

0037720



**UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTONOMA DE MEXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS**

*LOS BANCOS DE ESPORAS DE HELECHOS EN  
DIFERENTES SUELOS Y TIPOS DE VEGETACION  
DEL ESTADO DE HIDALGO*

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGIA AMBIENTAL)**

**P R E S E N T A**

**MARIA DEL ROSARIO RAMIREZ TREJO**

*Director (a) de Tesis: Dra. Blanca Pérez - García*

**MEXICO, D. F.**

**FEBRERO, 2002**



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  
COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 21 de enero de 2002, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de Maestra en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) de la alumna Ramírez Trejo María del Rosario con número de cuenta 99809906, y número de expediente 3991112, con la tesis titulada: "Los bancos de esporas de helechos en diferentes suelos y tipos de vegetación del estado de Hidalgo.", bajo la dirección de la Dra. Blanca Pérez García.

- Presidente: Dra. Alma Delfina Orozco Segovia
- Secretario: Dra. Blanca Pérez García
- Vocal: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado
- Suplente: Dra. Alicia Brechu Franco
- Suplente: M. en C. José Daniel Tejero Díez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 18 de febrero de 2002

Dra. Tila María Pérez Ortiz  
Coordinadora del Programa

c c p. Expediente del interesado

---

## AGRADECIMIENTOS.

A la Dra Blanca Pérez-García por la dirección de esta tesis, su amistad, por su apoyo en todo momento, por sus valiosos consejos y por la motivación para la conclusión de este trabajo.

A todos los miembros de mi comité tutorial: al Dr. Ramón Riba y Nava Esparza (†), quien me motivó a iniciar el estudio de los bancos de esporas y siempre tuvo un gesto amable y una respuesta a mis múltiples interrogantes, GRACIAS Dr. Riba donde quiera que se encuentre. A la Dra. Alma Orozco Segovia y Dra. Alicia Brechú por sus valiosas observaciones y comentarios durante los trabajos de investigación así como por la revisión crítica de la tesis. También agradezco al Dr. José Alejandro Zavala Hurtado y al M. en C. José Daniel Tejero Diez, quienes amablemente aceptaron formar parte del jurado e hicieron valiosas sugerencias y comentarios a este manuscrito

Agradezco enormemente a la M. en C. Irma Reyes Jaramillo por la ayuda y facilidades brindadas para el procesamiento de las muestras de suelo; al Dr. Isaías Salgado Ugarte, al Biól. Gilberto Hernández Cárdenas, al M. en C. Abel Granados, a la Dra. Alicia Brechú y al Dr. Miguel Angel Armella por su apoyo en el manejo estadístico de los datos.

A mi hermana Sandra, a Edgar y a mi querido esposo por su valiosísimo apoyo en la recolección de las muestras de suelo y por su preciosa compañía que hizo divertidísimo e inolvidable el trabajo de campo.

Un profundo agradecimiento a mi familia, de quienes he recibido todo el apoyo, cariño y comprensión que un ser humano anhela; dedico este trabajo a mis adorables padres, a mis hermanos y a esos dos seres que son el motivo de mi lucha y superación constante: a mi hijo y mi esposo, Fernandito y Huvert ¡¡los amo!!.

Quiero agradecer a la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, el apoyo brindado para la realización de esta investigación, de manera especial al laboratorio de pteridofitas. Finalmente agradezco al CONACyT por la beca otorgada para la realización de estudios de maestría.

Gracias a Dios por la vida, por darme la oportunidad de conocer a tanta gente maravillosa, por todas las cualidades que me brindó, pero sobre todo por darme la oportunidad de ponerlas al servicio de los demás.

MI AGRADECIMIENTO SINCERO A TODOS USTEDES.

---

CONTENIDO	Pág.
ABSTRACT .....	5
RESUMEN .....	7
INTRODUCCIÓN.....	9
ANTECEDENTES .....	11
a) Atributos ecológicos y fisiológicos de las esporas de helechos.	
a.1 Producción	
a.2 Dispersión	
a.3 Deposición	
b) Dinámica de las esporas en el suelo.	
b.1 Formación de un banco y movimiento de las esporas en el interior del suelo	
c) Atributos fisiológicos de las esporas de helechos.	
c.1 Viabilidad y longevidad	
c.2 Dormancia	
d) Factores que controlan la germinación.	
d.1 Luz	
d.2 Temperatura	
d.3 Agua y composición del medio	
d.4 pH	
OBJETIVOS .....	23
HIPÓTESIS .....	24
MATERIAL Y MÉTODO .....	25
a) Área de estudio	
b) Muestreo	
c) Cultivo	
d) Identificación de los esporófitos	
e) Análisis de los datos	

---

RESULTADOS .....	29
a) Tamaño de los bancos y distribución vertical de las esporas.	
b) Número de esporofitos.	
c) Composición específica.	
d) Bancos de esporas vs pteridoflora superficial.	
e) Características de los bancos vs variables edáficas.	
f) Características de los bancos vs características morfológicas de las esporas.	
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES .....	53
RECOMENDACIONES .....	60
BIBLIOGRAFÍA .....	61

---

## ABSTRACT.

Vertical structure and specific composition of natural soil spore banks of ferns were studied in three vegetation types of the Mexican State of Hidalgo using the emergence method. Soil samples were gathered on April 1999 from xerophilous shrubland, wet montane forest and pine-oak forest. Three profiles were made in each habitat and soil samples were taken at depths of 0-10, 10-20 and 20-30 cm. A census of aboveground fernflora located around a ratio of 200 meters was effected taking account presence and absence only.

Soil samples were cultivated in plastic containers of 7 cm of diameter subjected at 18-25°C and 12 h light -12 h dark during two years.

The cultures were checked once or twice during 2-week intervals. After two months, germination had occurred in most of them and the number of germinating spores was recorded. After two years, germinated taxa were determined. In order to search the relation between vertical structure of natural spore banks and some physical and physical-chemical properties of the soil, the texture and pH of the soil samples was determined.

Data statistical analysis was made with Statgraphics Program, version 5.0. A Multiple Range Test (Tukey method) was used to test differences in number of viable spores between different soil layers and vegetation types. Similarities in the specific composition between different soil layers, vegetation types and propagule bank with that of the aboveground vegetation was quantified with the Sorensen's and Czeckanowski's Index. The diversity and dominance of the spore banks was quantified with Shannon's and Berger's-Parker's Index. A multiple regression analysis was used to test the relation between the size of propagule banks and the edaphic variables.

Bifactor anova shows that the number of viable spores decreased significantly with depth and vegetation type. The number of gametophytes and sporophytes also decreased significantly with depth in all vegetation types. Pairwise comparison of depth classes in each habitat revealed that the highest number of prothallia and sporophytes emerged on the uppermost layer. The biggest banks ( $\bar{x}$ ) are in the soil of the wet montane forest ( $\bar{x}=72.9$ ), continuing with xerophilous shrubland ( $\bar{x}=52.8$ ) and pine-oak forest ( $\bar{x}=32.7$ ). The three vegetation types had on surface and in their banks 17 and 7, 1 and 6 and 7 and 3 taxa respectively. The banks with the highest diversity index are in the xerophilous shrubland. ( $H'=1.6$ ).

Twenty-three and twelve taxa of ferns were recorded in the aboveground vegetation and propagule banks respectively taking account the three vegetation types. Two of them were exclusively observed in propagule bank and ten taxa were present both in the propagule bank and aboveground vegetation. This represented 43.5% of aboveground fernflora.

---

Depth differential distribution of twelve taxa was observed in all vegetation types. The Sorensen's and Czeckanowski's Index showed that the xerophic shrubland and wet montane forest share 61.5% and 19.75% of their species.

Multiple regression analysis revealed a statistically significant relation between edaphic variables and the size of banks in the three vegetation types. Morphological characteristics of the spore ferns had not influence on vertical structure of the soil banks.

The presence of viable spores in the soil of all vegetation types confirm the existence of natural spore banks in several habitats and edaphic conditions. Ambient and floristic local factors made different contributions in each vegetation type. Long-distance dispersal was an important factor that determined specific composition of xerophic shrubland.



## RESUMEN.

Se estudió la estructura vertical y la composición específica de los bancos de esporas de helechos del suelo de tres tipos de vegetación de la región conocida como Sierra Alta, en el estado de Hidalgo. Las muestras de suelo se recolectaron en abril de 1999 en tres sitios distintos elegidos arbitrariamente dentro de cada tipo de vegetación y se extrajo suelo de tres categorías de profundidad: 0-10, 10-20 y 20-30 cm. Paralelamente se realizó un censo de las pteridofitas que se encontraban en un radio de 200 m de cada perfil para determinar la relación y contribución de la pteridoflora superficial local a los bancos de esporas del suelo.

Las muestras de suelo fueron cultivadas en recipientes de plástico de 7 cm de diámetro a una temperatura de 18-25°C y un fotoperíodo de 12 horas luz y oscuridad durante dos años para inducir la germinación de las esporas. Después de dos meses de cultivo se contabilizó el número de esporas germinadas y a los dos años se determinó la composición específica. Para investigar una posible relación entre la estructura vertical de los bancos con algunas propiedades físicas del suelo se determinaron el pH y la textura.

El análisis estadístico de los datos se realizó con el programa Statgraphics 5.0. Se aplicó un análisis de varianza y la subsecuente prueba de rango múltiple (Tukey) para determinar diferencias en el número de esporas germinadas entre categorías de profundidad de cada tipo de vegetación y entre tipos de vegetación. La similitud en la composición específica de los diferentes niveles de profundidad y entre el banco de propágulos y la vegetación superficial fue cuantificada utilizando el índice de Sorensen y Czekanowski. La diversidad y dominancia de los bancos de esporas fueron determinadas mediante el índice de Shannon-Wiener y Berger-Parker. Se utilizó un análisis de regresión múltiple para determinar la relación entre el tamaño de los bancos y las variables edáficas.

El ANDEVA reveló que el número de esporas de helechos que germinaron en los cultivos difiere significativamente con la profundidad y el tipo de vegetación. En todos los tipos de vegetación el número de gametofitos y esporofitos disminuye significativamente con la profundidad, concentrándose la mayor cantidad en los primeros 10 cm del suelo. Los bancos más grandes ( $x$ ) se encuentran en el bosque mesófilo ( $x=72.9$ ), seguidos del matorral xerófilo ( $x=52.8$ ) y del bosque de pino-encino ( $x=32.7$ ). En el mismo orden, los tres tipos de vegetación tuvieron en la superficie y en los bancos el siguiente número de taxa: 17 y 7, 1 y 6 y 3 y 7, respectivamente. El banco de esporas más diverso fue el del matorral xerófilo ( $H'=1.6$ ).

Considerando todos los tipos de vegetación, se registró un total de 23 y 12 taxa de helechos en la superficie y en los bancos del suelo, respectivamente. Dos de ellas sólo se observaron en el banco de propágulos del suelo, mientras que las otras 10 estuvieron presentes en ambos. Estas representaron el 43.5% de la pteridoflora superficial.

Se observó una distribución diferencial de dichas especies en la profundidad, es

---

decir, diferentes especies a diferentes profundidades. El índice de similitud de Sorensen y Czekanowski mostraron que el matorral xerófilo y el bosque mesófilo comparten el 61.5 y el 19.7 % de sus especies.

El análisis de regresión múltiple reveló una relación estadísticamente significativa entre el tamaño de los bancos y las variables edáficas en los tres tipos de vegetación. Las características morfológicas de las esporas (tamaño, forma y grado ornamentación de la superficie) presentes en los bancos del suelo no determinaron la estructura vertical, ni la composición específica de dichos reservorios.

La presencia de esporas viables de helechos en el suelo de todos los tipos de vegetación estudiados confirma la existencia de bancos de esporas en diversos hábitats y condiciones edáficas. Los factores ambientales y florísticos locales parecen haber hecho contribuciones diferentes en cada tipo de vegetación. La dispersión a larga distancia jugó un papel muy importante en la composición específica del banco de esporas presente en el matorral xerófilo.

## I.- INTRODUCCIÓN

Los helechos contribuyen de una manera importante a la diversidad vegetal del mundo; ellos forman el segundo grupo más grande de plantas vasculares y son algunas veces un componente dominante de las comunidades vegetales. Se calcula que en México existen unas 1000-1100 especies de pteridófitos, que representan el 10% de la pteridoflora mundial y el 5% de la flora vascular del país. La mayoría de las especies se encuentra en latitudes tropicales y son los bosques mesófilos de montaña los más diversos, seguidos por los bosques tropicales de las tierras bajas y los bosques templados (Riba, 1993).

Los helechos se caracterizan por presentar en su ciclo de vida alternancia de generaciones independientes y de vida libre, una asexual o esporofítica que produce esporas y otra sexual o gametofítica que, como su nombre lo indica forma gametos. Las esporas de los helechos son de dimensiones microscópicas, usualmente miden entre 25 y 40  $\mu\text{m}$  de diámetro, es decir, son aproximadamente del mismo tamaño de los granos de polen de la mayoría de las angiospermas y seis veces más grandes en diámetro que las esporas de los hongos (Page, 1979). Las esporas se producen en el interior de estructuras especializadas llamadas esporangios, los cuales, al madurar liberan las esporas al ambiente para quedar sujetas a los agentes dispersores (viento y agua principalmente). Si las esporas encuentran un ambiente propicio, con una temperatura y humedad adecuadas se produce la germinación y se forma un gametófito que porta los órganos sexuales llamados anteridios y arquegonios, los que a su vez producen gametos masculinos y femeninos. Los primeros son liberados cuando hay agua en el medio y nadan hacia los arquegonios para fecundar al gameto femenino. La célula resultante de la fecundación, el cigoto ( $2n$ ), marca el inicio de la fase esporofítica. Este se desarrolla en un embrión que se diferencia en tallo, raíces y hojas hasta convertirse en un esporófito adulto cuyas hojas formarán nuevamente esporangios y éstos a su vez, esporas haploides para iniciar nuevamente la fase gametofítica (Pérez-García & Reyes-Jaramillo, 1993).

Los pteridófitos presentan un potencial reproductivo sorprendente; un sólo individuo puede producir varios millones de esporas en la temporada reproductiva. Además, la dispersión de dichas esporas es un método que ha permitido a los helechos, desde sus orígenes colonizar distintos ambientes y ha afectado por ende, su distribución (Smith, 1972; Tryon, 1972). Se sabe que el viento es el vector principal por el que se transportan las esporas, pero el factor que limita el establecimiento y colonización de los helechos en diferentes hábitats no es la habilidad de viajar grandes distancias, sino la capacidad de sobrevivir el proceso de transporte. La siguiente etapa, la del gametófito, es de gran vulnerabilidad y la generación de éste depende de que la espора encuentre un sitio propicio para su establecimiento. La sombra húmeda que ofrece el sotobosque es un lugar idóneo para la germinación de una gran cantidad de esporas de helechos. Probablemente ninguna espора es capaz de germinar en condiciones de exposición total al sol, aún cuando el esporófito pueda llevar vigorosamente el resto de su ciclo de vida en ese ambiente.

Otro punto importante es que, la presencia de helechos es eventualmente dependiente de la ocurrencia, al menos en alguna temporada, de condiciones en las cuales el gametófito pueda sobrevivir y desarrollarse; sin embargo, las condiciones necesarias para permitir el surgimiento del esporófito y asegurar su permanencia pueden ser ecológicamente distintas

Ante la inminente y acelerada pérdida y degradación de los ecosistemas naturales del mundo, urge explorar todas las formas posibles de preservar el germoplasma de la mayor cantidad de especies vegetales, ya sea dentro de su hábitat natural (por ejemplo, mediante reservas naturales) o fuera de éste (es decir, como bancos de germoplasma). Entender la dinámica de las comunidades vegetales ocupa un lugar predominante y para lograr esto, uno de los primeros pasos que debe darse, es iniciar el estudio de los bancos de propágulos del suelo en aspectos tales como el tamaño, distribución, composición, variabilidad espacio-temporal, longevidad, etc. La presente investigación está enmarcada dentro de ese contexto y su objetivo primordial es contribuir al conocimiento de la biología de los pteridófitos mediante un estudio básico de los bancos naturales de esporas de helechos del suelo. El conocimiento de qué especies, cuántas y cómo están representadas en el suelo es un requisito previo para entender la dinámica de los bancos de diásporas.

Contrario a lo que ocurre con los bancos de semillas de las angiospermas que están bien documentados, se conoce muy poco sobre los bancos de esporas de helechos en el mundo y prácticamente nada existe para México. Este trabajo presenta las primeras observaciones sobre el tema para nuestro país.

El estudio ecológico de los bancos naturales de esporas de helechos nos conduce a una serie de interrogantes previas, por ejemplo: ¿Cómo se integran las esporas de los helechos al suelo para formar un banco, después de la dispersión? ¿En la formación de un banco, intervienen los mismos factores en los diversos hábitats?, ¿Qué mecanismos mantienen vivas a las esporas por tiempos variables en el interior del suelo?, ¿Cuál es la longevidad potencial de los propágulos en el ambiente edáfico natural? ¿Hay variabilidad espacio-temporal en el tamaño y composición específica de esos reservorios? ¿Qué papel juegan los bancos de esporas de helechos dentro de la comunidad vegetal?

El estudio de los bancos de esporas del suelo es un problema de extraordinaria complejidad, ya que está relacionado con muchos factores fisicoquímicos y bióticos que interactúan entre sí, por lo que el análisis de la relación entre el ambiente edáfico, la fisiología de las esporas, la ecofisiología de los gametófitos y de los esporófitos que se aborda en este trabajo, ayudará sólo parcialmente a la comprensión de los mecanismos que están involucrados en la formación de un banco de diásporas en el suelo y de los factores (ambientales, edáficos, bióticos, etc.) que determinan las características de dichos reservorios.

---

## II.- ANTECEDENTES.

Las comunidades vegetales se enriquecen constantemente con propágulos de diversas especies que llegan al suelo por medio de diferentes procesos de dispersión; ese flujo continuo de propágulos, además de representar el potencial de un hábitat, pasa en parte a constituir el "banco de propágulos", es decir, el componente en reposo de toda comunidad vegetal, en donde semillas, esporas, yemas, etc. se mantienen en latencia gracias a diferentes procesos que se rompen al modificarse los factores ambientales que los mantenían (Pérez-García, Orozco-Segovia & Riba, 1982).

