). Fern-spore-feeder interaction in temperate forests in Japan: Sporing phenology and spore-feeding insect community. *American Journal of Botany*, 96(3), 594–604. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800256>
89. Schluter, D. (2001). Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(7), 372–380. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02198-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02198-X)
90. Schmitt, J. L., Schneider, P. H., & Windisch, P. G. (2009). Crescimento do cáudice e fenologia de *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae) no sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 23(1), 283–291. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062009000100030>
91. Schmitt, J. L., & Windisch, P. G. (2006). *Phenological aspects of frond production in Alsophila setosa Kaulf. (Cyatheaceae:Pteridophyta) in southern Brazil*. 263–270.
92. Schmitt, J. L., & Windisch, P. G. (2007). Estrutura populacional e desenvolvimento da fase esporófitica de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae, Monilophyta) no sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 21(3), 731–740. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062007000300019>
93. Schmitt, J. L., & Windisch, P. G. (2012). Caudex growth and phenology of *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae) in secondary forest, southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 72(2), 397–405. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842012000200023>
94. Schwartz, M. D. (Ed.). (2013). *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6925-0>
95. Seiler, R. L. (1981). Leaf Turnover Rates and Natural History of the Central American Tree Fern *Alsophila salvinii*. *American Fern Journal*, 71(3), 75. <https://doi.org/10.2307/1546730>
96. Sheth, S. N., & Angert, A. L. (2014). The evolution of environmental tolerance and range size: A comparison of geographically restricted and widespread *Mimulus*: Environmental tolerance and range size in *Mimulus* species pairs. *Evolution*, 68(10), 2917–2931. <https://doi.org/10.1111/evo.12494>
97. Sianta, S. A., & Kay, K. M. (2021). Parallel evolution of phenological isolation across the speciation continuum in serpentine-adapted annual wildflowers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1948), rspb.2020.3076, 20203076. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.3076>
98. Silva, M. M., de Paiva Farias, R., da Costa, L. E. N., & Barros, I. C. L. (2018). Leaf phenological traits of the tree fern *Cyathea praecincta* (Cyatheaceae) in a Brazilian lowland tropical forest. *Australian Journal of Botany*, 66(8), 618. <https://doi.org/10.1071/BT18084>
99. Sobel, J. M., Chen, G. F., Watt, L. R., & Schemske, D. W. (2010). The biology of speciation. *Evolution*, 64(2), 295–315. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00877.x>
100. Sotomayor Ramírez, D. (2012, octubre 23). *Guías para la interpretación de análisis de suelo. Fundamentos para el manejo práctico de nutrientes*. https://academic.uprm.edu/dsotomayor/Reprints/SEA_Interpret-anal-suelos_1.pdf
101. Tanner, E. V. J. (1983). Leaf demography and growth of the tree-fern *Cyathea pubescens* Mett. Ex Kuhn in Jamaica. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 87(3), 213–227. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1983.tb00991.x>
102. Tejedor, A. (2017). Diversity and endemism of tree ferns (Cyatheaceae: Polypodiopsida) in the Central Andes along latitudinal and elevation gradients. *Acta Botanica Malacitana*, 8.

