

El Jurado designado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la
unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

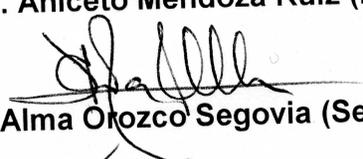
Felipe Gómez Noguez

El día 29 de junio del año de 2012

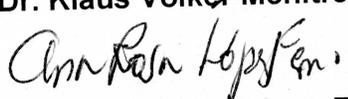
Comité tutorial


Tutor: Dra. Blanca Pérez García


Asesor: M. en C. Aniceto Mendoza Ruiz (Presidente)


Asesor: Dra. Alma Orozco Segovia (Secretario)


Sinodal: Dr. Klaus Volker Mehlreter (Vocal)


Sinodal: M. en C. Ana Rosa López Ferrari (Vocal)



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

IZTAPALAPA

**Composición florística y variación estacional de la lluvia de esporas de helechos en el
Bosque Mesófilo de Río Malila, municipio de Molango, Hidalgo**

TESIS

Que para obtener el grado de Maestro en Biología

PRESENTA

Biól. Felipe Gómez Noguez

Junio, 2012

La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón Nacional de Posgrados de Excelencia del CONACyT.

**El Jurado designado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la
unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó**

Felipe Gómez Noguez

El día 29 de junio del año de 2012

Comité tutorial

Tutor: Dra. Blanca Pérez García

Asesor: M. en C. Aniceto Mendoza Ruiz (Presidente)

Asesor: Dra. Alma Orozco Segovia (Secretario)

Sinodal: Dr. Klaus Volker Mehlreter (Vocal)

Sinodal: M. en C. Ana Rosa López Ferrari (Vocal)

A MI FAMILIA Y EN ESPECIAL A DOMITILA AMAYA MORONES VDA. DE NOGUES

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi comité tutorial: la Dra. Blanca Pérez García, el M. en C. Aniceto Mendoza Ruiz y la Dra. Alma Orozco Segovia, por su apoyo, motivación y valiosa asesoría durante toda la realización de mi tesis.

Dr. Enrique Martínez Hernández y Dra. Elia Ramírez Arriaga, del Departamento de Paleontología, Instituto de Geología de la UNAM; quienes me asesoraron en el estudio de los palinomorfos y me permitieron ser su alumno en el curso de Palinología dentro del posgrado-UNAM.

Dra. Silvia Espinosa Matías, del Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Facultad de Ciencias, UNAM; quien me ayudó con el procesamiento de muestras y toma de fotografías de esporas.

M. en C. Ana Rosa López Ferrari, Curadora del Herbario Metropolitano “Dr. Ramón Riba y Nava Esparza” UAMI; quien me asesoró en la técnica de Acetólisis de Erdtman, en esporas de helechos, y me facilitó muestras de esporas de algunos ejemplares, depositados en el herbario a su digno cargo.

Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, Coordinador del Programa de la Maestría en Biología, por su apoyo para la presentación de resultados preliminares de este trabajo, en foros nacionales como el III Congreso Mexicano de Ecología y el XVIII Congreso Mexicano de Botánica.

Ing. Sergio Herrera Castañeda, quien me ayudó en el diseño de la elaboración de las trampas de esporas.

A mi familia toda, por alentarme a superarme día con día.

A Don Pedro Cruz y a su familia; quienes me permitieron muestrear en parte de sus tierras y cuidaron mis trampas pluviométricas durante todo el muestreo anual.

Finalmente quiero agradecer a todas las personas que me ayudaron y amenizaron las salidas al campo: M. en C. Aniceto Mendoza Ruiz, M. en C. Jacqueline Ceja Romero, Dra. Blanca Pérez García, Rafael Trigueros Gómez, Ing. Iván Gómez Jiménez, Bióls. Griselda García Rivera, Nancy Vázquez Pérez, Ricardo Valdez Ávila, Ana Escalante Ruiz, Karla Castillo Espinoza y César Valdovinos Flores.

RESUMEN

Existen pocos estudios sobre la aerobiología de esporas de helechos en ambientes naturales y prácticamente es un tema inédito para México, país en donde se tienen registrados 1024 taxa de pteridofitas (Mickel & Smith, 2004), la mayoría de las cuales habita el ecosistema de bosque mesófilo de montaña; ambiente que se encuentra en riesgo por factores antropogénicos (Rzedowski, 1978).

En un bosque mesófilo ubicado en la Sierra Madre Oriental, subprovincia Carso-Huasteco, en las montañas de Hidalgo, se llevó a cabo un estudio cuyo objetivo fue determinar la composición y variación estacional de la lluvia de esporas de helechos, contrastar su composición con la pteridoflora registrada en la localidad y comparar la lluvia de esporas entre dos sitios con diferentes tipos de vegetación.

El material biológico (esporas y ejemplares de respaldo) se recolectó para elaborar una clave de identificación para las esporas. El muestreo se realizó durante un año, desde marzo de 2009 a febrero del 2010, con tres trampas gravitacionales colocadas en dos sitios; en un fragmento de bosque conservado con estratificación arbórea y pendiente mayor a 20°; y en otro sitio carente de árboles y con pendiente menor a 10°. Mensualmente se elaboraron 3 laminillas semipermanentes que se observaron al microscopio óptico para identificar las esporas de helechos.

Las 2462 esporas de helechos encontradas pertenecen a 158 morfoespecies de las cuales sólo 78 pudieron ser identificadas a especie; de estas 38 se encontraron exclusivamente en la lluvia de esporas y 40 se encontraron tanto en la lluvia, como en la vegetación circundante. La mayor cantidad de esporas fue recolectada en primavera (1,184 esporas) seguida por las estaciones de verano (621), invierno (379), y otoño (278). Se

determinaron patrones estacionales de esporulación para 22 taxa y para 17 se encontraron preferencias de esporulación en función de la precipitación. La mayor cantidad de esporas se encontró en el sitio conservado (70 morfoespecies y 1,856 esporas), de las cuales 39 (1,482 esporas) corresponden al componente local. Este sitio comparte 55 taxa con el área perturbada, donde se encontraron 605 esporas de 64 especies. El índice de Sorensen fue de 0.8358 y el de Czekanowsky de 0.008529. Existen diferencias significativas entre la cantidad de esporas captadas entre ambos sitios ($H=26.53$ $P<0.001$), no así para la cantidad de precipitación.

La diferente deposición del componente alóctono entre las zonas, aunado a las diferencias significativas encontradas y al índice de Czekanowsky, muestran que la cobertura vegetal juega un papel fundamental en la captación de esporas aerotransportadas, actuando como “trampa natural”. El follaje y enramado de los árboles incrementan la superficie de captación en donde las partículas aerotransportadas pueden impactarse y depositarse, aumentando la posibilidad de que diversas especies puedan establecerse; después que la precipitación lave el follaje y enramado, transportando verticalmente las esporas hacia el suelo.

La estacionalidad de la liberación de esporas parece estar influenciada por la disponibilidad de agua, la lluvia de esporas mantiene la flora local, promueve el flujo génico hacia otras poblaciones y la colonización de nuevos hábitats.

ABSTRACT

There are few studies about the aerobiology of fern spores in natural environments and none in Mexico, with 1,024 pteridophyte taxa (Mickel & Smith, 2004) inhabiting especially the cloud forest ecosystem, an environment at risk by anthropogenic factors (Rzedowski, 1978).

In a cloud forest located in the Sierra Madre Oriental, Carso-Huasteco subprovince, in the mountains of Hidalgo, this study was aimed to determine the composition and seasonal variation of rain of fern spores, contrast its composition with the pteridoflora registered at the locality, and compare the rain of spores between two sites with different type of vegetation.

Biological material (spores and vouchers of specimens) was collected to develop a key of identification for spores. Sampling was performed during one year from March 2009 to February 2010, with three gravitational traps each at two sites, a preserved cloud forest patch with a slope of more than 20°; and a disturbed treeless site with a slope of less than 10°. Three preparations of the content of each trap were made monthly and studied under a light microscope to identify all fern spores.

The captured 2,462 fern spores belonged to 158 morphospecies of which 78 could be identified to species level, of these 38 were found exclusively in the rain of spores and 40 were found as sporophytes as well. Most spores were collected in spring (1,184 spores), followed by summer (621), winter (379) and autumn (278). Seasonal patterns of sporulation for 22 taxa were determined and 17 were found to have sporulation preferences depending on precipitation. The greatest spore quantity was found at the preserved site (70 morphospecies and 1,856 spores), of which 39 morphospecies and 1,482 spores corresponded to the local component. Fifty five taxa were shared between preserved and disturbed site, at which 605 spores were captured belonging to 64 species. The index of

Sorensen was 0.8358 and the index of Czekanowsky was 0.008529. There are significant differences between the number of spores captured at both sites, but not for the amount of precipitation.

The differences between sites in the deposition of allochthonous components, the number of species and amount of spores as well as the low Czekanowzky similarity index, show that the vegetation plays a fundamental role in the uptake of airborne spores, acting as "natural trap". Foliage and branches of trees increase the catchment area where airborne particles can impact and deposit, increasing the possibility for a larger number of species to establish after rainfall has washed leaves and branches, carrying spores to the ground.

Seasonality of spore release depends on water availability, and the spore rain maintains the local flora; promotes gene flow to other populations and colonization of new habitats.

ÍNDICE GENERAL

Agradecimientos	5
Resumen	6
Abstract	8
Introducción	12
Marco teórico	14
Pteridofitas, generalidades y producción de esporas	14
Esporas	17
¿Cómo es que las esporas son dispersadas en el aire?	19
¿Qué factores determinan que una partícula biológica permanezca suspendida en el aire por un período de tiempo determinado?	20
Liberación de esporas	23
Aerobiología de helechos	25
Comportamiento de las partículas en el aire	25
Deposición de las partículas	27
Técnicas de muestreo aerobiológico	27
Investigaciones sobre lluvia de partículas biológicas	32
Objetivo General	36
Objetivos Particulares	36
Hipótesis	36
Métodos	37
Área de estudio	37
Muestreo	38
Fase I (Material biológico de respaldo)	38
Esporoteca	39
Fase II (Muestreo de lluvia de esporas)	42
Muestreo Pluviométrico	42

Fase III (Análisis y determinación de patrones fenológicos)	45
Análisis meteorológico	46
Resultados	48
Identificación de ejemplares	48
Esporoteca	48
Descripción de las esporas de helechos presentes en la localidad de estudio	50
Clave para identificación de esporas	61
Muestreo pluviométrico (lluvia de esporas)	68
Análisis y determinación de patrones fenológicos	71
Análisis entre la zona conservada y la alterada	78
Variables meteorológicas	81
Discusión	85
Área de estudio	85
Esporoteca	87
Técnicas de microscopía	118
Lluvia de esporas	119
Precipitación y lluvia de esporas	126
Lluvia de esporas entre ambientes con diferente cobertura vegetal	130
Variables meteorológicas	131
Conclusiones	133
Literatura citada	136
Anexo 1	154

INTRODUCCIÓN

México cuenta con una gran diversidad vegetal, que lo ubica en el 4º lugar a nivel mundial (Toledo, 1994). En el país habitan alrededor de 1024 especies de helechos (Mickel & Smith, 2004), con una mayor concentración en las zonas tropicales y subtropicales del país.

La vegetación con mayor diversidad pteridológica es el Bosque Mesófilo de Montaña (BMM) que a pesar de ocupar el 1% del territorio nacional, alberga al 25% de la flora total del país. Este tipo de vegetación se distribuye de forma casi continua a lo largo de la Sierra Madre Oriental abarcando los estados de San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo, Puebla, Veracruz; en algunas cañadas dispersas sobre el eje Volcánico Transversal, en los estados de Puebla, México y Michoacán; al igual que en la Sierra Madre Occidental, desde Oaxaca y Guerrero (en donde cubre áreas continuas) hasta Sinaloa y Durango; aunque también se puede encontrar en los macizos montañosos de Chiapas (Rzedowski, 1996).

Los helechos o pteridofitas son plantas vasculares cuyas prefoliaciones (hojas jóvenes o primordios foliares) se caracterizan por ser circinadas, se reproducen por esporas y su ciclo de vida presenta una alternancia de generaciones heteromórficas: la esporofítica ($2n$) y gametofítica (n).

La producción de un enorme número de esporas (a veces hasta 50 millones por cada individuo) constituye el medio de reproducción y dispersión de estas plantas. Las esporas al germinar dan origen a la fase gametofítica (haploide) representada por un diminuto cuerpo láminar membranoso, de forma cordiforme (acorazonado), espatulada o irregular, llamado prótalo o gametofito, en el cual se producen los gametos.

Sin embargo, antes de la germinación y la formación del gametofito, se lleva a cabo el proceso de dispersión: las esporas, una vez liberadas, se mantienen en el aire por períodos breves o prolongados de tiempo; enfrentándose a diversos factores físicos (temperatura, viento, humedad,

precipitación, entre otras), que determinan su permanencia en el aire; a esto se le conoce como lluvia de esporas (Simabukuro *et al.*, 1998b); posteriormente son depositadas en el suelo en donde se percolan y pueden permanecer almacenadas en los “Bancos de Esporas” (Dyer & Lindsay, 1992; Ramírez-Trejo *et al.*, 2004).

La aerobiología es la disciplina encargada del estudio de las partículas biológicas presentes en el aire; la cual comenzó a desarrollarse a mediados del siglo XX con el objetivo de comprender los mecanismos de dispersión de enfermedades de plantas, animales y del hombre, con el fin de prevenirlas; por ello la dispersión del polen y de las esporas de hongos han sido bien estudiadas. Esta disciplina requiere del conocimiento no sólo de las partículas biológicas dispersadas en el aire; sino también de los procesos físicos que explican el movimiento de las partículas suspendidas en la aerósfera.

A nivel mundial existen diversos estudios de lluvia de polen y de diversas partículas aerotransportadas (Gregory, 1961). Sin embargo, en el caso de los helechos existen pocos estudios sobre la lluvia de esporas y prácticamente no se conocen antecedentes en ambientes naturales mexicanos lo que justifica la realización del presente estudio.

MARCO TEÓRICO

Pteridofitas, generalidades y producción de esporas

Los helechos y licofitas son plantas vasculares que se reproducen mediante esporas, presentan dos ciclos de vida generales; el heterospórico, en donde hay diferencias morfológicas entre las esporas masculinas (microsporas) y femeninas (megasporas); y el homospórico, en donde una sola espora origina a un gametofito potencialmente bisexuado (Fig. 1.1.).

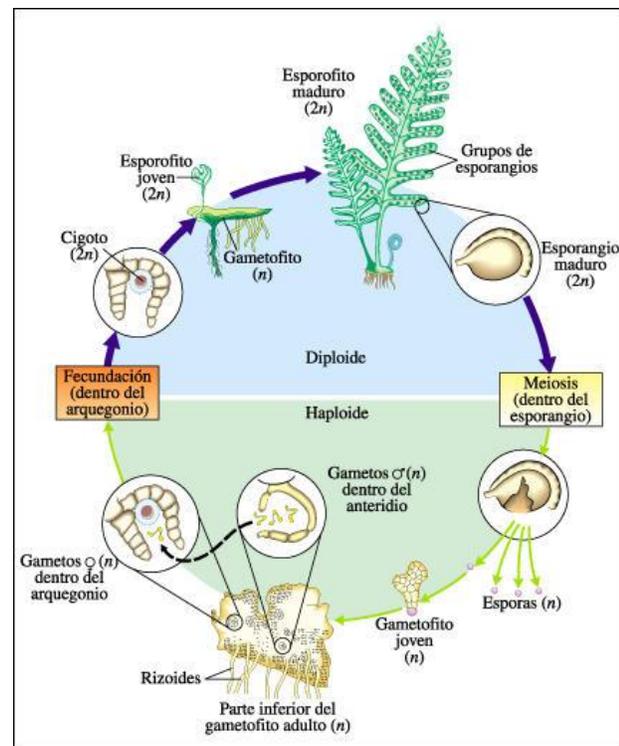


Fig. 1.1.- Ciclo de vida de helechos homospóricos
(Curtis & Barnes, 2008).

El esporofito está constituido por un tallo modificado llamado rizoma, que puede ser rastrero, erecto, decumbente o arborescente, a partir del cual se originan las hojas, que pueden presentar diversos grados de división: con lámina simple, lobada, pinnada, pinnatífida o varias veces pinnada; margen entero, aserrado, crenulado, etc., éstas son deciduas y en el envés de la lámina se desarrollan los soros, que a su vez se encuentran constituidos por esporangios, dentro de los cuales

se forman por meiosis las esporas (estructuras de dispersión), éstas constituyen el inicio de la fase gametofítica.

Los esporangios pueden ser de origen eusporangiado o leptosporangiado. En los helechos eusporangiados, el esporangio se forma a partir de un grupo de células epidérmicas que por divisiones periclinales originan dos tipos celulares; las células parietales externas y las células centrales esporógenas, ambas pueden formar el tapete, pero sólo las centrales forman a las esporas; este esporangio, cuando maduro, se caracteriza por presentar una pared pluriestratificada al menos en alguna fase de su desarrollo y por la producción de numerosas esporas. Además se pueden encontrar esporangios libres o agrupados en un sinangio, el cual se considera "primitivo"; este tipo de estructura se presenta en *Psilotum* L., *Botrychium* Sw., *Ophioglossum* L., así como en los representantes de la familia *Marattiaceae* Kaulf. En los helechos leptosporangiados, el esporangio se forma a partir de una sola célula epidérmica inicial que sufre una división periclinal originando una célula inferior, que formará el pedicelo delgado, y una célula superior, que constituirá una capa de células parietales y una célula interna, esta última a su vez dará origen a las cuatro células iniciales del tapete y un número pequeño de esporocitos; se caracteriza por su pared uniestratificada y por el número reducido de esporas (32 a 64 ó sus múltiplos), se considera el estado derivado por presentar agrupaciones formando los soros (Foster & Gifford, 1959).

A su vez, los soros pueden ser de tres tipos, dependiendo de la sincronía del desarrollo y maduración de los esporangios que lo constituyen (Foster & Gifford, 1959). Así, en un soro simple todos los esporangios que lo conforman maduran uniformemente, liberando simultáneamente a las esporas en un corto período de tiempo. En un soro graduado la maduración de los esporangios es diferenciada; gradual, liberando las esporas poco a poco en un tiempo relativamente mayor. Esta liberación gradual se origina por el lado basípeto del desarrollo de los esporangios; el más viejo en el soro, es el que se encuentra en la región central del receptáculo y es el primero que liberará a las esporas; el último en liberarlas será el que se encuentre mas lejos de la cima del receptáculo. El soro mixto es aquel en el que hay una liberación continua de esporas por la maduración diferenciada de

grupos de esporangios; el desarrollo de éstos es independiente de su posición en el soro y pueden originarse continuamente, lo que prolonga la producción y la dispersión de esporas (Fig. 1.2.), cuando las condiciones ambientales son favorables.



Fig. 1.2.- Tipos de maduración de esporangios presentes en los soros de helechos leptosporangiados. (Modificado de Foster & Gifford, 1959)

De alguna manera la capacidad de liberar esporas continuamente, incrementa la probabilidad de que alguna de éstas alcance una corriente de viento favorable que la pueda dispersar a mayores distancias; otro factor determinante es la altura a la que se encuentra el soro, pues mientras los helechos epífitos permanecen a alturas de entre 1 y 30 m, u ocasionalmente más; posiblemente les confiera una mayor capacidad de dispersión, mientras en las herbáceas terrestres (predominantes en los helechos), encontradas en el sotobosque, que muchas veces no superan los 100 cm de altura; sus esporas sólo serán expuestas a las capas superficiales de aire que difícilmente podrán dispersarlas a grandes distancias. Por ende, en los estudios de dispersión de esporas es conveniente tomar en cuenta la altura a la cual se liberan las partículas, pues posiblemente se encuentre relacionada con la distancia a la que puedan viajar.

Otra característica interesante a considerar en la dispersión de las esporas, es el tipo de apertura o dehiscencia del esporangio; pues mientras algunos helechos poseen una liberación de

esporas simple, como en *Isoëtes* L., en donde el esporangio es prácticamente indehiscente; en algunas especies se observa una dehiscencia activa, denotada por la presencia de células higroscópicas especializadas (anillo) en los esporangios. La ubicación de estas células permite diferentes aperturas; así en *Todea* Willd. ex Bernh., *Anemia* Sw., y *Lygodium* Sw., cuyo anillo se encuentra lateral-subapical, se observa una dehiscencia longitudinal; en *Gleichenia* Sm. y *Plagiogyria* (Kunze) Mett., con anillo oblicuo, se tiene una dehiscencia oblicua; y en la mayoría de los helechos como en *Polypodium* L., *Asplenium* L., *Polystichum* Roth, etc., se denota un anillo vertical (Fig. 1.3), que origina una dehiscencia transversal (Foster & Gifford, 1959).

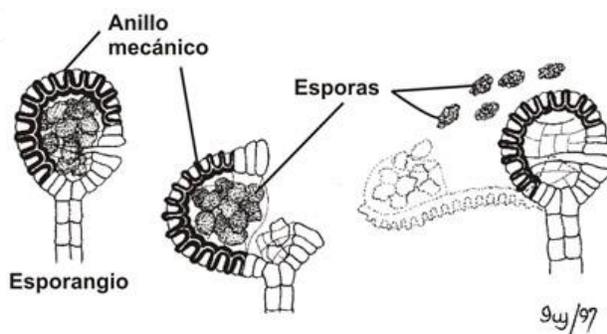


Fig. 1.3.- Dehiscencia de esporangios (Foster & Gifford, 1959).

Esporas

Las esporas, el objeto de estudio de esta tesis, son células eucarióticas generalmente haploides que presentan una cubierta de esporopolenina con diferentes ornamentaciones. Moran (2004) las define como células reproductivas asexuales de un helecho, resultado de un proceso meiótico dentro del esporangio. En organismos homospóricos, a partir de un megasporocito o células madres diploides ($2n$), se obtienen 4 células hijas haploides (n), que usualmente miden entre 25 y 70 μm de diámetro, aunque algunas megasporas de *Selaginella* P. Beauv. pueden llegar a medir hasta 400 μm (Page, 1979) y las megasporas de *Isoëtes* hasta 600 μm (Mendoza-Ruiz, *com. pers.*).

En las especies de helechos y licofitas hay dos tipos básicos de esporas: las isospóricas u homospóricas (esporas morfológicamente similares) que originan a un gametofito bisexuado; y las

heterospóricas, en la que sus esporas presentan una diferencia en tamaño y morfología; las microsporas que originan gametofitos masculinos y las megasporas que originan gametofitos femeninos. En ambos casos (homosporia y heterosporia) se pueden presentar esporas clorofílicas y no clorofílicas; mientras las primeras poseen una alta tasa de respiración que les permite una germinación acelerada (3 días), en detrimento de su viabilidad (muy corta, de horas a unos cuantos días); las segundas poseen tasas mínimas que les confiere una viabilidad prolongada con una germinación lenta. Por ejemplo, las esporas verdes en *Hymenophyllum* Sm. y *Trichomanes* L. poseen unos cuantos días de longevidad, mientras que algunas esporas no clorofílicas, como *Dennstaedtia* Bernh., *Pellaea* Link., *Cheilanthes* Sw., entre muchas otras, poseen períodos de viabilidad más largos; de meses, hasta años; el récord en este aspecto, pertenece a los esporocarpos de *Marsilea oligospora* Goodd., que han germinado después de los 100 años de recolectados (Johnson, 1985).

Existe una amplia bibliografía palinológica en donde se pueden encontrar las características de las esporas de diversos taxa de helechos, así como las definiciones de los conceptos utilizados en su clasificación (Kremp, 1965; Erdtman & Sorsa, 1971, Tryon & Tryon, 1982; Tryon & Lugardon, 1991; Contreras-Duarte *et al.*, 2006; Gardenal *et al.*, 2007; Giudice *et al.*, 2004), tanto en investigaciones morfológicas y del desarrollo (Tryon & Lugardon, 1991), como en estudios de patrones de germinación, morfología y sistemática, entre otros (Pérez-García *et al.*, 2000). Básicamente hay dos formas de esporas en helechos, producidas por diferentes tipos de tétradas (Marengo, 1967) de acuerdo al plano de división de las células madre; las esporas monoletes y las esporas triletes. Las primeras se caracterizan por su simetría bilateral, su lesura linear (originada por el sitio de unión de las esporas en la tétrada tetragonal), su forma elipsoidal a reniforme; son además las más abundantes y se les considera derivadas; mientras que las esporas triletes poseen una lesura en forma de "Y" (producida por una tétrada tetrahédrica), son radialmente simétricas, tienen una forma triangular a globosa-esférica y se les considera, de acuerdo con su aparición en el registro fósil, el tipo primitivo.

Se han realizado estudios morfológicos de las esporas en varias familias de helechos, en los que se reportan datos relativos a tamaño, la forma, el tipo de ornamentación, la presencia o ausencia de perisporio. Dichos estudios han utilizado la microscopía de luz (Erdtman & Sorsa, 1971), la microscopía electrónica de barrido (Tryon & Lugardon, 1991) o ambas (Large & Braggins, 1991).

En México se ha abordado el estudio de esporas de helechos desde diversos enfoques: palinológico (Arreguín-Sánchez *et al.*, 1996), fisiológico (Pérez-García *et al.*, 2007) y recientemente se ha iniciado el estudio ecológico sobre “bancos de esporas” (Ramírez-Trejo, *et al.*, 2004).

¿Cómo es que las esporas son dispersadas en el aire?

Lucrecio, en el año 55 a.c., al observar un rayo de sol dentro de una habitación oscura notó que había partículas que destellaban al pasar por la luz y concluyó que el aire se encontraba formado por numerosos átomos en movimiento (Gregory, 1961). Hoy en día sabemos que el aire, además de constituirse por gases (oxígeno, nitrógeno, bióxido de carbono, etc.) puede contener partículas disueltas de diferentes tamaños. Dichas partículas se mueven constantemente, acarreadas por el aire y pueden permanecer por cortos o largos períodos de tiempo, hasta que se depositan en alguna superficie.

De la misma manera, las esporas de los helechos, como partículas biológicas, se dispersan principalmente por el viento (Schneller, 1998; Ranal, 2004), que es el agente dispersor más importante y permite la colonización de nuevos ambientes; pues, dependiendo de las circunstancias, la dispersión de una spora puede originar alguno de 3 eventos (Werth & Cousens, 1990):

- 1.- El reemplazo de las plantas parentales (mantenimiento de la flora local) por dispersión a cortas distancias.
- 2.- La migración de una población a otra (flujo genético) por dispersión a mediana y larga distancia, esto es, la permanencia de esporas por períodos prolongados en el aire, formando la lluvia de esporas (Page, 2002).

3.- El establecimiento de una nueva población (colonización) por dispersión a grandes distancias, contribuyendo a la colonización de nuevos hábitats (Ramírez-Trejo, 2002; Ranal, 2003).

¿Qué factores determinan que una partícula biológica permanezca suspendida en el aire por un período de tiempo determinado?

Esta pregunta llevó a Edmonds & Benninghoff (1973 *cit in* Lacey & West, 2006) a establecer el concepto de “camino aerobiológico” que comprende tanto factores intrínsecos (hábitat, producción, método de liberación) como extrínsecos: la dispersión propiamente dicha en la que intervienen la dirección del viento dominante, la capacidad aerodinámica de la espora, la velocidad terminal y el diámetro aerodinámico, junto a otras propiedades morfológicas de la partícula, la deposición (por sedimentación o impactación), etc. Así pues, podemos aproximarnos a los factores que influyen en la permanencia de las esporas en el aire.

Los helechos, al igual que todos los organismos vivientes, necesitan sobrevivir y reemplazarse continuamente. Lo curioso en este grupo es que dicho remplazo limita la distribución del esporofito a hábitats favorables para el desarrollo del gametofito. Sin embargo, en algunos lugares de América y Gran Bretaña se han encontrado poblaciones de varios grupos (*Trichomanes* L., *Hymenophyllum* Sm., *Grammitis* Sw. y *Vittaria* Sm.) en los que se ha observado sólo la presencia de gametofitos (Page, 1979).

A pesar de que todos los helechos poseen mecanismos similares de dispersión, determinados como una ventaja evolutiva hacia una alta habilidad migratoria por la tolerancia a las condiciones desfavorables (Page, 2002), y se ha encontrado que algunos pueden dispersarse a más de 800 km (Tryon, 1970), existe controversia al correlacionar la alta capacidad de dispersión con la distribución de algunas especies, pues no se sabe por qué algunos taxa se encuentran distribuidos limitadamente a un área (endemismos), mientras que otros pueden encontrarse ampliamente distribuidos. Podría pensarse que las esporas de las especies distribuidas vastamente poseen características que les confieren ventajas para su dispersión (Page, 2002). Un primer razonamiento a priori sería el de

relacionar la viabilidad como causa directa de la restricción por lo que se podría pensar que las esporas clorofílicas, con viabilidad corta, tendrían una limitante en la dispersión, sin embargo *Equisetum* L., y *Osmunda* L. (con esporas clorofílicas) poseen una amplia distribución y dispersión exitosa similar a las de otros taxa con esporas no clorofílicas.

En la revisión de estrategias ecológicas de los helechos, Page (2002) menciona que las esporas poseen un alto potencial migratorio, que les confiere a éstos una elevada capacidad de posicionarse en sitios con poco acceso, como facies de rocas y sitios epífiticos; gracias a esta facilidad de dispersión, pueden llegar a nuevos sitios en donde frecuentemente se les observa como plantas pioneras, formadoras de hábitats, ya sea en deslaves, terrenos volcánicos nuevos, sean continentales u oceánicos, etc. El ejemplo más documentado es la colonización de la isla Krakatoa en Indonesia, lo que llevó a postular el patrón de dispersión continente → islas oceánicas, y el de isla oceánica → isla oceánica. En su revisión (Page, 2002), menciona que todos los registros sobre la dispersión de esporas son descritos como “potenciales” y sólo en la medida en que se observen en la naturaleza, mediante la realización de estudios y observaciones en campo, se podrá comprender cada vez mejor cómo se lleva a cabo la dispersión a largas distancias, tópico que ha sido un amplio tema de debate (Gregory, 1945; Tryon, 1970; Lloyd, 1974a, 1974b; Peck *et al.*, 1990; Barrington, 1993; Kato, 1993; Lacey & McCartney, 1994; Filipini-de Giorgi *et al.*, 1997; Schneller *et al.*, 1998; Caulton *et al.*, 2000; Dassler & Farrar, 2001; Wolf *et al.*, 2001; Geiger *et al.*, 2007; Arosa *et al.*, 2009; Hovenkamp *et al.*, 2009). Las conclusiones a las que llega Page (2002) son que hay una gradación de esporas a partir del sitio de liberación desde la planta parental, en donde se produce una columna o estela que puede ser transportada a grandes distancias, por acción del viento, dada la gran movilidad de las esporas; es por ello que la dispersión no debe ser considerada como factor limitante de la distribución de los taxa; sino mas bien las condiciones necesarias para el establecimiento del gametofito son las que afectan en mayor medida la presencia de las especies en un ecosistema; y los diversos mecanismos de liberación de las esporas parecen haber evolucionado en respuesta a las presiones de selección para optimizar su movilidad. A este respecto Moran (2008), concuerda con la gran

vagilidad de las esporas y lo ejemplifica con la documentación de esporas de helechos encontrados en muestreos a grandes altitudes; más aún, la versatilidad de algunas esporas permite que logren sobrevivir a muy bajas temperaturas y a exposiciones constantes de luz ultra-violeta (condición imperante en la dispersión a grandes distancias); esto aunado a la presencia de helechos en islas de origen volcánico, nunca conectadas a masa continental, ejemplifica claramente la movilidad de las esporas de helechos; pues al comparar el porcentaje de helechos y licofitas entre la flora de las islas oceánicas (16 - 60 %) y con las de los continentes (5 - 10 %) queda claro que la mayor acumulación de especies sólo puede deberse a la dispersión a grandes distancias. En el archipiélago de Hawaii, en donde el nivel de endemismo de helechos es del 76%, al estudiar la pteridoflora de cada isla (Maui, Oahu, Hawaii, etc.) el nivel de endemismo baja dramáticamente a un 6% en los helechos, mientras que en las angiospermas a un 80%; esto sugiere que el flujo génico (por dispersión de esporas) es constante y muy frecuente, por lo que impide la divergencia evolutiva entre las poblaciones (Ranker *et al.*, 2000).

Aunado a esto, posterior a la dispersión, las esporas pueden permanecer viables en el suelo, formando los bancos de esporas; y si bien, existen numerosos estudios sobre la morfología de las esporas, no se han realizado estudios para observar las implicaciones ecológicas de estas características, salvo resistencia y dispersión en Kramer (1977) y Tryon (1986).

Una de las características que pudieran limitar la distribución es la poca o alta capacidad de la espora para escapar de los hábitats boscosos o densamente cubiertos (como el BMM o los bosques tropicales y subtropicales, en donde se distribuye la mayoría de estos vegetales), pues la misma vegetación actúa como filtro de partículas finas, ya que aumenta la superficie de deposición y disminuye la velocidad del viento (Nathan *et al.*, 2005); esto ha sido ampliamente estudiado (Donat & Buck, 1999). Sin embargo no hay estudios que profundicen en la dispersión de esporas de helechos en ambientes naturales. Por ello Page (1979) recomienda investigar en la ecología la dispersión de las esporas de los helechos; que mejor que estudiar este evento en un ambiente en el que además de encontrarse una vegetación densa, las condiciones de humedad y la casi constante formación de

neblina pudieran actuar como barreras reales en contra de la dispersión de las esporas; por lo que, quizá algunas especies para sortear esta barrera, tengan diferentes patrones estacionales de esporulación.