Desde la década de los 70's se han acumulado evidencias de que el suelo contiene reservorios de esporas viables de helechos, pero sólo recientemente se han hecho algunos intentos por estudiarlos sistemáticamente (Lindsay & Dyer, 1990; Dyer & Lindsay, 1992). Ahora se ha demostrado que los bancos de esporas y propágulos vegetativos cumplen una función similar para algunos briófitos (Furness & Hall, 1981; During *et al.*, 1987; Duckett & Clymo, 1988) y pteridófitos (Dyer & Lindsay, 1992). Sin embargo, Grime (1985) argumenta que los patrones de colonización de los pteridófitos en el campo sugieren fuertemente que, si los bancos de esporas existen, éstos no funcionan de manera análoga a los de las angiospermas y briófitos efímeros.

Los bancos de esporas se definen como reservorios de esporas viables que permanecen latentes en el suelo mientras están enterradas, pero que tienen la posibilidad de germinar si son llevadas a la superficie. En muchos hábitats éstos se forman cuando las esporas entran al suelo después de la dispersión y antes de que la luz dispare su germinación, donde permanecen viables pero latentes por tiempo variable. (meses, años o incluso décadas) para constituir un banco de germoplasma (Dyer & Lindsay, 1992).

Se han identificado aproximadamente unas 70 especies de helechos en los estudios sobre bancos de esporas que se han realizado en diversas partes del mundo (Lindsay, Sheffield & Dyer, 1995).

Se cree que los bancos de esporas juegan un papel muy importante en los eventos reproductivos de muchas especies, creando numerosas oportunidades para la germinación de las esporas y el establecimiento de los gametofitos después de cualquier forma de disturbio en el suelo. Los bancos de esporas del suelo podrían ser particularmente importantes para especies de zonas templadas que tienen períodos anuales cortos de liberación de esporas, para especies que no producen esporas todo el año y en hábitats donde las condiciones favorables para el establecimiento del gametofito ocurren sólo rara o brevemente. También se plantean como una nueva alternativa de preservación de germoplasma en los programas de conservación, rehabilitación y restauración ecológica (Page *et al.*, 1992).

## ATRIBUTOS ECOLÓGICOS Y FISIOLÓGICOS DE LAS ESPORAS DE HELECHOS.

### a) Producción

Una vez que maduran los esporófitos, la producción de esporas en los helechos homosporicos puede ser inmensa. Una sola hoja de *Pteridium aquilinum* Conway puede generar hasta 1 g de esporas, el equivalente a 300 millones de ellas. Para especies cultivadas de helechos tropicales y templados se calculó que el contenido de esporas en hojas individuales varía de 750, 000 en *Asplenium trichomanes* L. hasta 750, 000 000 en *Dicksonia antarctica* Lab. (Tabla A1).

TABLA A1. Número promedio de esporas por hoja en doce especies de helechos cultivados.

Especies	Tamaño promedio de la parte fértil de la lámina.	Contenido promedio de esporas.
<i>Asplenium trichomanes</i> L.	1 x 15 cm	750, 000
<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	7 x 18 cm	1, 500 000
<i>Asplenium onopteris</i> L.	9 x 14 cm	3, 000 000
<i>Ceterach aureum</i> (Cav.) V. Buch.	9 x 40 cm	10, 000 000
<i>Dryopteris austriaca</i> (Jacq.) Woynar	24 x 58 cm	13, 500 000
<i>Polypodium macaronesticum</i> Bebrov	17 x 24 cm	15, 000 000
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	17 x 30 cm	20, 000 000
<i>Todea barbara</i> (L.) Moore	11 x 90 cm	50, 000 000
<i>Osmunda regalis</i> L.	7 x 19 cm	50, 000 000
<i>Blechnum gibbum</i> (Lab.) Mett.	10 x 25 cm	500, 000 000
<i>Cibotium splendens</i> (Gaundich.) Krajina ex Skottsb.	100 x 250 cm	700, 000 000
<i>Dicksonia antarctica</i> Lab.	100 x 250 cm	750, 000 000

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## b) Dispersión

La formación de nuevas generaciones de helechos comienza con la dispersión de las esporas hacia sitios favorables para la germinación y el establecimiento de los gametófitos. Dependiendo de las circunstancias, la dispersión de una spora puede significar el reemplazamiento de las plantas parentales dentro de la población (mantenimiento), la migración de una población a otra (flujo genético) o el establecimiento de una nueva población (colonización). Peck *et al.*, (1990) sugieren que el papel más frecuente de las esporas es el mantenimiento; sin embargo, las pocas esporas que son llevadas a grandes distancias por el viento, contribuyendo al flujo genético y la colonización son de gran importancia (Werth & Cousens, 1990).

Se ha estimado que los mecanismos de dehiscencia natural de los esporangios maduros expulsan las esporas a una distancia no mayor de 2 cm, pero una vez que éstas se encuentran en el medio o en la superficie de las hojas, quedan sujetas a los efectos de los factores físicos prevalecientes, tales como: gravedad, corrientes de aire, temperatura, precipitación, fuerzas electrostáticas, etc. (Peck, 1974, Raghavan, 1989).

La distancia a la que pueden ser dispersadas las esporas de los pteridófitos varía de muy corta a extremadamente grande (Conant, 1978; Wolf *et al.*, 1991; Dyer, 1990; Glaves, 1991; Penrod & McCormick, 1996); sin embargo, los helechos depositan la mayoría de sus esporas en vecindad inmediata de los esporofitos progenitores (Conant, 1978), aunque se han encontrado esporas de helechos en muestras de suelo que fueron tomadas a una distancia de cuatro kilómetros de la fuente más cercana (During & ter Horst, 1983).

Raghavan (1989) señala que se pueden hacer algunas analogías entre la conducta aerodinámica de las esporas de los helechos y otras partículas, especialmente aquellas que indican la altura y la distancia a la que pueden ser llevadas. Se sabe que en un día cálido y soleado, las fuertes corrientes de aire turbulento y de convección pueden transportar granos de polen y esporas fungales a enormes alturas; durante el verano, las corrientes de chorro de gran altura incrementan las distancias horizontales a la que pueden viajar. La comparación de los movimientos de las esporas de los helechos con evidencias recientes del transporte a grandes distancias de partículas contaminantes presentes en el aire indican que las esporas no siempre se distribuyen azarosamente sino que también puede ocurrir migración masiva de esporas, es decir, como nubes o copos.

Raynor *et al.*, (1976) estudiaron la dispersión de esporas de helechos de los géneros *Osmunda* y *Dryopteris*, así como de granos de polen de algunas angiospermas y llegaron a la conclusión de que las esporas de los helechos de los tamaños estudiados (54  $\mu\text{m}$  y 33 x 45  $\mu\text{m}$  respectivamente) eran diseminadas por agentes atmosféricos de manera cualitativamente similar a los granos de polen (20  $\mu\text{m}$ ), pero se perdían de la atmósfera más rápidamente debido a que su tamaño y velocidad de caída gravitacional eran mayores.

### c) Deposición

Si las esporas sobreviven a la dispersión entonces podrán arribar a un lugar adecuado donde la germinación sea posible. Generalmente un número pequeño lo hace, pero la mayoría nunca alcanza tal situación y perece antes de llegar al suelo. Bajo condiciones de aire seco turbulento, las esporas de los helechos podrían permanecer suspendidas indefinidamente, sin embargo, en condiciones estáticas, éstas pueden llegar a precipitarse con velocidades terminales que dependen en gran parte de sus dimensiones, de la rugosidad de su superficie y de la asimetría (Gregory, 1945).

Hamilton (1959) menciona que la cantidad total de polen presente en el aire disminuye considerablemente por la precipitación, por lo que, se puede inferir que las tasas más altas de deposición de esporas de helechos ocurren durante las primeras lluvias o cuando una nube de esporas encuentra condiciones húmedas durante su desplazamiento.

## DINÁMICA DE LAS ESPORAS EN EL SUELO

### Formación del banco y movimiento

Los bancos de esporas se definen como reservorios de esporas viables que permanecen dormantes en el suelo mientras están enterradas, pero que tienen la posibilidad de germinar si son llevadas a la superficie. En muchos hábitats estos bancos se forman cuando las esporas son liberadas y entran al suelo antes de que la luz dispare la germinación. Muchas de esas esporas morirán, pero frecuentemente una proporción importante permanecerá viable por meses, años o quizá décadas para constituir un banco de germoplasma (Dyer & Lindsay, 1992)

Estos bancos crecen por la lluvia de esporas que los agentes dispersores producen sobre el suelo y disminuyen por la germinación, la destrucción por parásitos, depredadores y por muerte fisiológica. La lluvia de esporas es una precipitación continua y más o menos densa que se integra al suelo y que depende de la composición de la pteridoflora local, del lugar y de la época del año. La participación de cada especie en la lluvia de esporas dependerá de su abundancia en la comunidad, de la producción de propágulos y de los atributos fisiológicos de éstos.

La espora representa el primer estado de la generación sexual y, en los helechos también representa la diáspora, es decir la unidad de dispersión (Schneller, 1988). Los helechos se propagan principalmente por esporas, las cuales son de dimensiones microscópicas (la mayoría está entre los 25-40  $\mu\text{m}$ ) y se producen de varios miles a millones por planta en cada año. Sin embargo las probabilidades de germinar son muy bajas, debido a que dependen de factores intrínsecos (como viabilidad, longevidad, dormancia, etc.) o extrínsecos a los propágulos (humedad, temperatura y propiedades del suelo, tales como pH, textura, materia orgánica, etc.).



---

Se cree que existen tres mecanismos por las cuales las esporas pueden quedar sepultadas en el suelo: 1) por deposición de suelo u hojarasca sobre ellas, 2) mediante percolación, es decir, el transporte pasivo de esporas hacia el interior del suelo a través de agua y 3) por actividad animal.

Cualquiera de esos mecanismos tiene que tomar en cuenta no sólo la profundidad alcanzada por las esporas, sino también los cambios en el tamaño y composición del banco de esporas, así como la tasa de germinación y desarrollo de los gametófitos asociados con la profundidad (Dyer & Lindsay, 1992).

No hay evidencia de que las esporas de los helechos tengan una dormancia inherente al momento de ser liberadas. Más aún, muchas de ellas germinarán tan pronto reciban humedad, luz y temperatura adecuadas. La obscuridad puede reforzar la dormancia de esporas fotoblásticas, pero sólo si la germinación no ha sido ya estimulada por la luz. Esas observaciones sugieren que el movimiento inicial de las esporas en el suelo debe ser rápido (Lindsay & Dyer, 1990). La profundidad a la que la luz puede penetrar al interior del suelo depende del tipo de suelo y su estado físico (Wolley & Stoller, 1978). De tal manera que, mientras algunas esporas pueden experimentar obscuridad total dentro de unos cuantos milímetros de la superficie de suelo, otras deben alcanzar una profundidad de algunos centímetros para escapar de la luz y contribuir al banco de esporas.

Si las esporas permanecen inmóviles en el suelo como sugieren algunos estudios palinológicos de sedimentos lacustres (Peck, 1973, 1974), entonces los bancos sólo pueden formarse por deposición de suelo, hojarasca o sedimentos sobre las esporas. Esto no siempre puede ser cierto, particularmente en suelos inestables y quizá explique algunos cambios abruptos en la distribución de las esporas (Dimbley, 1961).

La suposición de que las esporas se mueven en el suelo nos conduce a dos posibilidades obvias: el movimiento descendente por percolación a través de agua y el movimiento en todas direcciones como resultado de la actividad animal.

Dyer & Lindsay (1992) señalan que, excepto en situaciones donde hay una rápida deposición de suelo u hojas, el reclutamiento de esporas en los bancos es más bien el resultado de percolación. La tasa de percolación probablemente está influenciada por el la textura del suelo, el tamaño de la spora, así como por la forma y el grado de ornamentación de los propágulos, lo que resultaría en la presencia de diferentes especies a diferentes profundidades.

La percolación de esporas podría ser extremadamente rápida si éstas fueran lavadas dentro de los canales del suelo dejados por raíces o animales excavadores. Sin embargo, hay observaciones que sugieren que las esporas no son capaces de moverse significativamente solo por percolación. Los intentos por extraer esporas mediante filtración han revelado que es difícil lavar esporas de las muestras de suelo quizá, debido a que

---

éstas ocurren como agregados unidos por materia orgánica, situación que restringe su movimiento, tal como sucede con los granos de polen (Dimbley, 1961). Para algunos investigadores, la existencia de esporas viables en casi todas las muestras de suelo tomadas en diversos hábitats es el mejor fundamento para suponer que la percolación con agua de lluvia parece ser el principal mecanismo por el que las esporas entran al suelo. La percolación podría proveer la explicación más simple de la pausidad de las esporas en la capa de hojarasca y a profundidades mayores, la estratificación de especies y la ausencia de esporas en capas intermedias frecuentemente porosas. Es difícil explicar cómo la actividad animal produce esos patrones de distribución.

En algunos hábitats, el transporte por animales podría ser la principal causa de movimiento de esporas dentro del suelo, particularmente la actividad de lombrices (Lindsay & Dyer, 1990). Van Tooren & Daring (1988) señalan que algunas esporas de helechos tienen su viabilidad después de pasar por el tracto digestivo de lombrices. Otros estudios han demostrado que estos nemátodos pueden transportar granos de polen verticalmente a distancias de 55 cm en seis semanas (Walch *et al.*, 1970). Esos trabajos sugieren que los nemátodos podrían ser responsables no sólo del movimiento descendente de esporas de helechos en el suelo, sino también del movimiento ascendente, regresando a las esporas a la superficie, donde las condiciones podrían ser favorables para la germinación y el establecimiento de los gametófitos.

Cooles (1988) cita que en suelos carentes de actividad biológica existe poco movimiento de esporas y polen; sin embargo, las esporas podrían ser llevadas a profundidades considerables dentro del suelo en lugares donde las raíces o los animales excavadores han dejado canales abiertos. Schneller (1988) y Hamilton (1988) también atribuyen gran parte del movimiento descendente de las esporas a la actividad de nemátodos y señalan que probablemente otros invertebrados y vertebrados del suelo contribuyen a la redistribución de esporas.

Una posibilidad alternativa es que el movimiento de las esporas varía en función de su tamaño, forma y grado de ornamentación. Esto podría dar una explicación obvia de la estratificación de especies en el banco y del bajo número de esporas capaces de germinar en los horizontes más profundos del suelo. Quizás sólo una minoría (las de tamaño pequeño y las que carecen de ornamentación), penetran hasta esas capas. Las condiciones anaeróbicas que prevalecen en los horizontes profundos del suelo, la presencia de sustancias inhibitorias o una nutrición mineral inadecuada probablemente influyen en la baja capacidad de germinación de las esporas presentes en esos niveles y en el lento desarrollo de los gametófitos.

La hipótesis contraria considera que el movimiento de las esporas en el suelo, por cualquiera de esos mecanismos podría ser similar para todas las especies y entonces las características de las esporas tendrían poca relevancia al respecto. La reducción en el número de esporas germinadas de muestras de suelo más profundas puede atribuirse a

que la profundidad está relacionada con el tiempo de permanencia en el suelo. Diferencias en la longevidad de las esporas entre especies podrían ser la causa de los cambios en la composición de especies asociados con la profundidad; aquellas que tuviesen una mayor longevidad dentro del suelo, serían las más abundantes en las capas profundas de los bancos. Si por el contrario, la longevidad de las esporas fuera similar en todas las especies, entonces la estratificación en el banco debería reflejar la secuencia con que las esporas fueron depositadas como consecuencia de cambios en la composición de la lluvia de esporas.

Esas alternativas no son mutuamente excluyentes y es posible que todos esos factores estén operando, haciendo diferentes contribuciones en diferentes sitios. Un análisis detallado de la composición de especies hará posible determinar cuáles de esos factores explican las características de un banco de esporas en particular

## ATRIBUTOS FISIOLÓGICOS DE LAS ESPORAS DE HELECHOS.

### a) Viabilidad y longevidad

El período de tiempo en el que las esporas retienen su capacidad para germinar se conoce como viabilidad. En general, la viabilidad de las esporas de los helechos varía enormemente, pues, puede ir desde unos cuantos días hasta algunos años (Miller, 1968). Actualmente se ha puesto en claro que ciertos atributos fisiológicos y genéticos de las esporas, así como las condiciones de almacenamiento afectan su viabilidad (Raghavan, 1989).

Entre los helechos homosporicos, varias especies de *Osmunda*, *Todea* y *Leptopteris*, así como los miembros de las Gleicheniaceae, Grammitidaceae e Hymenophyllaceae poseen esporas clorofílicas que pierden su viabilidad en pocos días después de su liberación. Más comúnmente, la viabilidad de las esporas se reconoce en meses o años. Windham & Hauffer (1986) encontraron esporas de un ejemplar de herbario de *Pellaea* que permanecieron viables durante casi 50 años después de su recolecta. Hay evidencias crecientes de que la viabilidad de las esporas de pteridófitos es mayor en el ambiente natural de lo que indica la literatura (Sheffield, 1996)

Lloyd & Klekowski (1970) han hecho comparaciones entre la viabilidad de las esporas clorofílicas y no clorofílicas de varias especies de helechos. Sus resultados muestran que bajo condiciones ordinarias de almacenamiento, las esporas clorofílicas sucumben rápidamente (48 días en promedio), mientras que las no clorofílicas viven en promedio 2.8 años. Las esporas clorofílicas tienen una actividad respiratoria alta, metabolizan sus reservas rápidamente y poseen un alto contenido de agua al momento de

ser dispersadas, sugiriendo que la pérdida incontrolada del vital líquido puede tener alguna relevancia en la viabilidad de esas esporas. La tendencia general para las esporas clorofílicas es a germinar más rápidamente que las esporas desprovistas de cloroplastos;

---

las primeras germinan aproximadamente 1.5 días después de la siembra y las segundas tardan 9.5 días en promedio. La rapidez de la germinación en las esporas clorofílicas puede ser atribuida a su estado fisiológico durante el cultivo; es decir, debido a sus pigmentos fotosintéticamente activos. En las esporas no clorofílicas, la hidrólisis de los gránulos de almacenamiento a moléculas más simples es el primer paso para obtener la energía necesaria para las actividades sintéticas de germinación.

Bajo condiciones óptimas de almacenamiento, el incremento de la edad de la espora conduce a una reducción de la viabilidad. Por ejemplo, las esporas de *Pteridium aquilinum* Conway permanecen viables por más de diez años, sin embargo, la germinación decrece hasta un 50% después de un año de haber sido recolectadas.