103. Thel, L., Chamaillé-Jammes, S., & Bonenfant, C. (2022). How to describe and measure phenology? An investigation on the diversity of metrics using phenology of births in large herbivores. *Oikos*, 2022(4). <https://doi.org/10.1111/oik.08917>
104. Tryon, R. (1976). A revision of the genus *Cyathea*. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, 206, 19–98.
105. Via, S. (2001). Sympatric speciation in animals: The ugly duckling grows up. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(7), 381–390. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02188-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02188-7)
106. Vitasse, Y., Lenz, A., & Körner, C. (2014). The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees. *Frontiers in Plant Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00541>
107. Walker, L. R., & Aplet, G. H. (1994). Growth and Fertilization Responses of Hawaiian Tree Ferns. *Biotropica*, 26(4), 378. <https://doi.org/10.2307/2389231>
108. Walker, L. R., & Sharpe, J. M. (2010). Ferns, disturbance and succession. En K. Mehlreter, L. R. Walker, & J. M. Sharpe (Eds.), *Fern Ecology* (pp. 177–219). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511844898.007>
109. Waser, N. M., & Campbell, D. R. (2004). Ecological Speciation in Flowering Plants. En U. Dieckmann, M. Doebeli, J. A. J. Metz, & D. Tautz (Eds.), *Adaptive Speciation* (1a ed., pp. 264–277). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139342179.015>
110. Watkins, J. E., Churchill, A. C., & Holbrook, N. M. (2016). A site for sori: Ecophysiology of fertile-sterile leaf dimorphism in ferns. *American Journal of Botany*, 103(5), 845–855. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500505>
111. Wen-Liang, C., Jyn-Chin, L., & Jong-Yung, W. (2001). *Phenology of Cibotium taiwanense (Dicksoniaceae)*. <https://doi.org/10.7075/TJFS.200112.0209>
112. Wester, P., & Claßen-Bockhoff, R. (2007). Floral Diversity and Pollen Transfer Mechanisms in Bird-pollinated *Salvia* Species. *Annals of Botany*, 100(2), 401–421. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm036>
113. Wick, H. L., & Hashimoto, G. T. (1971). *Fronde development and stem growth of tree fern in Hawaii*.
114. Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*.
115. Yu, G. (2020). Using ggtree to Visualize Data on Tree-Like Structures. *Current Protocols in Bioinformatics*, 69(1). <https://doi.org/10.1002/cpbi.96>
116. Zhang, X.-C., & Nooteboom, H. P. (1998). *A taxonomic revision of Plagiogyriaceae (Pteridophyta)*. 43, 401–469.

Apéndice A



Figura 20. Mapa de distribución de los individuos. en Santiago Comaltepec, Oaxaca. Parcela 1 (2210 m s. n. m.). Los colores indican la altura de los individuos. El tamaño de los círculos representa la cobertura del promedio de dos hojas medidas en campo. Los cuadrados de color rojo corresponden a los sensores de temperatura y luz, mientras que la estrella de color azul corresponde al sensor de humedad y temperatura. La escala en la que se encuentra el mapa es 1:100.