Liberación de esporas

El primer mecanismo en la dispersión de las esporas, es el que tiene lugar durante la dehiscencia del esporangio maduro de algunos helechos leptosporangiados, pues el anillo al contraerse se comporta como una catapulta. Esto sucede cuando, al disminuir la humedad relativa del ambiente, se genera una presión del anillo por la evaporación de agua en las células que lo constituyen. La tensión que se acumula en el anillo es del orden de 300 o más atmósferas de presión, lo que favorece la liberación, arrojando a las esporas a algunos centímetros (Foster & Gifford, 1959).

Por otro lado; de los tipos de maduración de esporangios, los que tienen la capacidad de liberar esporas continuamente, incrementa la probabilidad de que alguna de éstas alcance una corriente de viento favorable que la pueda dispersar a mayores distancias. Más aún, los tipos gradual y mixto confieren un mayor tiempo de liberación de esporas, incrementando la oportunidad de que alguna de ellas pueda depositarse en un sitio óptimo para germinar y establecerse.

Ahora bien, los helechos arborescentes junto a los epífitos, por la altura a la que liberan las esporas (de 5 a 20 metros o más) incrementan la probabilidad de que algunas de ellas sean dispersadas por alguna ráfaga de viento que las puedan desplazar a mayores distancias. Quizá es por ello que en la comparación de bancos de esporas en tres tipos de vegetación, realizada por Ramírez-Trejo (2002) se hayan encontrado esporas de *Phlebodium pseudoaureum* (Cav.) Lellinger (helecho epífita y rupícola) en el banco de esporas de BMM, sin que encontrara esporofitos de este taxón en la vegetación circundante.

La dispersión de esporas ha sido estudiada y existen algunos ejemplos de la misma; en la recolonización del volcán Krakatoa (Whittaker *et al.*, 1989; Kato, 1993), se registraron las especies vegetales que poblaron la isla, a partir de la catastrófica erupción en 1883, mediante observaciones registradas de 1888 a 1940; en donde se encontraron 11 especies de helechos a tan sólo 5 años del evento volcánico; y para 1930, Ridley (1930) contabilizó 48 especies. Por su parte, Tryon (1970) demostró que la separación de islas del rango de 480 – 800 km no es un gran obstáculo para evitar la migración de la pteridoflora. Otros autores, como During & Horst (1983) encontraron esporas de helechos en suelos muestreados a 4 km de la fuente más cercana. Por otro lado Raghavan (1989) señala que el movimiento de las esporas en el aire no siempre es azaroso; también pueden ocurrir migraciones masivas de esporas como copos o nubes. Raynor *et al.* (1976) determinaron que las esporas de los helechos *Osmunda* L. y *Dryopteris* Adans., con tamaño de 54 μm y de 33 x 45 μm , respectivamente, eran diseminadas por agentes atmosféricos de manera similar a los granos de polen (20 μm), pero se pierden más rápidamente de la atmósfera, pues su tamaño y caída gravitacional son mayores.

Así pues, queda claro que las esporas pueden quedar suspendidas en corrientes de aire turbulento indefinidamente, perder viabilidad y dispersarse; sin embargo, en ausencia de corrientes de aire, o en un tiempo determinado posterior al momento de ser dispersadas; pueden alcanzar el suelo y depositarse para formar bancos de esporas.

Sin embargo, a pesar de la capacidad de dispersión, algunas especies de helechos poseen una distribución restringida; esto quizá se deba a que algún tipo de spora tenga una característica ventajosa que facilite su dispersión. La mejor explicación a priori es la relación de la viabilidad de las esporas. Lacey & West (2006) mencionan que la viabilidad de las partículas (esporas, semillas, etc.) en el aire tiende a decrecer exponencialmente con el tiempo debido a la mortalidad causada por el estrés hídrico (pérdida de agua), la constante exposición a rayos uv, temperaturas extremas, etc., así, mientras el período viable sea menor, resistirán de igual forma a estas condiciones adversas durante

el transporte. Entonces, esporas clorofílicas como en el caso de *Osmunda* y *Equisetum* L. deberían mostrar una distribución restringida por el corto período de viabilidad de sus esporas; pero en la realidad ¡no es así!. Por ello Page (2002) sugiere que la restricción de distribución de helechos se encuentre determinada por la incapacidad de algunas esporas de escapar del ambiente boscoso, mediante corrientes de aire que las puedan dispersar a mayores distancias, más que por la viabilidad de las esporas; aunque no descarta que la dispersión de esporas sea común y que en realidad el factor limitante del establecimiento en nuevos hábitats, sea la capacidad intrínseca de adaptación de las especies.

Aerobiología de helechos

Existen pocos estudios sobre la presencia de esporas de helechos en el aire, pues sólo algunos especialistas, de este grupo de plantas, han abordado esta área. Así mismo, hay pocos trabajos sobre la fenología de poblaciones de helechos, los cuales se basan en la observación directa en campo, de modo estacional, para identificarla; sin embargo, creo que se puede determinar a partir de la lluvia de esporas, porque a pesar de depender de varios factores como la cantidad de esporas producidas por cada planta, la composición florística de la pteridoflora (Page, 1979; Simabukuro *et al.*, 1998a) y las variaciones climáticas; García de Albano (2006) menciona que a partir del conocimiento de los tipos representativos de esporas se puede determinar su presencia en la atmósfera de una región; la cual refleja la composición y fenología de la vegetación; y así se puede establecer la época de liberación y dispersión para los diferentes taxa. Un trabajo pionero a este respecto es la investigación sobre la contribución de las esporas de *Pteridium* a la expansión de este taxa en la península de Yucatán (Ramírez-Trejo, *et al.*, 2011)

Comportamiento de las partículas en el aire

El comportamiento de las partículas dispersadas por el aire es similar al de cualquier partícula que se desplaza dentro de un fluido, también no está exenta de la atracción gravitacional, pero la

fricción que el aire ofrece al paso de su caída libre, se incrementa hasta estabilizarse en lo que se denomina **Velocidad terminal**.

En base a la velocidad terminal, se han realizado varios modelos; el más común es el modelo de Stoke, el cual se utiliza sólo en partículas de 1 a 100 μm de diámetro. Es importante aclarar que dicha ley es sólo para partículas ideales; para estimar la velocidad de cualquier partícula, es necesario determinar su diámetro aerodinámico.

El diámetro aerodinámico de cualquier partícula es el diámetro de una esfera con la misma masa; y se puede calcular a partir de la velocidad terminal por la siguiente fórmula:

$$d = 18.02 \sqrt{Vs}$$

d es el diámetro aerodinámico de la partícula en μm ; y es igual a 18.02 veces la raíz de la velocidad terminal **Vs** (medida en cm s^{-1}).

La ley de Stoke se representa por la siguiente ecuación:

$$Vs = \frac{2}{9} \times \frac{(\sigma - \rho)}{\mu} \times g r^2 \quad \text{en donde:}$$

Vs: velocidad terminal en cm s^{-1} ;

σ : densidad de la partícula en gramos por centímetro cúbico;

ρ : densidad del medio (la del aire es $1.27 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-3}$);

μ : viscosidad del medio (el aire a 18°C tiene una viscosidad de $1.8 \times 10^{-4} \text{ g cm}^{-1} \text{ s}^{-1}$);

g: aceleración de la gravedad (981 cm s^{-2});

r: radio de la esfera en centímetros

La dispersión de cualquier partícula en la atmósfera depende del movimiento de masa de aire; la turbulencia o diferencia térmica del fluido que la transporta, o por el cual se desplaza; las características de la partícula como forma, tamaño, densidad, textura de la superficie, etc., afectan mediante el cambio de la aerodinámica y la velocidad terminal (Lacey & West, 2006).

Deposición de las partículas

¿Qué factores promueven la sedimentación de las esporas? Todas las diásporas aerotransportadas son atraídas a la superficie terrestre (suelo) por acción de la gravedad; pero debido al tamaño diminuto que poseen, la fuerza de atracción es menor en comparación con la fricción y velocidad del viento, por ello son dispersadas, pero en algún momento llegarán a la capa límite laminar y se depositarán en alguna superficie (Gregory, 1961). Sin embargo, la precipitación se considera como el factor de deposición de partículas más importante (Simabukuro *et al.*, 1998a; Ramírez-Trejo, 2002; Simabukuro *et al.*, 2000). También se ha notado que en las primeras lluvias, la mayoría de las esporas que se encuentran en el aire son depositadas en el suelo; y las condiciones húmedas pueden favorecer la deposición de partículas durante su desplazamiento.

La deposición a partir del viento puede ser por sedimentación, cuando la espora se posa sobre algo; o por impactación, cuando la partícula choca con algo durante su trayectoria y queda atrapada, como en el caso del polen anemócoro de las angiospermas, que dispersado por el viento choca con la superficie pegajosa del estigma, donde queda atrapado. El evento de la deposición ha sido estudiado para poder realizar muestreos de los corpúsculos contenidos en el aire (Lacey & West, 2006).

Técnicas de muestreo aerobiológico

Algunas de las técnicas de muestreo empleadas son:

1) La sedimentación gravimétrica, en la que las partículas “caen” en una superficie recolectora de modo natural, por acción de la gravedad; 2) los métodos de impactación inercial, en donde las partículas son recolectadas por el desvío del aire en donde viajan, pues las partículas tienden a conservar su trayectoria ante el viraje repentino del aire que las transporta; y 3) método de filtración, en el que las partículas son retenidas en un sustrato que impide su paso.

Para muestrear las partículas se han probado y diseñado numerosos aparatos, desde el aereoconoscopio de Cunningham, basado en la impactación por inercia o los simples recipientes de Darwin, basados en la sedimentación gravimétrica (Gregory, 1961) hasta las trampas de ciclón utilizadas en hospitales que permiten la posterior identificación de partículas biológicas por técnicas moleculares (Lacey & West, 2006). El ingenio y creatividad de algunos investigadores los ha llevado a la construcción de un sinnúmero de trampas de polen; desde las más sencillas que consisten en portaobjetos con cinta pegajosa o embudos, que se basan en gravimetría; hasta trampas más sofisticadas como la de Hirst o Burkard, en donde se puede establecer una relación de muestra por volúmen colectado en un tiempo definido. Los métodos más empleados se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1.- Métodos de muestreo de partículas aéreas más utilizados.

Método	Sistema utilizado	Referencia
Gravimétrico	Caja petri	Brown, 1971
Gravimétrico	Muestreo de musgo	Rymer, 1973
Gravimétrico	Adhesivo –pluviómetro	Melhem & Makino, 1978
Gravimétrico	Suelo	Limón, 1980
---	Fenología	Sato, 1982
Gravimétrico	Muestreo suelo y musgo	Tovar, 1987
Gravimétrico	Muestreo suelo y musgo	Tejero-Díez <i>et al.</i> , 1988
---	Recomienda impactación	Harriet, 1995
Gravimétrico	Adhesivo – pluviómetro (2)	Simabukuro <i>et al.</i> , 1998a
Gravimétrico	Pluviómetro	Bush & Rivera, 1998
Gravimétrico	Pluviómetro	Simabukuro <i>et al.</i> , 1998b
Impactación	Trampa volumétrica automática	Yang & Chen, 1998

Tabla 1 (cont.)		
Gravimétrico	Pluviómetro	Simabukuro <i>et al.</i> , 2000
Gravimétrico	Muestreo de suelo	Anupama <i>et al.</i> , 2002
Impactación	Trampa volumétrica automática	Kasprzyk, 2004
Gravimétrico	Pluviómetro	Gosling <i>et al.</i> , 2005
Gravimétrico	Pluviómetro	García de Albano, 2006
Impactación	Trampa volumétrica automática	Murray <i>et al.</i> , 2007

Las trampas más utilizadas para este tipo de estudios son:

a) **Trampas gravimétricas:** este tipo de trampas consisten en una superficie expuesta para capturar a las partículas que se depositan por acción de la gravedad. Son sencillas y baratas; por eso son ampliamente utilizadas. Sin embargo, dependiendo de la finalidad del estudio y las características de la superficie recolectora (es común que se utilice algún material pegajoso como grasa, jalea de petróleo, diurex, gelatina, etc), se debe proteger, o no, de la precipitación; por ello es frecuente encontrar, en la bibliografía, el uso de pluviómetros rústicos como trampas recolectoras, pues además de coleccionar la totalidad de partículas en el aire (según el modelo de Tauber, 1967), pueden servir como indicadores de la precipitación durante el muestreo (García de Albano, 2006). La desventaja de estas trampas es que no pueden permanecer por períodos prolongados, pues la capacidad de retener a las partículas puede disminuir con el tiempo debido a la saturación de las superficies, pérdida de adhesividad o saturación del contenedor pluvial (Simabukuro *et al.*, 2000).

b) **Trampas naturales:** otras de las trampas usadas consisten en muestras de suelo o material vegetal sumamente poroso, como el musgo, de las que se extraen las esporas por lavados abundantes, ó por otras técnicas (Pires *et al.*, 1998), sin embargo, la posición de estas trampas naturales influye en los resultados, pues además de las partículas aéreas, pueden atrapar también las partículas ya depositadas, arrastradas por las escorrentías (Limón, 1980; Tovar, 1987; Tejero-Díez *et al.*, 1988).

c) **Trampas por impactación:** se basan en la inercia de las partículas transportadas por un fluido (aire) y maximizan su captura mediante el uso de superficies adherentes y por incrementar la velocidad del aire mediante extractores que pueden permitir la medición del aire total muestreado. Actualmente es el tipo de trampa más utilizado en campo; pero su desventaja es su alto costo aunado a la disponibilidad de fuentes de energía eléctrica (Lacey & West, 2006).

d) **Otros tipos de trampas:** como el ciclón y mini ciclón (Echeverri, 2006), consisten en un recipiente de forma de embudo unido a un extractor; el recipiente tiene una entrada de aire tangencial que por la acción del rotor provoca un vórtice de aire descendente, en el que las partículas por la fuerza centrífuga se van depositando en la pared del recipiente, desplazándose hacia el fondo (Fig. 1.4).

Este último tipo de recolector es el más preciso, pues permite coleccionar el 99% de las partículas en el aire, por ello se emplea en la industria farmacéutica y hospitalaria para determinar la sanidad de áreas asépticas. Las ventajas y desventajas de los tipos de muestreadores se presentan en la Tabla 2.

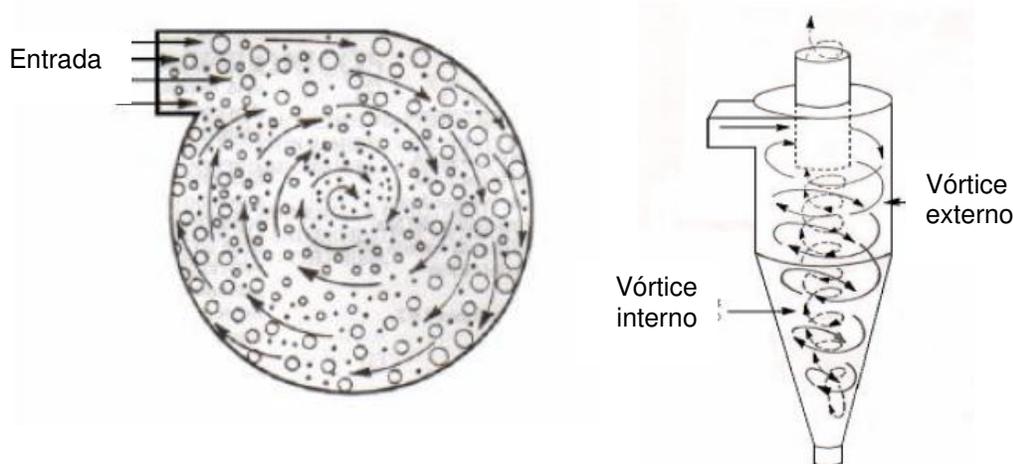


Fig. 1.4.- Estructura de un muestreador tipo ciclón

(Echeverri, 2006).

Tabla 2.- Tipos de trampas mostrando sus ventajas y desventajas

Trampa	Principio	Ventajas	Desventajas
Suelo	Gravimétrico	Económico, sencillo, sin límite de saturación, no requiere mantenimiento	No toma en cuenta arrastre por escorrentías, ni por lluvia (no representativa), laborioso proceso de separar esporas, vulnerable a errores. No da información volumétrica
Musgo	Gravimétrico-impactación	Económico, sencillo, sin límite de saturación, no requiere mantenimiento	No toma en cuenta arrastre por escorrentías, ni por lluvia (no representativa), manipulación de muestras vulnerable a errores. No da información volumétrica
Pluviómetro	Gravimétrico	Económico, sencillo, de fácil construcción, no hay límite de saturación, mayor representatividad e indica precipitación. Puede permanecer por períodos prolongados sin mantenimiento	No identifica el agente de deposición de las partículas (lluvia o aire), es necesario extraer las partículas para procesarlas. Sólo da información volumétrica de la precipitación, no del viento. Baja tasa de muestreo
Adhesivo	Gravimétrico-impactación	Económico, de fácil construcción y manejo	Saturación rápida, períodos cortos de recolecta (5 días), no aporta información sobre el viento y su eficiencia varía con la velocidad de éste. Necesita orientarse hacia el viento para obtener una mejor representatividad. Baja tasa de muestreo
Aeroconoscopio	Impactación-inercial	Económico, se orienta automáticamente hacia el viento, de fácil construcción	Saturación rápida, colecta máxima 24 h no da información volumétrica. Baja tasa de muestreo
Caja petri	Gravimétrico-impactación	Posibilidad de observar partículas viables e inviables; así como el desarrollo de gametofitos/esporofitos, para facilitar la identificación	También puede favorecer el desarrollo de hongos y bacterias; Dificultad de realizar conteo de partículas. Puede retardar y alterar el desarrollo de los organismos, dificultando su identificación. Baja tasa de muestreo
Burkard Hirst	Impactación por succión	Estandarizado, volumétrico, controla el flujo de aire, con mecanismo de saturación gradual. Además se puede determinar la densidad de partículas por m ³ de aire a cada hora del día, posee el menor índice de contaminación y algunos modelos poseen mecanismo automático de encendido/apagado	Costoso, requiere de electricidad (12- 110/120 v), intervalos de muestreo de 1 o 7 días. Requiere de supervisión para evitar quemar el motor. Tiene pérdida de eficiencia por saturación
Rotorod	Inercial-impactación	Económico, portátil, compacto, puede funcionar con pilas de 9 v, sencillo de instalar, ligero. Se puede cuantificar indirectamente el volumen de aire muestreado para obtener la densidad de partículas en el aire. Mediana tasa de muestreo (optimizada por la rotación)	Debe de protegerse de la lluvia para que sea eficiente. La determinación del volumen muestreado es indirecto y se encuentra sujeto a errores; debe de protegerse de insectos. La preparación de la trampa puede ser sujeta a contaminación; así mismo, se requiere transferir la muestra para su identificación
Ciclónica	Ciclónico-centrífugo	No posee límite de saturación, tasa mayor de retención de partículas. Posibilidad de fabricar artesanalmente	Necesita corriente de 12 ó 100/120 v, costoso

Tabla 2 (cont.)

Andersen	Impactador en cascada	Igual que la de Burkard, además separa automáticamente las muestras por tamaño de las partículas	Véase Burkard; además incrementa el tiempo de procesamiento de muestras por la separación de partículas por tamaño
Sin nombre	Impactador virtual	Similar a Burkard, además retiene el 99% de partículas del aire. Versatilidad de la superficie de deposición (agua, medio de cultivo líquido selectivo, aceite mineral, etc.) Las muestras pueden ser procesadas para microscopía, crecimiento, inmunología, análisis moleculares o bioquímicos. Puede determinar automáticamente partículas viables de inertes por citometría de flujo	Similar a Burkard
Sin nombre	Filtros sólidos	Permite colectar un rango de partículas de interés o separar por tamaño en varios filtros (cassete). Volumétrico	Costoso, además es difícil montar las partículas para su observación. Los filtros pueden romperse por el flujo de aire
Sin nombre	Filtros líquidos	Versatilidad del filtro (agua, medio de cultivo líquido selectivo, aceite mineral, etc.). Eficiencia del 99 al 100%, posibilidad de observar desarrollo de gametofitos/esporofitos	Puede favorecer el crecimiento de bacterias u hongos (en caso de medio de cultivo)

Investigaciones sobre lluvia de partículas biológicas

Algunos autores han investigado el papel que juega la vegetación en la dispersión de partículas, tales como las esporas y el polen (Raynor *et al.*, 1974, 1975, 1976; Aylor & Ferrandino, 1989, Bush & Rivera, 1998). El primer autor menciona que la dispersión en un área descubierta difiere significativamente de la observada en áreas boscosas; su estudio consistió en determinar la trayectoria de una columna de partículas en un área abierta, en el borde de un área boscosa y dentro de un bosque. Para ello midió temperatura, dirección y velocidad del viento, presión, humedad relativa y la cantidad de partículas colectadas a diferentes alturas (de 1.75 a 45.7 m), en una superficie boscosa de 1 ha; determinó que los vientos disminuyen su velocidad al aproximarse al bosque, dentro de él hay un incremento en la turbulencia horizontal y vertical que se estabilizó a 60 u 80 metros dentro del bosque, a partir del cual se determina una corriente interfustal; así mismo indica que por debajo del dosel hay una inversión de temperatura provocada por el calentamiento desigual de las hojas en las coronas de los árboles, que aunada a la superficie rugosa crean una dinámica de

turbulencia por debajo del dosel, en donde hay una mezcla del aire. Estos resultados, concuerdan con el modelo de Tauber (1967) quien cita que el comportamiento diferenciado del viento en el bosque, describe un viento fuerte por encima de la vegetación ($4-10 \text{ ms}^{-1}$), un viento mediano justo encima de la vegetación ($2-6 \text{ ms}^{-1}$), y un viento ligero en el espacio interfustal ($0.5-1.5 \text{ ms}^{-1}$); justo en el dosel se da un intercambio entre los vientos por la constante turbulencia generada por la filtración entre las ramas y el follaje, además menciona que es frecuente la generación de vientos ascendentes por la diferencia térmica que influye en una variación de la densidad de los vientos. Este modelo originalmente propuesto por Tauber (1967) ha sido ampliamente utilizado tanto para estudios de dispersión como para estudios paleobotánicos y palinológicos (Traverse, 2007; Bunting, 2008).

Aparentemente son pocos los trabajos que se han realizado sobre lluvia de esporas de helechos (Page, 1979; Simabukuro *et al.*, 1998a, 1998b) pues la mayoría de las investigaciones son realizadas sobre la lluvia de polen o esporas fúngicas, quedando excluidas las esporas de helechos (Kasprzyk, 2004), por otro lado no se conocen antecedentes en ambientes naturales mexicanos. Bajo la premisa de García de Albano (2006) se podría establecer la relación entre la composición de la lluvia y los bancos de esporas de una localidad, en la que se espera no haya diferencias significativas entre la composición de ambas; así pues en un trabajo previo sobre bancos de esporas (Ramírez-Trejo *et al.*, 2004) se establece que los bancos más grandes se encuentran en los estratos superficiales del suelo en el bosque mesófilo de montaña (BMM); además menciona la presencia de esporas alóctonas que, provenientes de otras localidades mediante dispersión a larga distancia, contribuyen en la formación de los bancos de esporas; en los tres tipos de vegetación estudiada (bosque mesófilo de montaña BMM, matorral xerófito MX y bosque de pino-encino BPE), se encontraron diásporas de taxa presentes en los bancos de esporas; pero ausentes (no se encontraron esporofitos) en la vegetación circundante (*Pellaea* Link, *Pityrogramma* Link, *Thelypteris ovata* R.P.St. John var. *lindheimeri*, *Thelypteris* Schmidel y *Pteris altissima* Fée; en matorral xerófito; *Pityrogramma*, en bosque mesófilo de montaña; y *Asplenium formosum* Willd junto con *Phlebodium pseudoaureum* (Cav.) Lellinger, en bosque de pino-encino), a estas especies se les nombró exclusivas de bancos de esporas y tuvieron su mayor frecuencia en el ambiente abierto MX con 5 especies; mientras los otros

tipos de vegetación, menos expuestos, tuvieron 1 (BMM) y 2 especies (BPE); estos resultados sugieren que es más factible que una spora se deposite en el suelo de un ambiente con poca cobertura vegetal, como lo es el matorral xerófilo; sin embargo, considero que la época del muestreo (durante el mes de abril) y el censo de la vegetación empleado (radio de 200 m) influyó en estos resultados; pues *Pellaea* es un género común en MX, al igual que *Thelypteris* lo es para BMM y quizá su ausencia en la vegetación circundante se deba más a la falta de lluvias o al sesgo por el área de muestreo. Sin embargo, el alto índice de similitud de Sorensen entre el banco de esporas de MX y BMM (61.5%), aunado al análisis de estos taxa nos muestra que las especies alóctonas halladas en el MX provienen del BMM y nos sugiere que los vientos húmedos-ascendentes del golfo, con dirección este-oeste, constantes a lo largo del año, podrían ser factores de dispersión y que quizá, la cobertura vegetal del BMM no es un obstáculo que impida completamente el escape de las esporas hacia otros ambientes; pues en BPE también se observó una menor riqueza de especies en el banco de esporas, a pesar de su cobertura vegetal. Así pues podríamos considerar que el dosel vegetal solo limita un poco la dispersión, pues en MX en donde hay una mayor exposición al viento por la poca altura de la vegetación, las esporas no se enfrentan a una gran superficie de deposición que además oponga resistencia al viento y disminuya la velocidad de éste. Así, podrían tener mayor probabilidad de dispersarse a grandes distancias. El planteamiento de la cobertura vegetal como limitante a la dispersión fue abordado por Raynor *et al.* (1974), quienes encontraron que existe una diferencia de temperatura por arriba y en el dosel, provocada por un calentamiento desigual de las copas de los árboles; dicho calentamiento y el enramado crean una dinámica de turbulencia justo debajo del dosel, en donde predominan las corrientes verticales que favorecen el intercambio de partículas entre las capas de aire del dosel y la capa superior.

Los métodos más usados para la determinación de los taxa presentes en la lluvia de esporas son la comparación de fotografías de esporas en fresco, o preparadas por acetólisis (Erdtman, 1960); por fotomicrografías de microscopía electrónica de barrido (Simabukuro *et al.*, 1998b) y la bibliografía *ad hoc* (Foster & Gifford, 1959; Erdtman & Sorsa, 1971; Tryon & Tryon, 1982; Tryon & Lugardon, 1991).

Los estudios sobre la presencia de esporas de helechos en el aire son pocos, la mayoría de las investigaciones se realizan sobre la lluvia de polen pues hay pocos especialistas en helechos que han abordado esta área.

La composición de la lluvia de esporas varía a lo largo del año, pues depende de varios factores como la cantidad de esporas producidas por cada planta, la fenología y la composición florística de la pteridoflora (Page, 1979; Simabukuro *et al.*, 1998b); y las variaciones climáticas (García de Albano, 2006), además la permanencia de las esporas en el aire puede estar relacionado a la morfología de las esporas (tamaño, ornamentación, coeficiente de sedimentación, etc), la forma biológica del esporofito que las produce (no es lo mismo un epífito sobre un *Quercus* L. que un terrestre rastrero, o un arborescente de 10 metros) y los factores externos que son influenciados por el ambiente (viento, humedad relativa, temperatura, etc.), además que las condiciones micrometeorológicas dentro de la cobertura vegetal influyen directamente, así como de los microclimas que se producen, pues no hay las mismas condiciones en los espacios interfustales de los árboles que bajo el dosel o sobre él.

Se determinó trabajar en el estado de Hidalgo, cuya pteridoflora no ha sido bien estudiada y asciende a 314 taxa (Gómez-Noguez *et al.*, 2012), por su cercanía a la ciudad de México, además que es el tercer estado con mayor superficie ocupada por Bosque Mesófilo de Montaña, en donde los helechos son más representativos y se propuso la localidad de Río Malila debido al conocimiento de la zona por estudios previos de otra índole (florística, banco de esporas, y morfogénesis de la fase sexual de diversos géneros, entre otros.)

OBJETIVO GENERAL

Determinar la composición y variación estacional de la lluvia de esporas de pteridofitas en la localidad de Río Malila, municipio de Molango, Hidalgo.

OBJETIVOS PARTICULARES

- a) Determinar los taxa de helechos presentes en la lluvia de esporas.
- b) Definir el patrón de variación de la composición florística de helechos en la lluvia de esporas a lo largo del año.
- c) Comparar la diversidad de esporofitos de helechos presentes en la localidad con los taxa del mismo grupo representados en la lluvia de esporas.
- d) Elaborar una esporoteca, con los helechos encontrados en el sitio de estudio.

HIPÓTESIS

- ⊙ “Si se han caracterizado las corrientes de viento que se desplazan dentro de los bosques y que pueden transportar partículas como las esporas y si éstas, como todas las partículas de dispersión aerotransportadas, tienden a depositarse en el suelo por la acción de la fuerza de gravedad
- ⊙ **entonces** las esporas que se depositen en el suelo de una localidad pueden reflejar su composición, y a partir de su presencia en diferentes épocas estacionales podremos determinar la fenología de los taxa a los que pertenecen”.

MÉTODOS

Área de estudio

La localidad se sitúa al noreste del estado de Hidalgo, a 200 metros dentro del bosque, al lado de la carretera federal 105 Pachuca – Tampico; en el kilómetro 118, entre el rancho San Antonio y la Finca Casaigne, en la región de la Sierra Alta, con coordenadas $20^{\circ}43'21''$ N y $98^{\circ}43'36''$ O, a una altitud de 1507 msnm (Fig. 2.1). Se encuentra en la provincia fisiográfica de la Sierra Madre Oriental, subprovincia Carso Huasteco. Pertenece al municipio de Molango de Escamilla, en donde predomina el clima C(fm) b(e)g (templado húmedo con lluvias todo el año); el tipo de suelo es Luvisol órtico y Cambisol éútrico, los afloramientos rocosos corresponden a rocas sedimentarias (calizas y lutitas) del Jurásico superior (Ramírez-Trejo, 2002).



Fig. 2.1.- Mapa del estado y la localización del sitio de estudio.

La vegetación predominante en la zona es el Bosque Mesófilo de Montaña, sin embargo la actividad antrópica ha perturbado la vegetación original, principalmente en zonas con poca o nula pendiente; por lo que existen algunos manchones de BMM dispersos entre cañadas. Dentro de la variada fisiografía de la zona, podemos encontrar dos áreas bien delimitadas:

Zona conservada.- Presenta un relieve variado, con zonas accidentadas en donde abundan las pendientes pronunciadas de 15 a 45°, e incluso 80°; son de difícil acceso pues forman barrancas a lo largo del arroyo. Esta zona se caracteriza por poseer un estrato arbóreo bien definido de 20 a 30 m

de alto, en donde predominan elementos de *Quercus* spp., y otras leñosas entre las que destacan *Alnus arguta* (Schltdl.) Spach, *Clethra mexicana* D.C., *Liquidambar styraciflua* L. y *Tilia mexicana* Schltdl. La pteridoflora de esta zona se encuentra bien representada por *Ctenitis equestris* (Kunze) Ching, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Dennstaedtia globulifera* (Poir.) Hieron., *Holodictyum ghiesbreghtii* (E. Fourn.) Maxon, *Tectaria heracleifolia* (Willd.) Underw., y varias *Polypodiaceae* J. Presl & C. Presl de los géneros *Pecluma* M. G. Price, *Polypodium* L. y *Campyloneurum* C. Presl, entre otros.

Zona perturbada.- Presenta poca o nula pendiente, por lo que ha sido deforestada, para su utilización agrícola, sin embargo la presencia de numerosos mamíferos, como roedores, así como aves y demás fauna local, provocó que la producción de grano (maíz, frijol, haba, etc) fuera muy baja, por lo que fueron abandonadas (Pedro Cruz, com. pers.). Dicha área carece de un estrato arbóreo definido, y es común observar numerosas herbáceas de las familias Asteraceae Benth & C. Presl, Labiatae Juss., y diversas anuales. Su pteridoflora se encuentra representada por *Adiantum andicola* Liebm., *Cheilanthes notholaenoides* (Desv.) Maxon ex Weath., *Mildella intramarginalis* (Kaulf. ex Link.) Trevis., *Pellaea ovata* (Desv.) Weath. y algunas especies de *Selaginella* P. Beauv.

Muestreo

Fase I (Material biológico de respaldo)

Se realizaron 14 salidas al campo en diferentes meses (de febrero del 2009 a marzo del 2010), y se recolectaron 74 ejemplares de respaldo (Figs. 2.2 y 2.3), conforme a lo descrito por Lorea & Riba (1990). El material biológico se obtuvo en el sitio de estudio (en aproximadamente 25 hectáreas) y en diferentes localidades adyacentes (Eloxochitlán, San Bernardo, La Calera, Nonoalco). Cada ejemplar se identificó utilizando las claves incluidas en la obra de Mickel & Smith (2004) conforme al sistema de clasificación de Smith *et al.* (2006).

De cada ejemplar fértil se obtuvieron esporas¹ mediante la recolección de pinnas con esporangios maduros y cerrados, éstos se colocaron en sobres de papel manila y se dejaron secar durante 15 días para la liberación natural de las esporas (Pérez-García, 1988). El contenido de los sobres fue tamizado en una malla Mont Inox n° 200, de 0.074 mm de diámetro, para eliminar los restos de esporangios e indusios. El material obtenido se guardó en viales de plástico etiquetados con el nombre de cada especie y el número de colecta.



Fig. 2.2.- Recolección de ejemplares de respaldo.



Fig. 2.3.- Prensado de material recolectado.