Smith & Robinson (1975), demostraron que el incremento de la edad de la espora retarda la germinación y conduce a la formación de un gran número de gametofitos anormales. Beri & Bir (1993) consideran que la longevidad de las esporas y los cambios bioquímicos que éstas presentan durante el almacenamiento afectan el porcentaje de germinación y la longitud del protonema. El almacenamiento y la edad de las esporas producen una pérdida gradual del contenido de azúcares solubles, aminoácidos libres y proteínas (Camloh, 1999).

Se han realizado varias investigaciones sobre la viabilidad de las esporas de los helechos bajo diferentes condiciones de almacenamiento. Los métodos ordinarios de almacenamiento mantienen a las esporas de helechos en condiciones secas, frías y de obscuridad (Miller & Wagner, 1987; Kadota & Wada, 1989; Grill, 1990; Haupt, 1991; Page *et al.*, 1992; Raghavan, 1993). Sin embargo, recientemente se ha experimentado exitosamente con un método de almacenamiento en húmedo, pues creen que éstas pueden sobrevivir por largos períodos de tiempo en estado hidratado, tal como sucedería en condiciones naturales dentro del suelo (Lindsay *et al.*, 1992a; Whittier, 1996).

## **b) Dormancia**

La existencia de un período de interrupción del crecimiento y disminución del metabolismo durante el ciclo vital, es una estrategia adaptativa de sobrevivencia frente a condiciones ambientales desfavorables que se presenta en la mayoría de las plantas. Este bloqueo del desarrollo probablemente sea el resultado de cambios químicos que ocurren durante la maduración de las esporas, de tal forma que, la germinación sólo ocurre bajo condiciones que inviertan esos cambios.

Las esporas de los helechos pueden permanecer dormantes por períodos variables de tiempo y en algunos casos la dormancia puede continuar casi indefinidamente hasta que se encuentren las condiciones propicias para la germinación.

Las esporas de muchos helechos, incluyendo las Hymenophyllaceae y Grammitidaceae escasamente exhiben dormancia. En el otro extremo están las esporas

---

de los miembros de las Schizaeaceae y Adiantaceae que definitivamente son dormantes; entre los factores que se han identificado como responsables del rompimiento de dormancia de las esporas de los helechos, la luz y las hormonas son los principales (Raghavan, 1989).

De los varios tipos de dormancia encontrados en las semillas (Baskin & Baskin, 1989), únicamente la dormancia fisiológica podría aplicarse a las esporas de los helechos que, siendo unicelulares no contienen el equivalente a un embrión inmaduro. Los datos presentados por Hamilton (1988) para las especies de *Athyrium* sugieren la existencia de dormancia secundaria o inducida. Mecanismos de dormancia alternativos como éstos podrían resultar en la formación de un banco de esporas.

## FACTORES QUE CONTROLAN LA GERMINACIÓN.

### a) Luz

La mayoría de las esporas de los helechos requieren del estímulo de luz para germinar (Sheffield, 1996). Estas esporas se denominan fotoblásticas positivas. Las esporas de este tipo permanecen dormantes mientras están enterradas en el suelo debido a la ausencia de luz y germinan cuando regresan a la superficie; éste es un requisito evolutivo esencial para el mantenimiento de la dormancia. Algunas especies requieren al menos cuatro días de exposición a la luz para estimular la germinación de las esporas, sin embargo, otras necesitan solo unas cuantas horas o minutos (Lloyd & Klekowski, 1970) e incluso algunas muestran respuesta germinativa después de un breve período de exposición (Dyer, 1979).

La germinación de las esporas de los helechos parece estar controlada por un fitocromo equivalente al de las semillas de las angiospermas (Baskin & Baskin, 1989; Lino *et al.*, 1989), que existe en dos formas fotorreversibles, uno fisiológicamente inactivo (Pr) que absorbe la banda espectral de los 620 nm y otro activo que absorbe la banda espectral de los 720 nm, ambas formas son intercambiables (Sussman, 1965; Miller, 1968; Raghavan, 1980).

La germinación de esporas de pteridófitos con gametófitos subterráneos puede ser estimulada por niveles de iluminación extremadamente bajos, requiriendo períodos de obscuridad relativamente largos antes de germinar. Sólo unas cuantas especies de helechos poseen este tipo de esporas.

Bajo condiciones experimentales se ha observado que las esporas de los helechos germinan en un amplio rango de intensidades luminosas. La calidad y el tipo de luz también pueden tener alguna relevancia. En el campo, la gran mayoría de las especies de helechos deben ser capaces de germinar exitosamente en intensidades luminosas muy bajas.

El fotoperíodo parece tener cierto efecto sobre la germinación de la espora. Por

ejemplo, un fotoperíodo de nueve horas luz es óptimo para la germinación de algunas especies de *Cyathea* y *Lepisorus* (Isikawa & Oohusa, 1954). Otras especies de *Athyrium*, *Dryopteris*, *Asplenium*, *Polystichum*, *Pyrrosia*, *Spicanthus*, *Matteuccia* y *Acrosticum* necesitan fotoperíodos más largos (Isikawa & Oohusa, 1954; Isiwaka & Oohusa, 1956; Mohr, 1956; Pietrykowska, 1962; Eakle, 1975).

Miller (1968) menciona que se requieren períodos relativamente largos de iluminación y que, en muchos casos (por ejemplo, en condiciones de laboratorio) una irradiación continua es mejor que la alternancia de luz y oscuridad. Esos períodos largos favorecen la germinación más que si se incrementase la intensidad luminosa durante un período corto. En condiciones de cultivo el efecto benéfico de días más largos incrementa grandemente la tasa de desarrollo de los protalos. Este tipo de respuesta requiere de más investigación. El requerimiento de días largos podría restringir la germinación de las esporas de especies templadas en los meses de verano, lo cual, conduciría a la formación de un banco de esporas que sería de suma importancia para estas especies que liberan la mayoría de sus esporas en los días cortos de verano y otoño, pero en las especies tropicales esto no representa una ventaja adaptativa (Dyer & Lindsay, 1992).

## b) Temperatura

Sólo unos cuantos estudios han investigado los efectos de la temperatura sobre la germinación de las esporas de helechos (Miller, 1968; Dyer, 1979; Pérez-García & Riba, 1982; Raghavan, 1980, 1989; Ranal, 1999). La sensibilidad precisa de las esporas a la temperatura varía con las especies y está relacionada con los requerimientos de temperatura para el crecimiento subsecuente de los gametófitos y con la distribución natural de las especies (Hevly, 1963; Raghavan, 1989), por lo cual, la temperatura figura como uno de los factores que determinan el establecimiento de las especies en el ambiente.

En general, el rango tolerado de temperatura para la germinación óptima en las esporas de los helechos está entre los 20-25°C. La capacidad de las esporas de ciertas especies de *Notholaena*, *Pellaea* y *Cheilanthes* para germinar a temperaturas entre 40-50°C y de las esporas de *Matteuccia struthiopteris* para resistir temperaturas inferiores a 11°C durante la germinación, ha sido atribuida a su crecimiento natural en ambientes xéricos y templados respectivamente (Raghavan, 1989).

De acuerdo con Miller (1968), las temperaturas más altas que permiten la germinación de las esporas de los helechos están en el orden de los 30-35°C y las más bajas son de 5°C para *Cyathea bonensimensis* y 1°C para las de *Pteridium aquilinum*. Sin embargo, las temperaturas óptimas para la germinación de algunas especies oscilan entre 18-25°C (Pérez-García & Riba, 1982).

Los efectos de la temperatura sobre la germinación de las esporas de algunos helechos son complejos debido a las interacciones con otros factores ambientales,

especialmente la luz. Raghavan (1989) señala que las altas temperaturas inactivan las moléculas de fitocromo. De acuerdo con Towill (1978), el grado de hidratación y los cambios en las propiedades de las membranas parecen jugar algún papel en la sensibilidad de las esporas a la temperatura. Un tratamiento consistente en la exposición de las esporas a bajas temperaturas en combinación con obscuridad total estimuló la germinación de esporas de *Schizaea pusilla* Pursh (Guiragossian & Koning, 1986).

El estudio más reciente del efecto de la temperatura sobre la germinación de las esporas de helechos de zonas tropicales es el de Ranal (1999). Los resultados de su estudio sugieren que la humedad es más importante que la temperatura para las especies generalistas y que los factores que limitan las fases subsecuentes del desarrollo pueden ser diferentes en relación con los factores que son importantes para la germinación.

### c) Agua y composición del medio

La imbibición en agua es el paso inicial en el proceso de germinación que conduce a la rehidratación del contenido de la espora, en particular de la cromatina y de los gránulos de almacenamiento. Es probable que además de los cambios fisiológicos, también ocurran algunos cambios metabólicos en el interior de la espora durante la imbibición. Por ejemplo al incubar esporas de *Pteris vittata* a 4°C no se hacen fotosensitivas, indicando que es probable que un fitocromo u otros compuestos se sinteticen durante la imbibición bajo temperaturas favorables.

La entrada de agua al interior de la espora está determinada por el grosor de la exina y por el estado de hidratación del citoplasma, consecuentemente, se requieren diferentes períodos de imbibición para las esporas de las diferentes especies antes de que se inicien las actividades de síntesis asociadas a la germinación. En las esporas dormantes que requieren de estar expuestas a la luz para germinar, la fotosensibilidad se incrementa con el tiempo de imbibición

De acuerdo con Komás (1985), la deficiencia de agua es el factor clave que limita la ocurrencia de pteridófitos en los trópicos estacionales, actuando sobre sus adaptaciones en relación a la especificidad del hábitat, formas de vida, patrones fenológicos y biología reproductiva. Ranal (1999) señala que en la naturaleza, la germinación de las esporas de helechos probablemente ocurre en los meses de noviembre y diciembre, es decir, cuando se combinan una serie de factores como: abundancia de esporas en el ambiente, temperaturas favorables y una alta disponibilidad de agua.

### d) pH

Un estudio realizado sobre cambios en el pH para germinación óptima muestra que las esporas de la mayoría de los helechos germinan en pH ligeramente ácido o neutro. Pero las esporas de *Gymnogramme sulphurea* y *Dryopteris marginalis* germinan en soluciones nutritivas cuyo pH está entre 4 a 7 y 3.2 a 8.2 respectivamente. La tolerancia

---

de las esporas de algunos helechos cheilantoides a pHs cercanos a 10 parece estar relacionada con la alta alcalinidad del suelo donde estos crecen (Raghavan, 1989).



---

### **III.-OBJETIVOS**

#### **OBJETIVO GENERAL**

Contribuir al conocimiento de la biología y ecología de los pteridófitos mediante el estudio de los bancos naturales de esporas de helechos en diversos hábitats y condiciones edáficas a fin de esclarecer el papel que juegan en las comunidades vegetales y su importancia en el ciclo de vida de estas plantas.

#### **OBJETIVOS ESPECIFICOS**

- Determinar la existencia de esporas viables de helechos en los suelos de tres tipos de vegetación (matorral xerófilo, bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña) de la Sierra Alta, en el estado de Hidalgo.
- Determinar el tamaño de los bancos, la composición específica y distribución vertical de las esporas en los horizontes superficiales del suelo.
- Determinar si existe una relación entre la composición de la pteridoflora local y la representada en los bancos de esporas del suelo.
- Estimar si la textura y el pH del suelo determinan el tamaño de los bancos y la distribución vertical de las esporas en el interior del suelo.

---

#### IV.- HIPÓTESIS

##### HIPÓTESIS 1:

- “Si la mayoría de los helechos homosporicos posee esporas no clorofilicas, cuya viabilidad puede comprender desde unos meses hasta algunos años,
- “Si una parte de la lluvia de esporas se deposita en el suelo después de la dispersión y antes de que la luz promueva la germinación, donde permanecen dormantes,
- “Si los helechos se encuentran en casi todos los hábitats y tipos de vegetación como elementos importantes del sotobosque,

**entonces**, la mayoría de los helechos homosporicos con esporas no clorofilicas pueden formar reservorios de esporas viables y dormantes en el suelo de un amplio rango de hábitats, tipos de vegetación y condiciones edáficas, por periodos de tiempo variables”

##### HIPÓTESIS 2:

“Si en la formación de un banco de esporas de helechos en el suelo están involucrados diversos factores extrínsecos (ambientales) e intrínsecos (viabilidad, longevidad, tamaño, grado de ornamentación de la superficie, etc.) a los propágulos, **entonces** se esperaría que cada uno de los factores que están operando hiciera diferentes contribuciones en los diferentes hábitats, determinando las características de un banco - como el tamaño, distribución vertical, composición específica, etc.- en el complejo ambiente edáfico”.

## V.- MATERIALES Y MÉTODO

### 1) AREA DE ESTUDIO:

Está situada al noreste del estado de Hidalgo, en la región conocida como Sierra Alta (20°25'58" N, 98°41'11" W y 20°43'19" N, 98°43'36" W), la cual pertenece a la provincia fisiográfica de la Sierra Madre Oriental y a la subprovincia Carso Huasteco. Se seleccionaron tres sitios con diferente tipo de vegetación.

La caracterización de los sitios se realizó utilizando las cartas temáticas del INEGI F1411 a escala 1: 250 000 (topográfica, geológica, edafológica, vegetación) y la carta 14Q-IV a una escala 1: 500,000 (climática).

#### 1.1 Paso de León

Se localiza en la Barranca de Metzquitlán (20°25' 58" N, 98°41'11" W, 1710 m snm). En la zona afloran rocas ígneas extrusivas básicas (basaltos) del terciario superior, sobre las cuales se desarrollan Vertisoles pélicos y Leptosoles. De acuerdo con el sistema de clasificación de climas de Köppen, modificado por García (1973), el clima que prevalece en la zona es el BS1kw (w)(e)g (semiseco templado con verano cálido). El tipo de vegetación corresponde a un matorral xerófilo crasicaule de *Lemaireocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans* (Rzedowski, 1998). Debido a la sequía del área, la vegetación es muy pobre en briófitos y pteridófitos; existen algunos musgos a la sombra de arbustos o sobre rocas expuestas, así como escasas especies de *Selaginella* y de helechos xerófilos de los géneros *Pellaea*, *Cheilanthes* y *Notholaena*.

#### 1.2 Tianguistengo

En el sitio ( 20°40'21" N, 98°40'27" W, 2100 msnm) afloran rocas ígneas extrusivas (tobas ácidas) del terciario superior que dieron origen a Luvisoles órticos. El clima corresponde al tipo C (fm) b(e)g (templado húmedo con lluvias todo el año (García, 1973) y el tipo de vegetación es un bosque mixto de *Pinus patula* y *Quercus affinis* (Rzedowski, 1998). En el sotobosque se encuentran numerosas especies de pteridófitos correspondientes a los géneros *Osmunda*, *Woodwardia*, *Elaphoglossum*, *Polypodium*, *Asplenium*, *Adiantum*, etc.

#### 1.3 Malila.

La localidad de Malila pertenece al municipio de Molango (20°43'19" N, 98°43' 36" W, 1380 m snm). Los afloramientos rocosos corresponden a rocas sedimentarias y vulcano-sedimentarias (calizas y lutitas) del jurásico superior. Los suelos predominantes son los Luvisoles órticos y Cambisoles eútricos. En el sitio predomina el clima C(fm) b(e)g. El tipo de vegetación es un bosque mesófilo de montaña de *Liquidambar styraciflua* y *Quercus sp* ( Rzedowski, 1998), en el sotobosque se desarrolla una gran cantidad de

pteridofitas de diversos géneros como *Pellaea*, *Llavea*, *Ctenitis*, *Holodyctium*, *Polypodium*, etc).

## 2) MUESTREO.

Las muestras de suelo se recolectaron en abril de 1999 en tres sitios de la Sierra Alta del Estado de Hidalgo con diferente tipo de vegetación, a lo largo de la carretera federal No. 105 Pachuca-Tampico.

En cada sitio se realizaron tres perfiles y se extrajeron muestras de suelo de tres niveles de profundidad: 0-10, 10-20 y 20-30 cm. La ubicación de los perfiles tomó como referencia que estuvieran en vecindad inmediata de algún (os) esporófito (s). Las muestras de suelo se extrajeron con mucho cuidado para reducir al mínimo las posibilidades de contaminación desde el nivel inferior al superior insertando horizontalmente una espátula de acero en una de las caras del perfil e inmediatamente fueron transferidas a bolsas de polietileno de color negro para su transporte al laboratorio.

Paralelamente a lo anterior se realizó un censo consistente en el registro y levantamiento de los pteridófitos presentes en un radio de 200 m a cada perfil con el propósito de determinar la relación existente entre la pteridoflora local y las especies detectadas en los bancos. Los especímenes recolectados en campo se procesaron de acuerdo con los procedimientos y técnicas usuales para la preparación de ejemplares de herbario de pteridófitos (Lorea & Riba, 1990) y fueron identificados utilizando claves taxonómicas especializadas (Smith, 1981; Mickel & Beitel, 1988). Los esporófitos recolectados en cada sitio sirvieron como referencia para la correcta identificación de las especies de helechos que aparecieron en los bancos de esporas del suelo.

## 3) CULTIVO.

En el laboratorio, las muestras de suelo se tamizaron utilizando una malla de acero de 5 mm de diámetro a fin de homogeneizar el contenido de esporas y separar gravas, invertebrados y restos vegetales. De cada muestra de suelo tamizado se separaron 500 g para hacer la determinación de textura y pH. El pH se obtuvo por el método electrométrico en una relación suelo-agua de 1.2.5; para la determinación de textura se utilizó el método del hidrómetro de Bouyoucos (Reyes-Jaramillo, 1996).

El cultivo de las muestras de suelo se realizó 15 días después de la recolecta. Para esto, se hicieron tres réplicas de cada muestra colocando 50 g de suelo tamizado en recipientes de plástico transparentes de 7 cm de diámetro y 5 cm de alto (área superficial de 38.5 cm<sup>2</sup>) y se les adicionó el agua suficiente para inducir la germinación. Todas las muestras se mantuvieron iluminadas con lámparas solares de 75 watts/F96T12/D luz de día y un fotoperíodo de 12 horas luz/12 horas oscuridad a una temperatura de 18-25°C (en la oscuridad y luz respectivamente) durante un periodo de dos años que comprendió el experimento.