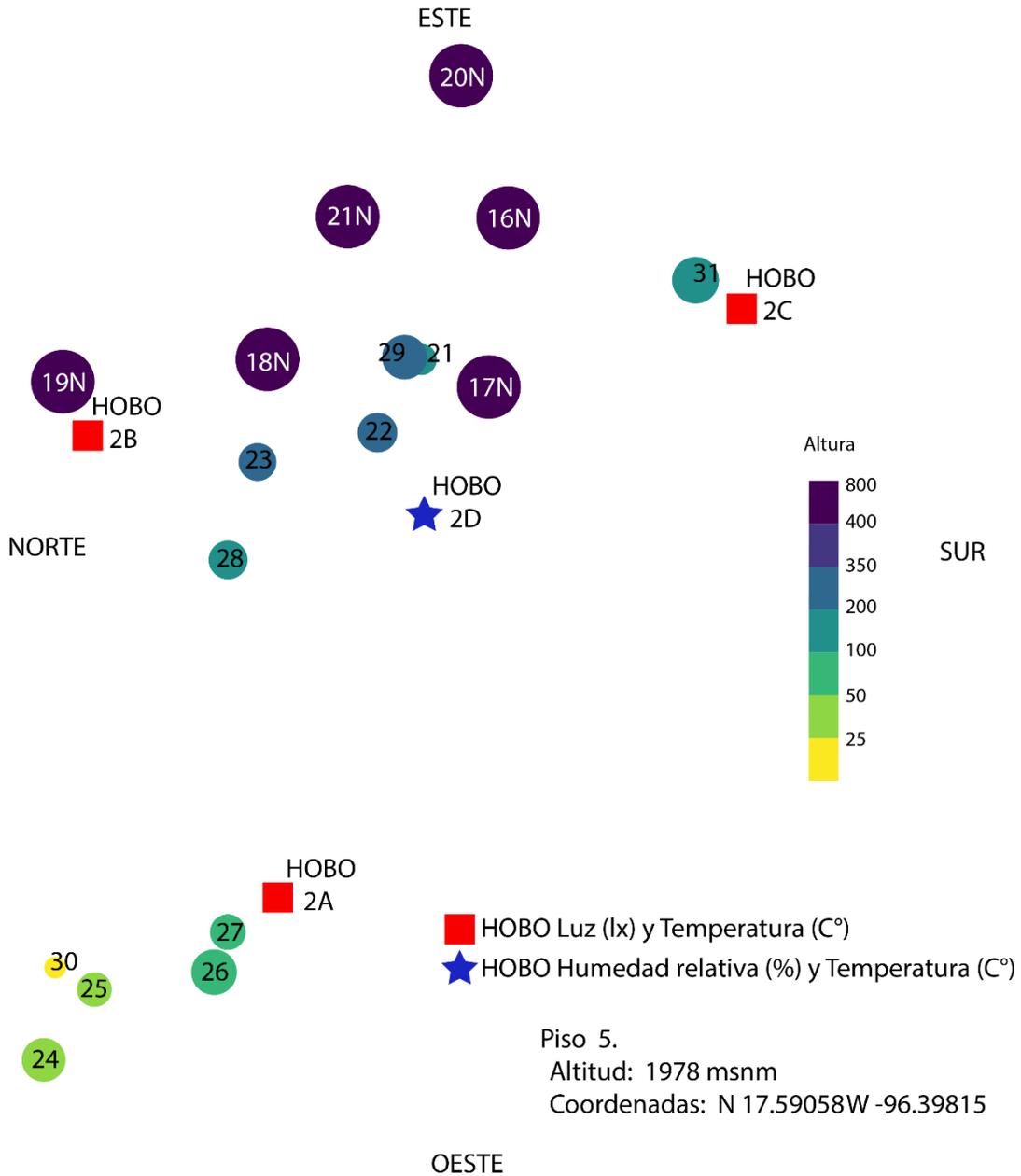
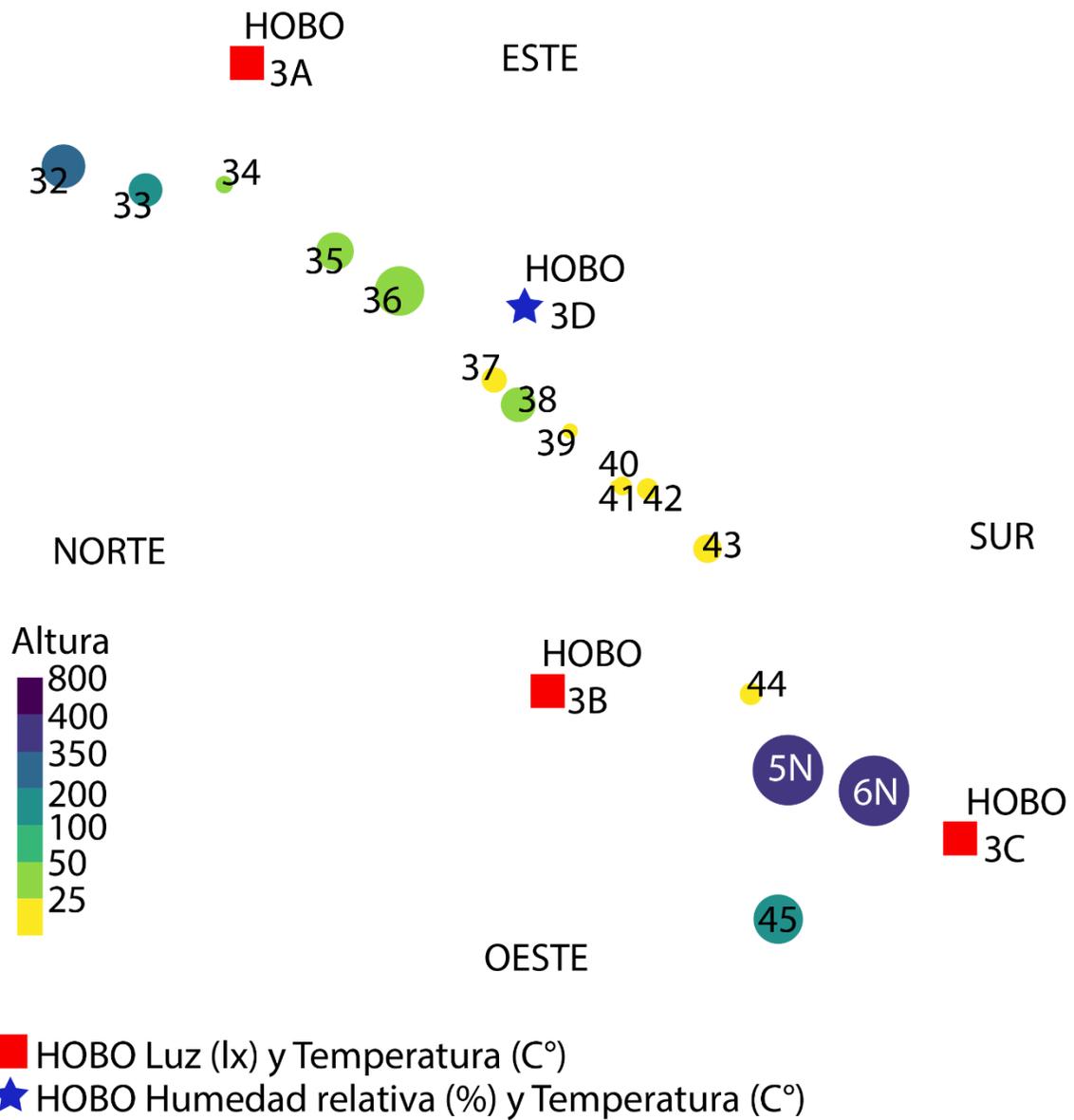