Esporoteca

Las esporas fueron montadas, tanto en fresco, como acetolizadas (técnica usual de Erdtman); en portaobjetos con gelatina glicerizada. Veinte esporas de cada especie tomadas al azar, se observaron al microscopio óptico y se midieron con una rejilla micrométrica, los ejes polar y ecuatorial, el grosor de la exospora y el perisporio; así mismo, se tomaron fotografías de las vistas usuales (polar, ecuatorial y distal) y se determinaron las características de cada espora (ornamentación, estratificación general, tipo apertural, etc) conforme a Punt *et al.* (2007), Kremp (1965) y Lellinger (2002). De igual manera, se montaron y observaron en Microscopía electrónica de Barrido (MEB) obteniendo un acercamiento de la cubierta de la espora (perisporio o exospora) a 5000 X.

¹ En el caso de *Selaginella* se obtuvieron únicamente microesporas, pues las megaesporas tienen muy poca capacidad de dispersión aérea por su tamaño.

El proceso de montaje para cada técnica empleada se describe a continuación:

Montaje en fresco.- Con un pincel se tomaron esporas y se colocaron sobre una gota de gelatina glicerizada en estado líquido, depositada sobre un portaobjetos etiquetado con el nombre de la especie y el número de ejemplar de respaldo al que pertenece (Fig. 2.4); posteriormente, se colocó un cubreobjetos y se dejó a temperatura ambiente durante 24 horas, pasado ese tiempo, se limpió el excedente y se selló utilizando barniz de uñas transparente. De esta forma se realizaron 216 preparaciones que fueron observadas al microscopio óptico Olympus BX41.

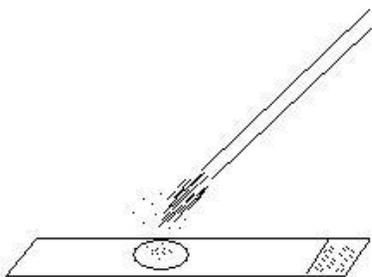


Fig. 2.4.- Montaje de esporas.

Acetólisis.- Se empleó la técnica de acetólisis de Erdtman (1960), con el propósito de disolver el contenido celular y apreciar claramente la estructura y ornamentación de la pared de la espora; se colocaron esporas en tubos de ensayo de 15 ml a los que se les agregó ácido acético glacial (con el propósito de deshidratar), se centrifugó a 1500 rpm durante 3 minutos (en una centrífuga Sol Bat J500); se desechó la fase acuosa y las esporas precipitadas se resuspendieron con la mezcla acetólica, para ello en cada tubo se vertieron 4.5 ml de anhidro acético, seguido de 0.5 ml de ácido sulfúrico concentrado; los tubos se mantuvieron a baño maría a 70°C en constante agitación, durante 7 minutos; al término de los cuales se les agregó ácido acético glacial (para detener la reacción acetólica), se centrifugaron nuevamente y se desechó la fase acuosa en agua corriente. Posteriormente se enjuagaron tres veces con agua destilada; en cada enjuague se centrifugó y desechó el sobrenadante. Finalmente los precipitados de cada tubo, se condensaron en viales de 5 ml

de capacidad a los que se les agregó agua destilada. De estos viales se tomaron alícuotas con una pipeta Pasteur, que se colocaron sobre un portaobjetos, inmediatamente se virtió una gota de gelatina glicerinada en estado líquido y se colocó un cubreobjetos, se dejó secar, se limpió y selló; posteriormente se observó al microscopio óptico Olympus BX41 (Japón).

Microscopía Electrónica de Barrido MEB.- Se tomaron esporas utilizando un pincel de pocas cerdas, y se espolvorearon en cinta adhesiva de doble cara², conductiva de carbón, colocada sobre un portamuestras de aluminio; se cubrieron con una capa fina de oro-paladio mediante una ionizadora Denton Vacuum Desk II (USA), posteriormente se observaron al microscopio electrónico de barrido Jeol JSM-5310LV (Japón), mediante el cual se obtuvieron imágenes digitales e impresiones de las esporas en papel térmico, de la vista polar, distal, ecuatorial y un acercamiento de su superficie.

Se describieron las esporas tomando en cuenta las siguientes características: La forma en vista polar (VP) y vista ecuatorial (VE); color, longitud del eje polar (EP) y eje ecuatorial (EE); forma, tomada a partir del índice eje polar / eje ecuatorial (P/E) y la ornamentación (O). Algunas características adicionales fueron el grosor del perisporio (Per), de la exospora (Ex), largo de la espina (Eq), el diámetro (D) y el ancho de la tétrada (Ttrd); vistas en microscopía óptica, a 100x (MO) y microscopía electrónica, diversos aumentos, (MEB).

Con los datos obtenidos de las mediciones realizadas y la descripción de cada espora se elaboró una clave para la identificación de esporas de la localidad, basado en terminología de Punt *et al.* (2007) y Sáenz (2004).

² No se realizó la deshidratación gradual en alcohol, ni se utilizó la deshidratación al punto crítico, por considerar que la esporopolenina engrosada en esporas de helechos, no requieren un procedimiento utilizado en estructuras lábiles como los gametofitos, o los harmomegáticos granos de polen.

Fase II (Muestreo de lluvia de esporas)

Muestreo pluviométrico

Se muestrearon dos áreas con diferente tipo de vegetación: un fragmento de BMM conservado, con un estrato arbóreo definido, descrito anteriormente y una vegetación secundaria (huerto abandonado) colindante, con poca pendiente. Mensualmente en cada sitio se colocaron 3 trampas pluviométricas durante un año, de marzo de 2009 a febrero del 2010. Dichas trampas consistían de una garrafa con capacidad de 2 litros, a las que se les añadió 100 ml de glicerina; así mismo se les adaptó, en la parte superior, un embudo de 9 cm de diámetro (con superficie de captación de 63.62 cm^2) a los que se les colocó una malla mosquitera para evitar la deposición de detritos mayores e insectos (Fig. 2.5 A y B).

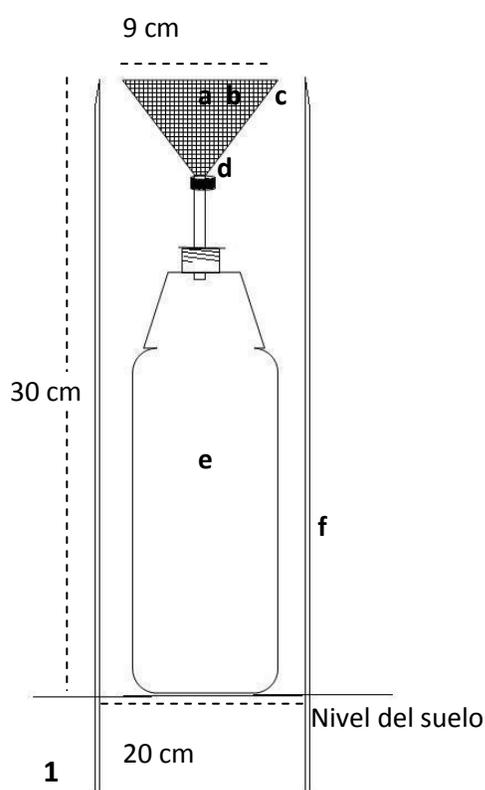


Fig. 2.5.- Trampa pluviométrica diseñada para el presente estudio.

1.- Esquema general en donde se ve la garrafa de 2 litros de capacidad (e) a la que se le adaptó un embudo de 9 cm de diámetro (b), cubierto de malla mosquitera (d); con y una base (f) de borde biselado (c) y área de muestreo (a) a 30 cm del suelo.

2.- Trampa colocada en sitio perturbado.

Estas trampas fueron colocadas mensualmente; para obtener un total de 72 muestras anuales, 36 para cada sitio. La cantidad de agua contenida en las trampas se midió (Fig. 2.6A), para obtener el volumen de precipitación (volumen final – volumen inicial) y filtró con una malla de 100 μm (Fig. 2.6B), para eliminar detritos, y posteriormente con una malla de 20 μm (Fig. 2.6C), en donde se capturaron todas las partículas de 20 a 100 μm (incluyendo a las esporas). Posteriormente, la malla se enjuagó y se conservó el líquido de enjuague, que se condensó a 5 ml de donde se tomaron alícuotas (3 gotas) para elaborar 3 preparaciones semipermanentes por trampa.

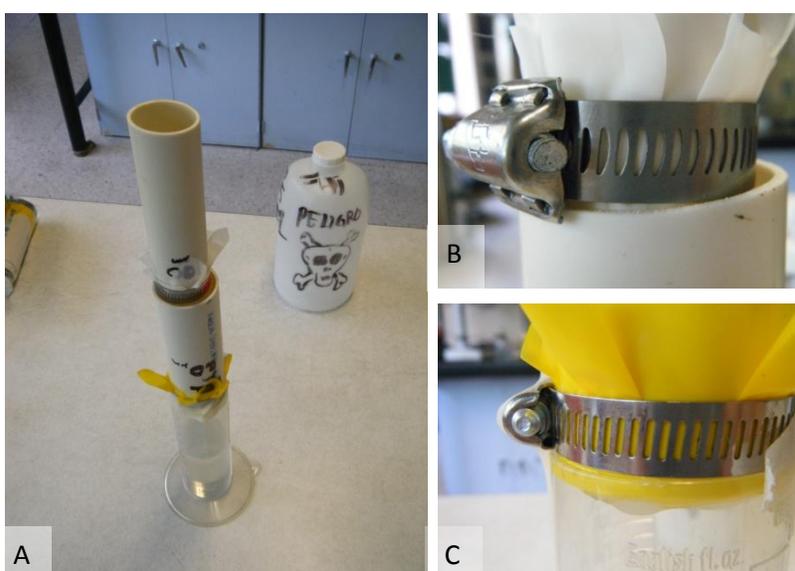


Fig. 2.6.- Procesamiento de muestras, filtrado y medición de volumen. A.- Vista general. B.- Filtro de 100 μm . C.- Filtro de 20 μm .

Se analizaron las 216 laminillas semipermanentes correspondientes a las 72 muestras (6 trampas mensuales en 12 meses); se observaron al microscopio óptico Olympus Bx41 (Japón) a diferentes aumentos. Cada laminilla fue revisada minuciosamente bajo el objetivo de 10 x en busca de esporas. La abundante cantidad de diversos detritos como ascosporas, basidiosporas, restos de insectos, micelio y abundantes granos de polen diverso, dificultó la observación; sin embargo, se logró discernir a las esporas de helechos de entre todos los palinomorfos, por la presencia de la apertura trilete y/o monolete; además, la presencia de poros, colpos o estructuras de granos de polen (como la cavea) en algunas diásporas, permitieron un correcto discernimiento entre esporas y las demás diásporas. Cada espora de helecho se observó a 100x, se midió y se identificó mediante el uso de la

clave elaborada, o en su defecto, se fotografió para su posterior determinación. Las esporas fotografiadas se identificaron mediante claves e imágenes de otros trabajos palinológicos de helechos (Crane, 1953; 1955; 1956; Tschudy & Tschudy, 1965; Oliver, 1968; Hellwig, 1969; Wilce, 1972; Gastony & Tryon, 1976; Tryon & Tryon, 1982; Wood, 1984; Arreguín-Sánchez, 1985; Tryon, 1986; Arreguín-Sánchez & Palacios, 1990; Arreguín-Sánchez, 1991; Tryon & Lugardon, 1991; Watkins & Dute, 1998; Zetter *et al.*, 1999; Arreguín-Sánchez *et al.*, 2001; 2004; Morbelli & Giudice, 2005; Muñiz Díaz de León, 2005; Watkins & Farrar, 2005; Contreras-Duarte *et al.*, 2006; Giudice *et al.*, 2006; Makgomol, 2006; Piñeiro *et al.*, 2006; Moran *et al.*, 2007; Muñiz Díaz de León *et al.*, 2008; Rouhan *et al.*, 2008; Márquez *et al.*, 2009), bajo este último método se determinaron esporas de especies no registradas en el muestreo realizado para el sitio de estudio; siempre tomando en cuenta su presencia en el estado de Hidalgo (Mickel & Smith, 2004), estos taxa, encontrados en lluvia de esporas y ausentes en la flora local, fueron considerados como alóctonos a la localidad.

Se compararon las imágenes de las esporas obtenidas en el presente estudio, con las imágenes de los trabajos mencionados en el párrafo anterior, para aproximar la identificación a nivel de género, posteriormente se comparó la distribución del género en México y específicamente para el estado de Hidalgo (Mickel & Smith, 2004). Para el caso de los taxa representados en este estado, se obtuvieron esporas de ejemplares de herbario y se observaron al microscopio, se midieron y compararon sus características (tamaño, ornamentación, apertura, entre otras) con las esporas encontradas en las muestras.

Posteriormente se elaboró una tabla con la frecuencia de las esporas de las morfoespecies, presentes en el sitio de estudio, por zona, y se determinó la densidad de esporas depositadas por metro cuadrado por día mediante la fórmula $D = (ei * Vt) / (Vobs * d * Am)$; donde

ei representa el número de diásporas de la especie,

Vt representa el volumen final, después de procesar la muestra (5 ml)

Vobs es el volumen observado en las laminillas (0.15 ml)

d es el número de días en que permaneció expuesta la trampa, y

am representa el área muestral³ en metros cuadrados ($am = (\pi d^2)/4 = 63.61725124 \text{ cm}^2$).

Se recolectaron 72 trampas (6 datos mensuales), en los que se midió la precipitación en cm^3 , los cuales se dividieron entre la superficie de captación (representado en cm^2); y el resultado se transformó a milímetros.

Fase III (Análisis y determinación de patrones fenológicos)

Con base en la tabla de ausencia/presencia y frecuencia, de las esporas captadas, se obtuvieron los índices de diversidad de Shanon-Wiener, para cada sitio, mediante la fórmula $H = -\sum p_i \ln(p_i)$, donde

S representa el número total de especies en la comunidad, y

p_i representa la proporción de individuos de la iésima especie

Además se obtuvo el índice de similitud de Sørensen entre ambos sitios mediante la fórmula $S = 2C / (a+b)$, donde

C representa el número de especies compartidas, presentes en la lluvia de esporas para ambas zonas,

a representa el número de especies en la zona A, y

b representa las especies de la zona B;

A fin de comparar los taxa presentes, tomando en cuenta, o no, su abundancia según el índice de Czekanowsky, se utilizó la siguiente fórmula: $ISC = 2mi / (ai + bi)$, donde

³ El área del embudo de 9 cm de diámetro fue considerada como el área muestral.

mi representa el valor mínimo de individuos de la especie más abundante en los dos sitios,

ai es el número total de individuos en el sitio A, y

bi es el número total de individuos en el sitio B

Se utilizó el paquete estadístico NCSS para realizar las siguientes pruebas:

Se realizaron ANDEVAs (Kruskall-Wallis) para: A) determinar diferencias significativas entre la cantidad de precipitación de cada estación y establecer la estacionalidad del área de estudio. B) determinar diferencias significativas de la densidad de esporas de cada especie, encontradas para cada estación del año y determinar la fenología de los taxa a partir de las diferencias significativas encontradas en los análisis de comparación múltiple (Bonferroni). C) determinar diferencias significativas entre la densidad de esporas encontradas entre ambos sitios y finalmente, para conocer si el volumen de precipitación captada influye en la cantidad de esporas depositadas, se realizó una ANOVA para encontrar diferencias significativas entre el volumen captado para ambos sitios y descartar un efecto de la lluvia sobre las posibles diferencias de diásporas colectadas.

Análisis meteorológico

Se hizo una correlación de Spearman entre la cantidad de precipitación y el número de esporas totales, alóctonas y locales (de las 72 trampas utilizadas), tanto en el área conservada como en la perturbada (36 trampas en cada una), a fin de determinar el efecto de la lluvia en la deposición o captación de esporas.

Para conocer los efectos del viento, la temperatura, la humedad relativa y la radiación solar sobre la lluvia de esporas, se utilizaron los datos de la estación meteorológica automática HI05 Zacualtipán, localizada aproximadamente a 17 kilómetros del sitio de estudio, correspondientes al periodo de muestreo, del 21 de marzo del 2009 al 7 de marzo del 2010; se obtuvieron los promedios mensuales y se elaboraron modelos matemáticos que relacionan la densidad de esporas en cada

período muestreado con cada una de las condiciones meteorológicas observadas, mediante el software Table Curve 2d versión 3 (Jandel scientific software).

RESULTADOS

Identificación de ejemplares

Se recolectaron 75 ejemplares de herbario (anexo 1), cuya identificación taxonómica correspondió a 43 especies de las 60 citadas para la zona (Alcántara-Ayala & Luna-Vega, 2001; Ramírez-Trejo *et al.*, 2004; Ponce-Vargas *et al.*, 2006). Debido a la escasez de ejemplares para 3 especies, dos de las cuales se encontraron estériles, no se incluyeron en la esporoteca por falta de material. Dentro de los taxa restantes cabe resaltar la presencia de poblaciones de *Aspidotis meifolia* (D.C. Eaton) Pic. Serm. y *Onocleopsis hintonii* F. Ballard (Fig.3.1), especies raras con distribución en bosque mesófilo de montaña, las cuales no habían sido reportadas para el estado de Hidalgo. La presencia de estos taxones, aunado al número de especies encontradas, pueden indicar que la zona de estudio no alterada (Fig. 3.2), se encuentra en un buen estado de conservación.



Fig. 3.1.- Población de *Onocleopsis hintonii* en el sitio de estudio.



Fig. 3.2.- Sitio inalterado.

Esporoteca

Se obtuvieron 6 preparaciones de cada especie recolectada; 3 montadas en fresco y 3 acetolizadas, de igual modo se obtuvieron 5 imágenes de cada taxa, en microscopía electrónica (Figs. 3.3 – 3.10). Las mediciones realizadas permitieron elaborar una clave dicotómica con la que se

identificaron las morfoespecies representadas en el muestreo (Fig. 3.11 - 3.12). La esporoteca digital se incrementó con imágenes de esporas realizadas de diversos ejemplares herborizados, depositados en el herbario UAMIZ (Figs. 3.13 – 3.14), con estas imágenes fue posible determinar taxa alóctonos a la localidad de estudio.

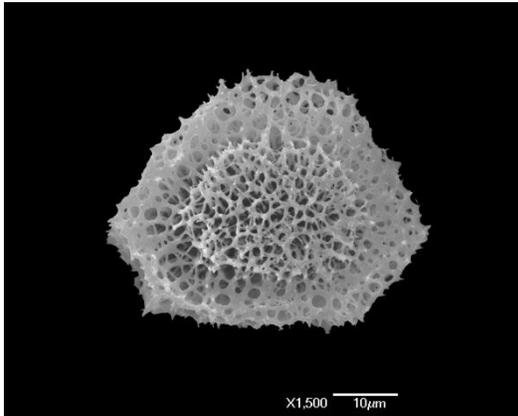


Fig. 3.3.- *Holodyctium ghiesbreghtii* (MEB).

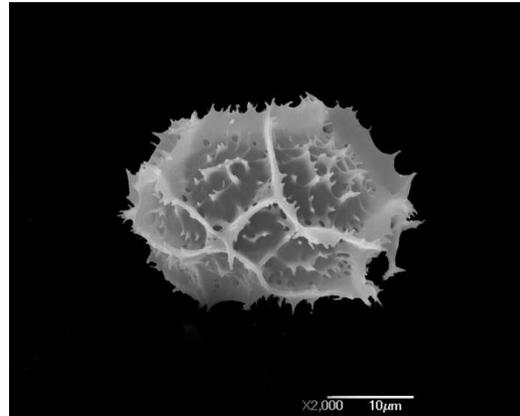


Fig. 3.4.- *Asplenium abscissum* (MEB).

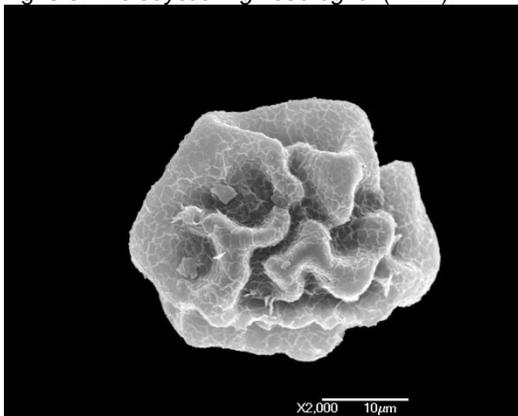


Fig. 3.5.- *Phanerophlebia remotispora* (MEB).

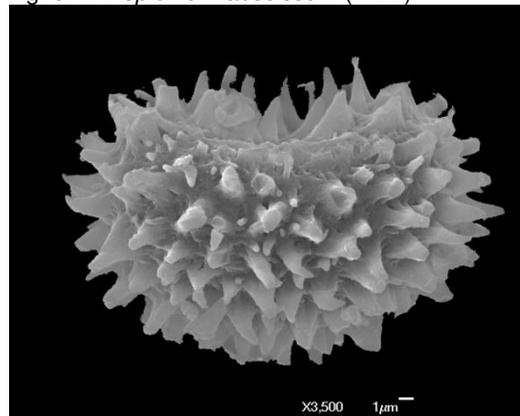


Fig. 3.6.- *Cystopteris fragilis* (MEB).

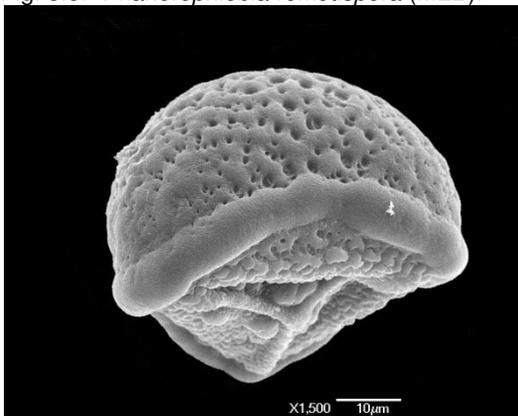


Fig. 3.7.- *Lophosoria quadripinnata* (MEB).

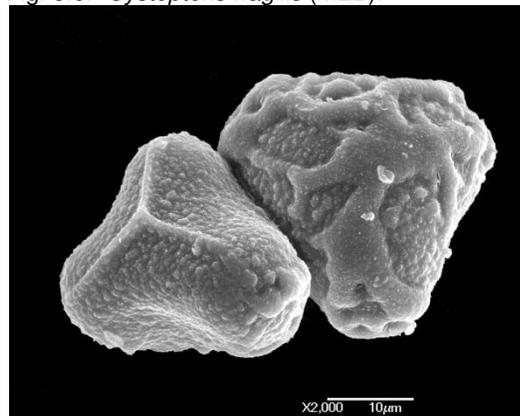


Fig. 3.8.- *Dennstaedtia globulifera* (MEB).

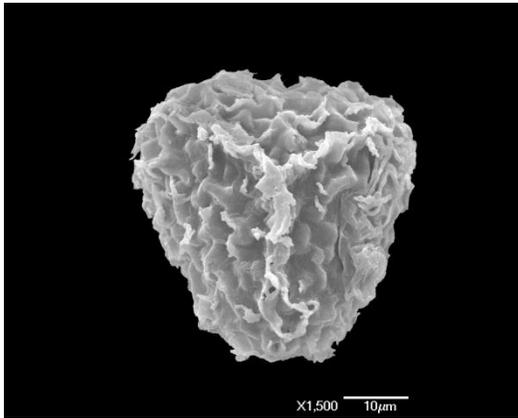


Fig. 3.9.- *Pellaea ovata* (MEB).

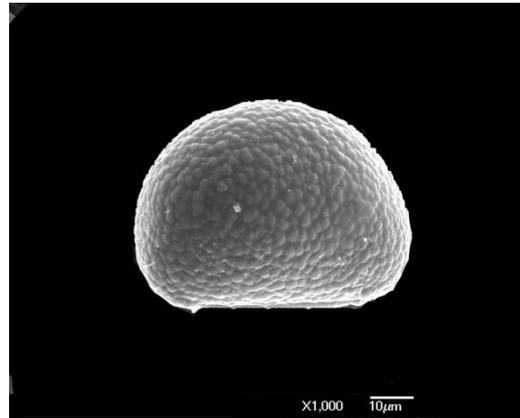


Fig. 3.10.- *Polypodium rhodopleuron* (MEB).



Fig. 3.11.- *Lophosoria quadripinnata* 100x (MO).



Fig. 3.12.- *Aspidotis meifolia* 100x (MO).



Fig. 3.13.- *Alsophila firma* (Baker) D. S. Conant 100x (MO).



Fig. 3.14.- *Dennstaedtia cicutaria* (Sw.) T. Moore 100x (MO).

Descripción de las esporas de helechos presentes en la localidad de estudio

A continuación se presenta la descripción sintética de las esporas de pteridofitas y licofitas presentes en la localidad de estudio:



Fig. 3.15.- *Adiantum andicola* (MO)

Espora trilete
 VP: triangular
 VE: globosa semicircular
 Color: pardo claro⁴
 EP: 33(35)39 \pm 1.48 μ m
 EE: 37 (43) 48 \pm 2.48 μ m
 P/E: 0.80 suboblado
 O: rugulada, con gránulos

Fig. 3.16.- *Aspidotis meifolia* (MO)

Espora trilete
 VP: esféricas a triangulares
 VE: circular a semicircular
 Color: amarillo
 EP: 30 (36) 41 \pm 3.39 μ m
 EE: 33 (39) 45 \pm 3.13 μ m
 P/E: 0.93 oblado esferoidal
 O: reticulada con numerosas fimbrias



Fig. 3.17.- *Asplenium abscissum* (MO)

Espora monoete con perisporio evidente en MO
 VP: elipsoidal
 VE: reniforme
 Color: pardo
 EP: 21 (27) 31 \pm 2.4 μ m
 EE: 34(38) 43 \pm 2.61 μ m
 P/E: 0.74 oblado
 Per: 3 (5) 7 μ m
 O: alas crestadas, parcialmente fusionadas, a veces foveoladas en la base, espinas entre las alas



⁴ Se utilizó material fresco en todos los casos.

Fig. 3.18.- *Asplenium monanthes* (MO)

Espora monoete con perisporio evidente en MO

VP: elipsoidal

VE: reniforme

Color: pardo

EP: 39 (45) $51 \pm 3.57 \mu\text{m}$

EE: 53 (60) $71 \pm 4.9 \mu\text{m}$

P/E: 0.74 oblado

Per: 2 (6.5) $10 \pm 2.5 \mu\text{m}$

O: perisporio alado-fenestrado, alas parcialmente fusionadas con espinulas



Fig. 3.19.- *Asplenium sessilifolium* var. *sessilifolium*

(MO)

Espora monoete con perisporio evidente en MO

VP: elipsoidal

VE: reniforme

Color: pardo

EP: 23.5 (29) $38 \pm 3.19 \mu\text{m}$

EE: 31 (38) $44 \pm 2.36 \mu\text{m}$

P/E: 0.78 suboblado

Per: 4 (5.5) $9 \pm 1.34 \mu\text{m}$

O: perisporio alado con las alas parcialmente fusionadas formando un patrón reticulado con espinas en margen de alas y entre ellas

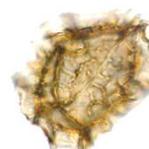


Fig. 3.20.- *Blechnum appendiculatum* (MO)

Espora monoete con perisporio evidente en MO

VP: elipsoidal

VE: reniforme

Color: pardo claro

EP: 22.5 (28) $31 \pm 2.72 \mu\text{m}$

EE: 34 (40) $45 \pm 2.87 \mu\text{m}$

P/E: 0.695 oblado

O: rugulada, microreticulada, con algunos gránulos escasos

Fig. 3.21.- *Campyloneurum angustifolium* (MO)

Espora monoete

VP: elipsoidal

VE: reniforme

Color: traslúcida a amarillo-claro

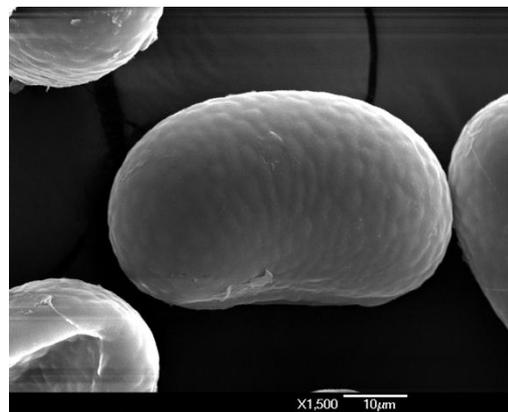
EP: 30 (34) $36 \pm 1.96 \mu\text{m}$

EE: 56 (58.5) $62 \pm 1.92 \mu\text{m}$

P/E: 0.57 oblado

Ex: 2 (2.5) $4 \pm 0.56 \mu\text{m}$

O: verrugada, evidente en contraste de fases (MO) y MEB



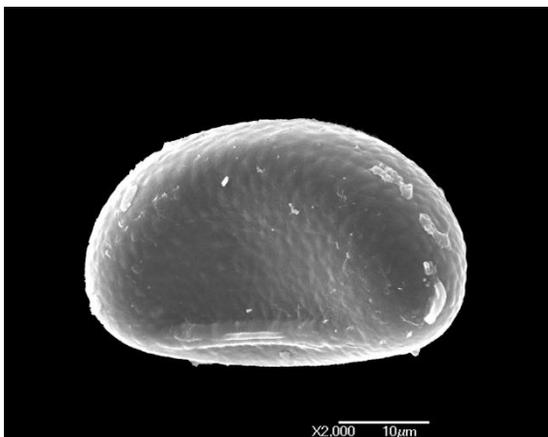


Fig. 3.22.- *Campyloneurum xalapense* (MEB)

Espora monolete

VP: elipsoidal

VE: reniforme

Color: traslúcido a amarillo claro

EP: 19 (32) $40 \pm 4.56 \mu\text{m}$

EE: 38 (53) $63 \pm 6.73 \mu\text{m}$

P/E: 0.61 oblado

Ex: 0.98 (1.5) $1.96 \pm 0.5 \mu\text{m}$

O: verrugada

Fig. 3.23.- *Cheilanthes notholaenoides* (MO)

Espora trilete con perisporio evidente en MO

VP: subtriangular, triangular convexa a circular

VE: semicircular (puntado convexo)

Color: pardo claro

EP: 43 (47) $50 \pm 1.92 \mu\text{m}$

EE: 46 (51.5) $57 \pm 2.52 \mu\text{m}$

P/E: 0.90 oblado esferoidal

Per: 0.98 (2) $2.94 \pm 0.62 \mu\text{m}$, columnelada

O: fosulada con gránulos (MEB); patrón

microreticulado (MO)



Fig. 3.24.- *Ctenitis equestris* (MO)

Espora monolete

VP: elipsoidal-circular

VE: elipsoidal

Color: pardo

EP: 19 (24) $29 \pm 2.03 \mu\text{m}$

EE: 24 (31) $39 \pm 3.5 \mu\text{m}$

P/E: 0.78 suboblado

Eq: 2.9 (6.1) $9.8 \pm 2.26 \mu\text{m}$

O: espinada, espinas escasamente foveoladas en su parte media

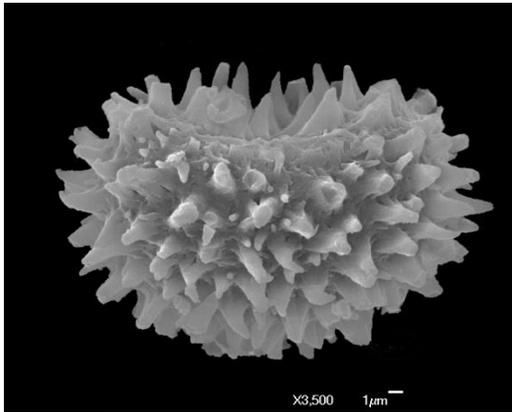


Fig. 3.26.- *Dennstaedtia globulifera* (MEB)

Espora trilete
 VP: triangular con ápice redondeado a plano
 VE: reniforme a semicircular
 Color: pardo claro a oscuro
 EP: 21.5 (24.5) $32 \pm 2.69 \mu\text{m}$
 EE: 32 (36) $41 \pm 2.21 \mu\text{m}$
 P/E: 0.69 oblado
 O: verrugada-papilada, heteropolar, con engrosamientos de 0.98 (2.5) $4.9 \pm 1.14 \mu\text{m}$ en la cara distal (ver fig. 3.8)

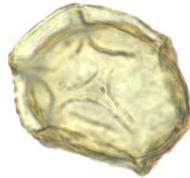


Fig. 3.25.- *Cystopteris fragilis* (MEB)

Espora monoete
 VP: elipsoidal
 VE: reniforme
 Color: pardo oscuro
 EP: 21.5 (26) $30 \pm 2.43 \mu\text{m}$
 EE: 30 (34.5) $39 \pm 2.41 \mu\text{m}$
 P/E: 0.68 oblado
 Eq: 3 (4) $7 \pm 0.95 \mu\text{m}$
 O: espinada, espinas evidentemente foveoladas en la base



Fig. 3.27.- *Diplazium lonchophyllum* (MO)

Espora monoete con perisporio evidente en MO
 VP: elipsoidal
 VE: elipsoidal-reniforme
 Color: pardo claro
 EP: 31 (36) $43 \pm 3.51 \mu\text{m}$
 EE: 34 (45) $54 \pm 4.23 \mu\text{m}$
 P/E: 0.81 suboblado
 O: perisporio plegado, pliegues romos fusionados

Fig. 3.28.- *Elaphoglossum obscurum* (MO)

Espora monoete con perisporio evidente en MO
 VP: elipsoidal
 VE: reniforme
 Color: pardo claro
 EP: 26.5 (34) $38 \pm 2.54 \mu\text{m}$
 EE: 36 (43) $48 \pm 2.99 \mu\text{m}$
 P/E: 0.79 suboblado
 Per: 2 (4) $7 \pm 1.4 \mu\text{m}$
 O: perisporio rugulado, formando pliegues de apariencia reticular



Fig. 3.29.- *Equisetum myriochaetum* (MO)
 Espora alete, clorofílica, con eláteres
 V: esférica
 Color: verde
 E: 38 (46) $59 \pm 5.23 \mu\text{m}$
 P/E: 0.98 esférica
 O: psilada con algunos gránulos