Al inicio, los cultivos fueron revisados cada semana para determinar el inicio de la germinación de las esporas. El conteo de gametófitos (esporas germinadas) se realizó 60 días después de la siembra y el de los jóvenes esporófitos, seis meses después. Las observaciones se realizaron con un microscopio estereoscópico American Optical Stereo Star ZOOM. Los resultados fueron expresados como el número promedio de esporas que germinaron en un área de  $38.5 \text{ cm}^2$ .

#### 4) IDENTIFICACIÓN DE LOS ESPORÓFITOS.

La identificación de los esporófitos se realizó con base en sus características morfológicas y frecuentemente se recurrió a los especímenes recolectados en campo para aclarar algunas dudas.

#### 5) ANALISIS DE LOS DATOS.

##### a) TAMAÑO

**Densidad de esporas y esporófitos:** Para determinar diferencias significativas en la densidad de esporas y en el número de esporófitos que se desarrollaron en las muestras de suelo de las diferentes categorías de profundidad de un tipo de vegetación y entre tipos de vegetación se aplicó un análisis de varianza y la subsecuente prueba de rango múltiple (Método de Tukey) para comparar pares de medias entre clases de profundidad y tipos de vegetación, utilizando el programa Statgraphics 5.0.

##### b) COMPOSICIÓN ESPECÍFICA

**Riqueza específica y similitud:** Se elaboró una tabla de presencia-ausencia de las especies de helechos que emergieron durante los dos años de cultivo tomando en cuenta su abundancia. Con los datos de presencia-ausencia se comparó en qué porcentaje se parecen los bancos de esporas de los diferentes tipos de vegetación y categorías de profundidad, así como su afinidad con la pteridoflora local, mediante el índice de similitud de Sorensen (Magurran, 1988),  $S = 2C / (a + b)$ , donde C= número de especies compartidas en los sitios que se comparan para la totalidad del experimento, a= número de especies emergidas en el sitio A y b= Número de especies emergidas en el sitio B. Con el índice de Czekanowski (Magurran, 1988), que pondera la similitud de acuerdo con la abundancia de las especies en la comunidad se comparó la composición específica de los bancos de propágulos y de la vegetación superficial;  $ISC = 2mi / (ai + bi)$ , donde  $mi$ =valor mínimo del número de individuos de la especie más abundante en los dos sitios que se comparan,  $ai$ = número total de individuos en el sitio A,  $bi$ = Número total de individuos en el sitio B.

**Diversidad y dominancia:** Se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener para los bancos de esporas de los tres tipos de vegetación y por categoría de profundidad a partir de la siguiente fórmula (Magurran, 1988):  $H' = -\sum p_i \ln p_i$ , donde  $p_i$ = proporción de individuos de la  $i$ ésima especie encontrada y se estima:  $n_i/N$ . Se calculó el

---

índice de dominancia de Berger-Parker para cada tipo de vegetación y categoría de profundidad con la siguiente ecuación:  $d=N \max /N$ , donde:  $N \max$ = número de individuos de la especie más abundante y  $N$ = número total de individuos en cada sitio.

### C) VARIABLES EDÁFICAS VS DENSIDAD DE ESPORAS.

Para determinar el efecto de la proporción de arcillas, limos, arenas y el pH de las muestras de suelo sobre la densidad promedio de esporas viables de helechos observadas en los cultivos, se hizo un análisis de regresión múltiple para cada tipo de vegetación. Los datos expresados como porcentajes fueron transformados mediante la raíz cuadrada y posteriormente se aplicó el arcoseno.

## VI.- RESULTADOS.

### a) TAMAÑO DE LOS BANCOS Y DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE LAS ESPORAS.

Se registró una gran cantidad de esporas viables de helechos en el suelo de los tres tipos de vegetación estudiados. El ANDEVA de dos factores reveló que el número de esporas germinadas en los cultivos difiere significativamente con la profundidad ( $P=0.0001$ ) y el tipo de vegetación ( $P=0.0005$ ). La interacción también resultó significativa ( $P=0.0002$ ) (Cuadro 1).

**CUADRO 1** Análisis de varianza para determinar el efecto del tipo de vegetación y la profundidad sobre la densidad promedio de esporas germinadas en las muestras de suelo.

FACTOR	SC	g l.	CM	F	P
A: Tipo de vegetación	21840.7	2	10920.3	8.52	0.0005
B: Profundidad	82237.1	2	41118.5	32.1	0.0001
A x B	33167.2	4	8291.79	6.47	0.0002
Residual	92234.7	72	1281.04		
Total (corregido)	22948.0	80			

SC= Suma de cuadrados, g l.= grados de libertad, CM=Cuadrado medio.

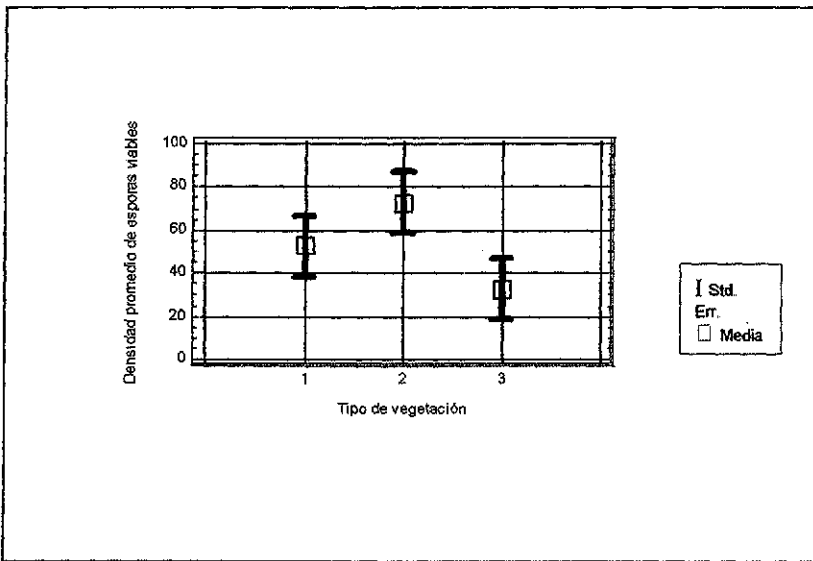
Los bancos de esporas más grandes ocurrieron en el bosque mesófilo de montaña ( $x=72.9 \pm 13.4$ ), seguidos del matorral xerófilo ( $x=52.8 \pm 13.4$ ) y el bosque de pino-encino ( $x=32.7 \pm 13.4$ ). Comparando pares de medias entre tipos de vegetación se encontró que las diferencias son significativas entre el bosque mesófilo y el bosque de pino-encino, no así entre el matorral xerófilo respecto a los dos bosques (Cuadro 2, Fig. 1).

La comparación entre clases de profundidad reveló que la mayor cantidad de esporas se presentó en las muestras de suelo más superficiales ( $x=97.2 \pm 8.3$ ) y que su número decreció significativamente en las siguientes profundidades ( $x=37.1 \pm 8.3$ ,  $x=24.1 \pm 8.3$ ), las cuales no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre sí (Cuadro 3, Fig. 3). En todos los tipos de vegetación, el tamaño de los bancos decreció con la profundidad. El matorral xerófilo tuvo la mayor cantidad de esporas en los primeros 10 cm del suelo ( $x=137 \pm 21.1$ ) y su número disminuyó significativamente en los niveles inferiores ( $x=12.2 \pm 2.6$  y  $x=9.3 \pm 2.3$ ) (Fig. 4). El bosque mesófilo mostró una distribución más homogénea de las esporas en los tres niveles ( $x=93.3 \pm 11.8$ ,  $x=73.1 \pm 14.1$ ,  $x=52.3 \pm 14.2$ ) (Fig. 5), finalmente, el contenido de esporas en el suelo del bosque de pino-encino disminuyó significativamente con la profundidad ( $x=61.4 \pm 13.2$ ,  $x=26 \pm 9.8$ ,  $x=10.6 \pm 3.1$ ) (Fig. 6).

**Cuadro 2.** Prueba de Tukey que muestra el efecto del tipo de vegetación sobre la densidad promedio de gametófitos (esporas germinadas) que emergieron en las muestras de suelo de tres tipos de vegetación

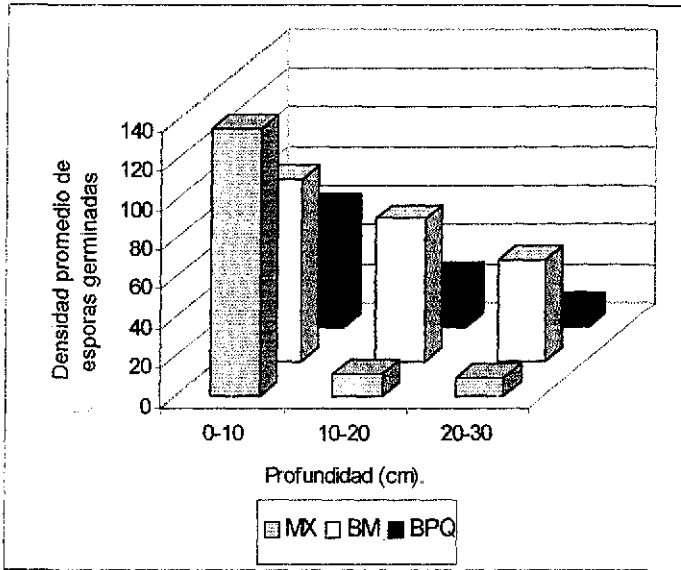
Método Tukey HSD 95%			
Tipo de vegetación	Conteo	Promedio	Grupos homogéneos
BPQ	27	32.7039	X
MX	27	52.8519	XX
BM	27	72.9159	X
Contraste	Diferencias		+/- Límites
MX-BM	-20.0741		23.3131
MX-BPQ	10.1481		23.3131
BM-BPQ	*40.222		23.3131

\*Denota una diferencia estadísticamente significativa. BPQ= Bosque de pino-encino; MX= Matorral xerófilo; BM= Bosque mesófilo de montaña. Los tipos de vegetación están ordenados de menor a mayor respecto a la cantidad de esporas viables registradas a una profundidad de 0- 30 cm.



**Fig. 1.** Resultados de la prueba de Tukey que muestran la densidad promedio de esporas viables de helechos que germinaron en 27 muestras de suelo correspondientes a tres tipos de vegetación del estado de Hidalgo (1 Matorral xerófilo; 2: Bosque mesófilo de montaña; bpq: Bosque de pino-encino). Los datos de densidad incluyen a todas las categorías de profundidad. Área superficial de cultivo= 38.5 cm<sup>2</sup>.



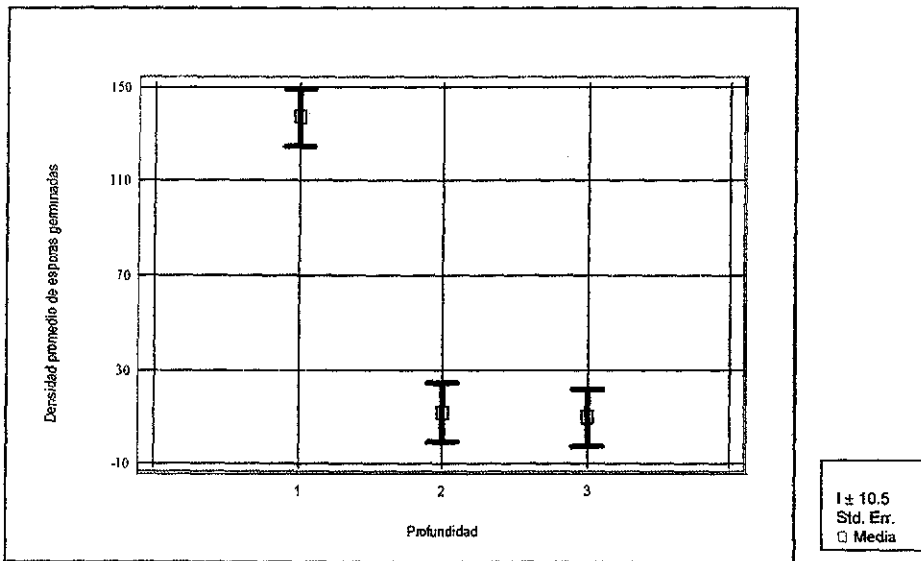


**Fig. 2.** Distribución vertical de las esporas de helechos en el suelo de tres tipos de vegetación: MX-matorral xerófilo, BM-bosque mesófilo de montaña, BPQ-bosque de pino-encino. Los resultados corresponden al promedio de esporas que germinaron en 9 muestras de suelo para cada categoría de profundidad. Área superficial de cultivo: 38 5 cm<sup>2</sup>.

**Cuadro 4** Prueba de Tukey que muestra el efecto de la profundidad sobre la densidad promedio de esporas que germinaron en las muestras de suelo de un matorral xerófilo.

Método Tukey HSD 95%	Conteo	LD Promedio	Grupos homogéneos
c - 20-30 cm	9	9.333	x
b - 10-20 cm	9	12.222	x
a - 0-10 cm	9	137.0	x
Contraste	Diferencias		+/- Límites
a-b	* 124.778		43.6573
a-c	* 127.667		43.6573
b-c	2.888		43.6573

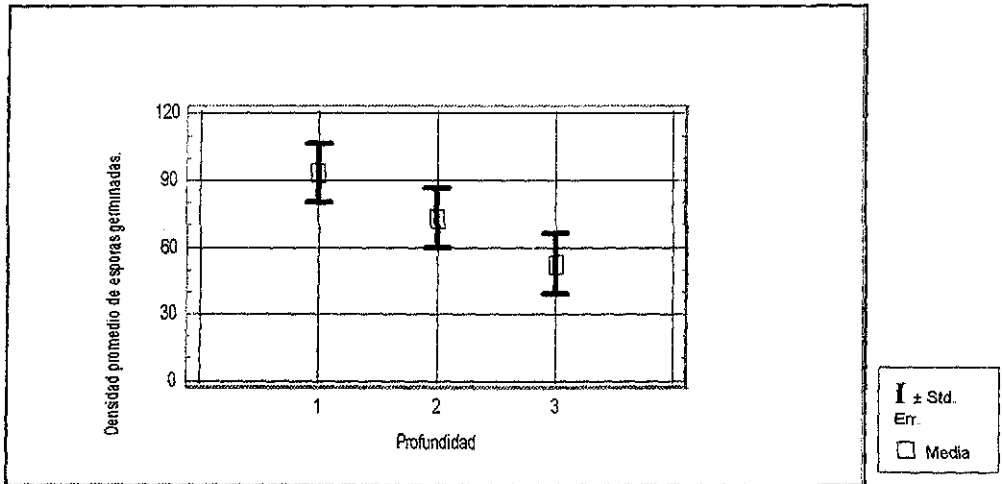
\* Denota una diferencia estadísticamente significativa.



**Fig. 4.** Resultados de la prueba de Tukey que muestran el efecto de la profundidad sobre el número promedio de esporas viables de helechos presentes en las muestras de suelo de un matorral xerófilo. 1: 0-10 cm, 2: 10-20 cm, 3: 20-30 cm

**Cuadro 5** Prueba de Tukey que muestra el efecto de la profundidad sobre la densidad promedio de esporas que germinaron en las muestras de suelo de un bosque mesófilo de montaña.

Método Tukey HSD 95%	Conteo	LD Promedio	Grupos homogéneos
Profundidad			
c - 20-30 cm	9	52.333	x
b - 10-20 cm	9	73.111	xx
a - 0-10 cm	9	93.333	x
Contraste	Diferencias		+/- Límites
a-b	20.222		47.4727
a-c	41.0		47.4727
b-c	20.7778		47.4727

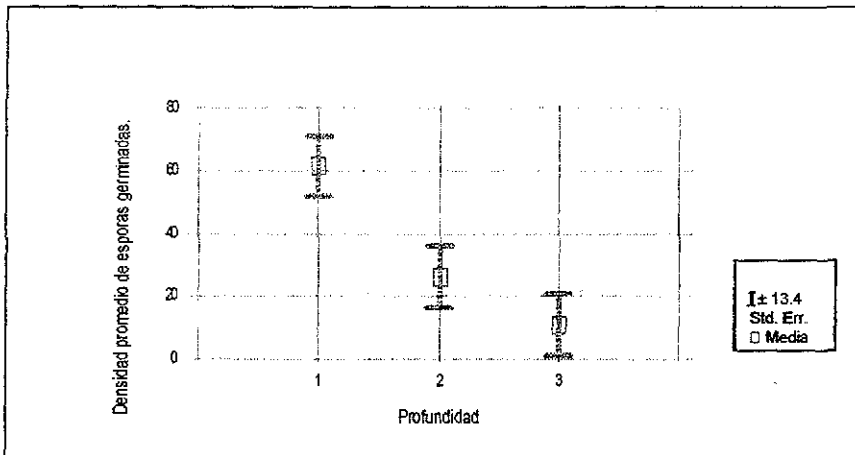


**Fig. 5.** Resultados de la prueba de Tukey que muestran el efecto de la profundidad sobre el número de esporas viables de helechos presentes en las muestras de suelo de un bosque mesófilo de montaña 1: 0-10 cm, 2: 10-20 cm, 3: 20-30 cm

**Cuadro 6.** Prueba de Tukey que muestra el efecto de la profundidad sobre la densidad promedio de esporas que germinaron en las muestras de suelo de un bosque de pino-encino.

Método Tukey HSD 95%	Conteo	LD Promedio	Grupos homogéneos
c.- 20-30 cm	9	10.6667	x
b.- 10-20 cm	9	26.0	x
a.- 0-10 cm	9	61.4444	x
Contraste	Diferencias		+/- Límites
1-2	*35.4444		34.2032
1-3	* 50.778		34.2032
2-3	15.3333		34.2032

\*Denota una diferencia estadísticamente significativa.



**Fig. 6.** Resultados de la prueba de Tukey que muestran el efecto de la profundidad sobre el número de esporas viables de helechos presentes en las muestras de suelo de un bosque de pino-encino 1: 0-10 cm, 2: 10-20 cm, 3: 20-30 cm.

## b) NUMERO DE ESPORÓFITOS.

El análisis de varianza bifactorial mostró que el número de esporófitos que emergieron en los cultivos se vio afectado significativamente por el tipo de vegetación y la profundidad (ANOVA, Cuadro 7). Las muestras de suelo provenientes del bosque mesófilo y del bosque de pino-encino, desarrollaron la mayor y menor cantidad de esporófitos respectivamente ( $X=61$  y  $X=16.3$ )(Cuadro 8). Se observó una clara tendencia a decrecer la proporción de esporófitos con la profundidad en todos los tipos de vegetación (Fig. 7), sin embargo, la prueba estadística correspondiente (Tukey HDS) reveló que no hay diferencias significativas en el bosque de pino-encino (Cuadro 9).