Figura 21. Mapa de distribución de los individuos en Santiago Comaltepec, Oaxaca. Parcela 5 (1978 m s. n. m.). Los colores indican la altura de los individuos. El tamaño de los círculos representa la cobertura del promedio de dos hojas medidas en campo. Los cuadrados de color rojo corresponden a los sensores de temperatura y luz, mientras que la estrella de color azul corresponde al sensor de humedad y temperatura. La escala en la que se encuentra el mapa es 1:100.



Piso 2.

Altitud: 2178 msnm

Coordenadas: N 17.59034W -96.40076

Figura 22. Mapa de distribución de los individuos en Santiago Comaltepec, Oaxaca. Parcela 2 (2178 m s. n. m.). Los colores indican la altura de los individuos. El tamaño de los círculos representa la cobertura del promedio de dos hojas medidas en campo. Los cuadrados de color rojo corresponden a los sensores de temperatura y luz, mientras que la estrella de color azul corresponde al sensor de humedad y temperatura. La escala en la que se encuentra el mapa es 1:100.

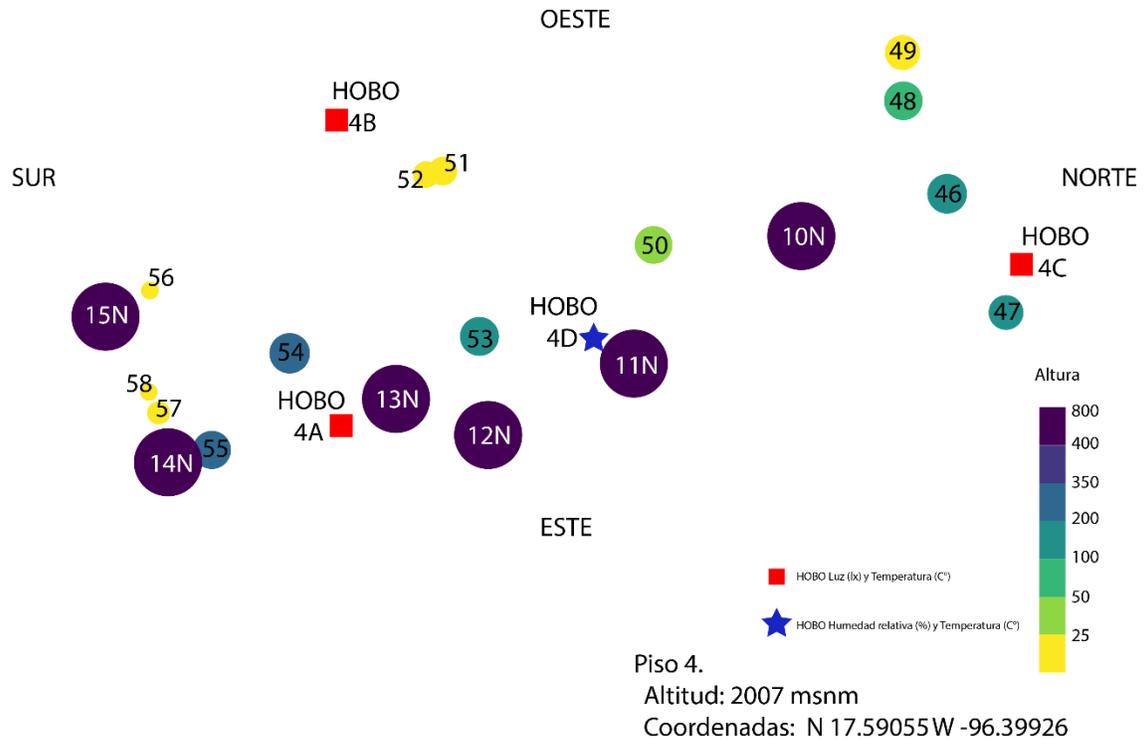


Figura 23. Mapa de distribución de los individuos. en Santiago Comaltepec, Oaxaca. Parcela 4 (2007 m s. n. m.). Los colores indican la altura de los individuos. El tamaño de los círculos representa la cobertura del promedio de dos hojas medidas en campo. Los cuadrados de color rojo corresponden a los sensores de temperatura y luz, mientras que la estrella de color azul corresponde al sensor de humedad y temperatura. La escala en la que se encuentra el mapa es 1:100.