Fig. 3.30.- *Holodictyum ghiesbreghtii* (MO)
 Espora monoalete con perisporio evidente en MO
 VP: elipsoidal (trapezoidal con el perisporio)
 VE: reniforme (penta o hexagonal, con el perisporio)
 Color: pardo
 EP: 36 (44) $50 \pm 4.5 \mu\text{m}$
 EE: 53 (59) $70 \pm 5.22 \mu\text{m}$
 P/E: 0.74 oblado
 Per: 3.92 (8.5) $14.7 \pm 2.6 \mu\text{m}$
 O: reticulada, alada
 (ver Fig. 3.3 MEB)

Fig. 3.31.- *Llavea cordifolia* (MO)
 Espora trilete
 VP: sub triangular a triangular
 VE: semicircular, perfil proximal plano a punteado
 Color: pardo anaranjado
 EP: 27.5 (29) $32 \pm 1.47 \mu\text{m}$
 EE: 32 (37) $40 \pm 2.04 \mu\text{m}$
 P/E: 0.79 suboblado
 L: 15.6 (18) $22.5 \pm 1.64 \mu\text{m}$
 O: gemada



Fig. 3.32.- *Lophosoria quadripinnata* (MO)
 Espora trilete
 VP: triangular
 VE: semicircular, perfil proximal plano a punteado
 Color: hialino a amarillo
 EP: 63 (74) $91 \pm 7.41 \mu\text{m}$
 EE: 68 (81) $107 \pm 10.72 \mu\text{m}$
 P/E: 0.91 oblado esferoidal
 O: cingulada, heteropolar; proximalmente granulada-tuberculada, distalmente foveolada (ver Fig. 3.7 MEB)

Fig. 3.33.- *Macrothelypteris torresiana* (MO)

Espora monoete

VP: elipsoidal

VE: reniforme

Color: amarillo-claro

EP: 29 (37) $50 \pm 4.61 \mu\text{m}$

EE: 35 (51) $60 \pm 5.35 \mu\text{m}$

P/E: 0.72 oblado

O: hamuloso-reticulado con crestas espinadas, las espinas de $2.94 (4.5) 7.84 \pm 1.07 \mu\text{m}$, a veces foveoladas en su base



Fig. 3.34.- *Mildella intramarginalis* (MO)

Espora trilete con perisporio evidente en MO

VP: circular

VE: circular a semicircular con perfil proximal puntado

Color: pardo oscuro

EP: 56 (62.5) $66 \pm 2.84 \mu\text{m}$

EE: 58 (65) $69.5 \pm 3.4 \mu\text{m}$

P/E: 0.96 oblado esferoidal

Ex: 0.98 (1) $1.96 \pm 0.2 \mu\text{m}$

Per: 1.96 (2.8) $3.92 \pm 0.62 \mu\text{m}$

O: rugulada-crestada



Fig. 3.35.- *Onocleopsis hintonii* (MO)

Espora monoete, clorofílica, con perisporio evidente en MO

VP: elipsoidal

VE: elipsoidal a reniforme

Color: verde

EP: 40 (48) $60 \pm 5.36 \mu\text{m}$

EE: 56 (66) $76 \pm 4.52 \mu\text{m}$

P/E: 0.73 oblado

O: reticulada u ornada, con crestas y espínulas al MEB



Fig. 3.36.- *Pecluma sursumcurrens* (MO)

Espora monoete

VP: elipsoidal

VE: plano-convexa

Color: amarilla

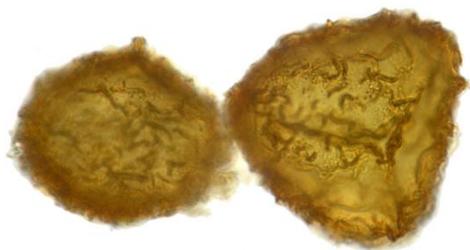
EP: 35 (39) $44 \pm 2.25 \mu\text{m}$

EE: 50 (54.5) $62 \pm 2.84 \mu\text{m}$

Ex: 3 (4) $5 \pm 0.59 \mu\text{m}$

P/E: 0.70 oblado

O: verrugada, las verrugas hexagonales, más grandes en la cara distal

Fig. 3.37.- *Pellaea ovata* (MO)

Espora trilete

VP: triangular-convexa

VE: semicircular

Color: pardo

EP: 37 (45) $54 \pm 3.68 \mu\text{m}$ EE: 40 (51.5) $60 \pm 5.75 \mu\text{m}$

P/E: 0.88 oblada esferoidal

O: rugulada con crestas, más visibles en la cara distal que en la proximal

Fig. 3.38.- *Phanerophlebia remotispora* (MO)

Espora monoete con perisporio evidente en MO

VP: elipsoidal

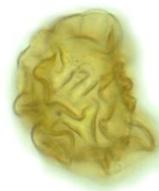
VE: reniforme

Color: pardo claro

EP: 20.5 (30.5) $35 \pm 3.34 \mu\text{m}$ EE: 35 (40) $44 \pm 2.79 \mu\text{m}$

P/E: 0.76 suboblada

O: perisporio con numerosos pliegues gruesos y superficie vermiculada-reticulada

Fig. 3.39.- *Pleopeltis crassinervata* (MO)

Espora monoete

VP: elipsoidal

VE: reniforme

Color: amarillo

EP: 38 (41) $44 \pm 1.91 \mu\text{m}$ EE: 55 (59) $63 \pm 2.56 \mu\text{m}$

P/E: 0.69 oblado

Ex: 0.98 (1.13) $1.96 \pm 0.35 \mu\text{m}$

O: verrugada

Fig. 3.40.- *Polypodium furfuraceum* (MO)

Espora monoete

VP: elipsoidal

VE: reniforme

Color: amarillo

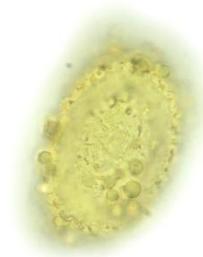
EP: 36 (40) $44 \pm 2.41 \mu\text{m}$ EE: 48 (56) $61 \pm 3.48 \mu\text{m}$

P/E: 0.71 oblado

O: verrugada (poco evidente al MO), con escasos glóbulos de $1 \mu\text{m}$ de diámetro

Fig. 3.41.- *Polypodium lepidotrichum* (MO)

Espora monoete
 VP: elipsoidal
 VE: reniforme
 Color: amarillo
 EP: 28 (32) $37 \pm 2.17 \mu\text{m}$
 EE: 41 (49.5) $53 \pm 3.15 \mu\text{m}$
 P/E: 0.65 oblado
 Ex: 1.96 (2.7) $2.94 \pm 0.4 \mu\text{m}$
 O: vermiculada con numerosos glóbulos, éstos de
 $2.9 (3.5) 4.9 \pm 0.8 \mu\text{m}$

Fig. 3.42.- *Polypodium longepinnulatum* (MO)

Espora monoete
 VP: elipsoidal
 VE: reniforme
 Color: amarillo
 EP: 23.5 (26) $29 \pm 1.55 \mu\text{m}$
 EE: 39 (43.5) $51 \pm 3.15 \mu\text{m}$
 P/E: 0.60 oblado
 Ex: 0.98 (1.71) $1.96 \pm 0.43 \mu\text{m}$
 O: verrugada, las mayores verrugas en la cara distal,
 de $1.96 (3.7) 5.8 \pm 0.98 \mu\text{m}$

Fig. 3.43.- *Polypodium plesiosorum* (MO)

Espora monoete
 VP: elipsoidal
 VE: reniforme
 Color: amarillo
 EP: 23.5 (28) $31.6 \pm 1.8 \mu\text{m}$
 EE: 45 (52) $58 \pm 3.4 \mu\text{m}$
 P/E: 0.54 oblado
 Ex: 0.98 (2.2) $2.94 \pm 0.62 \mu\text{m}$
 O: verrugada

Fig. 3.44.- *Polypodium plebeium* (MO)

Espora monoete
 VP: elipsoidal
 VE: reniforme
 Color: amarilla
 EP: 27 (30) $33 \pm 2.29 \mu\text{m}$
 EE: 39 (43) $48 \pm 3.13 \mu\text{m}$
 P/E: 0.70 oblado
 Ex: 2 (2.3) $2.9 \pm 0.49 \mu\text{m}$
 O: verrugada



Fig. 3.45.- *Polypodium polypodioides* var. *aciculare* (MO)

Espora monolete

VP: elipsoidal

VE: reniforme

Color: amarilla

EP: 29 (33) $37 \pm 2.46 \mu\text{m}$

EE: 39 (44) $52 \pm 3.57 \mu\text{m}$

P/E: 0.74 oblado

Ex: 1 (1.1) $2 \pm 0.4 \mu\text{m}$

O: psilada a ligeramente verrugada, con glóbulos escasos en su superficie

Fig. 3.46.- *Polypodium rhodopleuron* (MO-contraste de fases)

Espora monolete

VP: elipsoidal

VE: reniforme

Color: amarillo

EP: 48 (51) $54 \pm 2 \mu\text{m}$

EE: 62 (69) $72 \pm 2.53 \mu\text{m}$

P/E: 0.74 oblado

Ex: 3 (3.7) $4.9 \pm 0.6 \mu\text{m}$

O: verrugada, en contraste de fases se observan éstas constituidas por gránulos

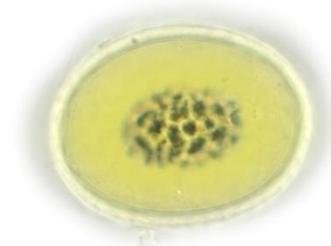


Fig. 3.47.- *Polypodium villagrani* (MO)

Espora monolete

VP: elipsoidal

VE: reniforme

Color: parda-clara

EP: 46 (56) $66 \pm 4.56 \mu\text{m}$

EE: 82 (87) $99 \pm 6.73 \mu\text{m}$

P/E: 0.65 oblado

Ex: 1 (2.5) $4 \pm 0.74 \mu\text{m}$

O: psilada a verrugada con glóbulos más abundantes en el eje ecuatorial menor

Fig. 3.48.- *Polystichum turrialbae* (MO)

Espora monolete con perisporio evidente en MO

VP: elipsoidal

VE: reniforme

Color: pardo

EP: 35 (44) $52 \pm 3.46 \mu\text{m}$

EE: 45 (52) $61 \pm 0.69 \mu\text{m}$

P/E: 0.65 oblado

Per: 3.92 (7.3) $10.7 \pm 1.83 \mu\text{m}$

O: perisporio reticulado, con crestas espinadas



Fig. 3.49.- *Pteris quadriaurita* (MO)
 Espora trilete con perisporio evidente en MO
 VP: triangular-circular
 VE: semicircular, perfil proximal plano
 Color: naranja a rojizo
 EP: 37 (45) $56 \pm 5.33 \mu\text{m}$
 EE: 46 (57) $70 \pm 7.33 \mu\text{m}$
 P/E: 0.79 suboblado
 D: 48 (58) $62.7 \pm 5.33 \mu\text{m}$
 O: cingulada, heteropolar; proximalmente
 granulada-gemulada, distalmente
 rugulada-hamulosa



Fig. 3.50.- *Selaginella stenophylla*, tétrada (MO)
 Microspora trilete, cingulada
 VP: circular
 VE: semicircular, perfil proximal concavo
 Color: amarillo
 EP: 16 (22) $29 \pm 3.17 \mu\text{m}$
 EE: 29 (30) $39 \pm 3.96 \mu\text{m}$
 P/E: 0.74 oblado
 Ex: 0.98 (1.8) 4.9 ± 0.91
 Ttrd: 39.2 (41.6) 46 ± 2.16
 O: distalmente reticulada y hamuloso-rugulada con
 espinas en las que se observan proyecciones
 estrelladas, microreticuladas y espinuladas

Fig. 3.51.- *Selaginella pallescens* (MO)
 Microspora trilete
 VP: triangular a circular
 VE: semicircular,
 Color: amarillo anaranjado
 EP: 22.5 (25.9) $30 \pm 2 \mu\text{m}$
 EE: 26 (30.5) $32.3 \pm 1.51 \mu\text{m}$
 P/E: 0.84 suboblado
 O: heteropolar, proximalmente gemada, distalmente
 clavada, las clavadas de 0.98 (2.6) $3.9 \pm 1.19 \mu\text{m}$



Fig. 3.52.- *Tectaria heracleifolia* (MO)
 Espora monoete con perisporio evidente en MO
 VP: elipsoidales
 VE: reniforme
 Color: pardo claro
 EP: 24 (33) $40 \pm 2.98 \mu\text{m}$
 EE: 36 (45) $51 \pm 4.01 \mu\text{m}$
 P/E: 0.73 oblado
 Per: 1.96 (5.5) $10.7 \pm 2.15 \mu\text{m}$
 O: perisporio plegado, foveolado-espinulado



Fig. 3.53.- *Thelypteris ovata* (MO)
 Espora monoete con perisporio evidente en MO
 VP: elipsoidal
 VE: reniforme – pentagonal
 Color: pardo oscuro
 EP: 25 (30) $34 \pm 2.59 \mu\text{m}$
 EE: 38 (44) $51 \pm 3.37 \mu\text{m}$
 P/E: 0.67 oblado
 Per: 3 (5) $6.8 \pm 0.97 \mu\text{m}$
 O: perisporio con pliegues romos foveolados y fusionados delimitando áreas ruguladas con perforaciones

Fig. 3.54.- *Woodwardia martinezii* (MO)
 Espora monoete con perisporio evidente en MO
 VP: elipsoidal
 VE: reniforme
 Color: amarillo claro
 EP: 29 (54) $66 \pm 9.96 \mu\text{m}$
 EE: 60 (78) $90 \pm 9.4 \mu\text{m}$
 P/E: 0.67 oblado
 Ex: 2 (3) $4 \pm 0.78 \mu\text{m}$
 Per: 2.94 (6) $19 \pm 3.74 \mu\text{m}$
 O: perisporio plegado-crestado, rugulado, crestas parcialmente fusionadas



Clave para la identificación de esporas

1a. Esporas aletes, lesura no evidente, eláteres presentes o caducos, esporas clorofílicas

Equisetum myriochaetum

1b. Esporas triletes o monoletes, la lesura evidente, sin eláteres, esporas no clorofílicas, o si clorofílicas, entonces monoletes

2a. Esporas triletes, tétrada tetrahédrica, simetría radial

3a. Esporas con un cíngulo ecuatorial evidente

4a. Esporas con coloración hialina a amarillo claro, ornamentación distal foveolada

Lophosoria quadripinnata

4b. Esporas con coloración rojiza, ornamentación distal hamulosa

Pteris quadriaurita

3b. Esporas sin un cíngulo ecuatorial evidente

5a. Esporas triangular-globosas a esféricas

6a. Esporas pardo claras, ornamentación verrugada a fosulada

Cheilanthes notholaenoides

6b. Esporas pardo oscuras, ornamentación rugulada-crestada

Mildella intramarginalis

5b. Esporas triangulares, convexas o cóncavas, no globosas, o si globosas con crestas o fimbrias

7a. Esporas de 15 a 30 μm , con ornamentación clavada o espinulada, amarillas a anaranjadas

8a. Esporas con clavav evidentes, de 1 a 4 μm de largo

Selaginella pallescens

8b. Esporas sin clavav; con equínulas u otra estructura en su superficie

Selaginella stenophylla

7b. Esporas mayores a 30 μm , anaranjadas o pardo claras, ornamentación papilada o rugulado-crestada

9a. Esporas con ornamentación papilada a gemada

10a. Esporas con gemas uniformes

Llavea cordifolia

10b. Esporas con papilas que forman engrosamientos de 2.5 μm en la cara distal

Dennstaedtia globulifera

9b. Esporas con ornamentación rugulado-crestado, microgranular o microreticulada

11a. Esporas triangular-convexa, color pardo, con ornamentación rugulado-crestada

Pellaea ovata

11b. Esporas triangulares o globosas, color pardo-claro, con ornamentación rugulada o microreticular, de apariencia microgranular

12a. Espora triangular, rugulada

Adiantum andicola

12b. Espora globosa, ornamentación reticular, con fimbrias

Aspidotis meifolia

2b. Esporas monoletes, tétrada tetragonal, simetría bilateral

13a. Esporas con perisporio claramente visible rodeando la exospora, extendida a más de 2 μm del exosporio

14a. Perisporio con borde liso en corte óptico, sin crestas ni espinas

15a. Perisporio foveolado al menos en algunas partes y con bordes que forman patrones circulares o hexagonales, parda oscura

Thelypteris ovata

15b. Perisporio no foveolado, plegado de forma irregular, sin formar estructuras circulares, parda claro

16a. Espora con perisporio ligeramente plegado, con 4 a 7 pliegues, a corte óptico se observa el perisporio paralelo al exosporio en la mayor parte de la espora, exosporio espinado

Diplazium lonchophyllum

16b. Esporas con perisporio muy plegado con más de 7 pliegues, el borde ondulado, nunca recto, ni paralelo al exosporio, o sólo en 2/3 del exosporio, no equinada

17a. El perisporio con apariencia ondulado en corte óptico, nunca paralelo a la exospora, esporas de $30.5 \pm 3.34 \times 40 \pm 2.79 \mu\text{m}$

Phanerophlebia remotispora

17b. El perisporio con apariencia ondulado en corte óptico y en algunas partes paralelo a la exospora, esporas de $34 \pm 2.54 \times 43 \pm 2.99 \mu\text{m}$

Elaphoglossum obscurum

14b. Perisporio con borde espinoso o crestado al corte óptico, con crestas o espinas

18a. Espora con perisporio foveolado a reticulado

19a. Esporas con perisporio foveolado

Tectaria heracleifolia

19b. Esporas con perisporio reticulado

20a. Esporas clorofílicas o reticuladas, el retículo ornado

Onocleopsis hintonii

20b. Esporas no clorofílicas, retículo no ornado

21a. Espora con apariencia trapezoidal, pliegues del perisporio rectos,

Holodyctium ghiesbreghtii

21b. Espora elipsoidal o irregular, pliegues del perisporio ondulados, no rectos

22a. Espora con perisporio alado; retículo con numerosas papilas que conectan con la exospora

Asplenium monanthes

22b. Espora sin alas aparentes, retículo simple directamente sobre la exospora

Polystichum turrialbae

18b. Espora con perisporio espinado, espinulado o microcrestado

23a. Perisporio no alado, con ornamentación microvermiculada a microcrestada en toda su superficie

Woodwardia martinezii

23b. Perisporio alado, con muri en patrón reticulado a vermiculado, espinas o báculas en el espacio intra-alar

24a. Espacio intra-alar reticulado, con báculas o espinas, muri no foveolado en la base

Asplenium sessilifolium* var. *sessilifolium

24b. Espacio intra-alar con escasas espinas, muri foveolado en la base

Asplenium abscissum

13b. Esporas sin perisporio claramente visible, no extendida más de 1µm de la exospora

25a. Esporas con ornamentación espinada

26a. Espinas conjuntadas, foveoladas en su base, esporas oblongas de color pardo oscuro, espinas de 3 a 7 µm de largo

Cystopteris fragilis

26b. Espinas no foveoladas en su base, de 3.5 a 9.8 µm de largo, esporas suboblongas

Ctenitis equestris

25b. Esporas con ornamentación verrugada, psilada, fosulada, clavada o papilada, nunca espinadas

27a. Exospora mayor o igual a 2 µm de grosor

28a. Esporas hamulosas, con báculos de hasta 4.5 µm

Macrothelypteris torresiana

28b. Esporas no hamulosas, verrugadas, psiladas

29a. Esporas verrugadas en corte óptico o si psiladas, entonces de coloración hialina

30a. Espora verrugada, poco evidente al MO, con escasos glóbulos en su superficie

Polypodium furfuraceum

30b. Espora psilada a verrugada; sin gránulos o glóbulos en su superficie

31a. Espora de apariencia psilada a ligeramente verrugada, coloración hialina a amarillo claro

32a. Espora amarilla traslúcida de $34 \pm 1.96 \times 58.5 \pm 1.92 \mu\text{m}$

Campyloneurum angustifolium

32b. Espora amarilla traslúcida de $40 \pm 4.56 \times 63 \pm 6.75 \mu\text{m}$

Campyloneurum xalapense

31b. Espora ligeramente verrugada, amarillas

33a. Espora elipsoidal de $23(28)31 \times 45(51)58 \mu\text{m}$

Polypodium plesiosorum

33b. Espora elipsoidal-globosa de $27(30)33 \times 39(43)48 \mu\text{m}$

Polypodium plebeium

29b. Esporas verrugadas, no evidente al corte óptico, fosuladas; o si psilada, entonces de coloración amarilla

34a. Espora verrugada, las verrugas se observan de constitución granular en contraste de fases

Polypodium rhodopleuron

34b. Espora verrugada sin consistencia granular; psilada o fosulada

35a. Espora fosulada con glomérulos, papilas y báculas

Polypodium lepidotrichum

35b. Espora verrugada

36a. Espora reniforme en vista ecuatorial, pardo-clara, con glóbulos en su superficie, con apariencia de clavos en corte óptico

Polypodium villagranii

- 36b. Espora no reniforme en vista ecuatorial, coloración amarilla, sin glomérulos en su superficie, las verrugas más o menos hexagonales

Pecluma sursumcurrens

- 27b. Exospora menor a 2 μm de grosor

- 37a. Espora psilada, coloración amarilla con escasos glóbulos en la superficie

Polypodium polypodioides* var. *aciculare

- 37b. Espora verrugada o fosulada, coloración amarilla a pardo claro-oscuro, sin glomérulos en sus superficie

- 38a. Coloración pardo oscuro a claro, ornamentación fosulada

Blechnum appendiculatum

- 38b. Coloración amarilla a pardo claro, ornamentación verrugada

- 39a. Espora reniforme en vista ecuatorial, verrugas mayores en la cara distal, exospora hialina a amarilla

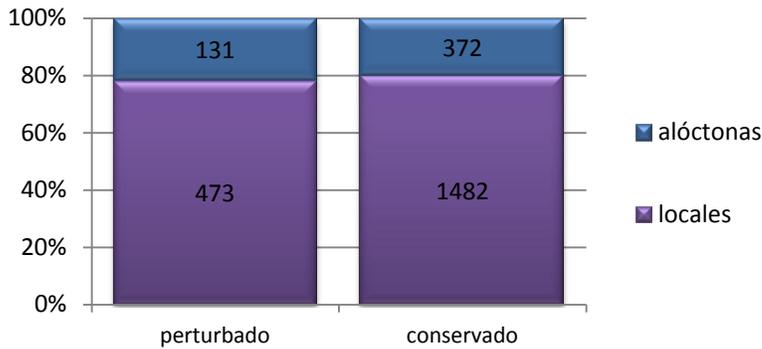
Polypodium longepinnulatum

- 39b. Espora reniforme en vista ecuatorial, verrugas uniformes, exospora parda

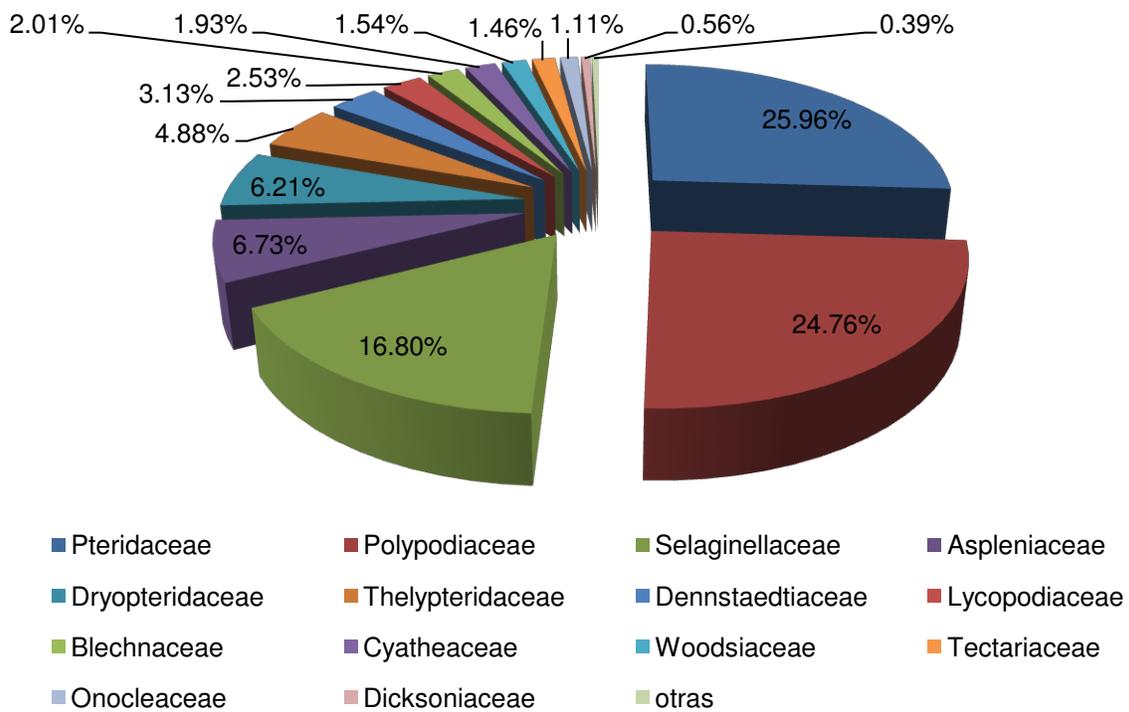
Pleopeltis crassinervata

Muestreo pluviométrico (lluvia de esporas)

Se identificaron 77 especies y 81 morfoespecies a partir de imágenes tomadas de las muestras observadas. En algunas especies locales el diagnóstico fue relativamente fácil (*Llavea cordifolia* Lag., *Dennstaedtia globulifera* (Poir.) Hieron., *Adiantum andicola* Liebm., *Holodyctium ghiesbreghtii* (E. Fourn.) Maxon, *Lophosoria quadripinnata* (J. F. Gmel.) C. Chr., *Thelypteris ovata* R.P. St. John var. *lindheimeri* (C. Chr.) A. R. Sm., *Onocleopsis hintonii* F. Ballard, *Selaginella pallescens* (C. Presl) Spring, entre otras). Todas las esporas cuyos esporofitos no se encontraron presentes en la localidad fueron consideradas como alóctonas; de estas, se identificaron 38 especies: *Alsophila firma* (Baker) D.S. Conant, *Asplenium auritum* Sw., *A. cuspidatum* Lam., *A. serra* Langsd. & Fisch., *Blechnum falciforme* (Liebm.) C. Chr., *B. stoloniferum* (Mett. ex E. Fourn.) C. Chr., *Botrychium decompositum* M. Martens & Galeotti, *Cheilanthes farinosa* (Forssk.) Kaulf., *Cyathea decurrens* (Hook.) Copel., *Cyathea myosuroides* (Liebm.) Domin, *Dennstaedtia cicutaria* (Sw.) T. Moore, *Dicksonia sellowiana* Hook., *Elaphoglossum erinaceum* (Fée) T. Moore, *E. muelleri* (Mett. ex E. Fourn.) C. Chr., *E. petiolatum* (Sw.) Urb., *Hemionitis palmata* L., *Hypolepis repens* (L.) C. Presl, *Lastreopsis effusa* subsp. *dilatata* Tindale, *Lycopodium thyoides* Humb. & Bonpl. ex Willd., *Lygodium venustum* Sw., *Megalastrum pulverulentum* (Poir.) A. R. Sm. & R. C. Moran, *Nephrolepis biserrata* (Sw.) Schott, *Notholaena aschenborniana* Klotzsch, *Odontosoria schlechtendalli* (C. Presl.) C. Chr., *Phlebodium areolatum* Humb. & Bonpl. ex Willd., *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link, *Polypodium rosei* Maxon, *Saccoloma elegans* Kaulf., *Selaginella extensa* Underw., *S. silvestris* Asplund, *S. wrightii* Hieron., *Thelypteris cheilanthoides* (Kunze) Proctor, *T. concinna* (Willd.) Ching, *T. dentata* (Forssk.) E. P. St. John, *T. sp.*, *T. patens* (Sw.) Small, *T. pilosa* (M. Martens & Galeotti) Crawford var. *pilosa* y *T. puberula* (Baker) C.V. Morton var. *puberula*; y 81 morfoespecies. El 80 % de las esporas captadas en la lluvia de esporas pertenecen a la pteridoflora local, mientras que el 20 % restante proviene de un componente regional (Gráfica 1). En nuestro sitio de estudio la lluvia de esporas estuvo representada por 20 familias, dentro las que destacaron las familias Pteridaceae, Polypodiaceae y Dryopteridaceae (Gráfica 2).



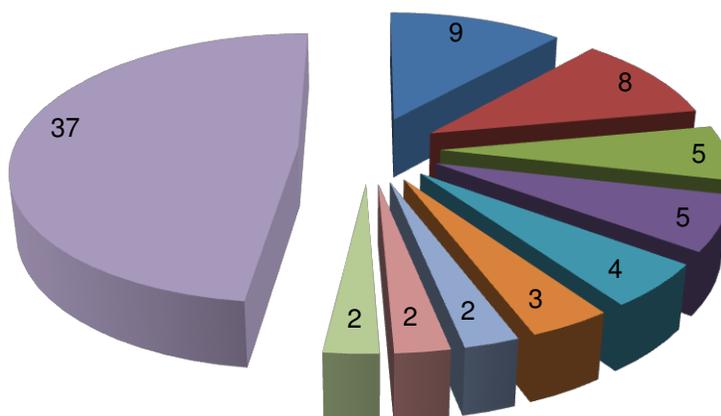
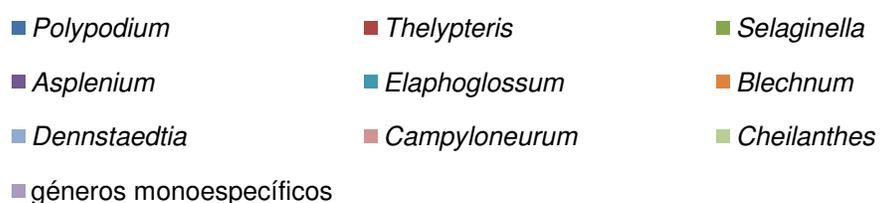
Gráfica 1.- Porcentaje del componente local y alóctono de la lluvia de esporas en ambos sitios (perturbado y conservado).



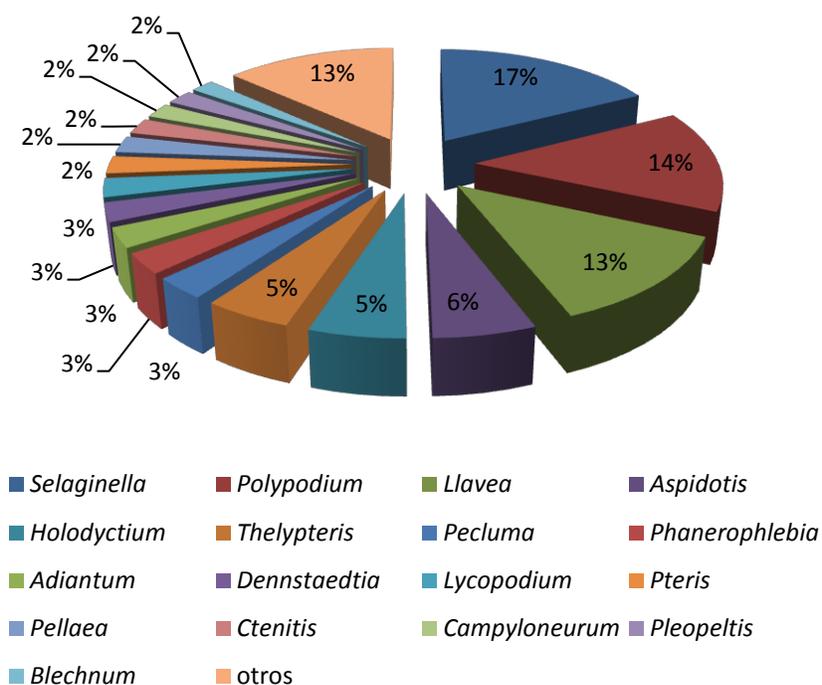
Gráfica 2.- Familias representadas en la lluvia de esporas. Se consideró el número total de esporas para cada taxa (2,334 esporas identificadas totales).

En total se encontraron 2,462 esporas de las cuales 2,260 (91.8%) han sido identificadas a nivel especie, 74 esporas fueron identificadas como pertenecientes a la familia *Polypodiaceae*; y fue

imposible determinar taxonómicamente a 128 esporas, sin embargo, las características observadas en estas últimas (tamaño, ornamentación, coloración, apertura) permitieron su agrupación en 78 morfoespecies. Las esporas determinadas pertenecen a 46 géneros, de los cuales los mejor representados se muestran en la gráfica 3 y son: *Polypodium* (9 especies), *Thelypteris* (8), *Asplenium* (5), *Selaginella* (5) y *Elaphoglossum* (4). En cuanto a la frecuencia de esporas captadas en la lluvia de esporas por género, se muestran en la gráfica 4; los más abundantes fueron *Selaginella* (392), *Polypodium* (321), *Llavea* (282), *Aspidotis* (127), *Holodictyum* (120) y *Thelypteris* (109).



Gráfica 3.- Géneros con su número de especies presentes en la lluvia de esporas.