**CUADRO 7.** Análisis de varianza bifactorial que muestra el efecto del tipo de vegetación y la profundidad sobre el número total de esporófitos que se desarrollaron en las muestras de suelo de tres tipos de vegetación a una profundidad de 0-30 cm.

FACTOR	SC	g.l.	CM	F	P
Tipo de vegetación	362.7	2	181.3	65.1	0.00001
Profundidad	349.2	2	174.6	62.7	0.00001
TV x P	193.0	4	48.2	17.3	0.00001
Residual	200.4	72	2.7		
Total (corregido)	1105.5	80			

**Cuadro 8.** Prueba de Tukey que muestra el número promedio de esporofitos que emergieron en las muestras de suelo de tres tipos de vegetación del estado de Hidalgo

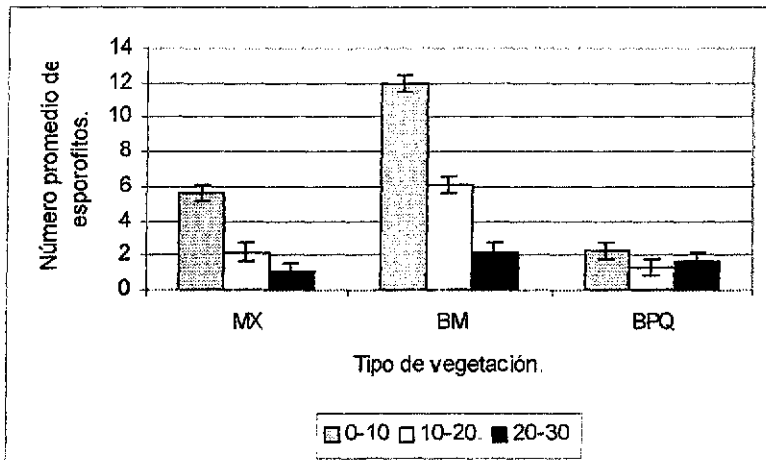
Método Tukey HSD 95%	Conteo	LD Promedio	Grupos homogéneos
Tipo de vegetación			
BPQ	27	1.8	x
MX	27	3.0	x
BM	27	6.7	x
Contraste	Diferencia		+/- Límites
MX-BM	* -3.77		1.0868
MX-BPQ	* 1.185		1.0868
BM-BPQ	* 4.962		1.0868

BPQ: Bosque de pino-encino; MX: Matorral xerófilo; BM: Bosque mesófilo de montaña. Los tipos de vegetación están ordenados de menor a mayor respecto a la cantidad de esporofitos que aparecieron hasta los 30 cm de profundidad. \* Denota una diferencia estadísticamente significativa.

**Cuadro 9** Prueba de Tukey que muestra el número promedio de esporofitos que emergieron en las muestras de suelo por categoría de profundidad.

Método Tukey HSD 95%			
Profundidad	Conteo	LD Promedio	Grupos homogéneos
c: 20-30 cm	27	1.70	x
b: 10-20 cm	27	3.22	x
a: 0-10 cm	27	6.66	x
Contraste	Diferencia	+/- Límites	
a-b	*3.44	1.08	
a-c	*4.96	1.08	
b-c	*1.51	1.08	

Los resultados consideran el número promedio de esporofitos que se registraron en todos los tipos de vegetación \*Denota una diferencia estadísticamente significativa.



**Fig. 7.** Número promedio de esporofitos de helechos que se desarrollaron en las muestras de suelo de tres tipos de vegetación del estado de Hidalgo (MX: Matorral xerófito; BM: Bosque mesófilo de montaña; BPQ: Bosque de pino-encino) a tres profundidades. Los resultados corresponden al promedio de esporofitos observados en 9 muestras para cada categoría de profundidad. Área superficial de cultivo= 38.5 cm<sup>2</sup> X ± SE

### c) COMPOSICION ESPECIFICA.

Doce taxa de helechos aparecieron en los cultivos de todos los tipos de vegetación durante los dos años que comprendió el experimento. El banco de esporas que mostró la mayor riqueza específica fué el correspondiente al bosque mesófilo con siete especies, seguido del matorral xerófilo y del bosque de pino-encino con seis y tres especies respectivamente (Cuadro 10) Las especies con mayor número de individuos fueron *Notholaena sinuata* y *Pellaea sp.* en el matorral xerófilo (Figs. 8 y 9); *Thelypteris sp.* y *Tectaria heracleifolia* en el bosque mesófilo (Figs. 10 y 11) y *Asplenium formosum* en el bosque de pino-encino (Figs. 12 y 13).

La mayor riqueza específica se observó en las muestras superficiales de todos los tipos de vegetación. Las tres categorías de profundidad tuvieron el siguiente número de taxa: 5, 3 y 2 en el matorral xerófilo, 6, 5 y 2 en el bosque mesófilo y 3, 1 y 1 en el bosque de pino-encino (Cuadro 10). Se observó una distribución diferencial de las especies en las tres categorías de profundidad. Consecuentemente, las esporas de algunos taxa sólo estuvieron presentes a determinadas profundidades, tal es el caso de *Pteris paucinervata*, *Cystopteris fragilis*, *Phlebodium pseudoaureum* y *Osmunda regalis*, que sólo se detectaron en las muestras superficiales de ciertos tipos de vegetación ó *Pityrogramma*, que fué un taxa exclusivo del último nivel. Las esporas de *Notholaena sinuata* (matorral xerófilo) y *Asplenium formosum* (bosque de pino-encino) estuvieron en todas las profundidades estudiadas (Cuadro 10, Figs. 9, 11 y 13).

#### c.1 SIMILITUD:

El matorral xerófilo y el bosque mesófilo son los únicos tipos de vegetación que comparten especies en los bancos del suelo. El índice de Sorensen mostró que éstos fueron similares en un 61.5% considerando sólo presencia y ausencia de taxa; sin embargo, el índice de Czekanowski reveló que la similitud se redujo a un 19.7% cuando se tomó en cuenta la abundancia de las especies en los dos tipos de vegetación. Las especies que aparecieron en las muestras de suelo provenientes del bosque de pino-encino no se observaron en ningún otro banco; sin embargo, una de ellas (*Asplenium formosum*) se registró en la flora superficial del bosque mesófilo.

Por categoría de profundidad se encontró lo siguiente: los dos primeros niveles del matorral xerófilo y el bosque mesófilo mostraron el mayor porcentaje de similitud de acuerdo con el índice de Sorensen, mientras que los dos últimos fueron más afines al ponderar la similitud con el índice de Czekanowski. Para el bosque de pino-encino se observó que la profundidad 2 y 3 fueron más similares de acuerdo con los dos índices (Cuadro 11a)

Al comparar todas las profundidades se obtuvo lo siguiente: con base en los valores del índice de Sorensen, el primer nivel del matorral xerófilo y del bosque mesófilo fueron los más similares, mientras que los valores de similitud más bajos fueron para el primer nivel del bosque mesófilo respecto al último nivel del matorral xerófilo. Pero, cuando se

---

consideraron las abundancias por especie (Czekanowski), se observó que la P2 del matorral xerófilo y la P3 del bosque mesófilo son las más afines (Cuadro 11b).

#### c.2 DIVERSIDAD Y DOMINANCIA:

Los resultados mostraron que los tipos de vegetación más diversos fueron el matorral xerófilo y el bosque mesófilo al considerar las especies presentes hasta los 30 cm. Se observó que los valores de diversidad ( $H'$ ) disminuyen con la profundidad en todos los tipos de vegetación. El valor más alto de diversidad correspondió a las muestras pertenecientes a los primeros 10 cm del suelo del bosque mesófilo y del matorral xerófilo.

El bosque de pino-encino presentó el valor más alto de dominancia, lo que es una consecuencia de una menor diversidad. El matorral xerófilo y el bosque mesófilo fueron, consecuentemente, los tipos de vegetación con el menor índice de dominancia y sus valores son muy similares (Cuadro 12).



**CUADRO 10.** Composición específica de los bancos de esporas de helechos de tres tipos de vegetación a diferentes profundidades.

PROFUNDIDAD (cm).	TIPO DE VEGETACIÓN		
	MATORRAL XERÓFILO	BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA	BOSQUE DE PINO-ENCINO
0-10	<i>Notholaena sinuata</i> <i>Pellaea sp</i> <i>Pteris paucinervata</i> <i>Thelypteris ovata</i> <i>Thelypteris sp.</i>	<i>Adiantum andicola</i> <i>Cystopteris fragilis</i> <i>Pteris paucinervata</i> <i>Tectaria heracleifolia</i> <i>Thelypteris ovata</i> <i>Thelypteris sp</i>	<i>Asplenium formosum</i> <i>Osmunda regalis</i> <i>Phlebodium pseudoaureum</i>
10-20	<i>Notholaena sinuata</i> <i>Pellaea sp</i> <i>Thelypteris sp.</i>	<i>Adiantum andicola</i> <i>Pityrogramma sp.</i> <i>Tectaria heracleifolia</i> <i>Thelypteris ovata</i> <i>Thelypteris sp.</i>	<i>Asplenium formosum</i>
20-30	<i>Notholaena sinuata</i> <i>Pityrogramma sp</i>	<i>Pityrogramma sp.</i> <i>Thelypteris sp.</i>	<i>Asplenium formosum</i>
NUMERO TOTAL DE ESPECIES POR TIPO DE VEGETACIÓN	6	7	3

**Cuadro 11a.** Resultados del índice de similitud de Sorensen (S) y Czekanowski (C) para la composición específica de los bancos de esporas de tres tipos de vegetación y tres niveles de profundidad (P1, P2, P3)

TIPO DE VEGETACIÓN	PROFUNDIDAD					
	P1-P2		P1-P3		P2-P3	
	S	C	S	C	S	C
MX	0.75	0.28	0.28	0.16	0.40	0.33
BM	0.72	0.28	0.25	0.28	0.57	0.48
BPQ	0.25	0.72	0.25	0.64	1	0.85

P1=0-10, P2=10-20, P3=20-30 cm. MX= Matorral xerófilo; BM= Bosque mesófilo; BPQ= Bosque de pino-encino.

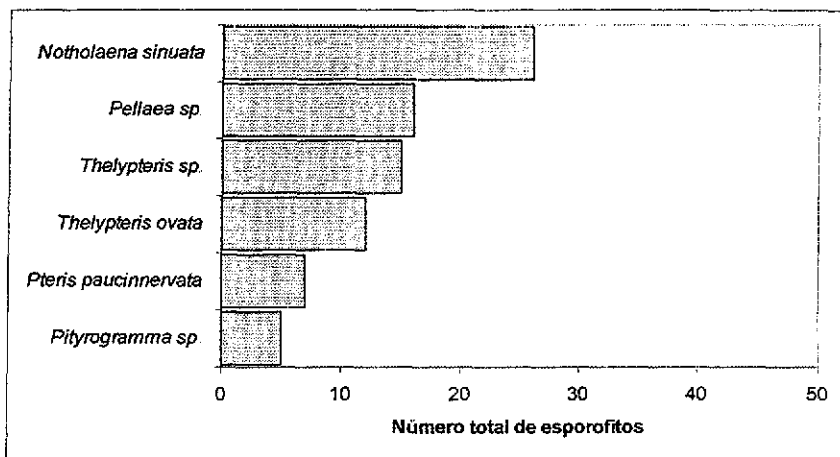
Cuadro 11b Resultados del índice de similitud de Sorensen (S) y Czekanowski (C) para la composición específica de los bancos de esporas de helechos del matorral xerófilo y bosque mesófilo de montaña considerando todas las profundidades (P1, P2 y P3).

BM vs MX		MATORRAL XERÓFILO		
PROFUNDIDAD		P1	P2	P3
BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA	P1	S=0.54 C=0.41	S=0.22 C=0.15	S=0 C=0
	P2	S=0.40 C=0.22	S=0.25 C=0.26	S=0.28 C=0.15
	P3	S=0.28 C=0.33	S=0.40 C=0.50	S=0.50 C=0.33

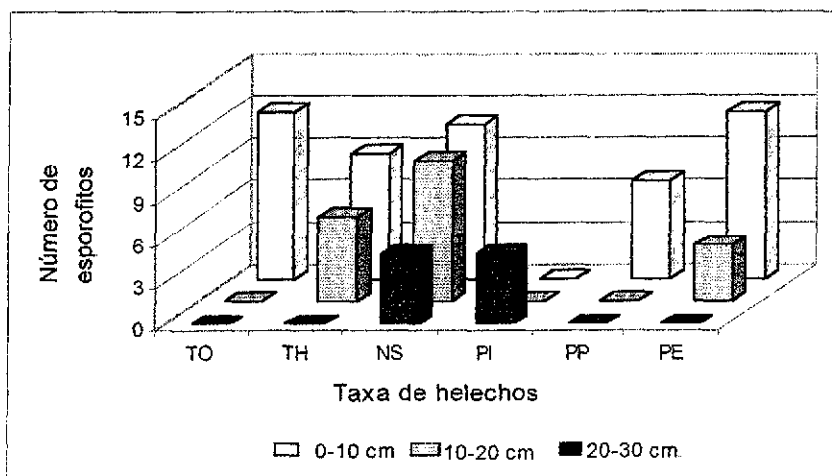
Cuadro 12 Matriz de valores para el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y el índice de dominancia de Berger-Parker (d) para los tipos de vegetación y profundidades estudiados.

TIPO DE VEGETACIÓN	PROFUNDIDAD (cm).			
	0-10	10-20	20-30	0-30 cm.
Matorral xerófilo	H'= 1.47 D= 0.2	H'=1.03 D=0.5	H'= 0.70 D= 0.5	H'=1.6 D=0.32
Bosque mesófilo de montaña	H'= 1.6 D= 0.3	H'= 1.4 D= 0.4	H'= 0.32 D= 0.9	H'=1.5 D=0.37
Bosque de pino-encino	H'= 0.95 D= 0.6	H'= 0 D= 1	H'= 0 D= 1	H'=0.65 D'=0.67

**Fig. 8.** Número de esporófitos por taxa de helechos desarrollados en 27 muestras de suelo de un matorral xerófilo a una profundidad de 0-30 cm.

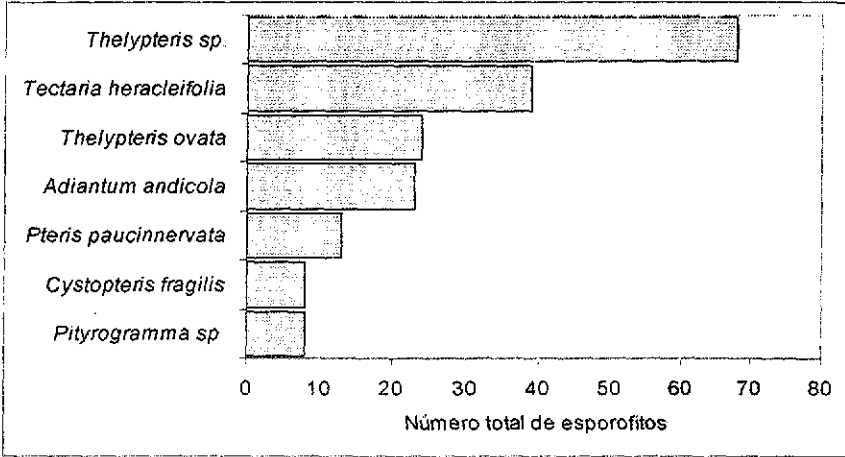


**Fig. 9.** Número de esporófitos por taxa de helechos observados en muestras de suelo provenientes de tres niveles de profundidad de un matorral xerófilo

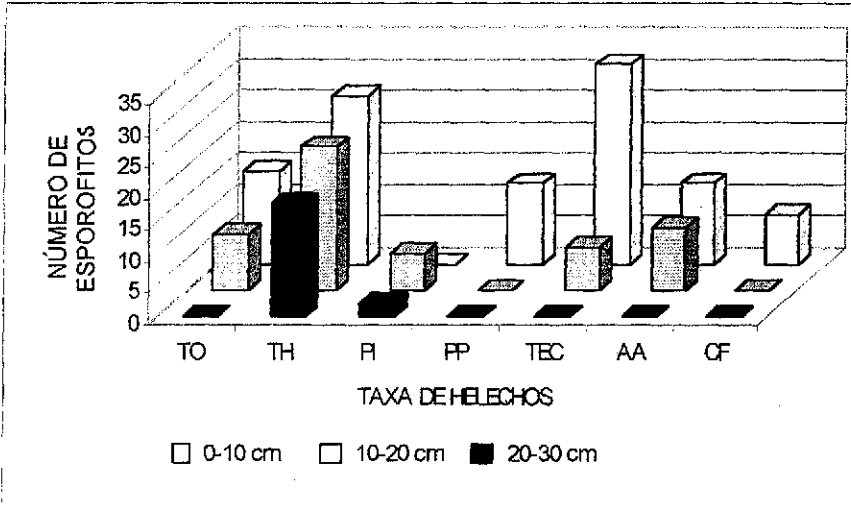


TO: *Thelypteris ovata*; TH: *Thelypteris sp.*; NS: *Notholaena sinuata*; PI: *Pityrogramma sp.*; PP: *Pteris paucinnervata*; PE: *Pellaea sp.* Los resultados corresponden al número total de individuos observados en 9 muestras de suelo para cada categoría de profundidad.

**Fig. 10.** Número de esporófitos por taxa de helechos desarrollados en 27 muestras de suelo de un bosque mesófilo de montaña a una profundidad de 0-30 cm.



**Fig. 11.** Número de esporofitos por taxa de helechos observados en muestras de suelo provenientes de tres niveles de profundidad de un bosque mesófilo de montaña



TO: *Thelypteris ovata*; TH: *Thelypteris sp.*; PI: *Pityrogramma sp.*; PP: *Pteris paucinnervata*; TEC: *Tectaria heracleifolia*; AA: *Adiantum andicola*; CF: *Cystopteris fragilis*. Los resultados corresponden al número total de individuos observados en 9 muestras de suelo para cada categoría de profundidad.