Apéndice B

Datos Campo

Parcela	Especie	Transecto	Coordenada_x	Coordenada_y	Altitud	Individuo	Esteriles	Fértiles	soros_inmad	soros_madu	Circinios	senescencia	Altura	C_base	C_medio	C_apice	Long_hojaN	Long_OE	Distribucion_m	Distribucion_grados	Distribucion_ind
1	fulva	30	17.58819	96.39971	2210	1	2	0	0	0	1	0	35.5	34		36.6	229	227	105	93	2
1	fulva	30	17.58819	96.39971	2210	2	2	0	0	0	2	0	39.9	47		40	226	198	595	104	3
1	fulva	30	17.58819	96.39971	2210	3	4	0	0	0	1	0	41	40		41	247	254	244	95	4
1	fulva	30	17.58819	96.39971	2210	4	4	0	0	0	1	0	46	43		50	300	335	510	102	5
1	fulva	30	17.58819	96.39971	2210	5	4	0	0	0	1	0	28	28		31	171	204	160	126	6
1	fulva	30	17.58819	96.39971	2210	6	3	0	0	0	4	0	25	23		30	130	168	402	355	7
1	fulva	30	17.58819	96.39971	2210	7	6	0	0	0	2	0	60	62		65	286	287			
1	fulva	30	17.58819	96.39971	2210	8	6	0	0	0	3	0	29	37		45	202	232	89	275	6
1	fulva	30	17.58819	96.39971	2210	9	2	0	0	0	2	0	13	24		25	131	128	201	103	8
1	fulva	30	17.58819	96.39971	2210	10	4	0	0	0	3	0	75	31		43	249	270	559	215	9
1	fulva	30	17.58819	96.39971	2210	11	2	3	0	3	3	0	390	41	27	41	214	270	1335	305	10
2	fulva	30	17.59058	96.39815	1978	21	3	0	0	0	3	0	113	34		35	215	230	19	268	29
2	fulva	30	17.59058	96.39815	1978	22	4	0	0	0	6	0	239	51	55	68	280	280	225	197	29
2	fulva	30	17.59058	96.39815	1978	23	11	0	0	0	4	0	231	55	63	68	290	245	345	237	22
2	fulva	30	17.59058	96.39815	1978	24	5	0	0	0	3	0	40	40		46	322	297	123	193	26
2	fulva	30	17.59058	96.39815	1978	25	4	0	0	0	1	0	45	39		39	228	263	141	285	24
2	fulva	30	17.59058	96.39815	1978	26	3	0	0	0	4	0	70	36		44	326	318	337	265	25
2	fulva	30	17.59058	96.39815	1978	27	4	0	0	0	3	0	80	31		41	235	270	240	358	30
2	fulva	30	17.59058	96.39815	1978	28	4	0	0	0	4	0	153	50		49	246	303	910	180	27
2	fulva	30	17.59058	96.39815	1978	29	8	0	0	0	2	0	260	41	51	55	327	305	285	208	23
2	fulva	30	17.59058	96.39815	1978	30	2	0	0	0	2	0	20	24		27	100	207			
2	fulva	30	17.59058	96.39815	1978	31	3	0	0	0	4	0	119	38		53	361	300	755	256	21
1	HOBO 1B		17.58819	96.39971	2210														400	33	9
1	HOBO 1A		17.58819	96.39971	2210														360	170	1
1	HOBO 1C		17.58819	96.39971	2210														230	32	11
1	HOBO 1D		17.58819	96.39971	2210														250	179	10
2	HOBO 2A		17.59058	96.39815	1978														160	237	27
2	HOBO 2B		17.59058	96.39815	1978														485	94	23
2	HOBO 2C		17.59058	96.39815	1978														149	98	31
2	HOBO 2D		17.59058	96.39815	1978														266	321	22
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	32	2	1	0	1	5	0	241	71	43	45	277	280	206	285	33
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	33	8	0	0	0	2	0	186	57	51	59	230	200	185	265	34
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	34	1	0	0	0	2	0	50	27		28	111	300	300	300	35
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	35	1	0	0	0	1	0	32	35		38	240	185	300	300	36
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	36	5	0	0	0	3	0	59	32		49	315	317	307	312	37
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	37	1	0	0	0	2	0	15	37		36	127	197	84	316	38