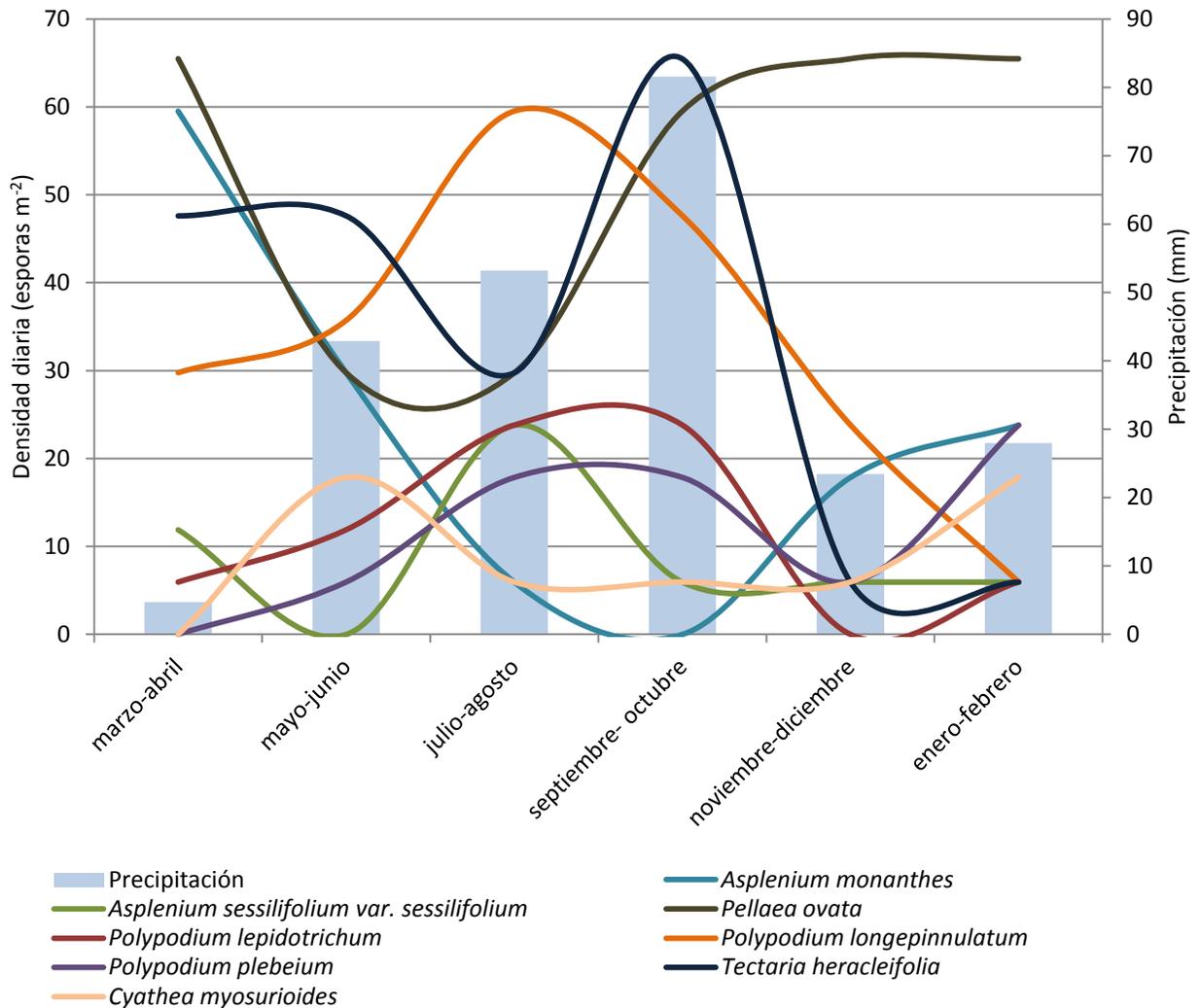


Gráfica 4.- Porcentaje de esporas por género, presentes en la lluvia de esporas.

Análisis y determinación de patrones fenológicos

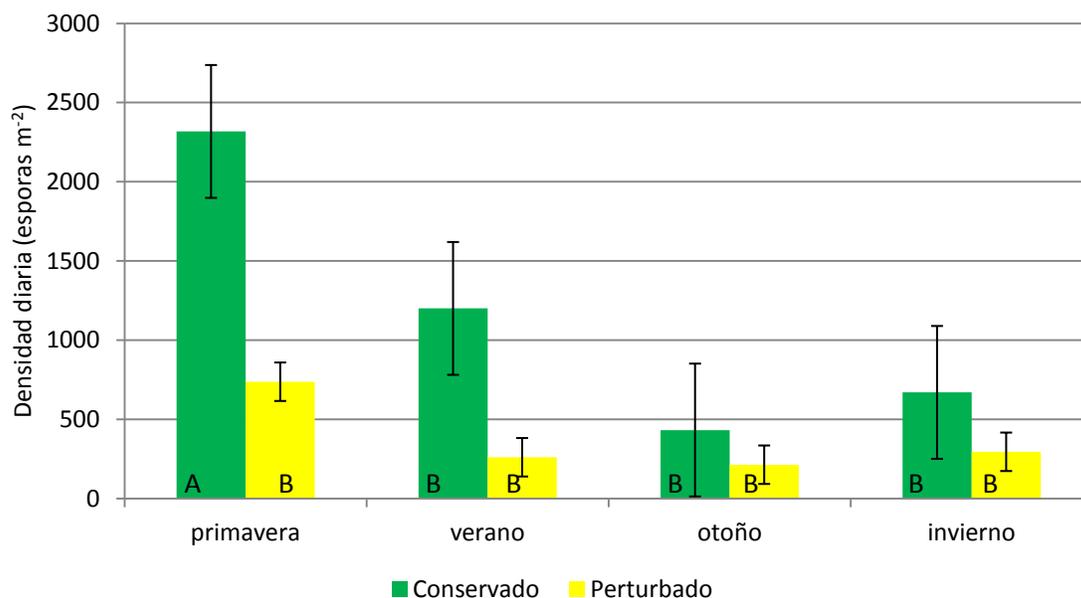
De las 158 morfoespecies encontradas, 81 fueron descartadas del análisis por sus bajas frecuencias, pues no mostraron diferencias significativas $\neq 0$. Para las especies identificadas, se realizó una prueba de Wilcoxon para determinar si la frecuencia de las esporas para cada taxón difería significativamente de 0; 25 taxa tuvieron frecuencias tan bajas que no mostraron estas diferencias y se descartaron para los análisis posteriores (*Asplenium abscissum*, *A. auritum*, *A. cuspidatum*, *Blechnum falciforme*, *B. stoloniferum*, *Botrychium decompositum*, *Cheilanthes farinosa*, *Dicksonia sellowiana*, *Elaphoglossum erinaceum*, *E. muellerii*, *E. petiolatum*, *Equisetum myriochaetum*, *Hemionitis palmata*, *Lygodium venustum*, *Megalastrum pulverulentum*, *Mildella intramarginalis*, *Nephrolepis biserrata*, *Notholaena aschenborniana*, *Odontosoria schlechtendalli*, *Polystichum turrialbae*, *Saccoloma elegans*, *Selaginella wrightii*, *Thelypteris patens*, *T. pilosa* y *T. puberula*).

Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) para determinar diferencias significativas sobre la presencia de esporas, para cada taxón, en las diferentes estaciones. Algunos taxa (30) no mostraron diferencias significativas, por lo que se presume que esporulan todo el año. Los más representativos se muestran en la gráfica 5.



Gráfica 5.- Taxa que no mostraron diferencias significativas en los análisis estadísticos, por lo que se presume esporulan todo el año.

En primavera la lluvia de esporas de helechos tuvo la mayor cantidad de esporas (1,184) que representan una densidad de 3,056.13 esporas m^{-2} por día, pues varía entre los sitios (Gráfica 6); y difiere significativamente de las demás estaciones ($H=13.5818$, $P=0.003533$).

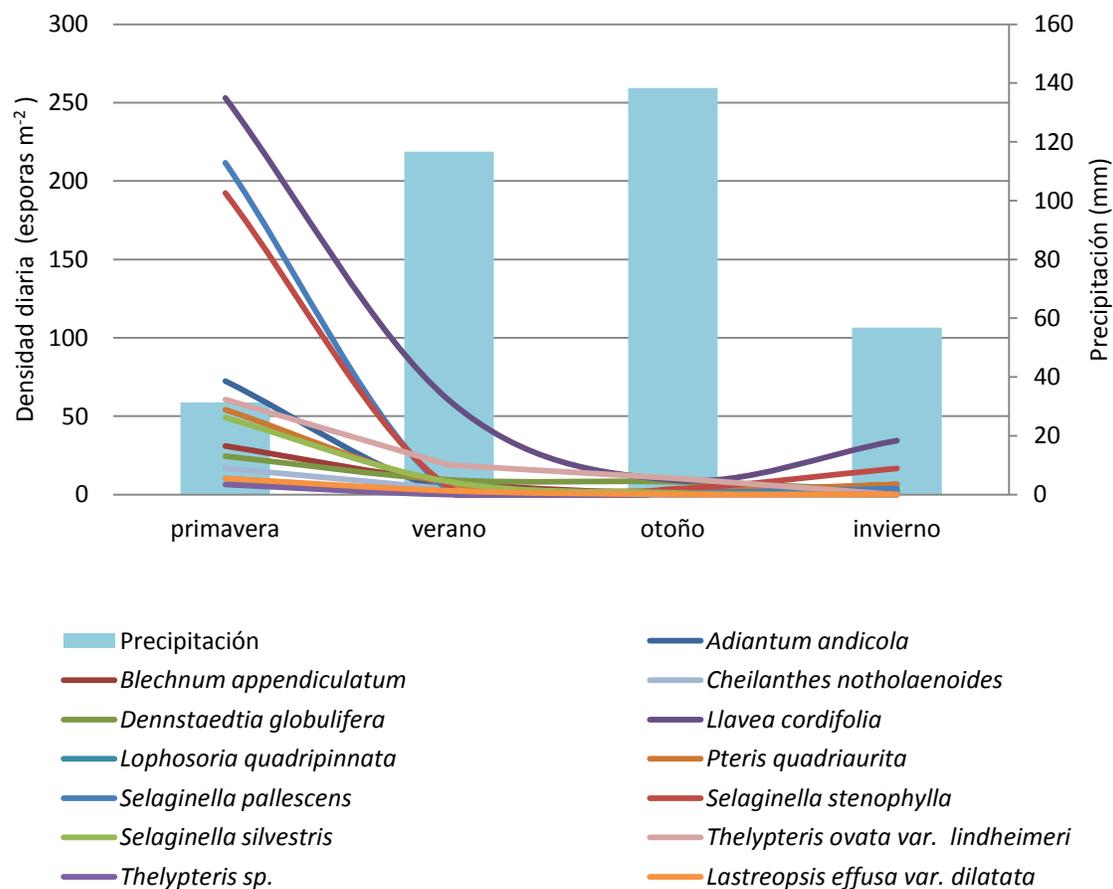


Gráfica 6.- Comparación hecha con la densidad de esporas depositadas por la lluvia entre sitios y estaciones. Con letras mayúsculas se indican las diferencias significativas entre las frecuencias.

Para 22 taxa se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$) entre la frecuencia de esporas observada en las estaciones, por lo que se determinó su fenología durante el año de muestreo, mediante una prueba de Kruskal-Wallis de comparación múltiple: primavera (13 taxa), primavera-verano (2), verano (4), primavera e invierno (2), primavera, verano e invierno (1). Se muestran a continuación con el índice de significancia para la prueba de Kruskal-Wallis.

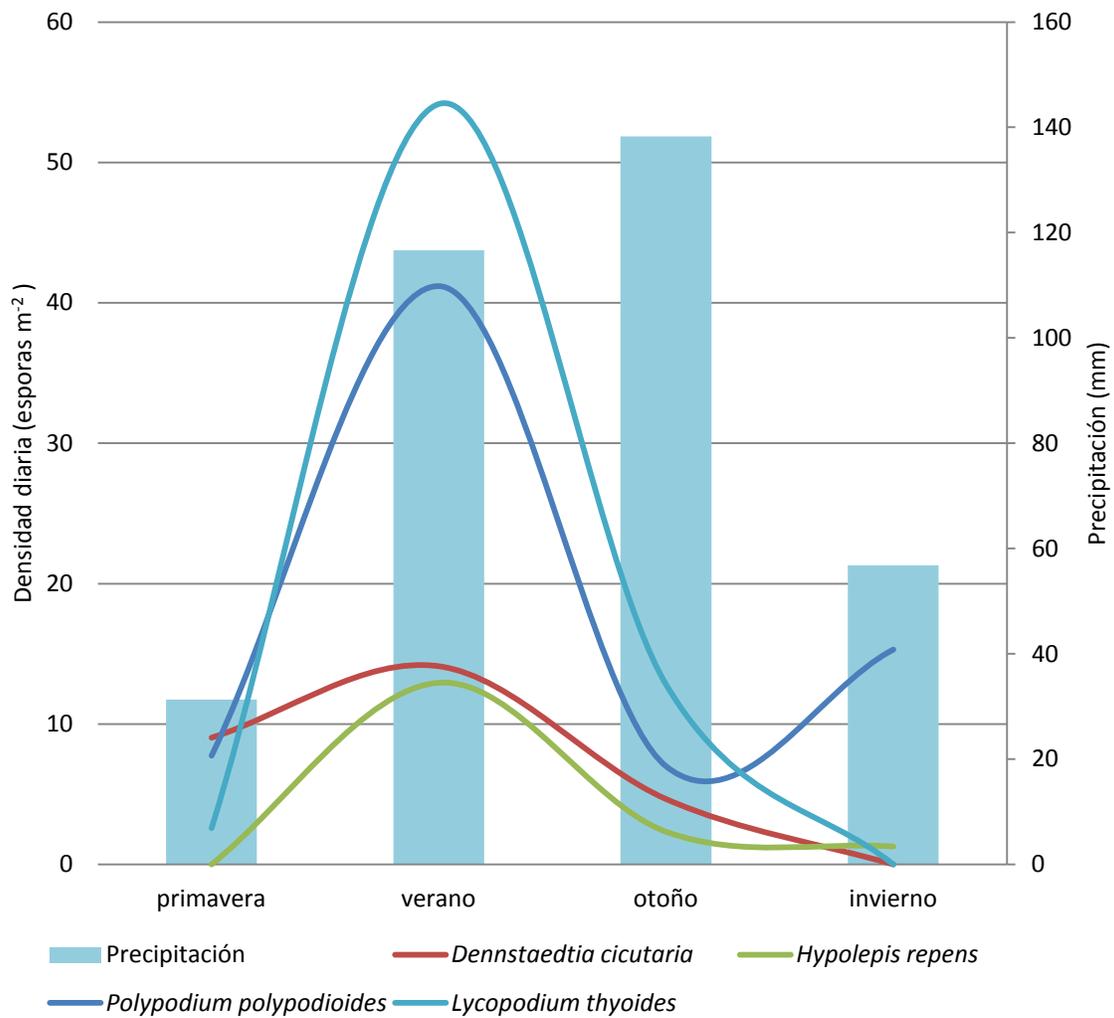
1.- Esporulación en primavera.- Trece taxa registraron el mayor número de esporas encontradas en los muestreos de esta estación (Gráfica 7); se indican a continuación con los valores obtenidos en el análisis: *Adiantum andicola* ($H = 22.94543$, $P = 0.00004$), *Blechnum appendiculatum* ($H = 14.62$, $P = 0.002$), *Cheilanthes notholaenoides* ($H = 8.01$, $P = 0.045$), *Dennstaedtia globulifera* (H

= 8.98, $P = 0.0001$), *Lastreopsis effusa* var. *dilatata* ($H = 10.74$, $P = 0.013$), *Llavea cordifolia* ($H = 20.84$, $P = 0.0001$), *Lophosoria quadripinnata* ($H = 12.57$, $P = 0.005$), *Pteris quadriaurita* ($H = 18.04$, $P = 0.0004$), *Selaginella pallescens* ($H = 25.50$, $P = 0.00003$), *S. silvestris* ($H = 21.52$, $P = 0.00008$), *S. stenophylla* ($H = 24.84$, $P = 0.00001$), *Thelypteris ovata* var. *lindheimeri* ($H = 19.07$, $P = 0.0002$) y *Thelypteris* sp. ($H = 9.25$, $P = 0.02$).



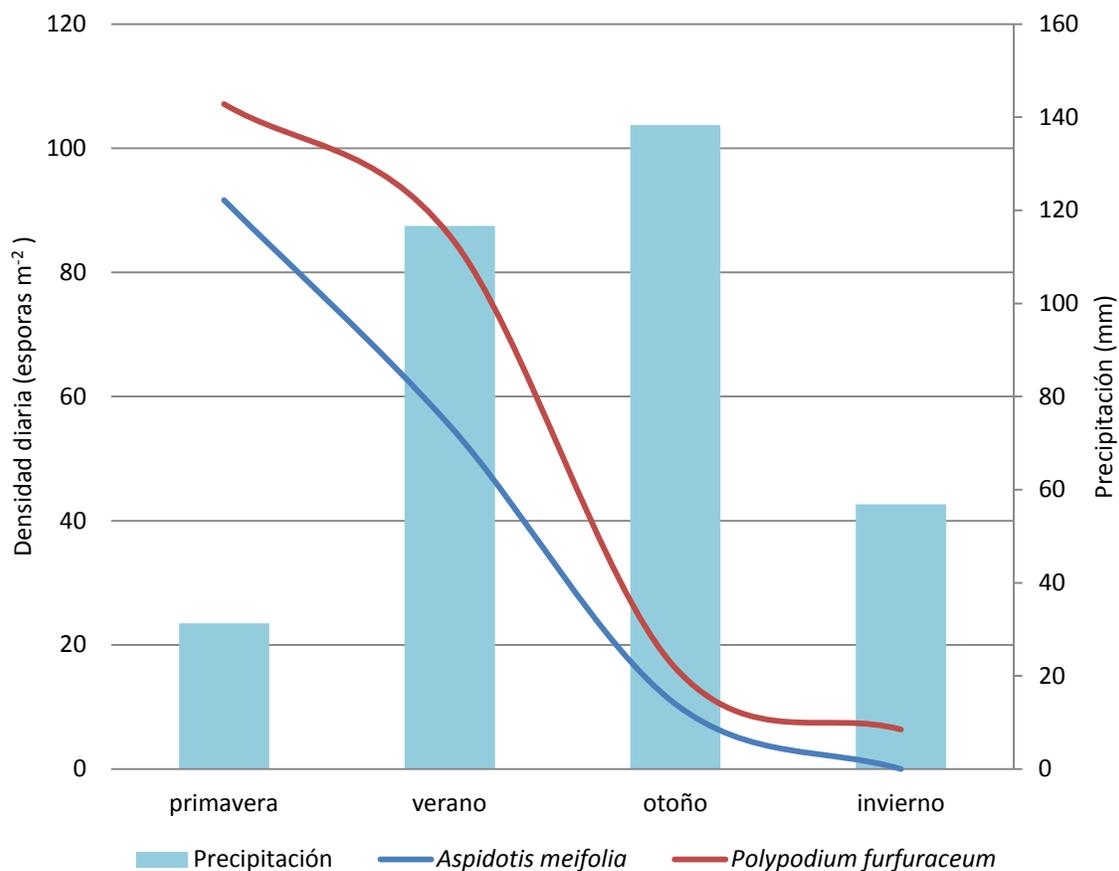
Gráfica 7.- Densidad de esporas de especies que mostraron un valor significativamente mayor en primavera.

2.- Esporulación en verano.- Cuatro taxa mostraron diferencias significativas para las esporas captadas en verano (Gráfica 8): *Dennstaedtia cicutaria* ($H = 8.89$, $P = 0.03$), *Hypolepis repens* ($H = 13.83$, $P = 0.003$) *Lycopodium thyoides* ($H=9.9$, $P=0.01$) y *Polypodium polypodioides* var. *aciculare* ($H = 9.77$, $P = 0.02$).



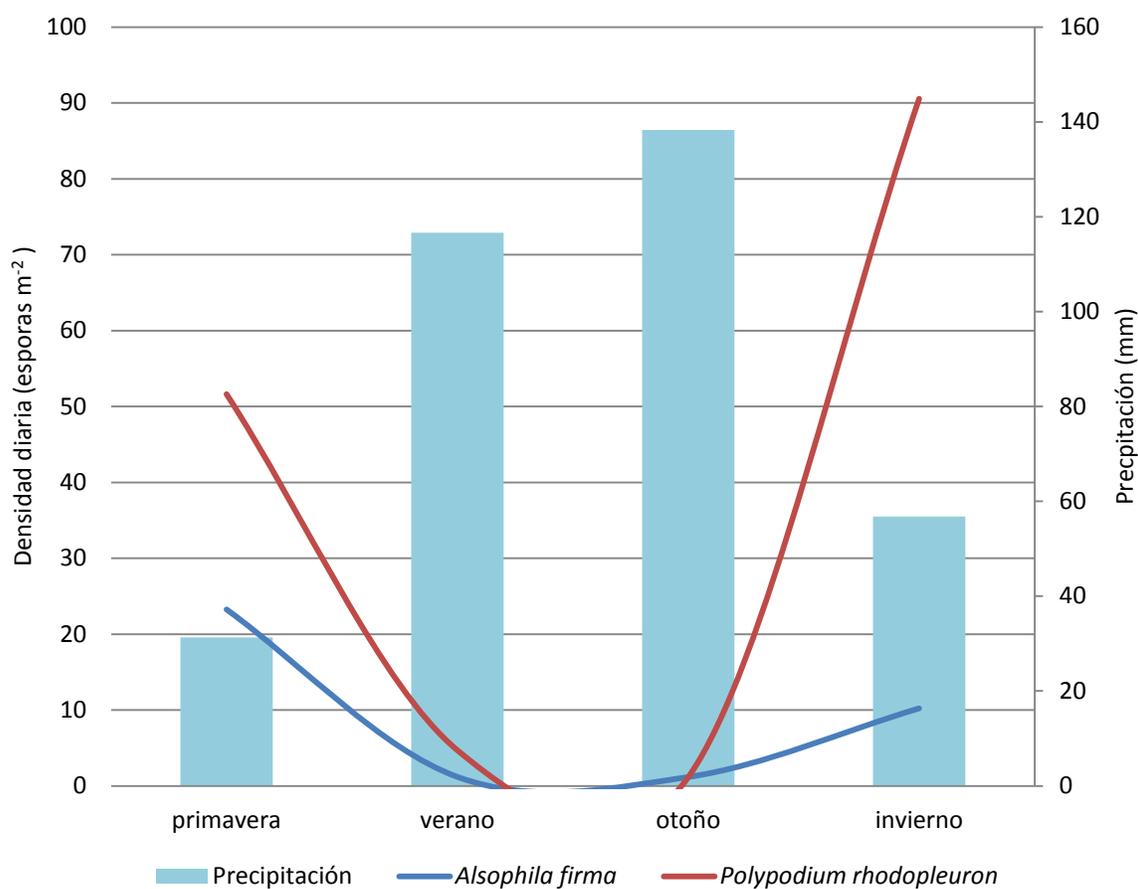
Gráfica 8.- Densidad de esporas de taxa que mostraron un valor significativamente mayor en verano.

3.- Esporulación en primavera - verano.- Dos taxa mostraron una esporulación preferencial a estas estaciones (Gráfica 9): *Aspidotis meifolia* ($H = 18.79$, $P = 0.0003$) y *Polypodium furfuraceum* ($H = 9.53$, $P = 0.002$).



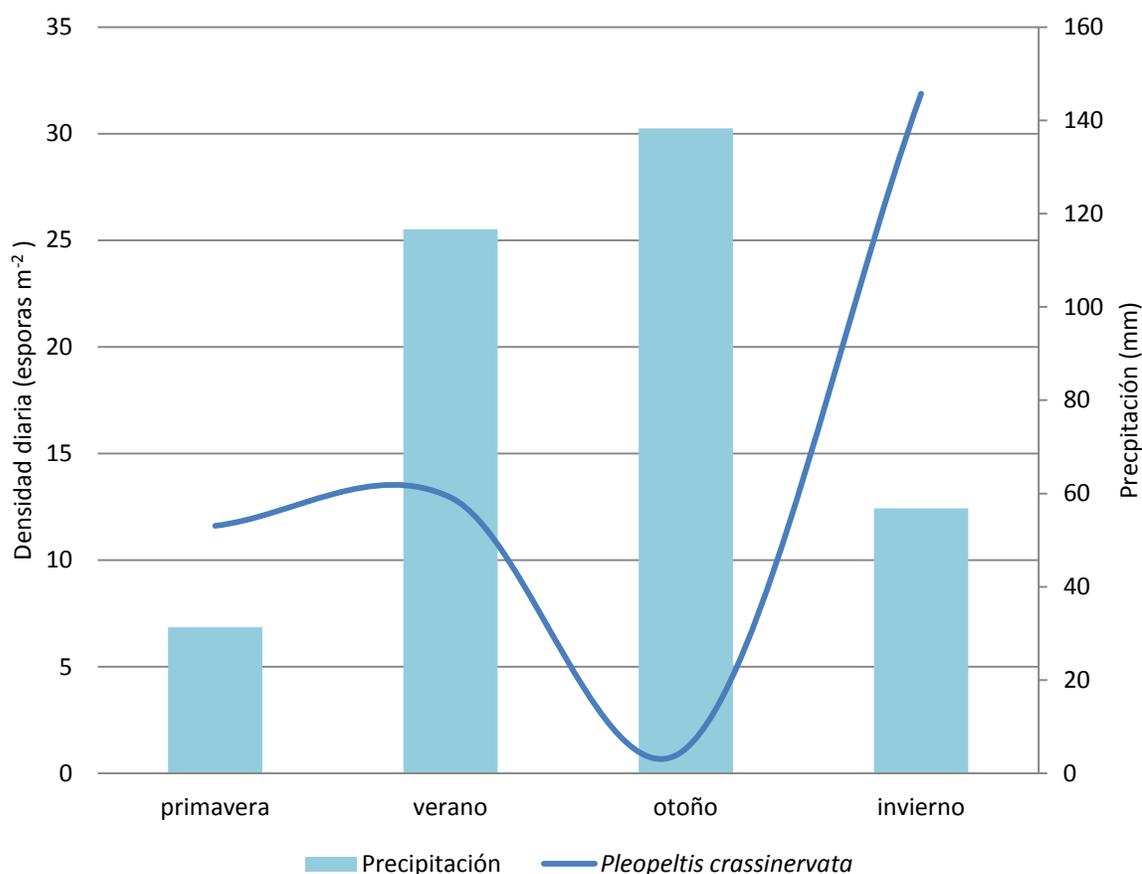
Gráfica 9.- Densidad de esporas de especies que mostraron valores significativamente mayores en las estaciones de primavera y verano.

4.- Esporulación en invierno - primavera.- Dos taxa mostraron una mayor presencia en la lluvia de esporas en estas estaciones (Gráfica 10): *Alsophila firma* ($H = 11.78$, $P = 0.0081$) y *Polypodium rhodopleuron* ($H = 21.46$, $P = 0.000084$).



Gráfica 10.- Densidad de esporas de taxa que presentaron valores significativamente mayores en invierno - primavera.

5.- Esporulación en primavera, verano e invierno.- *Pleopeltis crassinervata* tuvo diferencias significativas en la densidad de esporas presentes en otoño (8.7 esporas por m² por día, gráfica 11), mientras que en las demás estaciones presentó densidades mayores que 75 por m² por día ($H = 11.57$, $P = 0.008$).

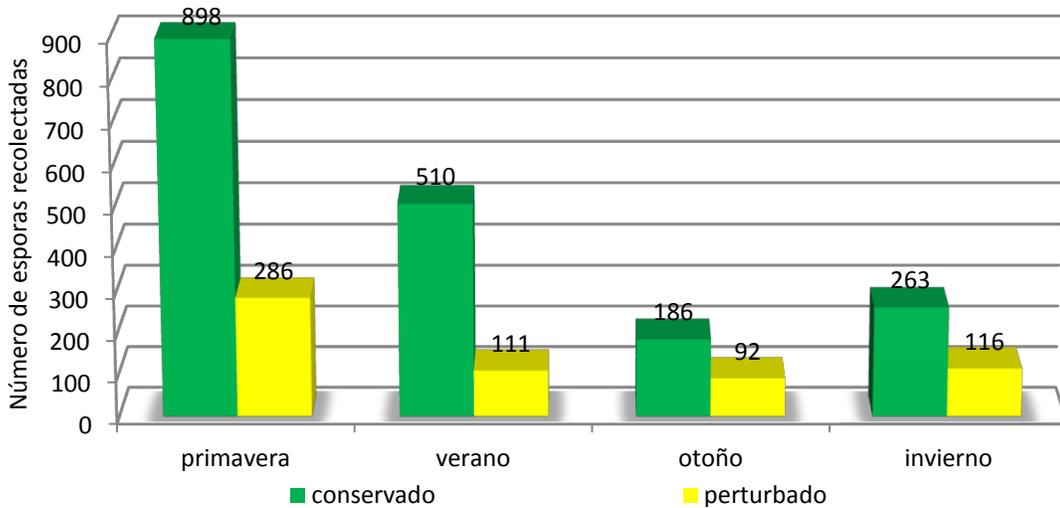


Gráfica 11.- Densidad de esporas de una especie con valores significativamente mayores para invierno-primavera y verano.

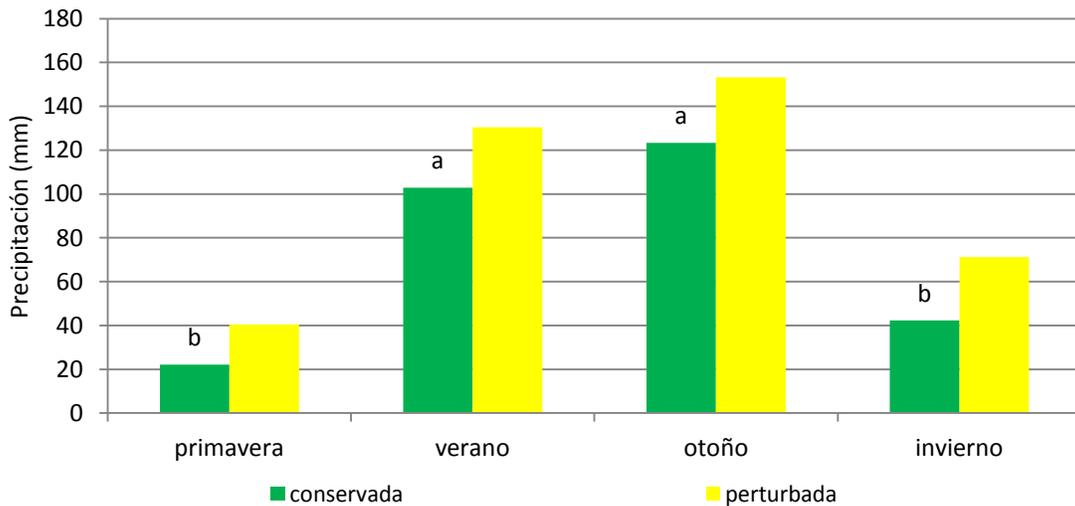
Análisis entre la zona conservada y la alterada

La zona conservada concentró el mayor número de esporas presentes, con un total de 1,857 esporas (8,108.3 esporas m⁻²), mientras que el sitio perturbado presentó 605 (2,641.6 esporas m⁻²). La variación entre ambos sitios se refleja para cada estación muestreada (Gráfica 12). Como estadísticamente existe una diferencia entre las esporas captadas para cada sitio ($H = 26.53$, $P < 0.00001$), se evaluó también la cantidad de precipitación recolectada, pues se considera como el principal agente de depositación de partículas, se pretendió conocer si la diferencia de esporas recolectadas estaba relacionada con la cantidad de lluvia captada en cada zona. Dicho análisis no mostró diferencias significativas entre la cantidad de lluvia colectada entre los sitios; sólo se

encontraron diferencias significativas estacionales, determinando que el período de lluvias comprende verano y otoño (Gráfica 13).



Gráfica 12.- Lluvia de esporas por sitio y estación.



Gráfica 13.- Precipitación en mm captada en ambos sitios; se muestra con letras minúsculas las diferencias significativas entre las estaciones del año, las cuales denotan la estacionalidad a: época de lluvias, b: época de secas.

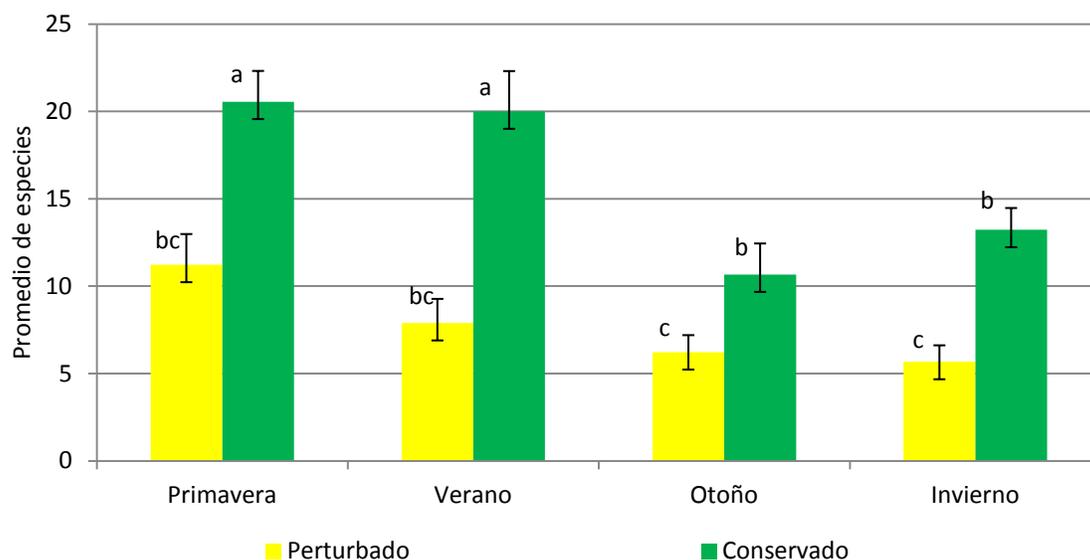
Los taxa encontrados en ambos sitios (riqueza), tanto local como alóctona, además de los índices de diversidad y similitud, junto con su comparación estadística, se muestran en el siguiente cuadro (1).