Fig. 12. Número de esporófitos por taxa de helechos desarrollados en 27 muestras de suelo de un bosque de pino-encino a una profundidad de 0-30 cm

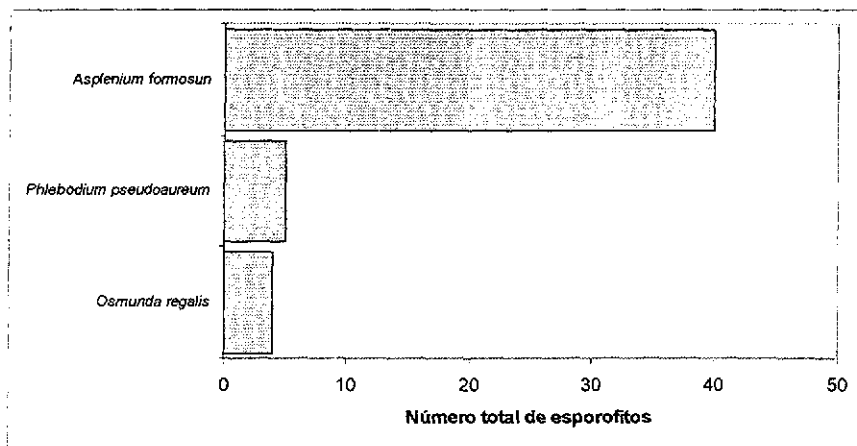
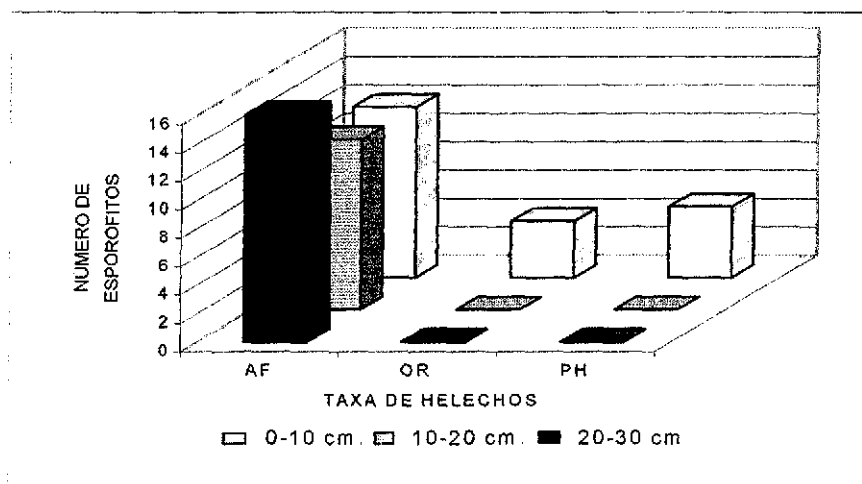


Fig. 13. Número de esporófitos por taxa de helechos observados en muestras de suelo provenientes de tres niveles de profundidad de un bosque de pino-encino



AF: *Asplenium formosum*; OR: *Osmunda regalis*; PH: *Phlebodium pseudoaureum*. Los resultados corresponden al número total de individuos observados en 9 muestras de suelo para cada categoría de profundidad.

#### d) BANCO DE ESPORAS VERSUS PTERIDOFLORA SUPERFICIAL

Veintitrés taxa de helechos fueron registrados en la vegetación superficial de todos los hábitats estudiados, mientras que sólo doce estuvieron presentes en los bancos del suelo. Diez de los taxa desarrollados en las muestras de suelo también fueron observados en la superficie, consecuentemente, solo el 43.5% de la pteridoflora superficial registrada en el censo tuvo participación en los bancos de esporas del suelo.

Algunos helechos que se detectaron en los bancos del suelo, no se observaron en su respectiva vegetación superficial, tal es el caso de: *Pellaea sp.*, *Pityrogramma sp.*, *Thelypteris ovata*, *Thelypteris sp.* y *Pteris paucinervata* en el matorral xerófilo, *Pityrogramma sp.* en el bosque mesófilo; *Asplenium formosum* y *Phlebodium pseudoaureum* en el bosque de pino-encino.

Por tipo de vegetación se observó la siguiente proporción de especies en los bancos del suelo y en la superficie respectivamente: el matorral xerófilo 6/1; en el bosque mesófilo 7/17 y en el bosque de pino-encino 3/7 (Cuadro 13).

El índice de Sorensen muestra que el porcentaje de similitud en la composición específica de los bancos de propágulos y de la vegetación superficial fué de 28.6%, 41.6% y 16.6 % para el matorral xerófilo, el bosque mesófilo y el bosque de pino-encino respectivamente.

Cuadro 13. Taxa de helechos que ocurrieron en la superficie y en los bancos de esporas del suelo de tres tipos de vegetación estudiados.

TIPO DE VEGETACIÓN	TAXA PRESENTES EXCLUSIVAMENTE EN LA VEGETACIÓN SUPERFICIAL	TAXA PRESENTES EN LA VEGETACIÓN SUPERFICIAL Y EN EL BANCO DE ESPORAS.	TAXA PRESENTES EXCLUSIVAMENTE EN EL BANCO DE ESPORAS DEL SUELO.
Materral xerófilo		<i>Notholaena sinuata</i> (Lag. ex Sw.) Bentham et Windham	<i>Pellaea</i> sp. <i>Pityrogramma</i> sp. <i>Thelypteris ovata</i> <i>Thelypteris</i> sp. <i>Pteris paucinerata</i>
Bosque mesófilo	<i>Asplenium formosum</i> Willd. <i>Asplenium sessilifolium</i> Desv. <i>Blechnum glandulosum</i> Kaulf. ex Link <i>Campyloneurum xalapense</i> Fée <i>Ctenitis melanostica</i> Kunze <i>Elaphoglossum vestitum</i> (Schlecht. & Champ.) Schott ex Moore <i>Holodictyum giesbreghtii</i> (Fourm.) Maxon <i>Llavea cordifolia</i> Lag. <i>Pectuma pectinata</i> (L.) G. M. Price <i>Pellaea ovata</i> (Desv.) Weatherby <i>Phanerophlebia nobilis</i> (Schltdl. Champ) var. <i>remotispora</i> (E. Fourn.) Yask. <i>Polypodium dulce</i> Poir	<i>Adiantum andicola</i> Liebm. <i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh. <i>Pteris paucinerata</i> Fée <i>Teclaria heracleifolia</i> <i>Thelypteris ovata</i> (Willd.) Underw.	<i>Thelypteris</i> sp. <i>Pityrogramma</i> sp.
Bosque de pino-encino	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth. <i>Dryopteris wallichiana</i> Hyl. <i>Elaphoglossum vestitum</i> <i>Polypodium dulce</i> Poir <i>Pteridium aquilinum</i> Conway <i>Woodwardia spinulosa</i> Mart. & Gal.	<i>Osmunda regalis</i>	<i>Asplenium formosum</i> <i>Phlebodium pseudobaureum</i>

#### d) VARIABLES EDÁFICAS.

**TEXTURA:** Las muestras de suelo que contenían los bancos de esporas presentaron diferentes clases texturales entre tipos de vegetación, perfiles y categorías de profundidad, aunque también se observaron diferentes texturas dentro de un mismo hábitat y dentro del mismo perfil. Las texturas iban desde las arenosas hasta las migajón-arcillosas, la mayoría de las muestras de suelo contuvo una proporción más alta de arenas.

**pH.** El pH mostró cierta homogeneidad entre categorías de profundidad de un mismo perfil, pero difiere entre tipos de vegetación, observándose una clara tendencia a la predominancia de pH's muy ligeramente alcalinos a neutros en el matorral xerófilo, medianamente ácidos a extremadamente ácidos en el bosque mesófilo y extremadamente ácidos en el bosque de pino-encino, lo cual nos habla de la tolerancia de las esporas de los helechos para germinar en un amplio rango de pH (Cuadro 17).

El ANOVA de la regresión múltiple reveló una relación estadísticamente significativa entre las variables edáficas (arcillas, limos, arenas y pH) y la cantidad de esporas viables de helechos presentes en las muestras de suelo del matorral xerófilo ( $r^2 = 0.97$ ,  $P < 0.01$ ); los valores P de todas las variables independientes resultaron altamente significativas en este tipo de vegetación (Cuadro 14). Para el bosque mesófilo, el mismo análisis reveló una relación significativa entre dichas variables ( $r^2 = 0.50$ ,  $P < 0.01$ ), pero sólo el valor P de la profundidad mostró significancia estadística ( $P = 0.008$ ), mientras que el resto de las variables tuvieron poca importancia en la determinación del tamaño de los bancos de esporas (Cuadro 15). La regresión múltiple para el bosque de pino-encino también resultó significativa ( $r^2 = 0.54$ ,  $P < 0.001$ ) y las variables independientes que mostraron significancia estadística fueron la profundidad, el porcentaje de limos y el pH (Cuadro 16).

**Cuadro 14.** Análisis de regresión múltiple y su correspondiente ANOVA para la relación entre la densidad promedio de esporas viables de helechos y la profundidad, textura (% arcillas, % limos % arenas) y pH de las muestras de suelo de un matorral xerófilo

Variable dependiente: densidad promedio de esporas.					
	EE	T	P		
Variables independientes:					
Constante	3208.8	10.4	0.00001		
Profundidad	6.2	-8.7	0.00001		
% Arcillas	31.5	-10.3	0.00001		
%Limos	32.2	-10.2	0.00001		
%Arenas	31.7	-10.2	0.00001		
pH	7.6	-13.2	0.00001		
Fuente	SC	g.l.	CM	F	P
Modelo	125591	5	25118.2	154.3	0.00001
Residual	3416.9	21	162.7		
Total (corregido)	129008	26			

EE= Error estándar; P= Valor de significancia; SC= Suma de cuadrados; g.l.= grados de libertad; CM= Cuadrado medio; F, T= Estadísticos de prueba



**Cuadro 15.** Análisis de regresión múltiple y su correspondiente ANOVA para la relación entre la densidad promedio de esporas viables de helechos y la profundidad, textura (% arcillas, % limos % arenas) y pH de las muestras de suelo de un bosque mesófilo de montaña.

Variable dependiente: densidad promedio de esporas.					
	EE	T	P		
Variables independientes:					
Constante	19146.7	1.08	0.290		
Profundidad	10.4	-2.9	0.008		
% Arcillas	191	-1.05	0.300		
%Limos	192	-1.1	0.283		
%Arenas	192	-1.1	0.290		
pH	16.9	1.6	0.115		
Fuente	SC	g.l.	CM	F	P
Modelo	23363.4	5	4672.6	4.2	0.008
Residual	23204.5	21	1104.9		
Total (corregido)	46567.9	26			

EE= Error estándar; P= Valor de significancia; SC= Suma de cuadrados; g.l.= grados de libertad; CM= Cuadrado medio; F,T= Estadísticos de prueba.

**Cuadro 16.** Análisis de regresión múltiple y su correspondiente ANOVA para la relación entre la densidad promedio de esporas viables de helechos y la profundidad, textura (% arcillas, % limos % arenas) y pH de las muestras de suelo de un bosque de pino-encino

Variable dependiente: densidad promedio de esporas.					
	EE	T	P		
Variables independientes:					
Constante	122.7	0.272	0.785		
Profundidad	19.3	-3.41	0.002		
% Arcillas	2.6	0.518	0.609		
%Limos	2.0	2.074	0.050		
%Arenas	1.2	1.792	0.087		
pH	17.5	-2.44	0.023		
Fuente	SC	g.l.	CM	F	P
Modelo	17760.3	5	35.2	5	0.003
Residual	14815.4	21	705.4		
Total (corregido)	35455.6	26			

EE= Error estándar; P= Valor de significancia; SC= Suma de cuadrados; g.l.= grados de libertad; CM= Cuadrado medio; F,T= Estadísticos de prueba.

**Cuadro 17.** Propiedades físicas y fisicoquímicas de las muestras de suelo que contenían los bancos de esporas.

TIPO DE VEGETACIÓN	PROF (cm)	PERFIL	TEXTURA				pH Suelo-agua (1:2.5)	
			ARCILLAS %	LIMOS %	ARENAS %	CLASE TEXTURAL	Valor	Interpretación
MATORRAL XERÓFILO	0-10	1	10.4	27.1	62.5	Migajón arenoso	7.5	Ligeramente alcalino
		2	20	40	40	Franco	6.1	Medianamente ácido
		3	6.6	55.6	37.8	Migajón limoso	6.9	Neutro
	10-20	1	10.4	29	60.6	Migajón arenoso	7.3	Muy ligeramente alcalino
		2	28	36	36	Franco	7.3	Muy ligeramente alcalino
		3						
	20-30	1	16.3	23.2	60.5	Migajón arenoso	7.2	Muy ligeramente alcalino
		2	32	20	48	Migajón arcillo-arenoso	7.3	Muy ligeramente alcalino
		3	32	21	47	Migajón arcillo-arenoso	7.3	Muy ligeramente alcalino
BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA	0-10	1	28	32.5	39.5	Migajón arcilloso	4.6	Muy fuertemente ácido
		2	2.4	19.6	78	Areno-migajón	6.9	Neutro
		3	19.5	37	43.5	Franco	5.5	Medianamente ácido
	10-20	1	30	30	40	Migajón arcilloso	4.4	Extremadamente ácido
		2	15.2	25.3	59.5	Migajón arenoso	7.2	Muy ligeramente alcalino
		3	32.2	43.6	24.2	Migajón arcilloso	4.1	Extremadamente ácido
	20-30	1	31	33	36	Migajón arcilloso	4.6	Muy fuertemente ácido
		2	14.5	37.5	48	Franco	6.9	Neutro
		3	31	42	27	Migajón arcilloso	4.2	Extremadamente ácido
BOSQUE DE PINO-ENCINO	0-10	1	2.5	13.1	84.4	Arena	4.2	Extremadamente ácido
		2	3.5	21	75.5	Areno-migajón	3.8	Extremadamente ácido
		3	8	42	27		3.6	Extremadamente ácido
	10-20	1	7.8	47.7	44.5	Franco	4.3	Extremadamente ácido
		2	8	48	44	Franco	3.5	Extremadamente ácido
		3	10	32	58	Migajón arenoso	3.2	Extremadamente ácido
	20-30	1	7.5	52.5	40	Migajón limoso	3.8	Extremadamente ácido
		2	15.6	53.1	31.3	Migajón limoso	3.5	Extremadamente ácido
		3	7.4	55.6	37	Migajón limoso	3.3	Extremadamente ácido

---

### e) CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE LAS ESPORAS VS CARACTERÍSTICAS DE LOS BANCOS.

El tamaño de las esporas de los taxa presentes en los bancos del suelo oscila entre 20-90  $\mu\text{m}$ ; las esporas más grandes son las de *Notholaena sinuata* y *Osmunda regalis* que miden de 40-70 y 40-90  $\mu\text{m}$  respectivamente, mientras que las más pequeñas son las de *Adiantum andicola* y *Tectaria heracleifolia*, las cuales miden entre 25-50  $\mu\text{m}$  y 20-50  $\mu\text{m}$  respectivamente. Todas ellas poseen algún tipo de ornamentación en la superficie y por su forma pueden ser elipsoidales (monoletes) o tetrahédricas-globosas (tríletes). Una sola especie tiene esporas clorofilicas (*Osmunda regalis*), el resto posee esporas no clorofilicas (Cuadro 18).

Al parecer, no existe relación entre las características morfológicas de las esporas (tamaño, forma y grado de ornamentación) y las características de los bancos (tamaño, composición específica y distribución vertical). El patrón de distribución vertical de las esporas en el suelo no está determinado por el tamaño de los propágulos, pues se observa que, mientras esporas muy pequeñas como las de *Adiantum andicola* y *Tectaria heracleifolia* están restringidas a las muestras superficiales, otras esporas muy grandes como las de *Notholaena sinuata* se encuentran indistintamente a todas las profundidades estudiadas. El grado de ornamentación de las esporas, al parecer, no limitó su movimiento en el interior del suelo, pues aún las que son profundamente ornamentadas se encuentran a profundidades mayores a los 10 cm.

Cuadro 18.- Características morfológicas de las esporas de las taxa de helechios que aparecieron en los bancos del suelo de los tipos de vegetación estudiados.

TAXA	TIPO DE VEGETACIÓN	PROFUNDIDAD	CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE LAS ESPORAS				
			Tamaño	Forma	Cloroflica o no cloroflica	Apertura	Ornamentación
<i>Adiantum andicola</i>	Bosque mesófilo	1, 2.	25-50 $\mu\text{m}$	Tetraédrica-globosa	NC	Trilete	Irregular, varía de rugulada a rugada o tuberculada, raramente plana.
<i>Asplenium formosum</i>	Bosque de pino-encino	1, 2, 3	23-60 $\mu\text{m}$	Elipsoidal, raramente esferoidal	NC	Monolete	Prominentemente alada, fenestrada, equinada y reticulada.
<i>Cystopteris fragilis</i>	Bosque mesófilo	1	28-55 $\mu\text{m}$	Elipsoidal a algo esferoidal	NC	Monolete	Usualmente equinadas o tuberculadas, con las espinas o tuberculos proyectándose desde una superficie reticulada o rugada y perforada con depósitos granulosos o bulbosos.
<i>Natholaena sinuata</i>	Matorral xerófilo	1, 2, 3	40-90 $\mu\text{m}$	Globosas o tetrahédricas-globosas	NC	Trilete	Usualmente granulada, algunas veces cristada.
<i>Osmunda regalis</i>	Bosque de pino-encino	1	40-70 $\mu\text{m}$	Esteroidal	C	Trilete	Profundamente tuberculada con espinas sobre los tuberculos.
<i>Pellaea sp.</i>	Matorral xerófilo	1, 2	25-70 $\mu\text{m}$	Tetraédrica-globosa	NC	Trilete	Suavemente rugulada a rugosa, cristada o equinada, frecuentemente con abundantes papilas.
<i>*Phlebodium pseudoaureum</i>	Bosque de pino-encino	1	40-48 $\mu\text{m}$	Elipsoidal	NC	Monolete	Fuertemente papilada.