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	38	2	2	2	2	2	0	28	42		47	216	228	147	299	39
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	39	2	0	0	0	0	0	18	24		29	58	138	176	320	41
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	40	1	0	0	0	1	0	20	20		30	90	149	253	305	41
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	41	2	0	0	0	0	0	5	17		16	60	78	10	271	40
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	42	2	0	0	0	0	0	17	21		22	137	138	67	276	40
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	43	2	0	0	0	2	0	20	25		26	184	179	200	314	42
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	44	3	0	0	0	1	0	24	30		32	140	143	362	342	43
3	fulva	35	17.59034	96.40076	2178	45	0	1	0	1	9	0	185	55	60	63	315	765	139	HOBO 3C	
3	HOBO 3A		17.59034	96.40076	2178														37	37	33
3	HOBO 3B		17.59034	96.40076	2178														517	47	43
3	HOBO 3C		17.59034	96.40076	2178														590	122	44
3	HOBO 3D		17.59034	96.40076	2178														325	160	39
4	fulva	35	17.59055	96.39926	2007	46	5	0	0	0	3	0	158	44		51	275	250	480	156	47
4	fulva	35	17.59055	96.39926	2007	47	5	0	0	0	6	0	185	53	51	62	180	280	1329	280	50
4	fulva	35	17.59055	96.39926	2007	48	3	0	0	0	5	0	67	36		37	255	256	390	154	46
4	fulva	35	17.59055	96.39926	2007	49	3	0	0	0	4	0	20	23		38	234	230	181	179	48
4	fulva	35	17.59055	96.39926	2007	50	2	0	0	0	3	0	36	40		43	250	250	860	290	51
4	fulva	35	17.59055	96.39926	2007	51	3	0	0	0	0	0	21	30		35	195	186	65	260	52
4	fulva	35	17.59055	96.39926	2007	52	2	0	0	0	1	0	27	23		32	190	160	660	161	53
4	fulva	35	17.59055	96.39926	2007	53	1	4	0	4	1	0	192	45	47	55	250	265	695	246	54
4	fulva	35	17.59055	96.39926	2007	54	2	1	0	1	7	0	235	54	33	47	320	215	431	216	55
4	fulva	35	17.59055	96.39926	2007	55	3	0	0	0	4	0	205	36	42	56	253	252	320	350	
4	fulva	35	17.59055	96.39926	2007	56	3	0	0	0	2	0	15	19		21	123	113	596	294	54
4	fulva	35	17.59055	96.39926	2007	57	3	0	0	0	1	0	10	34		35	167	138	80	160	58
4	fulva	35	17.59055	96.39926	2007	58	2	0	0	0	1	0	14	22		27	55	175	386	174	56
4	HOBO 4A		17.59055	96.39926	2007														322	337	54
4	HOBO 4B		17.59055	96.39926	2007														404	304	52
4	HOBO 4C		17.59055	96.39926	2007														199	122	47
4	HOBO 4D		17.59055	96.39926	2007														415	211	50
5	fulva	35	17.5908	96.39972	2018	59	2	0	0	0	3	0	61	40		53	250	271	262	148	61
5	fulva	35	17.5908	96.39972	2018	60	3	1	1	0	3	0	38	36		44	300		118	165	62
5	fulva	35	17.5908	96.39972	2018	61	2	0	0	0	2	0	10	28		30	220	194	138	137	63
5	fulva	35	17.5908	96.39972	2018	62	3	0	0	0	3	0	37	32		40	276	298	155	137	63
5	fulva	35	17.5908	96.39972	2018	63	3	0	0	0	3	0	82	46		48	310	316	135	205	64
5	fulva	35	17.5908	96.39972	2018	64	5	0	0	0	2	0	67	33		48	342	310	376	86	65
5	fulva	35	17.5908	96.39972	2018	65	2	0	0	0	3	0	23	30		35	225	260	90	171	66
5	fulva	35	17.5908	96.39972	2018	66	2	0	0	0	1	0	24	24		22	149	140	360	190	68
5	fulva	35	17.5908	96.39972	2018	67	1	0	0	0	1	0	33	25		29	163		264	64	68
5	fulva	35	17.5908	96.39972	2018	68	7	0	0	0	7	0	170	55	64	75	355	330	120	198	69
5	fulva	35	17.5908	96.39972	2018	69	6	1	1												