Cuadro 1.- Comparación de riqueza, índices de similitud y significancia de la lluvia de esporas entre los sitios estudiados.

Sitio	Perturbado	Conservado
Riqueza (taxa/esporas)	64 /605	70 /1,856
Taxa locales (S/esporas)	36 /473	39 /1,482
Taxa Alóctonos (S/esporas)	28 /132	31 /374
Shanon-Wiener	3.512496	3.5210006
Número de especies compartidas	55	
Similitud Sorensen	0.8358	
Similitud Czekanowsky	0.008529	
Kruskal-Wallis (esporas)	$H = 26.53, P < 0.00001$	
Kruskal-Wallis (especies)	$H = 29.264, P < 0.00001$	

Aún cuando el número de taxa en ambos sitios no varía mucho y se refleja en el índice de similitud de Sorensen, al incorporar la abundancia de cada especie (Índice de Similitud de Czekanosky ISC) se denota una diferencia muy marcada entre los sitios. Dicha diferencia se refleja en la prueba de Kruskal-Wallis, tanto para el número total de esporas, como el número de taxa presentes (Gráfica 14).

Se encontraron diferencias significativas en la cantidad de precipitación presentada entre la zona conservada y la perturbada, siendo estadísticamente mayor en esta última; sin embargo la cantidad de palinomorfos fue significativamente mayor en la zona conservada y siendo la cobertura vegetal (presencia del estrato arbóreo) la diferencia entre ambas zonas muestreadas, se reconoce que es la presencia de los árboles la que influye en la captación de palinomorfos al aumentar la superficie de contacto con la atmósfera, en donde permanecen suspendidas las esporas.

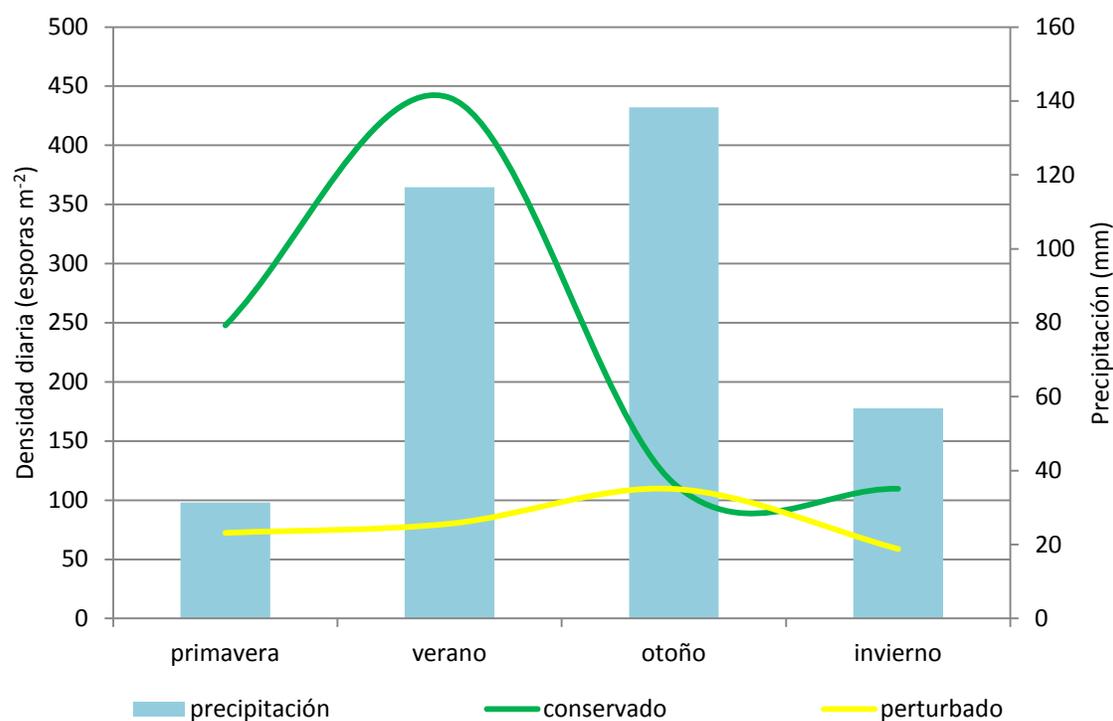


Gráfica 14.- Taxa presentes en la lluvia de esporas por estación y zona estudiada.

Al analizar la densidad de esporas alóctonas colectadas en ambas zonas, se observa una diferencia significativa con una mayor presencia en la zona conservada ($H = 15.3321$, $P = 0.00009$) (Gráfica 15); el efecto de deposición de la precipitación se denota por la mayor densidad de esporas en la zona conservada al inicio de las lluvias en verano, y la mayor densidad en el sitio alterado en otoño, cuando las lluvias son más frecuentes y de mayor intensidad. Este comportamiento sugiere que al inicio de la estación lluviosa se lavan las hojas y ramas de la cobertura vegetal, en donde pudieron haber quedado atrapadas las esporas; y se realiza una dispersión secundaria de éstas hacia el suelo.

Variables meteorológicas

El análisis de correlación de Spearman esporas – lluvia con los datos de las 72 trampas, muestra que las partículas presentes en la lluvia de esporas disminuyeron con la precipitación. ($r = -0.2558$). Discriminando entre el componente local y el componente alóctono, el índice obtenido es de $r = -0.3365$ y de $r = 0.0711$, respectivamente. La correlación de la precipitación y la densidad de la lluvia de esporas se muestran en el siguiente cuadro (2).

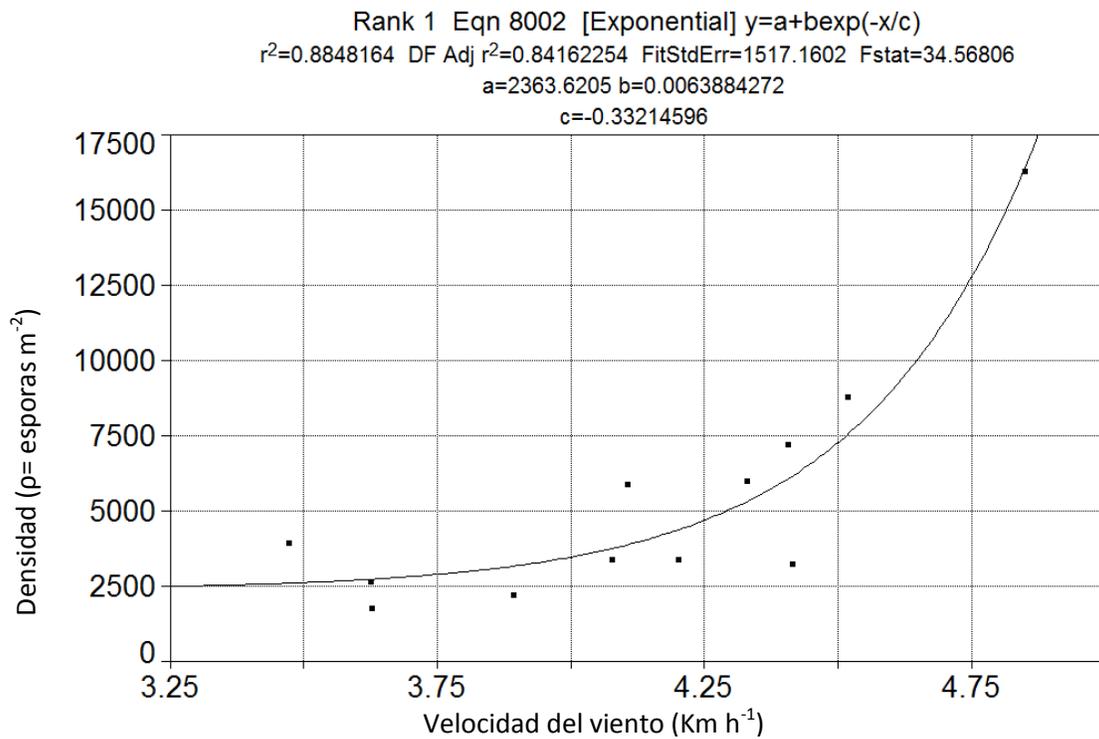


Gráfica 15.- Comparación de la densidad de esporas alóctonas entre los sitios conservado y perturbado.

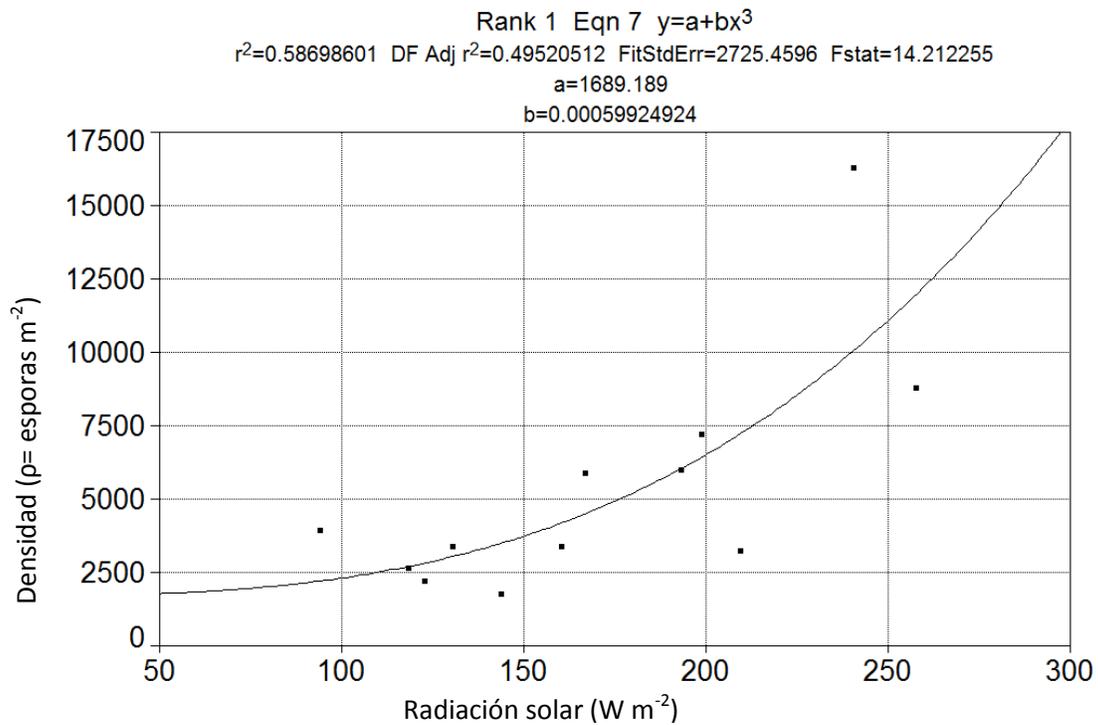
Cuadro 2.- Coeficiente de correlación de Spearman de la precipitación y la densidad de esporas en los sitios de estudio por componentes (local, alóctono y total).

Sitio/luvia de esporas	Alóctona	Local	Total
Perturbado (n=36)	0.071142	-0.33657	-0.255822
Conservado (n=36)	0.157717	-0.343427	-0.214273
Ambos sitios (n=72)	0.237310	-0.145478	-0.050097

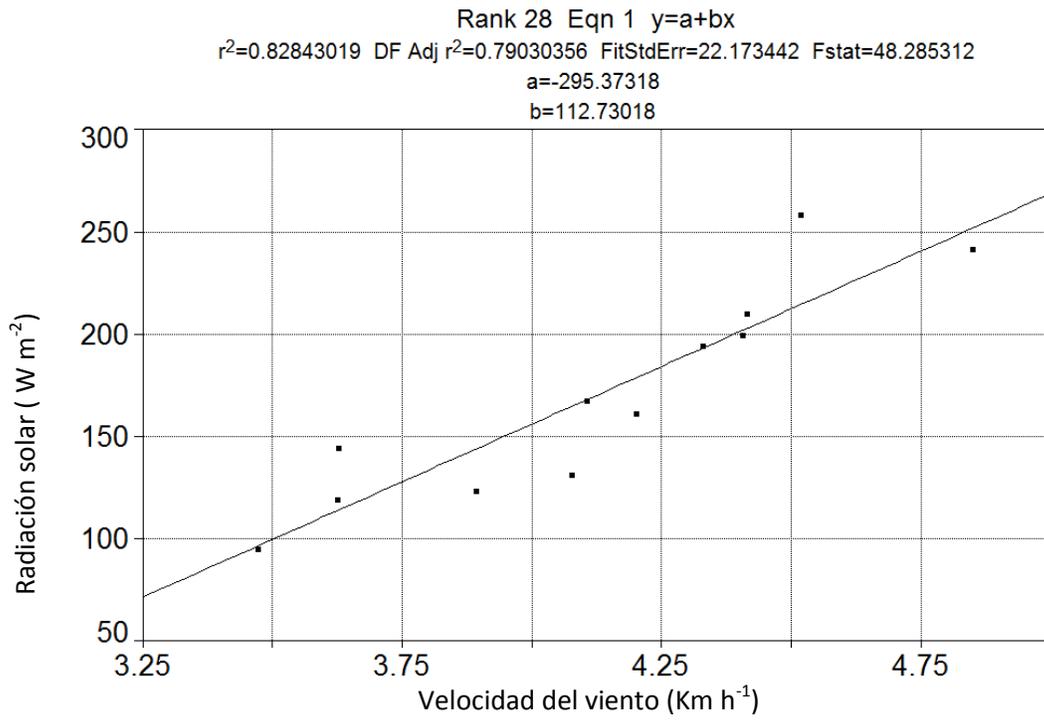
De las variables meteorológicas obtenidas de la estación automática de Zacualtipán, sólo el viento (Gráfica 16) y la radiación solar (Gráfica 17) se encuentran relacionados con la cantidad de diásporas presentes en la lluvia de esporas. El viento mostró un coeficiente de correlación de 0.8284 mientras que la radiación solar de 0.58797; ambos modelos exponenciales generados por el Software Table curve 2d son estadísticamente robustos. Ambas variables mantienen una relación lineal con un coeficiente de correlación de 0.8284 (Gráfica 18).



Gráfica 16.- Modelo generado de la relación entre viento y la densidad de esporas.



Gráfica 17.- Modelo robusto generado de la relación entre la radiación solar y la densidad de esporas.



Gráfica 18.- Relación entre la radiación solar y la velocidad del viento.

DISCUSIÓN

Área de estudio

En el área de estudio se encontraron géneros diagnósticos de Bosque Mesófilo de Montaña, Rzedowzki (1978), tales como *Adiantum*, *Asplenium*, *Blechnum*, *Campyloneurum*, *Ctenitis*, *Cystopteris*, *Dennstaedtia*, *Diplazium*, *Holodyctium*, *Lophosoria*, *Elaphoglossum*, *Phanerophlebia*, *Pleopeltis*, *Polypodium*, *Pteris*, *Selaginella*, *Tectaria*, *Thelypteris* y *Woodwardia* (Rzedowski, 1996).

Lo anterior indica que la zona de estudio mantiene un buen estado de conservación, pues además se encontraron 43 especies de las 59 reportadas para regiones adyacentes (Alcántara-Ayala & Luna-Vega, 2001; Ponce-Vargas *et al.*, 2006). Para el municipio cercano de Zacualtipán, Pérez-Paredes *et al.* (2012) registraron la presencia de 125 especies agrupadas en 51 géneros y 21 familias. Paradójicamente el sitio de estudio se encuentra rodeado de zonas altamente devastadas por cambio de uso de suelo a actividades agrícolas y pecuarias.

Es importante destacar que se encontró una población de *Onocleopsis hintonii*, taxón no reportado con anterioridad para el estado. Este hallazgo y otros nuevos registros indicados en el cuadro 3, demuestran la poca exploración de la pteridoflora en Hidalgo, mencionada por Ramírez-Cruz *et al.* (2009), quienes indican un conocimiento pobre de los helechos en la entidad para el cual se han registrado 258 taxa (Mickel & Smith, 2004). Complementando la cifra de taxa de pteridofitas para el estado de Hidalgo, con el listado del cuadro 3, se alcanza la cifra de 317 que constituyen, hasta el momento, la pteridoflora del estado, la cual la podemos agrupar en 73 géneros. Cabe mencionar que con el registro de *O. hintonii* también se adiciona el registro de la familia *Onocleaceae* Pic. Serm., que junto con las registradas previamente, suman 29.

Los reportes de nuevos registros para el estado, en áreas secas como el matorral xerófilo y en áreas húmedas como el bosque mesófilo de montaña, así como 14 taxa de epífitas, demuestran que

hace falta trabajo de campo para tener un conocimiento de la pteridoflora del estado que, seguramente, seguirá incrementándose.

Cuadro 3.- Nuevos registros de Pteridofitas para el estado de Hidalgo y sus referencias

Nuevos registros	Localidad	Referencia
<i>Asplenium alatum</i> Humb. et Bonpl. ex Willd. <i>Cyathea divergens</i> Kunze <i>Megalastrum</i> sp. <i>Polypodium santae-rosae</i> (Maxon) C. Chr. <i>Pteris propinqua</i> J. Agardh	Mpio. Tlanchinol	Luna-Vega <i>et al.</i> , 1994
<i>Saccoloma inequale</i> (Kunze) Mett. <i>Sticherus brevipubis</i> (Christ.) A. R. Sm.	Mpios. de Eloxochitlán y Zacualtipán	Alcántara-Ayala & Luna-Vega, 2001
<i>Adiantopsis radiata</i> (L.) Fée <i>Polypodium rosei</i> Maxon <i>Selaginella wrightii</i> Hieron.	Mpio. Lolotla	Ponce-Vargas <i>et al.</i> , 2006
<i>Pellaea atropurpurea</i> (L.) Link <i>Polypodium remotum</i> Desv. <i>Polypodium rzedowskianum</i> Mickel <i>Selaginella illecebrosa</i> Alston <i>Thelypteris hispidula</i> (Decne.) C.F. Reed	Reserva de la Biósfera Barranca de Metztlán	Cuevas-Hernández & Sánchez González, 2009
<i>Anemia mexicana</i> Klotzsch var. <i>makrinii</i> (Maxon) Mickel <i>Argyrochosma palmeri</i> (Baker) Windham <i>Cheilanthes spiculata</i> Mickel <i>Pecluma alfredii</i> (Rosent.) M. G. Price var. <i>cupreolepis</i> (A. M. Evans) A.R. Sm. <i>Polypodium puberulum</i> Schltld. et Cham. <i>Selaginella sartorii</i> Hieron. <i>S. wrightii</i> Hieron.	Parque Nacional los Mármoles	Ramírez-Cruz <i>et al.</i> , 2009
<i>Adiantum concinnum</i> Humb. et Bonpl. ex Willd. <i>Dryopteris rossii</i> C. Chr. <i>Macrothlelypteris torresiana</i> (Gaudich.) Ching <i>Pecluma ferruginea</i> (Martens et Galeotti) M. G. Price <i>Phanerophlebia umbonata</i> Underw. <i>Tectaria transiens</i> (C.V. Morton) A. R. Sm. <i>Trichomanes capillaceum</i> L.	Varias localidades	Mendoza-Ruiz & Pérez-García, 2009a

Cuadro 3 (Cont.)

<i>Elaphoglossum ellipticifolium</i> A. Rojas <i>E. longistipitulum</i> A. Rojas <i>E. viride</i> (E. Fourn.) C. Chr. <i>Hymenophyllum asplenioides</i> (Sw.) Sw. <i>H. fragile</i> (Hedw.) C.V. Morton <i>H. myriocarpum</i> Hook. <i>Melpomene pilosissima</i> (M. Martens et Galeotti) A.R. Sm. et R. C. Moran <i>Pleopeltis polylepis</i> (Roemer ex Kunze) var. <i>interjecta</i> (Weath.) E. A. Hooper <i>Polypodium alansmithii</i> R. C. Moran <i>P. alavae</i> A. R. Sm. <i>P. cryptocarpon</i> Fée <i>P. polypodioides</i> (L.) Watt. var. <i>aciculare</i> Weath. <i>Trichomanes krausii</i> Hook. et Grev. <i>Vittaria lineata</i> (L.) Sm.	Epífitas en varias localidades	Ceja-Romero <i>et al.</i> , 2010
<i>Onocleopsis hintonii</i> F. Ballard	Mpio. Molango de Escamilla	Presente estudio
<i>Cheilanthes cuneata</i> Kaulf. ex Link <i>Pecluma atra</i> (A.M. Evans) M.G. Price <i>Phanerophlebia gastonyi</i> Yatsk.	Mpio. Zacualtipán de Ángeles	Pérez-Paredes <i>et al.</i> , 2012
12 nuevos registros	Mpio. Tenango de Doria	Sánchez-González, por publicar, <i>com. pers.</i>

Esporoteca

Se realizaron las descripciones palinológicas de 40 especies encontradas en la zona de estudio, algunos taxa ya habían sido estudiados por algunos autores, los trabajos más representativos son los de Erdtman & Sorsa (1971), Tryon & Tryon (1982), Tryon & Lugardon (1991) y Arreguín-Sánchez *et al.* (1996, 2004). Cabe destacar que 4 taxa (*Ctenitis equestris*, *Elaphoglossum obscurum*,

Pecluma sursumcurrens y *Polystichum turrialbae*) no habían sido descritos anteriormente desde el punto de vista palinológico.

En este trabajo el sistema de clasificación adoptado fue el de Smith *et al.* (2006), a continuación se cotejan las descripciones palinológicas de otros autores, con las elaboradas a partir de las observaciones de las esporas en el presente estudio.

Familia Selaginellaceae

Selaginella

Las microsporas de este género se encuentran tanto en mónadas como en tétradas, son triletes, excepcionalmente tetraletes, con o sin perisporio, de $(10 - 30) \times [19 - 56 (-65)]^5 \mu\text{m}$, con brazo de lesura de $6 - 25 \mu\text{m}$ (Erdtman & Sorsa, 1971). Tryon & Lugardon (1991) a partir de la observación de 67 especies, determinan un tamaño de 18 a $60 \mu\text{m}$, de forma tetrahédrica-globosa a ligeramente plana o con la cara distal más prominente, a veces cingulada; el tipo de ornamentación que presenta va de la fina a densamente espinada, a veces rugulada, crestada, baculada, estriada, papilada o con esférulas.

Selaginella stenophylla.- Para esta especie Lee (1969) cita microsporas anaranjadas, triletes de $24 - 28 - 32 \mu\text{m}$, con protuberancias similares a muri esparcidas irregularmente sobre su superficie, todas encontradas en tétradas, Tryon & Lugardon (1991) citan para microsporas de México, una ornamentación estriada; dicho término según Kremp (1965), Lellinger (2002) y Punt *et al.* (2007) no concuerda con el mostrado en la figura 231.18 de su obra, en donde se muestra una tétrada inmadura; el término más adecuado es hamulado, que concuerda con la descripción de muri por Lee (1969). En mis observaciones al MEB, noté, conforme a lo descrito anteriormente, mónadas y tétradas presentes, heteropolares, con una ornamentación proximal psilada, con algunos granuli, la ornamentación distal se encuentra hamulosa-rugulada, con numerosas fimbrias y un perisporio microreticulado, con un cíngulo ecuatorial. La mayoría de las esporas observadas muestran un

⁵ Cada autor utiliza un formato diferente para citar las mediciones de las esporas.

colapso en la zona proximal, esto puede deberse a la germinación endospórica típica en algunas selaginelas (Aniceto Mendoza Ruiz, comunicación personal). Una característica discordante es la presencia de mónadas en las observaciones del presente estudio, cuando anteriores publicaciones mencionan únicamente la presencia de tétradas; a este respecto, observando a detalle la imagen del trabajo de Tryon & Lugardon (1991), en donde se observa una tétrada, podemos apreciar que los bordes de las microsporas se encuentran todavía unidos, lo que indica un grado incipiente de la maduración en estas esporas. En las observaciones de estas esporas de las láminas palinológicas correspondientes (Figs. 4.1 y 4.2), se pueden apreciar tétradas y mónadas. Considero necesario destacar que el grado de ornamentación que presentan se puede considerar gradual, conforme al estado de maduración que presentaban; en las observaciones al MEB también se encontró este estado diferencial de ornamentación, y se pudo corroborar, pues en algunas tétradas se observan las microsporas todavía fusionadas con restos del tapete, y otras aún unidas, con menos restos de esta estructura.

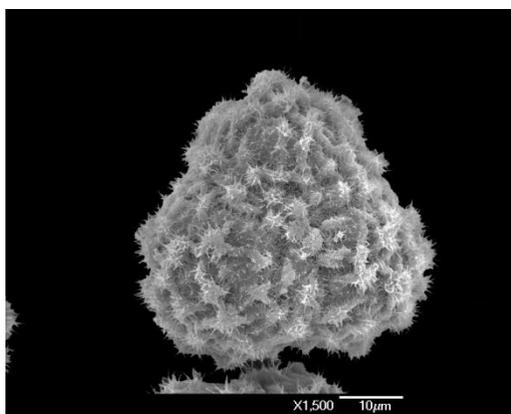


Fig. 4.1.- Tétrada de *S. stenophylla*.

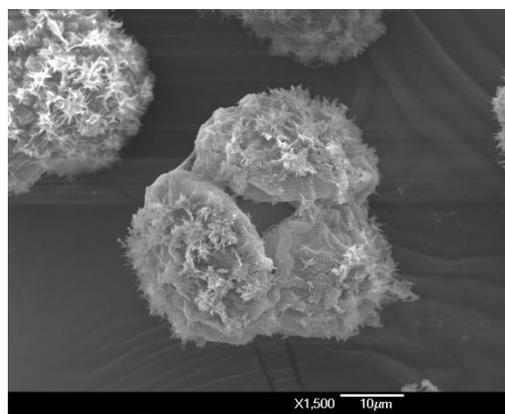


Fig. 4.2.- Tétrada de *S. stenophylla*.

Selaginella pallescens.- Para esta microspora Erdtman & Sorsa (1971) mencionan que probablemente carezca del perisporio, es trilete, de 32 x 54 μm , con brazo de lesura de 16 μm , su vista polar es de circular a triangular redondeada, con lados fuertemente convexos, con esclerina de 4 μm de grosor, tuberculada a verrugada; los procesos de 1 a 2 μm de alto, con diámetro basal de 2 a 15 μm . Por su parte, Lee (1969) cita un color escarlata y un tamaño de 21 – 24 (22) μm de diámetro, con ornamentación papilada a capitada. Tryon & Lugardon (1991) citan microsporas papiladas a

granuladas, mientras que Filipini-de Giorgi *et al.* (1997) describen esporas de 30 μm de diámetro, presentes tanto en mónadas como en tétradas, con ornamentación papilosa; y Arreguín-Sánchez *et al.* (2001) para el Valle de México menciona un tamaño de 28 – 38 x 30 – 38 μm , en vista polar y de 31 – 34 x 35 – 37 μm , en vista ecuatorial, con perisporio de 3 – 4 μm , capitado o papilado. Mis observaciones son consistentes con lo reportado para esta especie, sin embargo, es necesario recalcar la heteropolaridad que presenta esta espora, pues en la cara proximal presenta una ornamentación gemada (Fig. 4.3), mientras que en la cara distal presenta una superficie granulada en la que son evidentes clavvas de 1 μm en la base y de hasta 2.5 μm en el ápice (Fig. 4.4).

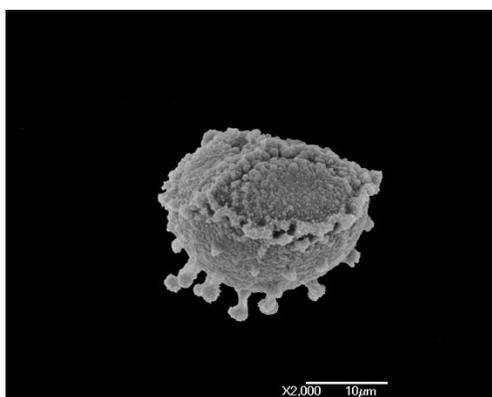


Fig. 4.3.- Microspora de *S. pallescens*.

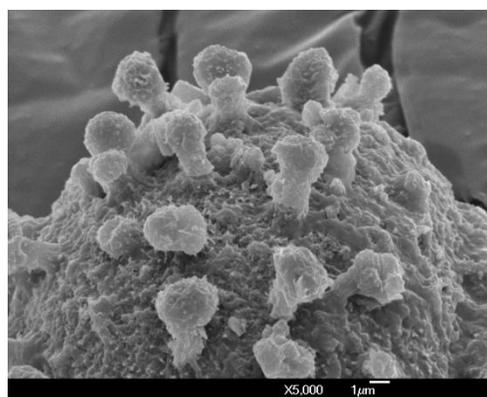


Fig. 4.4.- Detalle de la ornamentación distal.

Familia Equisetaceae

Esporas verdes, con apertura circular y cuatro eláteres espatulados, enrollados (Smith *et al.*, 2006).

Equisetum

En la descripción de Erdtman & Sorsa (1971) presenta esporas esferoidales, con eláteres no resistentes a la acetólisis (lo que ayuda a diferenciar esta espora de las hepáticas, resistentes a la técnica). Tryon & Lugardon (1991) citan esporas de 34.7 – 67.4 μm , con eláteres espatulados cercanos a la zona apertural, ésta es circular a oval, muy pequeña; la superficie de esta espora tiene consistencia granulada con elementos esferoidales.

Equisetum myriochaetum.- Las esporas de esta especie son descritas por Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) como circulares de 33 – 38 (35) x 31 – 36 (33) μm , con exospora de 3 μm , psilada; con perisporio, con gránulos y 4 eláteres. Las observaciones del presente estudio caracterizaron a esta espora como clorofílica con elementos esféricos menores a 1 μm en la superficie y eláteres espatulados en el ápice (Figs. 4.5 y 4.6).

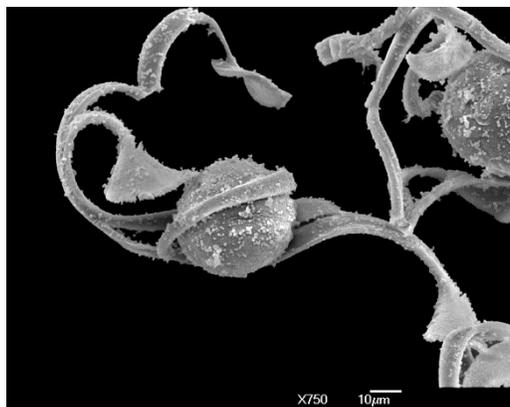


Fig. 4.5.- Espora de *E. myriochaetum* con eláteres.

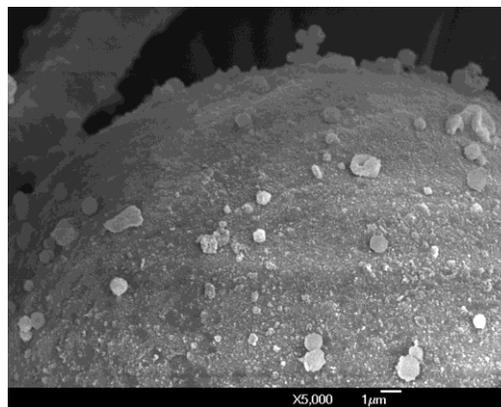


Fig. 4.6.- Detalle de la superficie.

Familia Dicksoniaceae

Esporas triletas, globosas a tetrahédricas (Smith *et al.*, 2006), con la cara distal hemiesférica y un prominente cíngulo ecuatorial; tiene una cubierta especial de esporopolenina que recubre la espora, ésta puede retirarse con facilidad excepto en la zona apertural y sobre el cíngulo ecuatorial (Tryon & Lugardon, 1991).

Lophosoria

Esporas con un prominente cíngulo ecuatorial, ornamentación proximal tuberculada, la distal perforada

Lophosoria quadripinnata.- Al igual que las esporas de *Ctenitis*, esta especie ha sido ampliamente estudiada y referenciada. En su trabajo, Erdtman & Sorsa (1971), la describen a partir de 3 ejemplares recolectados en Puerto Rico; mencionan que la espora es trilete, perisporada de 37 x 54 μm (medida sin perisporio, colecta de *Sintenia 1333*, P), 49 x 73 μm (colecta de *Weberbauer 1333*, B) y de 32 x 48

μm (ejemplar de las islas Juan Fernández). Gastony & Tryon (1976) mencionan que esta especie presenta las esporas más grandes de las ciateáceas (sic) de 70 a 100 μm de diámetro ecuatorial; Tryon & Tryon (1982) determinan que el cíngulo evidente de esta espora, divide un área proximal, tuberculada, de la distal perforada; ambos con depósitos de material granular; Kurman & Taylor (1987) elaboraron un estudio de la ultraestructura de esta espora, la cual describen con tamaño de 40 a 90 μm , cingulada, con una longitud del brazo de hasta 20 μm ; ornamentación distal perforada, ellos establecen la presencia de una exospora de dos capas, una interna, que se encuentra rodeando toda la espora y mide 1.2 a 3 μm ; y otra externa, encontrada solo en el cíngulo y la porción distal, que puede medir de 4 a 10 μm ; el perisporio en esta especie, argumentan, puede ser de 0.3 a 2 μm . Tryon & Lugardon (1991) mencionan un tamaño de 52 a 100 μm , con un cíngulo ecuatorial prominente, ornamentación proximal tuberculada y distal perforada, con depósitos perisporales granulares. Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) menciona un tamaño de 41 – 53 μm , ornamentación escabrosa de la exospora y perisporio proximalmente tuberculado, distalmente punteado. Para poblaciones de Colombia, Contreras-Duarte *et al.* (2006) mencionan un tamaño de 33.8 a 89 μm , con un exosporio fino, granulado proximalmente, psilado distalmente, con un perisporio distalmente foveolado. En mis observaciones noté una ornamentación proximal dependiente del estado de maduración de la espora, de granular a tuberculada, incluso verrugada en algunas ocasiones, esta última ornamentación puede ser confundida con un retículo por el patrón que se observa de los valles interverrugales (Figs. 4.7 y 4.8); al MEB se puede apreciar que en la cara distal los foveolos se encuentran digitados hacia el interior de la espora (Fig. 4.9).