<i>Pityrogramma</i> sp.	Matorral xerófilo Bosque mesófilo	3 2, 3	37-60 µm	Tetraédrica-globosa	NC	Trilete	Fuertemente tuberculada o rugosa con un flanco ecuatorial prominente.
<i>Prens paucinervata</i>	Matorral xerófilo Bosque mesófilo	1 1	30-62 µm	Tetraédrica o globosa, usualmente con un flanco ecuatorial o subecuatorial	NC	Trilete	Rugosa, o con suaves tuberculos frecuentemente fusionados en la apertura, prominentes sobre la cara distal; raramente granulada o reticulada.
<i>Tectania heracleifolia</i>	Bosque mesófilo	1, 2	20-50 µm.	Elipsoidal	NC	Monolete	Pieques u olanes algunas veces inflados, frecuentemente comprimidos en alas que pueden ser cristadas, equinadas o equinuladas, las areolas son reticuladas o fenestradas.
<i>Thelypterus ovata</i>	Matorral xerófilo Bosque mesófilo	1 1, 2	27-57 µm	Elipsoidal, raramente tetraédrica	NC	Monolete	Perforada, con olanes o pliegues suaves y cortos.
<i>Thelypterus</i> sp.	Matorral xerófilo Bosque mesófilo	1, 2 1, 2, 3	27-57 µm	Elipsoidal, raramente tetraédrica	NC	Monolete	Perforada, con olanes o pliegues suaves y cortos.

Lloyd & Klekowski, 1970. Tryon & Lugardón, 1981. Pérez-García, et al., 1986.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.

La presencia de esporas viables de helechos en el suelo de todos los tipos de vegetación estudiados confirmó no sólo la existencia de bancos de esporas, sino también su amplia ocurrencia en diversos hábitats y condiciones ambientales, lo cual, nos conduce a especular sobre su posible papel en las comunidades vegetales y la importancia en el ciclo de vida de estas plantas. Los factores ambientales, la dispersión a larga distancia y la composición florística local parecen haber hecho contribuciones diferentes en cada tipo de vegetación, reflejándose en algunas de las características de los bancos de esporas, tales como la distribución vertical de los propágulos, el tamaño y la composición específica.

### a) TAMAÑO DE LOS BANCOS Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPORAS EN LA PROFUNDIDAD.

Se observó que el tamaño de los bancos mostró diferencias entre tipos de vegetación y categorías de profundidad. En el presente estudio, los bancos más grandes ocurrieron en el bosque mesófilo y en el nivel superficial de todos los tipos de vegetación. La existencia de una gran cantidad de esporas de helechos en el suelo del bosque mesófilo es razonable y puede atribuirse a una alta diversidad de pteridófitos en la superficie; pero la presencia de un banco de tamaño similar en el matorral xerófilo llamó la atención, no sólo por el hecho de tener una diversidad muy baja de pteridófitos en la vegetación en pie, sino también porque las condiciones ambientales para la germinación de las esporas y el establecimiento de los gametofitos son adversas. Es posible que este banco se haya enriquecido con esporas de especies alóctonas que llegaron por dispersión a larga distancia desde otro tipo de vegetación, probablemente desde el bosque mesófilo. Los vientos provenientes del Golfo de México, que viajan en dirección este-oeste y cargados de humedad pueden representar un agente importante para el transporte de esporas en la zona de estudio, y es probable que éstos sean los responsables de la presencia de esporas de helechos característicos del bosque mesófilo en el matorral xerófilo.

Respecto a la distribución vertical de las esporas, se observó el mismo patrón general en todos los tipos de vegetación estudiados, esto es, el tamaño de los bancos decreció notablemente con la profundidad. Los bancos más grandes siempre estuvieron presentes en los diez primeros centímetros y no hubo diferencias numéricas significativas entre los dos siguientes niveles. La disminución de propágulos con el incremento en la profundidad puede deberse simplemente al restringido movimiento descendente en los horizontes más profundos del suelo.

El suelo donde están contenidas las esporas no es un medio estático, es por el contrario, un ecosistema vivo y sumamente dinámico en donde sus componentes (agua, minerales, iones, coloides, animales, raíces, etc.) están en constante interacción (Hausenbulla, 1978). De acuerdo con esto, podría pensarse que el movimiento y la viabilidad de las esporas presentes en el suelo dependen de la compleja interacción de los propágulos y esos factores. Dyer & Lindsay (1992) citan que si las esporas se mueven en el interior del suelo existen dos posibilidades obvias. 1) el movimiento descendente por

---

percolación y 2) el movimiento en todas direcciones debido a la actividad animal (Schneller, 1988; Hamilton, 1988).

Estos mecanismos podrían aplicarse al patrón de distribución vertical observado en el bosque mesófilo o en el bosque de pino-encino, pero no así al matorral xerófilo. Es difícil pensar que en los ecosistemas áridos, las esporas penetren al interior del suelo por percolación, considerando la baja disponibilidad de agua en el suelo de esos ambientes. Las lluvias, cuando llegan a presentarse normalmente son intensas y de corta duración, lo que produciría una pérdida importante de esporas por lixiviación, principalmente en los horizontes superiores. Por otra parte, es importante considerar que la microfauna capaz de distribuir las esporas en el suelo de este hábitat, podría reducirse a unos cuantos insectos como hormigas y coleópteros (observación personal). Por lo anteriormente señalado, es muy probable que la distribución vertical de las esporas en el matorral xerófilo sea el resultado de la deposición de suelo sobre ellas. Desafortunadamente, no existen estudios sobre bancos de esporas en estos ambientes que puedan apoyar esta aseveración.

Es menos probable que los patrones de distribución vertical observados en el bosque de pino-encino sean el resultado de la mezcla o disturbios generados por actividad animal. El suelo de este tipo de vegetación, con pHs extremadamente ácidos no es un hábitat favorable para el desarrollo de nemátodos y, aunque el crecimiento y desintegración de raíces, así como la actividad de pequeños mamíferos y hormigas produce la mezcla de esos suelos, el transporte vertical de las esporas inducido por esos agentes es insignificante (Jonsson, 1993). Es probable que en este tipo de vegetación, las esporas lleguen a quedar sepultadas en el suelo mediante percolación ó por deposición de hojarasca y/o suelo sobre ellas

De los tres tipos de vegetación estudiados, quizá el bosque mesófilo sea el único donde la actividad animal tenga una participación importante en la distribución vertical de las esporas. Al parecer, el movimiento en todas direcciones de los invertebrados, principalmente lombrices, (Van Tooren & During, 1988) y la consecuente mezcla de material produjo un patrón de distribución más homogéneo. Los resultados parecen apoyar esta afirmación, pues se encontró que la cantidad de esporas de los tres niveles estudiados no es significativamente diferente. Es muy probable que todos los factores anteriormente señalados intervengan en la formación de los bancos y en la distribución vertical de las esporas en el suelo de este hábitat.

Otra posible explicación al patrón de distribución vertical de las esporas podría atribuirse a la longevidad de las diásporas en las diferentes capas del suelo, tal como lo señalan Dyer & Lindsay (1992). Es bien sabido que la viabilidad de las esporas disminuye con la edad y es probable que ésta a su vez se incremente con la profundidad, es decir, que las esporas más longevas se encuentran en los horizontes profundos del suelo y las más jóvenes en los horizontes superficiales. De acuerdo con esto, la reducción del número de esporas en las capas inferiores sería un indicativo de que una gran proporción de ellas perdió su viabilidad.

La mayoría de las esporas de helechos son fotoblásticas positivas, es decir, requieren de luz para iniciar la germinación; consecuentemente, aquellas esporas viables con fotoblastismo positivo que se encuentran por debajo de la superficie no pudieron ser detectadas en los cultivos, de tal forma que el método utilizado en esta investigación da solo una medida relativa del contenido de esporas viables en el interior del suelo. La viabilidad es uno de los principales atributos fisiológicos de las esporas de los helechos que determina la formación de un banco persistente en el suelo (Dyer & Lindsay, 1992); ésta varía enormemente y puede ir desde unos cuantos días (en las esporas clorofilicas), hasta algunos meses o años (en las esporas no clorofilicas) (Miller, 1968; Lloyd & Klekowski, 1970; Raghavan, 1989). Algunas evidencias confirman que las esporas de helechos pueden permanecer viables durante varias décadas en condiciones artificiales de almacenamiento (Dyer, 1979; Page, 1979; Windham & Hauffer, 1986). En condiciones naturales un banco estaría formado por esporas provenientes de diferentes generaciones y, consecuentemente, de distintas longevidades.

Veintidós de las 23 especies de helechos registradas en el censo de pteridoflora poseen esporas no clorofilicas, lo cual sugiere que todas ellas serían potencialmente capaces de formar bancos persistentes. Sin embargo, los resultados revelaron que sólo el 43.5% de la pteridoflora superficial está representada en el suelo. Sería interesante determinar las causas por las que el resto de las especies no tuvieron participación en el banco de propágulos.

La baja representatividad de los pteridófitos en los bancos del suelo podría atribuirse simplemente a problemas metodológicos (por ejemplo, bajo número de muestras, haber muestreado una sola vez, condiciones experimentales insatisfactorias para el rompimiento de la dormancia y la germinación de algunas esporas durante el periodo de cultivo, etc.). En realidad, para tener una visión general sobre la participación de la vegetación superficial en la dinámica de esos bancos, es preciso llevar al cabo un estudio que contemple mayor tiempo, que considere un muestreo más intenso de perfiles en diferentes épocas del año, así como diferentes condiciones experimentales.

Otras explicaciones tendrían que tomar en cuenta que, en la persistencia de un banco de esporas, así como su longevidad potencial en el ambiente natural, intervienen factores de diversa índole, como por ejemplo, condiciones de humedad y sequía alternantes, períodos de luz y temperatura del suelo variables, iones y compuestos orgánicos presentes en la solución del suelo, ataque microbiano, competidores, depredación por colémbolos y otros invertebrados que podrían eliminar un banco de esporas prematuramente. Todos ellos pueden afectar a las esporas y, claramente su estudio es mucho más complejo que el de los factores físicos del microclima. En ciertos casos algunos factores podrían predominar, especialmente si algunas esporas son más vulnerables que otras, debido por ejemplo, a que tienen paredes delgadas (Conway, 1953; Page, 1979; Schneller, 1979).



---

## b) COMPOSICION ESPECIFICA

Un estudio como este, nos permite tener una estimación aproximada del número de esporas viables presentes en una muestra de suelo y su composición específica; sin embargo, al respecto, Roberts (1981) considera que las muestras de suelo extraídas de un perfil representan áreas superficiales pequeñas que pueden conducir a una subestimación de las especies presentes.

Los resultados del índice de similitud por presencia o ausencia de taxa mostraron que existen marcadas diferencias entre la composición florística de los bancos de propágulos y la pteridoflora superficial, particularmente en el bosque de pino-encino y el matorral xerófilo.

La composición específica de los bancos reflejó en parte la composición florística local de la vegetación superficial, tal como se planteó en la hipótesis, esto es particularmente cierto para el bosque mesófilo; sin embargo, las discrepancias en el matorral xerófilo y en el bosque de pino-encino estuvieron dadas probablemente por la contribución de propágulos de especies alóctonas que arribaron a esos hábitats por dispersión a larga distancia.

Por categoría de profundidad, el primer nivel siempre tuvo más taxa que los otros dos (Figs. 7,8 y 9). Podríamos especular que, al ser los valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener menores en las muestras de suelo de los niveles inferiores, la profundidad mermó considerablemente la diversidad del banco de esporas.

El banco de propágulos del primer nivel representa la historia más reciente de la vegetación superficial (Rydgren & Hestmark, 1997). De acuerdo con esto, la presencia de esporas de *Thelypteris ovata*, *Thelypteris sp.* y *Pteris paucinervata* en los primeros 10 cm del suelo del matorral xerófilo se explica mediante el arribo de dichos propágulos por dispersión a larga distancia desde otro tipo de vegetación y representa quizá, el evento más reciente en la historia sucesional. La presencia de esporas de *Notholaena sinuata* a todas las profundidades significa, probablemente, que el aporte de propágulos ha sido continuo e ininterrumpido por parte de los esporofitos parentales que están representados en ese hábitat. De la misma forma, la detección de esporas de *Pityrogramma sp.* únicamente en el nivel más profundo puede constituir un legado de eventos pasados, ya sea que este helecho formó parte de la pteridoflora local o bien que sus esporas llegaron a este lugar por dispersión a larga distancia.

Dyer & Lindsay (1992) señalan que las esporas de helechos pueden estar presentes en el suelo de cualquier hábitat, aún cuando las poblaciones de esporofitos parentales estén ausentes o se encuentren a distancias remotas. Diversas investigaciones en diferentes países y hábitats lo confirman. Por ejemplo, During & ter Host (1983) y Milberg (1991) reportan una gran cantidad de gametofitos de helechos en muestras de suelo provenientes de pastizales en Holanda y Suecia respectivamente; During *et al.*,

(1987) encuentran resultados similares para diferentes tipos de bosque al NE de España y Clymo & Duckett (1986) para una turbera de Inglaterra.

La presencia de esporas de *Osmunda regalis* y de *Phlebodium pseudoaureum* en las muestras de suelo superficiales (0-10 cm) del bosque de pino-encino es un hecho que llama la atención debido a la posesión de esporas clorofílicas de viabilidad corta en la primera y al hábito epífita en la segunda. La bibliografía menciona

que las esporas de *Osmunda regalis* pierden su viabilidad en unos cuantos días e incluso muchas de ellas germinan antes de entrar al suelo. Su presencia en las muestras superficiales puede indicar simplemente que la esporulación coincidió con la fecha en que se realizó el muestreo y que, de formarse un banco, este puede ser efímero. Lo cierto es que las esporas de *Osmunda regalis* sobrevivieron al transporte y a un período de almacenamiento de 15 días en el laboratorio. La posibilidad de formar un banco persistente no debe descartarse totalmente, pues hay evidencias de que la viabilidad de las esporas clorofílicas es mayor en el ambiente natural (Sheffield, 1996) en comparación con las escasas horas o días que señala la bibliografía (Miller, 1968; Raghavan, 1989; Lloyd & Klekowski, 1970).

La presencia de *Phlebodium pseudoaureum* en los bancos es interesante; esta especie no fué detectada en la vegetación superficial, por lo que es posible que sus esporófitos sean epífitos en el tipo de vegetación registrado. Algunos autores señalan que las especies epífitas rara vez forman bancos de propágulos debido a que crecen en sustratos muy someros con oportunidades mínimas para el enterramiento de las esporas y la reexposición después de un disturbio (Dyer & Lindsay, 1992). Sin embargo, este trabajo demuestra que es posible que formen bancos cuando algunas de sus esporas caen al suelo después de la dispersión.

### c) VARIABLES EDÁFICAS VS CARACTERÍSTICAS DE LOS BANCOS

En la hipótesis de trabajo se planteó que algunas propiedades físicas y fisicoquímicas del suelo como la textura y el pH pueden determinar la tasa de incorporación y el movimiento de esporas en el interior del suelo, así como el tamaño y la composición específica de los bancos.

Con base en lo anterior, se esperaba que en suelos con una alta proporción de arenas, las esporas se lixiviaran más fácilmente y, consecuentemente contuvieran bancos pequeños; mientras que los suelos ricos en partículas de tamaño fino como limos y arcillas, las esporas encontrarán mayor dificultad para moverse hacia horizontes inferiores y, por ende, contuvieran bancos más grandes.

Los resultados de la presente investigación revelaron que hay una relación estadísticamente significativa entre el número de esporas presentes en las muestras de suelo y las variables edáficas consideradas para todos los tipos de vegetación. Con base en lo anterior, es posible suponer que el tamaño de los bancos varía entre los diferentes

suelos de acuerdo con su textura, pH y con la profundidad. En el matorral xerófilo se encontró que esos parámetros explican un 97% de la variabilidad en la densidad de esporas; sin embargo, en el bosque mesófilo esos mismos parámetros explican sólo el 50% de los resultados obtenidos con relación al tamaño de los bancos. De acuerdo con esto, es muy probable que otras variables (que no fueron consideradas en el presente estudio) estén afectando de manera importante la cantidad de esporas de helechos que se incorporan al suelo de este bosque en particular. Los factores pueden ser de diversa índole: por ejemplo, la producción de esporas por parte de las plantas parentales, la abundancia de pteridofitas en el lugar, la distancia a la fuente de esporas, la dirección de los vientos, la cantidad e intensidad de las precipitaciones, etc.

En el bosque de pino-encino, el modelo de regresión múltiple indicó que las variables edáficas y la profundidad explican el 54% de los resultados observados para la densidad de esporas. Los parámetros más importantes en el suelo de este hábitat fueron la profundidad y el pH. El pH extremadamente ácido podría ser la causa que explique la baja densidad de esporas detectadas en el suelo de ese tipo de vegetación. De acuerdo con la literatura, la mayoría de las esporas de los helechos germinan en pHs ligeramente ácidos o neutros, aunque algunas lo hacen en condiciones de pH extremo, tal como se observó en las muestras de suelo de este bosque. La tolerancia de las esporas de algunos helechos a pHs inferiores a tres o superiores a nueve, parece estar correlacionada con la alta alcalinidad o acidez del suelo donde estos crecen (Raghavan, 1989). Se requieren más estudios para determinar el pH óptimo de germinación en condiciones y sustratos naturales.

Se planteó también que algunas características intrínsecas a los propágulos como el tamaño y el grado de ornamentación de la superficie podrían explicar la distribución diferencial de las especies en los bancos del suelo. Parece no haber relación entre esas características y el patrón de distribución vertical observado, pues esporas muy pequeñas como las de *Tectaria heracleifolia* (20-50  $\mu\text{m}$ ), *Adiantum andicola* (25-50  $\mu\text{m}$ ) y *Cystopteris fragilis* (28-55  $\mu\text{m}$ ) están restringidas a los 10 o a los 20 cm, mientras que esporas muy grandes como las de *Notholaena sinuata* (40-90  $\mu\text{m}$ ) se encuentran a todas las profundidades estudiadas, es decir hasta los 30 cm. El grado de ornamentación de la superficie de las esporas parece no afectar el patrón de distribución vertical pues todas ellas poseen algún tipo de ornamentación como tubérculos, espinas, etc. Para determinar de manera precisa el efecto de la morfología de las esporas sobre las características de los bancos tendríamos que probar por separado con esporas de las diferentes especies en un mismo tipo de suelo.

Finalmente podríamos especular respecto al papel que juegan los bancos de esporas del suelo y sus implicaciones en el ciclo de vida de estas plantas. Si todas o casi todas las especies de helechos son capaces de formar bancos de esporas persistentes o efímeros, entonces deben conferirles una ventaja adaptativa, principalmente a aquellas especies que tienen oportunidades mínimas para la germinación de las esporas, la fertilización o el establecimiento de los gametófitos.