Valores crudos muestras de suelo

No.	Ident.	pH	CE	M.O. (%)	N	Ctotal	Ptotal	P	K	Ca	Mg	Na	CIC	N- NO3	N- NH4	Fe
Lab.		1:2 *	1:5 H2O	Walkley -	Kjeldhal	%	%	Olsen	←	NH4OAc 1 N pH 7			→	KCl 2 N		DTPA
		H2O	mmhos/ dS m-1	Black	(%)		ppm	ppm		meq/100g (cmoles+Kg -1)				ppm		ppm
2911	2C (26)	3.8	0.07	11	0.4	5.9	0.10	12	0.4	0.6	0.4	0.1	25.3	85	25	320
2912	2B (28)	4	0.05	6	0.3	4.2	0.08	17	0.2	0.6	0.3	0.0	18.4	39	19	291
2913	1A (3)	3.7	0.06	5	0.2	4.8	0.02	7	0.3	0.2	0.2	0.1	16.1	32	35	49.0
2914	2*	3.6	0.14	10	0.3	7.5	0.09	16	0.3	0.7	0.5	0.1	14.8	110	25	431
2915	1*	3.5	0.08	16	0.4	19.5	0.03	10	0.4	0.5	0.6	0.2	33.1	29	66	261
2916	2A (29)	4.4	0.07	8	0.4	5.4	0.07	11	0.3	2.2	0.6	0.1	21.3	65	19	347
2917	1B (7)	3.8	0.11	**	0.3	41.2	0.07	39	1.5	3.5	4.4	0.2	110.0	27	295	116
2918	1C (11)	3.4	0.15	14	0.3	7.8	0.01	13	0.6	0.6	0.4	0.1	23.8	47	48	95
2919	3B (38)	3.3	0.06	10	0.9	8.3	0.02	8	0.4	0.6	0.4	0.1	25.6	31	29	443
2920	3*	3.6	0.07	29	0.8	21.3	0.06	10	0.6	1.5	0.9	0.2	45.1	52	63	406
2920 A	3C (45)	3.8	0.05	7	0.2	4.5	0.05	5	0.2	0.7	0.4	0.0	20.0	57	26	292
2920 B	3A (33)	3.5	0.11	20	0.7	10.2	0.04	8	0.3	2.0	0.7	0.1	47.3	95	29	518
2920 C	4A (46)	3.7	0.08	11	0.2	7.7	0.07	11	0.3	0.9	0.5	0.0	24.6	74	28	393
2920 D	4B (51)	3.3	0.09	31	0.4	22.8	0.08	27	0.7	1.0	1.0	0.2	53.7	72	143	494
2920 E	4C (55)	3.7	0.04	30	0.6	19.7	0.12	21	0.7	2.7	1.2	0.1	42.2	67	51	540
2920 F	5A (62)	3.4	0.07	31	0.8	21.93	0.07	16	0.5	3.0	1.0	0.1	91.7	100	80	345
2920 G	5C (75)	3.6	0.05	7	0.3	4.35	0.06	5	0.2	0.1	0.2	0.2	28.3	50	37	364
2920 H	4*	3.9	0.03	15	0.6	9.14	0.10	5	0.3	0.2	0.4	0.0	27.0	102	37	363
2920 I	5*	3.6	0.05	26	0.7	15.23	0.08	18	0.5	2.5	1.7	0.0	50.6	81	52	440
2920 J	5B (73)	3.6	0.06	9	0.4	4.948	0.07	9	0.3	0.4	0.5	0.0	17.4	77	16	426