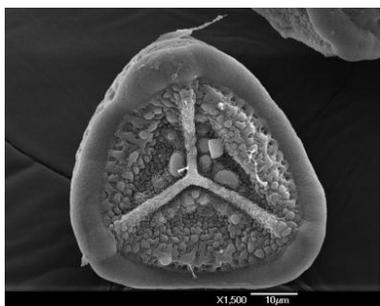


Fig. 4.7.- *L. quadripinnata* (espora), vista proximal (MEB).



Fig. 4.8.- Vista proximal en MO.

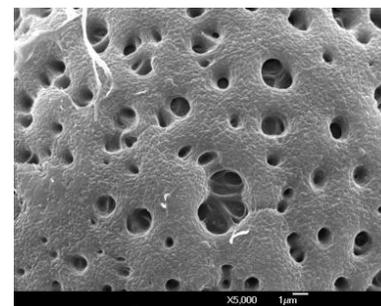


Fig. 4.9.- Detalle de los foveolos en cara distal.

Familia Dennstaedtiaceae

Presenta esporas triletes en la mayoría de los géneros, sin embargo, seis presentan apertura monolete. Su exospora es plana con evidentes tubérculos o proyecciones irregulares, el perisporio forma gran parte del esporoderma (Tryon & Lugardon, 1991; Smith *et al.*, 2006).

Dennstaedtia

Presenta esporas triletes de 15-39 x 27-51 μm , con la lesura (por brazo) 10-18 μm (Erdtman & Sorsa, 1971). Para las especies americanas Tryon & Tryon (1982) reportan esporas verrugadas a tuberculadas, triletes, algunas especies tienen estos elementos más o menos fusionados (*D. cicutaria*) y otros con un anillo ecuatorial.

Dennstaedtia globulifera.- En Pollen and spore morphology/Plant taxonomy (Erdtman & Sorsa, 1971), reportan para una población de Cuba, esporas hemiesféricas-convexas de 39 x 41 μm (sin incluir el perisporio), con brazo de la lesura de 15 μm con “*amb*”⁶ (Kremp, 1965; Punt *et al.*, 2007) redondeado-triangular y lados rectos a ligeramente cóncavos; perisporio de 0.5 μm de grosor, verrugada a tuberculada (Erdtman & Sorsa, 1971). Para México Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) citan esporas con vista polar lobada-triangular de 33 (27.8 a 36.3) x 36 (33 a 39) μm ; vista lateral semicircular de 34 (32 a 34.6) x 27.5 (24.5 a 30.5), con exospora de 3 μm de grosor, psilada; perisporio de 1 μm , estriado. En mis observaciones determino una heteropolaridad; una ornamentación verrugada-papilada en la superficie proximal y un engrosamiento en la superficie distal (véase Fig. 3.26).

Familia Pteridaceae

Esporas globosas o tetrahédricas, triletes, ornamentación diversa (Smith *et al.*, 2006), se pueden diferenciar dos tipos; las esporas cinguladas y hamuladas (con estructuras similares a muri); y esporas aladas o de contorno espinado, con esférulos formados en el perisporio (Tryon & Lugardon, 1991).

⁶ Ámbito o perfil de la espora en vista polar (Punt *et al.*, 2007); contorno o limbo del palinomorfo (Kremp, 1965).

Adiantum

Género con esporas triletes, ocasionalmente monoletes, de $23 \times 31 \times 60 \mu\text{m}$, con perisporio muy delgado (Erdtman & Sorsa, 1971). A partir de 37 especies, Tryon & Lugardon (1991) determinan esporas triletes de 25 a $50 \mu\text{m}$ con superficie rugulada o tuberculada, rara vez plana.

Adiantum andicola.- Para la especie Tryon & Lugardon (1991) citan un tamaño de 25 a $50 \mu\text{m}$, con ornamentación rugulada, tuberculada, con perisporio. Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) determinan un tamaño de $36 - 47.5 (41) \times 33 - 42.5 (38) \mu\text{m}$, (VP), y de $41 - 46 (43) \times 44 - 49 (46) \mu\text{m}$, (VE); además mencionan que la exospora es psilada y presenta un perisporio de $3 \mu\text{m}$ escábrido. En mis observaciones al MEB se encontró granulum sobre la superficie de la exospora, y el perisporio se denota rugulado, con gránulos dispersos (Figs. 4.10 y 4.11).

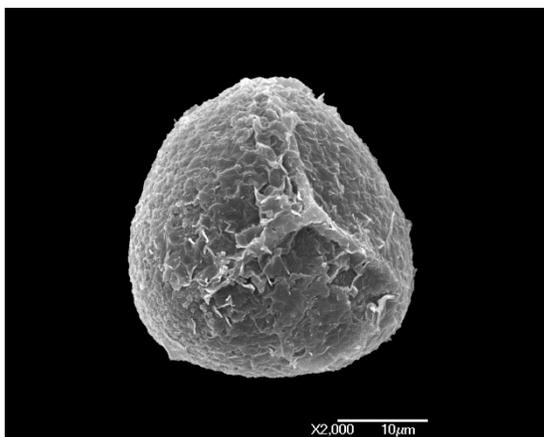


Fig.4.10.- Espora de *A. andicola*.

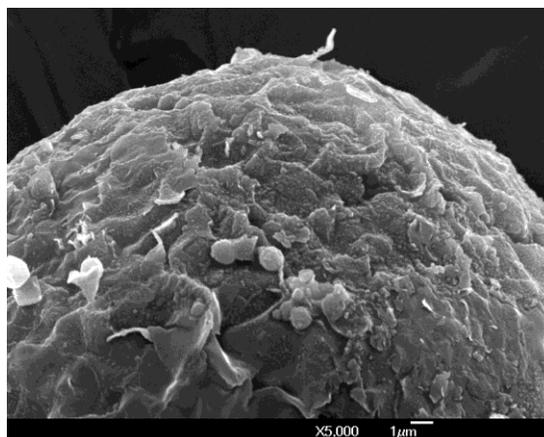


Fig. 4.11.- Detalle de la superficie.

Aspidotis

Esporas triletes (Erdtman & Sorsa, 1971), de $40 \mu\text{m}$, con lesura de $18 \mu\text{m}$, exospora psilada, con perisporio, liso, con pliegues rugulosos (Devi, 1979).

Aspidotis meifolia.- Las esporas de esta especie fueron descritas por Knobloch (1969) como triletes de $37.5 \mu\text{m}$, globosas con lesura crasimarginada y perisporio granuloso, con exospora plisada; Ponce *et al.* (2007) indican una coloración parda-clara y un tamaño de $32 - 46 (VE) \times 34 - 39 (VP) \mu\text{m}$, con un

perisporio de 2 a 3 μm y una ornamentación reticulada a retículo-crestada, con crestas de 1 a 1.5 μm . En mis observaciones a MO, se puede apreciar una coloración amarilla, con ornamentación finamente reticulada, en cuyos muri se observan, en corte óptico numerosas fimbrias.

Cheilanthes

Esporas triletes, ocasionalmente monoletes, aletas o intermedias, perisporadas de (30 – 41) x (36 – 66) μm (Erdtman & Sorsa, 1971), de forma globosa a globosa-tetraédrica, con lesura extendida a $\frac{3}{4}$ del radio, con superficie crestada-reticulada, crestada más o menos rugosa, verrugada o granulada (Tryon & Tryon, 1982).

Cheilanthes notholaenoides.- Se describieron por primera vez por Knobloch (1969), quien menciona un tamaño de 46.64 μm , globosas, con lesura crassimarginal, perisporio granular y exospora psilada. Morbelli & Michelena (1989) identifican el perisporio de *C. notholaenoides*, con grosor de 3.95 μm y con una estructura cerrada y escultura rugulada. Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) la describen con contorno circular en ambas vistas, de 47.5 (49-55) μm de diámetro, en vista polar; y de 40 (49-50.5) μm de diámetro en vista lateral; con exospora de 4 μm , psilada y perisporio de 2.5 μm escábrido. Mis observaciones al MEB muestran que el perisporio tiene una estructura columnelada y una ornamentación fosulada con granulum (escábrida); la estructura columnelada del perisporio muestra un patrón microreticulado en MO.

Llavea

Esporas triletes de 32 a 42 μm , tetraédricas a globosas, con superficie irregularmente tuberculada a papilada, la cara distal densamente tuberculada, con algunos tubérculos fusionados; exospora psilada (Tryon & Lugardon, 1991). Para las especies americanas Tryon & Tryon (1982) describen esporas simples, proximalmente tuberculadas, con superficie granular.

Llavea cordifolia.- Ha sido descrita por Erdtman & Sorsa (1971) a partir de un ejemplar de México; presenta esporas triletes de 27 x 37 μm , con amb redondeado triangular, lados fuertemente convexos;

brazo de lesura de 16 μm ; perisporado, con superficie con gránulos pequeños de 2 μm de diámetro (a veces arreglados en grupos). Tryon & Tryon (1982) describen su superficie como tuberculada, con tuberculos mas o menos fusionados, con material irregularmente granular en su superficie. Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) mencionan un perisporio con ornamentación verrugada y un tamaño de 34.5 (36) 38 x 31 (33) 37 μm , con diámetro de 24 (30) 36 μm . La ornamentación observada corresponde a la descrita por Arreguín-Sánchez, aunque quizá el término gemado (Punt *et al.*, 2007), sea más exacto al referirse al tipo de ornamentación en esta espora; cabe mencionar que al MEB se aprecian gránulos menores a 0.5 μm y crestas esparcidas entre las verrugas; posiblemente estas estructuras (aparentemente invisibles en ML) propiciaron a que Tryon & Tryon (1982) hubieran considerado una consistencia granular para esta espora.

Mildella

Considerado en *Cheilanthes*, Tryon & Lugardon (1991) mencionan que presenta esporas triletes con una ornamentación crestada.

Mildella intramarginalis.- Ha sido estudiada por Arreguín-Sánchez *et al.* (1996), quienes consideran 2 variedades; sin embargo, de acuerdo con Mickel & Smith (2004) la variedad *intramarginalis* corresponde a la especie en estudio y la variedad *serratifolia* corresponde a la especie *M. fallax*, omitida en esta descripción. Así, mencionan para *M. intramarginalis* una vista polar circular de 57.5 (55.5 – 61.5) μm de diámetro; una vista lateral circular de 63 (54 – 62.5) μm de diámetro con una exospora de 4 μm y ornamentación psilada; el perisporio de 2 μm , con ornamentación escábrido y lesura de 35 a 40 μm . En mis observaciones al MEB, se denota que la ornamentación es rugulada-crestada y no escábrida, aunque en microscopía óptica el grosor de la exospora y perisporio impiden observar nítidamente, por lo que quizá sea común describirla como granular o escabrosa.

Pellaea

Esporas tetrahédricas y globosas, triletes con superficie aristada a prominentemente crestada o espinada o con tubérculos bajos (Tryon & Tryon, 1982), de (21-55) x (32- 66) μm y brazo de lesura de 12 – 28 μm (Erdtman & Sorsa, 1971).

Pellaea ovata.- Según Erdtman & Sorsa (1971) las esporas de esta especie tiene un tamaño de 32 x 42 μm , con brazo de lesura de 16 μm . Por su parte, Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) citan las esporas de los ejemplares del estado de Querétaro un tamaño de 44 (41 – 47) x 45 (42 – 46) μm , ovadas, en vista polar; y de 39.5 (38 - 41.5) x 42 (37 – 44) μm , semicircular en vista lateral; con exospora de 3 – 4 μm , psilada y perisporio de 2 – 3 μm , con numerosos pliegues y crestas con patrón rugulado. Mis observaciones al MEB concuerdan con lo descrito en general para la especie, aunque se aprecian elementos esféricos menores a 0.5 μm , distal y esparcidamente distribuidos en el perisporio.

Pteris

Esporas triletes, ocasionalmente tetraletes o rara vez monoletes (Erdtman & Sorsa (1971).

Pteris quadriaurita.- Las primeras descripciones de esta especie mencionan esporas triletes de color café claro a café miel, de 30 μm de diámetro con una ornamentación tuberculada (Walker, 1960). Tschudy & Tschudy (1965) las describen como esporas triletes, de 49 – 59 μm , con simetría radial, triangulares en vista polar, con un contorno hexagonal (al incluir el cíngulo) con ornamentación tuberculada en ambas caras y con el cíngulo psilado formando tres “orejas”. En el trabajo clásico de Erdtman & Sorsa (1971) se menciona que ocasionalmente hay esporas tetraletes, un tamaño de 39 x 52 μm y lesura de 20 μm , con forma triangular con ápices redondos y lados rectos, con un perisporio de 0.8 μm , quebradizo y una exospora de 6 μm verrucosa en la cara proximal, junto a la lesura. Nayar & Devi (1966) describen esporas de 32 x 42 μm con un brazo de lesura de 15 μm . Para México, Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) describen esporas de plantas del estado de Querétaro, cuya vista proximal es triangular, de 29 (31) 36.5 x 33 (40) 37.5 μm ; y la vista lateral ovada de 30 (32) 33 x 38 (37) 45 μm , con exospora de 5 μm psilada, con perisporio de 3 μm rugulado en vista proximal y distal,

con un cíngulo ecuatorial. Las observaciones al MEB permitieron identificar una heteropolaridad en esta espora, con una ornamentación distal rugulada-hamulosa, con muri de $2\ \mu\text{m}$ y granulum menores a $0.7\ \mu\text{m}$; y una cara proximal gemada en la zona apertural, delimitada por un “*Kyrtome*” (Punt *et al.*, 2007) recto de $6\ \mu\text{m}$ de ancho, ésta ultima estructura es comentada también por Tschudy & Tschudy (1965) que la refiere como un crecimiento irregular del cíngulo, formando 3 “orejas”; por su parte Kremp (1965) la define como “crasitud inter-radial”, término correcto y aceptado; que se puede observar en las figuras 4.12 y 4.13. En cuanto a la diversidad de tamaños reportados, es factible que el individuo sea apogámico, pues la apogamia en el género se ha reportado por Huang *et al.* (2011) en *Pteris cretica* L., *P. pellucidifolia* Hayata y *P. wulaiensis* Kuo; sin embargo no se descarta que pueda deberse a una hibridación como lo sucedido para otras especies en Ceylán (Walker, 1960).

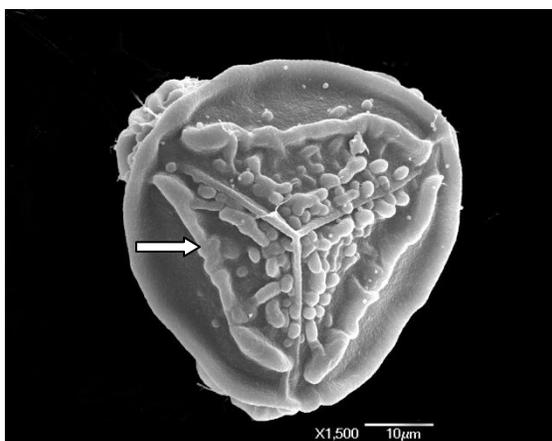


Fig. 4.12.- Espora de *P. quadriaurita* en vista polar, mostrando *Kyrtome* (flecha) y crasitud interrarial.

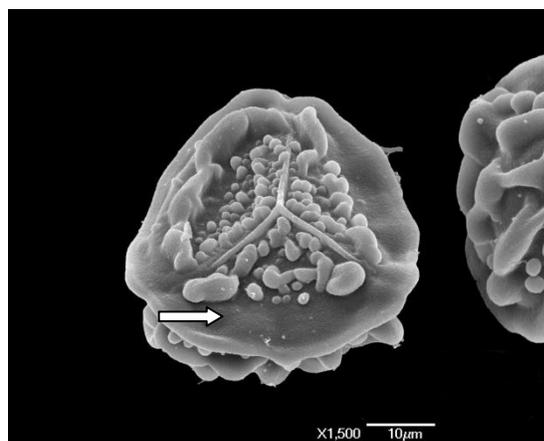


Fig. 4.13.- Espora de *P. quadriaurita* mostrando crasitud interrarial (flecha).

Familia Aspleniaceae

Esporas monoletes, reniformes con perisporio alado (Smith, *et al.*, 2006) con una gran variación en tamaño, forma y ornamentación; generalmente monoletes y elipsoidales, a veces esferoidales, con una exospora generalmente más delgada que el perisporio; este último con pliegues, de extensión variable, comprimidos con elementos espinados, espinulados, crestados o alados y a veces fenestrados (Tryon & Lugardon, 1991).

Asplenium

Se determinan como esporas monoletes con perisporio plegado, de $(19 - 41) \times (28 - 58) \times (19 - 46)$ μm , a partir de 65 taxa por Erdtman & Sorsa (1971). Tryon & Lugardon (1991) examinaron 200 especies y determinaron un tamaño para el género de $23 - 60$ μm , la mayoría elipsoidales, con superficies con pliegues prominentes que forman alas largas, crestadas o espinadas.

Asplenium abscissum.- Descritas únicamente por Tschudy & Tschudy (1965), quienes mencionan esporas monoletes de forma oval a en forma de "D" (en vista lateral), de $22-25 \times 28-31$ μm , con lesura oscura y prominente exospora que forma pliegues con extensiones membranáceas fimbriadas, con superficie psilada. En mis observaciones las características observadas, concuerdan con lo reportado para el género, pues las esporas son elipsoidales en vista polar, de 21 a 31 μm de eje polar y de 34 a 43 μm de su eje ecuatorial, con perisporio evidente, alado, crestado, extendido de 3 a 7 μm , difiere en la ornamentación reportada por Tschudy & Tschudy (1965) pues presenta foveolos en la base de las alas y espinas en las areolas o lagunas, los bordes de éstas últimas formando un pseudoretículo.

Asplenium monanthes.- Las observaciones realizadas concuerdan con lo descrito para el género por Tryon & Lugardon (1991); y Erdtman & Sorsa (1971), quienes citan para la especie esporas de $30 \times 54 \times 40$ μm , un tamaño menor que los obtenidos en el presente estudio, sin embargo, en las observaciones de ese trabajo se menciona la omisión del perisporio en las mediciones, por lo que si no se considera el grosor del perisporio, el tamaño de las esporas revisadas concuerda perfectamente ($34 \pm 2.77 \times 47 \pm 3.55$ μm). En cuanto a las descripciones de la esporas hay algunas anotaciones sobre el tamaño y la ornamentación, pues Murillo & Bless (1978) reportan dimensiones más pequeñas para la espora, de $30-35 \times 19-24$ μm y detallan una ornamentación espinada, con largas alas espinuladas de 1 μm , mientras que Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) mencionan que las crestas forman un patrón reticulado y que la lesura mide 22 (24) 27 μm ; y Ganamen *et al.* (2008) complementan mencionando que los pliegues alados se encuentran parcialmente fusionados, delimitando áreas fenestradas. La observación de esta espora, al MEB permite identificar todos los elementos descritos anteriormente, y si bien cada autor resalta uno u otro; la espora de esta especie puede describirse

como monolete, con perisporio alado, con la exospora espinada, perisporio foveolado a reticulado, con pliegues cortos en su superficie formando una estructura similar a muri, con crestas o aristas y en disposición más o menos fusionada en un patrón reticulado.

Asplenium sessilifolium var. sessilifolium.- Mientras que en Murillo & Bless (1978) se reporta un tamaño de 30-36 x 14-24 μm , espinada, anastomosada y crestas fimbriadas; Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) mencionan un tamaño ligeramente mayor de 27-39 x 17-30 μm , espinada y rugulada; y en el presente estudio 31-44 x 23.5-38 μm , un poco mayor, alada con crestas y espinas. Las espinas son consistentes en la descripción de esta espora, sin embargo la ornamentación encontrada; sustenta las observaciones de Murillo & Bless (1978) en cuanto a la presencia de puentes anastomosados formados en el perisporio.

Holodictyum

Esporas monoletes, elipsoidales con pliegues prominentes, superficie perforada con el lumen ocluido en la base de las proyecciones del pliegue, con estructura inferior columeliforme, fusionada a la superficie en forma de malla o red (Tryon & Tryon, 1982).

Holodictyum ghiesbreghtii.- Posee esporas monoletes con una superficie perforada a fenestrada (Tryon & Tryon, 1982; Mickel & Smith, 2004). Mis observaciones concuerdan con lo descrito anteriormente, sin embargo, se notan alas cuyos bordes espinulados parecen rectos en vista distal, ecuatorial mayor y proximal; redondo en vista ecuatorial menor; éstos bordes se encuentran formando lagunas, similares a los granos de polen lofadados.

Familia Thelypteridaceae.

Esporas elipsoidales, monoletes con perisporio alado a espinulado (Smith *et al.*, 2006), rara vez triletes; con exospora delgada con superficie psilada (plana), rugada⁷ (vermiculado) a menudo

⁷ Término utilizado como sinónimo de sulco, en granos de polen (Kremp, 1965); Lellinger (2002) menciona que para esporas indica la presencia de muros anchos redondeados, no anastomosados (sin formar areolas), la ilustración que él presenta en la pag. 191 de su obra, muestra un patrón que corresponde con el término vermiculado conforme a Punt *et al.* (2007).

gemulada, con perisporio cavado, a veces con columna radial y con superficie crestada, alada, espinada, reticulada o tuberculada (Tryon & Lugardon, 1991).

Macrothelypteris

Esporas monoletes de 30 -52 μm , con lesura extendida de 2/3 a 3/4 de la longitud de la espora, con superficie reticulada o con proyecciones irregulares y pliegues perforados; la exospora, dicen, gemulada con perisporio de 2 capas (Tryon & Lugardon, 1991).

Macrothelypteris torresiana.- Según Tryon & Lugardon (*íbid*) presenta una espora monolete con pliegues irregulares y superficie perforada, en poblaciones de Ecuador. Por su parte, Large & Braggins (1991) para Nueva Zelanda citan un tamaño de 22 (29) $35 \pm 1.41 \times 35$ (40) $51 \pm 1.95 \mu\text{m}$, con lesura formada por un anillo estrecho o cresta del perisporio que se extiende, conforme a lo descrito por Tryon & Lugardon (*op. cit.*), de 20 a 30 μm , con una ornamentación heteropolar variable en el perisporio: sacada o costada en MEB, tuberculada, costada, irregular a anastomosada o incluso fenestrada. Esta amplia y diversa descripción de la ornamentación en la espora de esta especie, puede deberse a la complejidad que presenta, pues al MEB se puede apreciar en ella crestas espinadas, con foveolos en su base; dichas crestas forman un patrón hamuloso a reticulado con lumen de 5 μm , en donde a veces se presentan espinas solitarias; además, son evidentes gránulos; y la heteropolaridad es evidente por la interrupción del retículo en la lesura, por lo que en la cara proximal se puede presentar una ornamentación rugulada.

Thelypteris

Esporas monoletes perisporadas de (20 – 37) x (35 – 66) x (23 – 44) μm , con lesura de 12 – 47 μm (Erdtman & Sorsa 1971), de 30 a 53 μm , con exospora gemulada o plana, con perisporio de dos estratos (Tryon & Lugardon, 1991), con la lesura a 2/3 o más extendida sobre la longitud de la espora, algunas veces oscurecida por el perisporio, éste con superficie reticulada, alada, a veces con pliegues perforados o con anillos o bordes irregularmente verrugados a papilados, o incluso espinados (Tryon & Tryon, 1982).

***Thelypteris ovata* var. *lindheimeri*.**- Citan para el género esporas monoletes perisporadas (Erdtman & Sorsa, *op. cit.*), de acuerdo a Mickel & Smith (2004), esta especie pertenece al subgénero *Cyclosorus*, del que Tryon & Tryon (1982) describen esporas con pocos pliegues prominentes, o cortos; alados o espinados, mientras que en Tryon & Lugardon (1991) consideran al subgénero *Pelazoneuron* Holtt., cuyas esporas presentan pliegues gruesos con elementos espinados, estructuras gemuladas, con perisporio heterogéneo con una capa externa cavada; aunque también mencionan que presenta superficie perforada; describen a la especie con esporas monoletes con pliegues gruesos. La variedad *linheimeri* ha sido estudiada por Arreguín-Sánchez *et al.* (2001) quienes determinan un tamaño de 38 – 45 x 28 – 34.5 μm , con perisporio fosulado; Willis & Nester-Hudson (2006) determinan un tamaño de 50 \pm 4 μm , crestadas, con crestas continuas y amplias, esparcidamente verrugada, con pequeños hoyos (sic). Mis observaciones en MO y MEB corroboran la presencia de fovólos en el perisporio, el cual se encuentra holgadamente rodeando la exospora; con pliegues que bordean valles similares a lagunas, éstas redondas a hexagonales, en cuyo lumen se aprecian pliegues pequeños, a menudo redondos y foveolados en el centro, característica que permitió la identificación en los muestreos estacionales.

Familia Woodsiaceae

Esporas monoletes, reniformes, perisporadas, alada o plegada o espinada (Smith *et al.*, 2006).

Cystopteris

Esporas monoletes, perisporadas con pliegues o arrugas (Erdtman & Sorsa, 1971), de 28 a 55 μm , elipsoidales a esferoidales, con lesura de 2/3 a 3/4 de la longitud de la espora, usualmente espinadas o tuberculadas, dichos elementos se proyectan de una superficie reticulada, rugada o perforada con depósitos granulares (Tryon & Lugardon, 1991). Para especies americanas Tryon & Tryon (1982) corroboran esta diversidad.

***Cystopteris fragilis*.**- Las esporas de esta especie han sido muy estudiadas y reportadas en diversos trabajos; Kaur (1963) cita para la especie esporas monoletes, de forma plano-convexas, con exospora

espinada de color café oscuro, la superficie interespinar de la exospora de tipo granular; con lesura tenuimarginal; longitud de la espora de 29 x 43 x 28 μm . Erdtman & Sorsa (1971) diferencian 2 subespecies actualmente homonimias de la especie estudiada (*C. fragilis*), y da la referencia de 6 poblaciones de Europa en 4 países (Finlandia, Francia, Suecia y Suiza), de las que cita un tamaño de 23-30 x 38-50 x 24-37 μm y una lesura de 20-32 μm . Tryon & Tryon (1982) citan una diversidad morfológica para la especie, de espinada, verrugada a reticulada-espinada. Belling & Heusser (1974) mencionan la presencia de un margo en la lesura invaginada de las esporas de *C. fragilis*, con exospora es de 15 μm de grosor, carente de perisporio, con espinas menores a 12 μm y con un tamaño de 57-80 (67.5 ± 5.5) μm del eje ecuatorial mayor, 35-61 (49.9 ± 4.44) μm del eje ecuatorial menor y 39-62 (50.8 ± 4.5) μm del eje polar. Murillo & Bless (1978) para Colombia reportan esporas de 30-43 x 19-28 μm con espinas cortas y engrosadas de ± 4 μm . Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) citan para una población del estado de Querétaro esporas ovadas (en vista polar) de 33 (43) 51 x 24 (42) 31 μm , biconvexa (en vista ecuatorial) de 39 (41) 48 x 27 (34) 53 μm , con exospora de 4.5 a 7 μm , psilada, con perisporio de 3 a 5 μm de grosor, verrugado; menciona además que algunas esporas presentan espinas. Large & Braggins (1991) para Nueva Zelanda, mencionan que la lesura de esta especie posee proyecciones espinadas o crestadas, el perisporio densamente espinado con gránulos y elementos fusionados; el tamaño que observan es de 27 (35) 41 ± 1.78 x 43 (48) 55 ± 1.79 μm . En mis observaciones encontré esporas espinadas, con espinas conjuntadas y con la presencia de elementos similares a gránulos. La diversidad morfológica descrita por Tryon & Tryon (1982) ha sido reportada por otros autores como Hagenah (1961), Pearman (1976) y Dyer *et al.*, 2000 establecen que una de las diferencias entre dos especies del género *Cystopteris* (*C. dickeana* R. Sim y *C. fragilis*) radica en el tipo de ornamentación de la espora, verrugada en el primer caso, y espinulada en el segundo; dado la dificultad para distinguir ambas especies entre sí (Hörandl, 1989), es probable que *C. dickeana* se encuentre en México, sin embargo, se necesita una amplia revisión para este género conflictivo, para asegurar esta aseveración.

Diplazium

Esporas monoletes de (21-39) x (32-59) x (22-39) μm , con lesura de 19 a 40 μm y perisporadas (Erdtman & Sorsa, 1971), elipsoidales, monoletes con pliegues en la superficie similares a alas, con superficie lisa o elementos espinados irregulares, o papilados; mencionan que el género se puede caracterizar por la presencia de proyecciones prominentes y pliegues parecidos a alas (Tryon & Tryon, 1982).

Diplazium lonchophyllum.- No había sido descrita. Mis observaciones coinciden con lo reportado para el género, con la presencia de pliegues prominentes y alas con elementos espinulados que le dan una apariencia granular al perisporio.

Familia Blechnaceae

Esporas monoletes, perisporadas, el perisporio alado (Smith *et al.*, 2006), elipsoidales o esferoidales, con exospora psilada o a veces finamente gemulada, con contorno rugado a tuberculado, el perisporio forma una superficie foliosa o pliegues prominentes que pueden ser papilados, espinados o fuertemente verrugados (Tryon & Lugardon, 1991).

Blechnum

Esporas monoletes de (22-34) x (35-55) x (25-38) μm (Erdtman & Sorsa, 1971); para las especies americanas la ornamentación es papilada a casi psilada, rugosa o con pliegues, algunas aladas; mientras que otras pueden ser reticuladas con o sin espinas (Tryon & Tryon, 1982).

Blechnum appendiculatum.- Mendoza Ruiz & Pérez-García (2009b) citan para la especie esporas monoletes de 37 (41) 49 x 24 (27) 31 μm , tenuemente reticulada y con perisporio con gránulos. Esto es consistente con las observaciones del presente estudio, sin embargo es más apropiado indicar la ornamentación microreticulada pues el lumen es menor a 1 μm .

Woodwardia

Esporas monoletes perisporadas de (25 – 50) x (41 – 76) x (28 – 74) μm , según Erdtman & Sorsa (1971); quienes reconocen 4 especies; Tryon & Lugardon (1982) citan un tamaño de 37 a 72 μm , con forma elipsoidal, con una ornamentación a base de pliegues alados, planos, papilados a espinulados y a veces fimbriados; con exospora plana o papilada (Tryon & Lugardon, 1991).

Woodwardia martinezii.- Fue descrita por Weatherby (1949) quien comenta la presencia de una espora de apariencia alada, debido a un perisporio que holgadamente rodea a la exospora. Nayar *et al.* (1966) determinan un tamaño de 51 x 76 x 52 μm ; Tryon & Lugardon (1991) describen la especie con unos pliegues prominentes “planos”. En nuestras observaciones en MO, observamos el perisporio extendido hasta 10 μm alrededor de la exospora; en MEB se observa un perisporio colapsado con ornamentación microvermiculada a microcrestada y una exospora granular. Sin embargo las esporas observadas son más grandes de lo reportado (hasta 90 μm); a este respecto Klekowski (1969) reporta apogamia para esta especie en dos poblaciones y algunos autores como Bell (1979) y Walker (1979) ejemplifican un incremento en la talla de esporas para especies apogámicas, dada la presencia para el estado de Hidalgo de *W. spinulosa* M. Martens *et* Galeotti, y *W. x semicordata* Mickel *et* Beitel, siendo esta última producto de la hibridación de la primera y la especie en estudio. A este respecto Mickel & Smith (2004) mencionan la posibilidad de que las poblaciones de *W. spinulosa* tengan diferentes orígenes y ante tal hecho, no se descarta que el ejemplar colectado, sea un nuevo híbrido entre estas dos especies; sin embargo se requieren más estudios sobre la taxonomía de este género en México.

Familia Onocleaceae

Esporas reniformes, pardas a verdes, antiguamente considerada como tribu *Onocleaeae* dentro de la familia Dryopteridaceae, con esporas verdes, clorofílicas con paredes rígidas y un perisporio de dos estratos, con pliegues característicos (Tryon & Tryon, 1982).

Onocleopsis

Esporas con pliegues prominentes, con superficie espinada-rugosa, con elementos fusionados en la base (Tryon & Tryon, 1982), dichos elementos son similares a un muri que se encuentra interrumpido al azar.

Onocleopsis hintonii.- Las esporas de este taxón fueron descritas en un principio como triletes (Ballard, 1948), probablemente debido a la presencia de pliegues marcados en el perisporio. Observaciones más detalladas muestran que en realidad son monoletes, biconvexas, de 48 x 65 μm en promedio, con un perisporio de 8 μm de grosor, ligeramente plegado y flácidamente rodeando a la exospora; en análisis L-O⁸, el perisporio presenta una superficie irregular con estructuras similares a muri de 1 μm de alto y de 0.5 μm de ancho, separadas por áreas similares a lúmenes de diámetro inferior a 2 μm ; la lesura mide cerca de 31 μm ; la exospora mide 1 μm de grosor, es lisa con estratificación no apreciable (Erdtman & Sorsa, 1971). Utilizando microscopía electrónica de barrido (MEB), las características de la espora concuerdan con las descritas por Tryon y Lugardon (1991), quienes mencionan la presencia de un perisporio cavado con la parte interna papilada y la superficie con espinas distribuidas uniformemente sobre los pliegues toscos e irregulares; en mis observaciones se puede apreciar que dichos pliegues son rectos con un patrón geométrico, presente en las vistas distal y ecuatorial; esta diferencia puede deberse a la fuente del material examinado, obtenido de muestras de ejemplares de herbario en Tryon y Lugardon (*op. cit*), y obtenido de material fresco para el presente estudio. En general esta espora presenta pliegues prominentes que delimitan áreas similares a lagunas, como en los granos de polen lofados; con una ornamentación microreticulada, formada por numerosas crestas espinuladas, fusionadas en la base. La presencia de estos pliegues en los géneros *Matteucia* Tod. y *Onoclea* L., aunado al número cromosómico de estos taxa ($n=39$ y $n=37$, respectivamente) indican una estrecha relación entre los tres géneros (Lloyd, 1971) que junto al género *Pentarhizidium* propuesto por Hayata ($n=40$) conforman actualmente la familia *Onocleaceae* (Gastony & Ungerer, 1997; Smith *et al.*, 2006).