---

El tamaño y composición específica de los bancos probablemente varía entre especies y, como ya se vió también entre ambientes, reflejando la dinámica poblacional y las condiciones que las especies requieren para su establecimiento, también indican historias de vida y los cambios posteriores a un disturbio. Algunos autores afirman que las especies que más comúnmente forman bancos de propágulos son las especies colonizadoras. En contraste, las comunidades sujetas a pocos disturbios tienen relativamente pocos propágulos viables enterrados. Los briófitos y los pteridófitos son plantas que se comportan como pioneras; cualquier superficie de suelo desnudo es un hábitat potencialmente útil para la colonización. De acuerdo con los resultados obtenidos, las especies encontradas en los bancos poseen esporas de viabilidad más o menos larga y, por lo tanto, pueden clasificarse como especies formadoras de bancos persistentes .

Un banco de esporas muy grande puede incrementar las posibilidades de fertilización en gametofitos unisexuales, al reducir las distancias entre gametofitos vecinos de la misma especie. Esto quizá explica por qué existe una mayor cantidad de esporofitos cerca de las plantas parentales, donde se registran las mayores densidades de esporas. La presencia de un banco de esporas representa un potencial para la regeneración *in situ* después de cualquier disturbio (Schneller, 1988; Rydgren & Hestmark, 1996). Bisang (1996) considera que la persistencia de ciertas especies en el suelo durante períodos largos de tiempo, depende en gran parte, de la supervivencia de sus propágulos en el reservorio de diásporas y que éste constituye un "escape en el tiempo" para aquellas especies que están presentes en el suelo, pero no en la superficie. En ese sentido, la vegetación que herede el espacio disponible será aquella que esté mejor representada en el banco de propágulos del suelo.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA

---

## RECOMENDACIONES.

Los estudios sobre bancos de esporas deben extenderse a otras regiones geográficas con diferentes climas, hábitats y especies. Se requieren análisis más precisos de la composición cualitativa y cuantitativa de los bancos de esporas, lo cual depende, a su vez, de probar nuevos métodos para la identificación de las especies presentes en el suelo. Necesitamos conocer cómo se forman esos bancos y mucha más información sobre algunos atributos fisiológicos y ecológicos de las esporas como la dormancia, longevidad, germinación y resistencia a la depredación y ataque microbiano en el suelo; es preciso definir los parámetros ambientales involucrados en la formación de un banco para entender los procesos que determinan la creación y mantenimiento de los bancos de esporas. Esto a su vez, podría proveernos de parámetros para predecir qué especies son capaces de formar bancos y al mismo tiempo indicar su longevidad potencial.

Debería intentarse la creación de microhábitats que promuevan la regeneración de sitios degradados, a fin de evaluar el valor de los bancos para conservación y restauración ecológica (Lindsay *et al*, 1992b, Dyer, 1994, Dyer & Lindsay, 1996)

---

**BIBLIOGRAFÍA.**

- Baskin, J. M. & C. C. Baskin.** 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. Pp. 53-66. *In*: M. A. Leck, V. T. Parker & R. L. Simpson. Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego, 462 pp.
- Beri, A. & S. S. Bir.** 1993. Germination of stored spores of *Pteris vittata* L. *Amer. Fern J.* 83 (3): 73-78.
- Bisang, I.** 1996. Quantitative analysis of the diaspore banks of bryophytes and ferns in cultivated fields in Switzerland. *Lindbergia* 21: 9-20.
- Camloh, M.** 1999. Spore age and sterilization effects germination and early gametophyte development of *Platyserium bifurcatum*. *Amer. Fern J.* 89(2): 124-132
- Clymo, R. S. & J. G. Duckett.** 1986. Regeneration of *Sphagnum*. *New Phytol.* 102: 589-614
- Cooles, F.** 1988. Aspects of the application of palynology to cave deposits in the magnesian Limestone Region of Norton Nottinghamshire. Ph. D. Thesis, University of Sheffield.
- Conant, D. S.** 1978. A radioisotope technique to measure spore dispersal of the tree fern *Cyathea arborea* Sm. *Pollen & Spores* 20: 583-593.
- Conway, E.** 1953. Spore and sporeling survival in bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) *J. Ecol.* 41: 289-294
- Dimbley, G. W.** 1961. Transported material in the soil profile. *J. Soil Sci.* 12: 12-22.
- Duckett, J. G. & R. S. Clymo.** 1988. Regeneration of bog liverworts. *New Phytol.* 110: 119-127.
- During, H. J. & B. ter Horst.** 1983. The diaspore bank of bryophytes and ferns in chalk grassland. *Lindbergia* 9: 57-64
- During, H. J., M. Bruges, R. M. Cros & F. Lloret.** 1987. The diaspore bank of bryophytes and ferns in some contrasting habitats around Barcelona, Spain. *Lindbergia* 12: 137-149.
- Dyer, A. F.** 1979. The culture of fern gametophytes for experimental investigation. Pp. 253-305. *In*: A. F. Dyer. The experimental biology of ferns. Academic Press, London. 657 pp.

- 
- Dyer, A.F. 1990. Does bracken spread by spores? *In*: J. A. Thomson & R. T. Smith (eds.) Bracken biology and management, pp 35-42, Australian Institute of Agricultural Science, Sydney.
- Dyer, A. F. & S. Lindsay 1992. Soil spore banks of temperate ferns. *Amer. Fern J.* 82(3): 89-122.
- Dyer, A. F. 1994. Natural soil spore banks-can they be used to retrieve lost ferns? *Biodiversity and Conservation* 3: 160-175.
- Dyer, A. F. & S. Lindsay 1996. Soil spore banks- a new resource for conservation. *In*: J. M. Camus, M. Gibby & R. J. Johns (eds.). Pteridology in perspective, pp. 153-160, Royal Botanic Gardens, Kew.
- Eakle, T. W. 1975. Photoperiodic control of spore germination of *Acrostichum aureum*. *Amer. Fern J.* 65: 94-95.
- Furness, S. B. & R. H. Hall. 1981. An explanation of the intermittent occurrence of *Physcomitrium sphaericum* (Hedw.) Brid. *J. Bryol.* 11: 733-742.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM. 2ª. Ed. 246 pp
- Glaves, P. M. 1991. The establishment of the Broad Buckler fern (*Dryopteris dilatata*) (Hoff.) A. Gray from spores in woodlands. Ph. D. dissertation. 327 pp. Derbyshire College of Higher Education.
- Gregory, P. H. 1945. The dispersion of air-borne spores. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 29: 26-72.
- Grill, R. 1990. Effects of nitrate on precocious antheridium formation in blue light in the fern *Anemia phyllitidis* (L.) Sw. *Pl. Physiol.* 136: 710-715.
- Grime, J. P. 1985. Factors limiting the contribution of pteridophytes to a local flora. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh.* 86B: 403-421
- Guirasossian, H. & R. E. Koning. 1986. Induction of spore germination in *Schizaea pusilla* (Schizaeaceae). *Amer. J. Bot.* 73: 1588-1594.
- Hamilton, E. D. 1959. Studies on the air-spore. *Acta Allerg.* 13: 143-175.
- Hamilton, R. G. 1988. The significance of spore banks in natural populations of *Athyrium pycnocarpon* and *A. thelypteroides*. *Amer. Fern J.* 61: 171-182.

- 
- Haupt, W.** 1991. Phytochrome-controlled fern-spore germination: phase specific modulation by elevated temperatures. *Photochem. Photobiol.* 54: 811-818
- Hausenbullaer, R. L.** 1978. *Soil Science. Second Edition.* Dubuque Wm C. Brown
- Hevly, R. H.** 1963. Adaptations of cheilantheid ferns to desert environments. *J. Arizona Acad. Sci.* 2: 164-175.
- Isikawa, S. & T. Oohusa.** 1954. Effects of light upon the germination of spores of ferns. I. The relation of daily illuminating period to germination rate. *Bot. Mag. (Tokyo)* 67: 193-197.
- Isikawa & Oohusa,** 1956 Effects of light upon the germination of spores of ferns II. Two light periods of *Dryopteris crassirhizoma* Nakai. *Bot. Mag. (Tokio)* 69: 132-137
- Jonsson, B. G.** 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small scale disturbance in a boreal forest. *J. Veg. Sci.* 4: 819-826.
- Kadota, A. & M. Wada.** Enzymatic isolation of protoplasts from fern protonemal cells stainable with fluorescent brightener. *Plant Cell Physiol.* 30: 1107-1113
- Komarova, T. A.** 1987. The spore regeneration of ferns in fresh burns of the South Sikhote-Alin. *Botanicheski Zhurnal-Moskva* 72. 215-220.
- Kornás, J.** 1985. Adaptative strategies of African pteridophytes to extreme environments. Pp. 391-396 *In:* A. F. Dyer & C. N. Page (Eds.) *Biology of Pteridophytes.* Proc. Roy. Soc. Edinburgh 86B. 474 pp.
- Leck, M. A. & R. L. Simpson.** 1987. Spore bank of Delaware river freshwater tidal wetland. *Bull. Torrey Bot. Club* 144: 1-7.
- Lindsay, S. & A. F. Dyer.** 1990. Fern spore banks: implications for gametophyte establishment. *In* Rita, J. (Ed.) *Taxonomía, biogeografía y conservación de pteridofitos* Pp.243-253. Societat d'Historia Natural de les Illes Balears-Institut Menorquí d' Estudis, Palma de Mallorca, Spain
- Lindsay, S., N Williams & A. F. Dyer.** 1992a Wet storage of fern spores: unconventional but more effective! *In:* *Fern horticulture: past, present and future perspectives* 285-294. Intercept, Andover. 308 pp.
- Lindsay, S., E. Scheffield & A. F. Dyer.** 1992b. Soil spore banks, fern conservation and isozyme analysis. *In:* *Fern horticulture: past, present and future perspectives.* Intercept, Andover. 308 pp



- 
- Lindsay, S., E. Sheffield & A. F. Dyer.** 1995. Dark germination as a factor limiting the formation of soil spore banks by bracken. *In*: R. T. Smith & J. A. Taylor (eds). Bracken: an environmental issue, pp. 47-51, International Bracken Group. Leeds, (IBG special publication, No. 2).
- Lino, M., M. Endo & M. Wada.** 1989. The occurrence of Ca<sup>++</sup> dependent period in the red light-induced late G1 phase of germinating *Adiantum* spores. *Plant Physiol.* 91: 610-619
- Lorea, F. & R. Riba.** 1990. Guía para la recolección y preparación de ejemplares de herbario para pteridofitas. Consejo Nacional de la Flora de México, A. C. pp. 1-12
- Lloyd, R. M. & E. J. Klekowski.** 1970. Pteridophyta. Evolutionary significance of chlorophyllous spores. *Biotropica* 2(2): 129-137.
- Mickel, J. & J. Beitel.** 1988. Pteridophyte flora of Oaxaca, Mexico. The New York Bot Gard New York, U.S.A. 568 pp
- Milberg, P.** 1991. Fern spores in grassland soil. *Can. J. Bot.* 69: 831-834.
- Miller, J. H.** 1968. Fern gametophytes as experimental material. *The Bot. Rev.* 34(4): 361-426.
- Miller, J. H. & P. M. Wagner.** 1987. Co-requirement for potassium in the germination of spores of fern *Onoclea sensibilis*. *Amer. J. Bot.* 74: 1585-1589.
- Mohr, H.** 1956. Die Beeinflussung der Keimung von Farnsporen durch Licht und andere Faktoren. *Planta* 46: 534-551.
- Page, Ch. N.** 1979. Experimental aspects of fern ecology. Pp. 551-589. *In*: A. F. Dyer. The experimental biology of ferns. Academic Press, London. 657 pp.
- Page, Ch. N., A. F. Dyer, S. Lindsay & D. G. Mann.** 1992. Conservation of pteridophytes: the *ex situ* approach. Pp. 269-278. *In*: Fern horticulture past, present and future perspectives. Intercept, Andover 308 pp.
- Peck, R. M.** 1973. Pollen budget studies in a small Yorkshire catchment. Pp. 43-60. *In*: H. J. B. Birks & R. G. West. Quaternary plant ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Peck, R. M.** 1974. Pollen transport and deposition in Oakdale Yorkshire. Ph. D. Thesis Cambridge University, Cambridge, England.

- 
- Peck, J. H.**, C. Peck & D. R. Farrar. 1990. Influences of life history attributes on formation of local and distant fern populations. *Amer. Fern J.* 80(4): 126-142.
- Penrod, K. A.** & L. H. McCormick. 1996. Abundance of viable hay-scented fern spores germinated from hardwood forest soils at various distances from a source. *Amer. Fern J.* 86 (3): 69-79.
- Pérez-García, B.**, A. Orozco-Segovia & R. Riba. 1982. El banco de esporas de helechos en el suelo de Los Tuxtlas, Ver. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 43: 89-92.
- Pérez-García, B.** & R. Riba. 1982. Germinación de esporas de Cyatheaceae bajo diversas temperaturas. *Biotropica* 14: 281-287.
- Pérez-García, B.** & I. Reyes-Jaramillo. 1993. Helechos: propagación y conservación. *Ciencias* 30: 10-18. UNAM.
- Pérez-García, B.**, R. Riba, A. Mendoza & I. Reyes-Jaramillo. 1998. A comparative study of the gametophytic development of three species of *Phlebodium* (Polypodiaceae s. str.). *Rev. Biol. Trop.* 46(4): 1057-1065.
- Pietrykowska, J.** 1962. Investigations on the germination of spores of the fern *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. *Acta Soc. Bot. Pol.* 31: 449-459.
- Ranal, M. A.** 1999. Effects of temperature on spore germination in some fern species from semideciduous mesophytic forest. *Amer. Fern J.* 89(2): 149-158.
- Raghavan, V.** 1980. Cytology, physiology and biochemistry of germination of fern spores. *Int. Rev. Cytol.* 62: 69-118
- Raghavan, V.** 1989. *Developmental biology of fern gametophytes*. Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain. 361 pp.
- Raghavan, V.** 1993. Differential expression of nuclear and plastid genes induced by red light and gibberellic acid during germination of spores of the fern *Anemia phyllitidis*. *Amer. J. Bot.* 80: 385-390
- Raynor, G. S.**, E. C. Ogden & J. V. Hayes. 1976. Dispersion of fern spores into and within a forest. *Rodhora* 78: 473-487.
- Reyes-Jaramillo, I.** 1996. Fundamentos teórico-prácticos de temas selectos de la ciencia del suelo. Parte I. Universidad Autónoma Metropolitana. México. 257 pp
- Riba, R.** 1993. Pteridofitas mexicanas: distribución y endemismo. *In: Diversidad biológica*

- 
- de México. Orígenes y distribución. T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot J. Fa (eds.) Instituto de Biología, UNAM. 792 pp.
- Roberts, H. A.** 1981. Seed banks in soil. Pp. 1-55. *In*: Coaker, T. H. (ed.). *Advances in applied biology*, Academic Press, London.
- Rydgren, K. & G. Hestmark.** 1997. The soil propagule bank in a boreal old-growth spruce forest: changes with depth and relationship to aboveground vegetation. *Can J. Bot.* : 121-128.
- Rzedowski, J.** 1998. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México. 432 pp.
- Schneller, J. J.** 1979. Biosystematic investigations on the lady fern (*Athyrium filix-femina*). *Plant Syst. & Evol.* 132: 255-277.
- Schneller, J. J.** 1988. Spore bank, dark germination and gender determination in *Athyrium* and *Dryopteris*. Results and implications for population biology of pteridophyta. *Bot. Helvetica* 98: 77-86.
- Sheffield, E.** 1996. From pteridophyte spore to sporophyte in the natural environment. Pp 541-549. *In*: J. M. Camus, M. Gibby & R. Johns (eds.). *Pteridology in perspective*. Royal Botanic Gardens, Kew. 700 pp.
- Simabukuro, E. A., L. M. Esteves & G. M. Felipe.** 1998. Analysis of a fern spore bank in Southeast, Brazil. *Hoehnea* 25: 45-57
- Smith, A. R.** 1972. Comparison of fern and flowering plant distributions with some evolutionary interpretations for ferns. *Biotropica* 4: 4-9.
- Smith, D. L & P. M. Robinson,** 1975. The effects of spore age on germination and gametophyte development in *Polypodium vulgare* L. *New Phytol.* 74: 101-108.
- Smith, A. R.** 1981. *Flora of Chiapas. Pteridophytes*. The California Academy of Sciences. San Francisco, California, USA 370 pp.
- Sussman, A. S.** 1965. Longevity and resistance of the propagules of bryophytes and pteridophytes. *In*: *Handbuch der Pflanzenphysiologie* 15(2): 1086-1093. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York.
- Towill, L. R.** 1978. Temperature and photocontrol of *Onoclea sensibilis* spore germination. *Pl. Physiology* 62: 116-119.
- Tryon, A.** 1972. Endemic areas and geographic speciation in American tropical ferns

---

Biotropica 4: 121-131.

- Tryon, A. & B. Lugardon** 1991. Spores of the Pteridophyta: surface, wall structure and diversity based on electron microscope studies. Springer-Verlag New York Inc.
- Van Tooren, B. F. & H. J. During** 1988. Viable plant diaspores in the guts of earthworms. *Acta Bot Neerl.* 37(2): 181-185.
- Walch, M., J. R. Rowley & N. J. Norton** 1970. Displacement of pollen grains by earthworms. *Pollen et Spores* 12(1): 39-44.
- Werth, Ch. R. & M. I. Cousens** 1990. Summary: The contributions of population studies of ferns. *Amer. Fern J.* 80(4): 126-142.
- Whittier, D. P.** 1996. Extending the viability of *Equisetum hyemale* spores. *Amer. Fern J.* 86: 114-118.
- Windham, M. D. & C. H. Hafler** 1986. Factors affecting prolonged spore viability in herbarium collections of three species of *Pellaea*. *Am. Fern J.* 76: 141-148.
- Wolf, P. G., E. Sheffield & C. H. Hafler** 1991. Estimates of gene flow, genetic substructure and population heterogeneity in bracken (*Pteridium aquilinum*). *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 407-423.
- Woolley, J. T. & E. W. Stoller** 1978. Light penetration and light-induced seed germination in soil. *Plant Physiol.* 61: 597-600.