⁸ Método de análisis para observar los patrones de organización en la exospora de los palinomorfos y permite distinguir un elemento positivo (espinas, báculos, verrugas, etc) de un elemento negativo (foveolo, fosulas, retículo negativo, etc).

Familia Dryopteridaceae

Esporas monoletes elipsoidales a esferoidales (Tryon & Lugardon, 1991), con perisporio alado (Smith *et al.*, 2006), con exospora plana u ondulada y superficie con pliegues del perisporio con espinas, arrugas o crestas, a veces con prominentes alas.

Elaphoglossum

Esporas monoletes, perisporadas (Erdtman & Sorsa, 1971), la mayoría con crestas aladas o aristadas, prominentes o cortas, pero algunas espinadas o verrugadas sin crestas (Mickel & Smith, 2004).

Elaphoglossum obscurum.- Tampoco había sido descrita, sin embargo las observaciones del presente estudio muestran que las esporas de esta especie presenta pliegues prominentes que forman un patrón reticulado o fenestrado con lúmenes o lagunas irregulares, mayores a 5 μm y de hasta 21 μm .

Phanerophlebia

Tryon & Lugardon (1991) lo describen junto a *Cyrtomiun* C. Presl, con esporas de 30 a 47 μm , elipsoidales a esferoidales, con superficie inflada con pliegues irregularmente tuberculados, a veces alargados o compactos y con alas.

Phanerophlebia remotispora.- Es descrita como *Cyrtomiun remotisporum* (E. Fourn.) C. V. Morton por Erdtman & Sorsa (1971) quienes mencionan esporas monoletes plano-convexas de 21 x 32 x 26 μm (sin incluir el perisporio), con lesura de 18 μm , perisporio de 0.5 μm de grosor, plegado, con superficie psilada o exhibiendo un diminuto patrón L-O; los pliegues de hasta 6 μm de alto. Mendoza-Ruiz *et al.* (2010) citan un tamaño de 34 (36) 41 x 24 (26) 29 μm con pliegues realzados. Las observaciones realizadas al MEB muestran concordancia con lo descrito anteriormente, aunque se puede decir que los pliegues forman un patrón vermiculado y toda la superficie presenta un microretículo, dicha ornamentación probablemente sea lo que Erdtman & Sorsa (*op. cit.*) refieren como “patrón diminuto L-O”.

Polystichum

Esporas monoletes con perisporio plegado, y un tamaño de (19 – 46) x (30 – 66) x (22 – 45) μm (Erdtman & Sorsa, 1971), con lesura de 2/3 a 3/4 de la longitud de la espora, la cual presenta pliegues irregulares sacados o parecidos a alas, con una superficie más o menos espinada y a menudo perforada (Tryon & Tryon, 1982), de forma elipsoidal a esferoidal de 27 a 50 μm con pliegues inflados, a veces alados y espinulados, mayormente fenestrados o espinados, perisporadas, cavada, usualmente presenta pili (Tryon & Lugardon, 1991). Para México Mickel & Smith (2004) determinan esporas fenestradas para este género.

Polystichum turrialbae.- No hay antecedentes para esta especie. Las observaciones al MEB, denotan un perisporio micro a reticulado, con crestas espinadas parecidas a pliegues alados en MO; dichas observaciones son consistentes con lo reportado para otras especies como *P. giganteum* M. Kessler *et al.* y *P. montevidense* (Spreng.) Rosenst. (Kessler *et al.*, 2005) y con lo reportado para el género.

Familia Tectariaceae

Esporas pardas, monoletes con diversas ornamentaciones (Smith *et al.*, 2006).

Ctenitis

Esporas monoletes (ocasionalmente triletes) con perisporio (Erdtman & Sorsa, 1971); Tryon & Lugardon (1991) mencionan que el género presenta una muy variada ornamentación que comprende las espinas, espínulas, crestas, pliegues inflados, alas; reticuladas o lisas.

Ctenitis equestris.- Se determina como monolete, de 19 a 29 x 24 a 39 μm , espinada, las espinas escasamente foveoladas en su parte media, con escasos gránulos menores a 0.5 μm .

Tectaria

Esporas monoletes con perisporio, de dimensiones (25 - 34) x (37 – 50) x (25 – 40) μm , con lesura de 19 – 32 μm (Erdtman & Sorsa, 1971), su superficie plegada, a veces inflada o compacta, formando alas con diversas ornamentaciones: crestada, espinada o espinulada con área entre los pliegues reticulada o fenestrada, con exospora plana, perisporio cavado con pili o escamas; según Tryon & Lugardon (1991).

Tectaria heracleifolia.- Tryon & Lugardon (1991) reportan para la especie un perisporio plegado, inflado y espinulado. Arreguín-Sánchez *et al.* (1996), citan para plantas del estado de Querétaro esporas de 33 (41) 46.5 x 29 (32.8) 36 μm , ovadas en vista proximal; y de 41.5 (43) 45 x 27 (29) 30 μm , plano-convexa, en vista lateral; con exospora de 3.5 a 7 μm de grosor, espinada y perisporio de 1.5 a 3 μm de grosor, psilado, con lesura de 23 a 27 μm y una coloración castaña. Dicha coloración concuerda con nuestras observaciones; en cuanto a la ornamentación de la exospora, corroboramos la presencia de espinas descrita por Arreguín-Sánchez *et al.* (1996), pues en MO se aprecian por debajo del perisporio, sin embargo, las observaciones al MEB muestran un perisporio que dista mucho de ser psilado, pues muestra equínulas y abundantes foveolos, dichas espínulas probablemente motivaron a Mickel & Smith (2004) a establecer un perisporio crestado.

Familia Polypodiaceae

Esporas hialinas a amarillentas, reniformes y monoletes (excepto Grammitidaceae) o verdes y globosas-tetrahédricas, triletes (Grammitidaceae), perisporio diverso, usualmente delgado, sin marcadas alas o crestas (Smith *et al.*, 2006), monoletes, psiladas a verrugadas, con perisporio usualmente delgado, a veces con elementos esféricos y en la mayoría tuberculado, verrugado o plano, algunas espinadas, sólo en especies mirmecófilas (Tryon & Lugardon, 1991).

Campyloneurum

Esporas monoletes (Erdtman & Sorsa, 1971), con una superficie poco profunda ó superficialmente a prominentemente verrugada, con depósitos esféricos en su superficie (Tryon & Tryon, 1982), de 45 a 100 μm (Tryon & Lugardon, 1991).

Campyloneurum angustifolium.- Erdtman & Sorsa (1971) menciona un tamaño de 44 x 70 x 50 μm , con lesura de 36 μm ; además reconoce la var. *amphostenum* de 54 x 79 x 56 μm con una lesura de 36 μm . Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) detallan la vista polar y ecuatorial, la primera elíptica de 50 (56) 59 x 31 (35) 39 μm y la segunda plano-convexa de 53 (58) 61 x 32 (34) 36 μm ; presenta exospora de 2-3 μm y una ornamentación verrugada, sin perisporio apreciable, con lesura de 25 a 42 μm . Tryon & Lugardon (1991) mencionan la presencia de depósitos esféricos. Nuestras observaciones de esporas ligeramente mayores (30-36 x 56-62 μm), concuerdan con las de Tryon & Tryon (1982) quienes mencionan que la presencia de esporas grandes pudiera deberse a un origen tetraploide, y *Campyloneurum* no está exento de poliploidías (Chiou *et al.*, 2002), pues esta característica es común en la familia Polypodiaceae.

Campyloneurum xalapense.- Para esta especie Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) reportan esporas ovadas de 38 (46) 55 x 28.7 (30.6) 33.5 μm , en vista proximal; y biconvexas de 36.3 (42.7) 47.3 x 21 (26.9) 30.5 μm , en vista lateral; mencionan una ornamentación escabrosa, con elementos formando un patrón reticulado; sin embargo, en nuestras observaciones las verrugas se muestran mayores a 1 μm , por lo que no es apropiado el término “escabroso” (conforme a Punt, *et al.*, 2007) y es posible que el patrón reticulado que mencionan se deba a los valles intra verrugales, que en análisis L-O evidencian un retículo por el efecto óptico.

Pecluma

Segregado de *Polypodium* L., por Price (1983), no es considerado en los trabajos de Erdtman & Sorsa (1971), ni en el de Tryon & Tryon (1982); no así en Mickel & Smith (2004) en donde indican que este género presenta esporas amarillentas a blanquecinas, bilaterales (globosas en algunas especies

apogámicas, como en *P. dispersa* (A.M. Evans) M.G. Price), con superficie verrugada a tuberculada, apreciable en MEB, aparentemente lisas en microscopía óptica (MO), Arreguín-Sánchez *et al.* (2004) corroboran la ornamentación verrugada a tuberculada para el género; mientras que Giudice *et al.* (2004) reafirman la coloración.

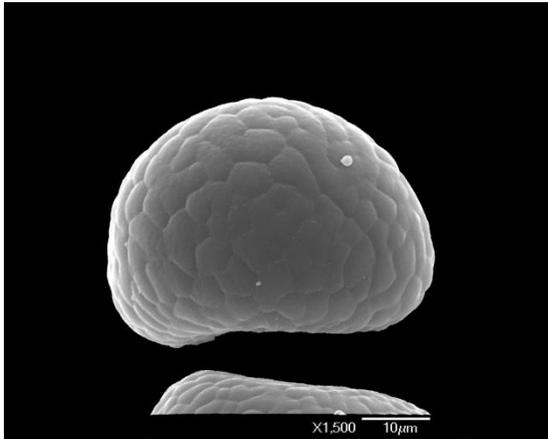


Fig. 4.14.- Espora de *Pecluma sursumcurrens* en MEB.

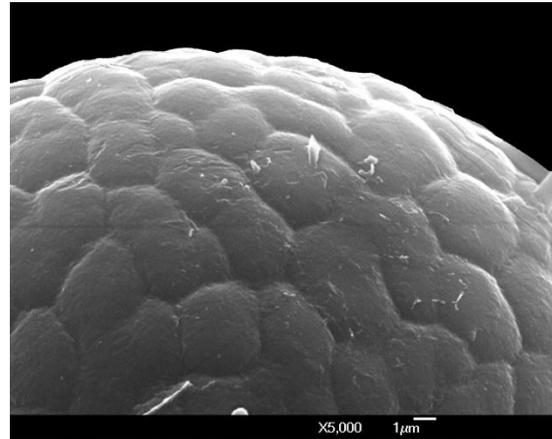


Fig. 4.15.- Detalle de la espora de *P. sursumcurrens*.

Pecluma sursumcurrens.- No hay descripción de las esporas de esta especie en los trabajos de Erdtman & Sorsa (1971), Tryon & Lugardon (1991), ni Tryon & Tryon (1982). Mis observaciones muestran que la espora es elipsoidal en vista polar y plano-convexa en vista lateral (fig. 4.14), con tamaño de $39 \pm 2.2 \mu\text{m}$ en el eje polar y $54.5 \pm 3.6 \mu\text{m}$ en el eje ecuatorial, con un grosor del exosporio de $3.8 \pm 0.5 \mu\text{m}$, con ornamentación verrugada, las verrugas hexagonales (fig. 4.15), más grandes en la cara distal.

Pleopeltis

Esporas monoletes elipsoidales con lesura 2/3 a 3/4 de la longitud de la espora, con superficie ligera a prominentemente verrugada (Tryon & Tryon, 1982); de $(37 - 53) \times (61 - 78) \times (45 - 57) \mu\text{m}$ con lesura de $20 - 47 \mu\text{m}$ (Erdtman & Sorsa, 1971); Tryon & Lugardon (1991) mencionan un tamaño de $48 - 78 \mu\text{m}$ y gránulos esparcidamente dispuestos en la superficie.

Pleopeltis crassinervata.- Descrita por Reyes-Jaramillo *et al.* (2003) como monoete elipsoidal de color amarillo con contorno al corte óptico liso a tuberculado, de 39 (42) 47 x 29 (30) 35 μm . Las observaciones del presente estudio muestran esporas más grandes que las descritas anteriormente, distinguiendo una coloración de la exospora amarillo-anaranjado y una ornamentación verrugada evidente. Probablemente el ejemplar recolectado sea un poliploide, pues el tamaño de la espora se encuentra determinado por la cantidad de material genético del individuo; presentando las esporas de helechos poliploides un mayor tamaño (Ramos-Giacosa *et al.*, 2009).

Polypodium

Tryon & Lugardon (1991) examinan 20 especies y reportan esporas monoletes, elipsoidales o fusiformes de 33 a 80 μm , con superficie de ligeramente verrugada, a tuberculada, o papilada con glóbulos, espinada o con pliegues con evidentes alas; el perisporio muy delgado, a veces plegado o espinado; en las esporas maduras se encuentra adaptado al patrón de ornamentación del exosporio, que puede ser verrugado, tuberculado o rugoso (Tryon & Tryon, 1982).

Polypodium furfuraceum.- Consta de esporas monoletes de 45 a 55 μm de largo por 30 a 38 μm de ancho, en vista proximal, con ornamentación verrugada (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2001). De la misma forma que en *Pleopeltis crassinervata*, las esporas del presente estudio muestran un tamaño mayor que el reportado, probablemente por el nivel de ploidía que presenta, muy variada en el género (Tryon & Tryon, 1982). En cuanto a la ornamentación presenta elementos esféricos (*granulum*) de 1 μm de diámetro, con coloración amarilla.

Polypodium lepidotrichum.- Descrita por Reyes-Jaramillo & Pérez-García (1994) como esporas monoletes con papilas esparcidas en la cara proximal, con tamaño de 36 x 52 μm ; Arreguín-Sánchez *et al.* (2001) menciona un tamaño de 50 – 57 x 33 – 40 μm , con ornamentación verrugada. Nuestras observaciones al MEB permiten distinguir una ornamentación vermiculada, con algunas fósulas dispersas, notables en MO; dicha ornamentación se compone de numerosas crestas que forman un

muro interrumpido; además, presenta numerosos cuerpos esféricos repartidos en el perisporio de hasta 4 μm de diámetro.

Polypodium longepinnulatum.- Descrita por Arreguín-Sánchez *et al.* (2001) con esporas monoletes de 46 – 53 x 33 – 39 μm , con una ornamentación verrugada. Las observaciones del presente estudio muestran un tamaño menor al reportado, sin embargo, esta diferencia puede deberse a la ploidía de los ejemplares estudiados. Cabe destacar que al MEB se denota heteropolar, con las verrugas más grandes en la cara distal y las menores rodeando la lesura.

Polypodium plesiosorum.- En la división del género que hace Tryon & Tryon (1982), las esporas del grupo *plesiosorum* son prominentemente verrugadas; Tschudy & Tschudy (1965) describen una espora monolete, plano-convexa a reniforme de 45 – 52 x 65 – 76 μm , con exospora psilada; mencionan una ornamentación ondulado-verrugosa en la capa interna. Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) citan para la especie un tamaño de 55 (52 – 58) x 34 (31 – 38) μm en vista polar; y de 54 (50 -60) x 33 (27 – 38) μm en vista lateral, con forma plano-convexa, con exospora de 3 a 4 μm de grosor, verrugada, con perisporio no apreciable y lesura de 29 (28 – 31) μm . En el trabajo de Tejero-Díez & Pacheco (2004), mencionan una ornamentación arrugada, con perisporio ausente o muy delgado, los ápices de las verrugas con escasa farina y glóbulos. Cabe destacar que en este último trabajo se reconocen 3 variedades cuyo tamaño y ornamentación de la espora son muy similares: var. *plesiosorum*, 48 (58) 72 x 38 (43) 55 x 31 (42) 48 μm ; var. *plesiosori*, 44 (56) 63 x 36 (39) 44 x 30 (38) 43 μm ; y var. *rabicundum*, de 46 (57) 61 x 34 (39) 42 x 27 (37) 45 μm . Estas dimensiones concuerdan con nuestras observaciones, sin embargo, la dimensión reportada para Venezuela por Tschudy & Tschudy (1965) hacen evidente la posible poliploidía, común para el género *Polypodium* L.

Polypodium plebeium.- Descrita para el valle de México por Arreguín-Sánchez *et al.* (2004) con esporas monoletes de 40 – 43 x 24 – 28 μm en vista proximal, y de 41 – 43 x 30 – 32 μm en vista lateral, con ornamentación verrugada, sin perisporio apreciable. Las dimensiones anteriores concuerdan para nuestro estudio, sin embargo, destacamos la notoriedad de las verrugas, evidentes al corte óptico en MO.

***Polypodium polypodioides* var. *aciculare*.**- La especie fue descrita por Tschudy & Tschudy (1965) con esporas monoletes ovado a plano-convexas (en vista lateral), de 28 – 38 x 42 – 56 μm , con superficie psilada, cubierto por gránulos, remanentes de la exospora. La variedad fue escrita por Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) para el estado de Querétaro, con espora monolete, ovada en vista polar, de 38 (39) 42 x 25 (27) 30 μm y plano-convexa de 26 (38) 44 x 25 (27) 30 μm , en vista lateral; con exospora de 2 μm , sin perisporio apreciable y lesura de 19 (22) 25 μm , con coloración amarilla. Para el Valle de México (Arreguín-Sánchez *et al.* 2004) describen esporas de 38 – 42 x 25 – 30 μm , en vista polar; y de 22 – 44 x 25 – 30 μm en vista ecuatorial, y ornamentación levemente verrugada. Nuestras observaciones concuerdan con lo reportado para la especie, pues Belling & Heusser (1975) reportan para la *var. michauxianum* un tamaño de 48 – 71 (60.0 \pm 4) μm x 32 – 49 (42 \pm 4) μm x 23 – 53 (45 \pm 5) μm , con elementos esculturales que dan una ornamentación escábrida. Si bien estos elementos son escasos en la *var. aciculare*, son consistentes con lo citado en otras variedades y no habían sido descritos para la variedad en estudio.

***Polypodium rhodopleuron*.**- De acuerdo con Arreguín-Sánchez *et al.* (1996) presenta esporas monoletes de 53 (55) 56 x 35 (36) 39 μm , ovada, en vista polar; y de 47 (52) 59 x 31 (37) 40 μm , plano-convexas, en vista lateral; con exospora de 3 μm , sin perisporio visible, con ornamentación verrugada (Arreguín-Sánchez *et al.* 2001). Tejero-Díez & Pacheco (2004) mencionan un tamaño de 50 (62) 78 x 34 (44) 58 x 32 (44) 56 μm , además mencionan la presencia de un perisporio delgado y definen una ornamentación farinado-nevada en el ápice de las verrugas en observaciones al MEB (no incluidas en su obra); en mis observaciones al MEB (figs. 4.16 y 4.17) no se observa dicha consistencia, sin embargo en microscopía óptica, bajo contraste de fases (fig. 4.18) se aprecia una consistencia granular de las verrugas, es probable que a esto se refiera lo descrito por Tejero-Díez & Pacheco (2004); en cuanto al ligero tamaño mayor de las esporas en el presente estudio, probablemente se encuentre relacionado al nivel de ploidía, que en el género y la familia (*Polypodium* y *Polypodiaceae*) es sumamente variable (Haufler, 2008).

Polypodium villagranii.- Únicamente había sido estudiada por Lloyd (1981) quien la determina con esporas monoletes con un tamaño de 65 – 89 x 39 – 60 μm , con exospora psilada y cuerpos esféricos formando el perisporio. Aunque las dimensiones reportadas concuerdan con nuestro estudio, la ornamentación de la exospora se puede observar al MEB de psilada a ligeramente verrugada, y con algunos cuerpos esferoidales semi fusionados, lo que visto en MO, asemeja clavas por efectos ópticos.

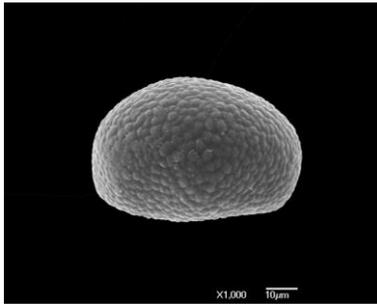


Fig. 4.16.- Espora de *Polypodium rhodopleuron* en (MEB).

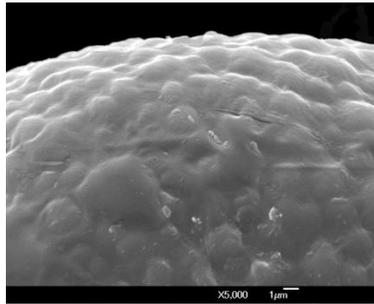


Fig. 4.17.- Detalle de la ornamentación verrugada en *P. rhodopleuron* (MEB).



Fig. 4.18.- Espora de *P. rhodopleuron* en contraste de fases (MO, 100x).

La morfología descrita para las esporas de cada especie concuerda, en general, con lo reportado en la bibliografía especializada, los términos utilizados varían según la nomenclatura u obra de referencia; ésta en su mayoría se encuentra dedicada a polen y toman en consideración algunos aspectos sobre la morfología de las esporas de helechos (Kremp, 1965; Punt *et al.*, 2007; Hesse *et al.*, 2009). A este respecto, la obra de Lellinger (2002) se dedica exclusivamente a los helechos, y presenta algunos términos utilizados en palinología de polen, aplicados para esporas, sin embargo para algunos presenta una definición que no coincide con la terminología general utilizada, como “sacado”, término referido a la presencia de sacos aéreos (Erdtman, 1952), mientras que Lellinger lo utiliza para referirse a “estelas más anchas que altas, bulbosas, aparentemente contraídas y colapsadas, y más anchas en la parte media.” Estas inconsistencias motivaron a utilizar las obras de Punt *et al* (2007) y de Kremp (1965) como base para las descripciones pues incluyen términos para esporas y se encuentra avalado por la Federación Internacional de Sociedades Palinológicas (IFPS, por sus siglas en inglés).

Un aspecto sobre la ornamentación descrita para las Polypodiaceae es que se encuentra frecuentemente reportada la ornamentación de tipo verrugada; sin embargo la definición de la verruga indica que es un elemento mayor a 1 μm de ancho, más amplio que alto, no constricto en su base (Punt *et. al*, 2007); Sáenz (2004) menciona que es una prominencia más ancha que alta, de diámetro mayor a 1 μm , sin embargo para algunas especies como *P. plebeium* y *P. plesiosorum*, las verrugas se encontraron de hasta 2 μm , por lo que el término correcto sería tuberculado; a pesar de ello, es común encontrar descripciones con el término “verrugado”, como en Tejero-Díez & Pacheco (2004) y en Arreguín-Sánchez *et al.* (1996).

En casos concretos como los de de *Lophosoria quadripinnata* y *Woodwardia martinezii* se encontraron esporas con un tamaño mayor a lo reportado en otros estudios. *L. quadripinnata* mostró esporas de hasta 81 x 74 μm , mientras en distintas fuentes se encontraron registrados tamaños de 37 x 54 μm , 32 x 48 μm (Erdtman & Sorsa, 1971) y 56 x 50 μm (Pérez-García *et al.*, 1995); de igual manera, para *W. martinezii* se encontraron esporas de hasta 78 x 54 μm , mientras sólo se habían descrito tamaños de 51 x 76 x 52 μm (Erdtman & Sorsa, *op. cit.*). Dicha diferencia en los tamaños mostrados puede estar relacionado con la densidad de las poblaciones de las cuales se extrajeron las esporas, pues, aunque no existan estudios a este respecto, en angiospermas es consistente la variación significativa del tamaño de las semillas en relación a la densidad de individuos en la población, siendo las semillas de zonas continuas significativamente más pequeñas que las halladas en zonas fragmentadas; y como los ejemplares de los que se obtuvieron las esporas, eran escasos, es probable que este proceso ocurra también para las esporas de los helechos y que el tamaño de las esporas se encuentre también relacionado a la disponibilidad de nutrientes o a la competencia por ellos; sin embargo, se necesitan muestreos más amplios y estudios para confirmar estas aseveraciones.

El tipo de lesura, la ornamentación, el tamaño, la presencia de perisporio, el color y la forma, son características que permitieron distinguir perfectamente a las esporas de cada especie, incluso entre las más emparentadas.

Dentro de la familia Aspleniaceae encontramos a *Holodictyum ghiesbreghtii*, *Asplenium monanthes* y *A. sessilifolium* var. *sessilifolium*, todas ellas monoletes y perisporadas, pero difieren en su ornamentación, pues mientras *H. ghiesbreghtii* posee esporas reticuladas, *A. monanthes* y *A. sessilifolium* var. *sessilifolium* presentaron esporas aladas; incluso la distinción entre estas últimas se puede realizar por la presencia de valles inter alares psilados, en *A. sessilifolium*, mientras que en *A. monanthes* se observan numerosas báculas o espinas.

Cabe mencionar que en algunos trabajos previos, como el de Erdtman & Sorsa (1971), citan tamaños de esporas omitiendo el perisporio, como el dato que mencionan para *A. monanthes*; esto debido al empleo de acetólisis de Erdtman, que elimina eficazmente el contenido celular, permitiendo una óptima visualización de la exospora; la desventaja del empleo de dicho método radica en que a veces se puede llegar a perder el perisporio, y todos los caracteres informativos que pueda tener, impidiendo el reconocimiento entre especies cercanas o del mismo género. Dentro de la familia *Aspleniaceae* fue la ornamentación del perisporio lo que posibilitó la determinación y distinción entre las tres especies estudiadas. Aunque por otro lado, quizá sea necesario el empleo de la técnica de Erdtman en las esporas cuyo perisporio es demasiado grueso y/o en las que el contenido celular dificulta la observación a detalle de la exospora o perisporio, como en el caso de la familia *Pteridaceae*, específicamente en *Cheilanthes notholaenoides* y *Mildella intramarginalis*, cuyas esporas presentan estas características. A pesar de ello se pueden observar diferencias en la estructura del perisporio de estas últimas dos especies, pues mientras las esporas de *C. notholaenoides* poseen un perisporio delgado traslúcido, por la presencia de espacios intraperisporales (similares a la estructura columelar, de los granos de polen), en *Mildella* se encuentran ausentes estos espacios, teniendo un perisporio más engrosado que le da una coloración parda más marcada; la ornamentación de esta

última puede ser similar a la observada en *Pellaea*, sin embargo *Mildella* posee esporas con un ámbito (Punt *et al.*, 2007) esférico y posee menos crestas que *Pellaea*; la cual tiene un ámbito triangular (en vista polar) y numerosas crestas en su superficie.

En la familia Polypodiaceae, los géneros *Polypodium*, *Campyloneurum* y *Pecluma* poseen esporas muy semejantes; monoletes verrugadas a tuberculadas, amarillentas; sin embargo el análisis al microscopio electrónico permitió encontrar diferencias diagnósticas, *Campyloneuron* y *Polypodium* difieren en la forma a vista ecuatorial, pues la primera se muestra elíptica (fig. 3.21), mientras que en la segunda se observa un ensanchamiento en la zona media (fig. 4.16); mientras que en *Pecluma sursumcurrens* (figs. 4.14-15), se presentan verrugas más o menos hexagonales, de 2 a 4 micras.

Técnicas de microscopía

La microscopía electrónica de barrido permite observar a mayores aumentos la superficie de las esporas, sin embargo, tiene el inconveniente que no permite observar la estructura interna (corte óptico); a pesar de ello se puede utilizar para realizar descripciones de las esporas que no han sido descritas en la bibliografía especializada (*Ctenitis equestris*, *Elaphoglossum obscurum*, *Pecluma sursumcurrens* y *Polystichum turrialbae*).

En cuanto a la técnica empleada en Microscopía electrónica, sin la deshidratación recomendada, se evaluó comparando las esporas observadas en esta técnica, con las otras dos empleadas (acetólisis y montaje en fresco) y aunque en las muestras observadas al MEB se evidencian algunas esporas colapsadas, éstas se encuentran en proporción similar a las encontradas en las muestras montadas para microscopía fotónica, por lo que creo que dichas esporas pueden ser abortivas, inmaduras o teratológicas, mas no deben ser consideradas como evidencias de la necesidad de procesar ortodoxamente a las esporas, para su observación en MEB. Así como Large & Braggins (1991) indicaban, no es necesario someter a las esporas a todo el tratamiento.

En la microscopía fotónica se logran aumentos de hasta 1000X, sin embargo, la ornamentación superficial es difícil de interpretar, pues bajo esta técnica se obtienen imágenes de un solo plano que se encuentran sujetas a los efectos ópticos provocados por las estructuras encontradas a diferente plano al que se observa la muestra. Los análisis L-O y el de corte óptico son fundamentales para lograr una buena interpretación y/o modelo de la ornamentación de la espora.

La microscopía electrónica de barrido ofrece una perfecta imagen tridimensional de la superficie de las esporas; pero con ella sólo podemos observar la parte externa de la espora y por sí sola no demuestra la existencia de un perisporio; esto es, no sabemos si la superficie observada es la exospora; es decir, se observa una espora sin perisporio; o por el contrario, la espora se encuentra perisporada y se observa la ornamentación en esta capa. Sólo la información conjunta, proporcionada por cada técnica nos puede ayudar a comprender la estructura de la espora para cada taxón observado.

Lluvia de esporas

La proporción encontrada entre esporas de especies representadas en la comunidad local y las esporas alóctonas (sin esporofitos en la flora local) concuerda con lo reportado por Traverse (2007) sobre el área de muestreo y la composición del polen (Fig. 3.55).

Un hecho relevante es la presencia de *Selaginella*, tanto en tétradas como en microsporas libres, mismas que en *S. pallescens* obtuvieron la más alta frecuencia de captura en la trampa número 6, con 127 unidades; siendo las selaginelas plantas herbáceas de no más de 30 cm, el hecho de encontrar microsporas en una alta proporción en trampas colocadas a 30 centímetros del suelo, indica una alta eficiencia de dispersión de esta planta y corrobora las investigaciones de Filipini-de Giorgi *et al.* (1997) quienes argumentan que el mecanismo de liberación de esporas en este género es especializado y suficiente para exponer a las diásporas al viento y favorecer su transporte aéreo. Aunado a la alta frecuencia de *S. pallescens*, se ha encontrado también muy frecuente a *S. silvestris*

con esporas hialinas espinadas de aproximadamente 35 μm , y una tétrada de microsporas de *S. extensa* Underw.

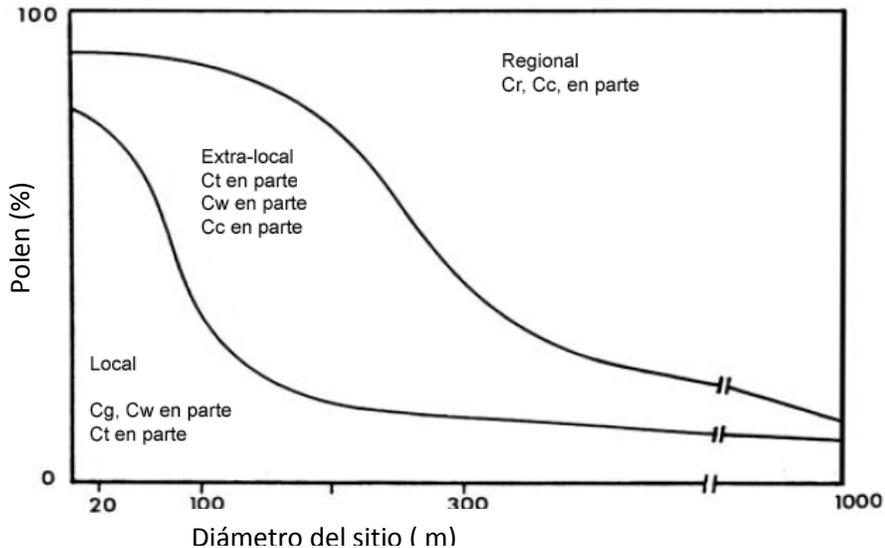


Fig. 3.55.- Esquema de los componentes regional, extra local y local que integran la lluvia de polen. Cr: partículas depositadas por lluvia, Cc: partículas aerotransportadas arriba del dosel, Ct: partículas transportadas por el viento interfustal, Cw: partículas por escorrentías (Traverse, 2007).

La mayoría de las especies con frecuencias bajas, cuyo promedio de densidad (esporas por metro cuadrado) no difirió de 0, fueron especies alóctonas a la localidad de estudio (22 especies: *Asplenium auritum*, *A. cuspidatum*, *Blechnum falciforme*, *B. stoloniferum*, *Botrychium decompositum*, *Cheilanthes farinosa*, *Dicksonia sellowiana*, *Elaphoglossum erinaceum*, *E. muellerii*, *E. petiolatum*, *Hemionitis palmata*, *Lygodium venustum*, *Megalastrum pulverulentum*, *Nephrolepis biserrata*, *Notholaena aschenborniana*, *Odontosoria schlechtendalii*, *Saccoloma elegans*, *Selaginella wrightii*, *Thelypteris patens*, *T. pilosa* y *T. puberula*). Sin embargo cuatro especies locales tuvieron una baja, e incluso nula densidad, como *Asplenium abscissum* (4.36 esporas m^{-2}), *Equisetum myriochaetum* (2.18), *Mildella intramarginalis* (0) y *Polystichum turrialbae* (13.1). De estas especies, *E. myriochaetum* es la única que crece a más de 200 metros del sitio de muestreo, formando una colonia poco numerosa en la rivera del Río Malilla que se encuentra del otro lado de la carretera federal 105, probablemente el constante flujo vehicular y las corrientes de aire que producen, sean una barrera

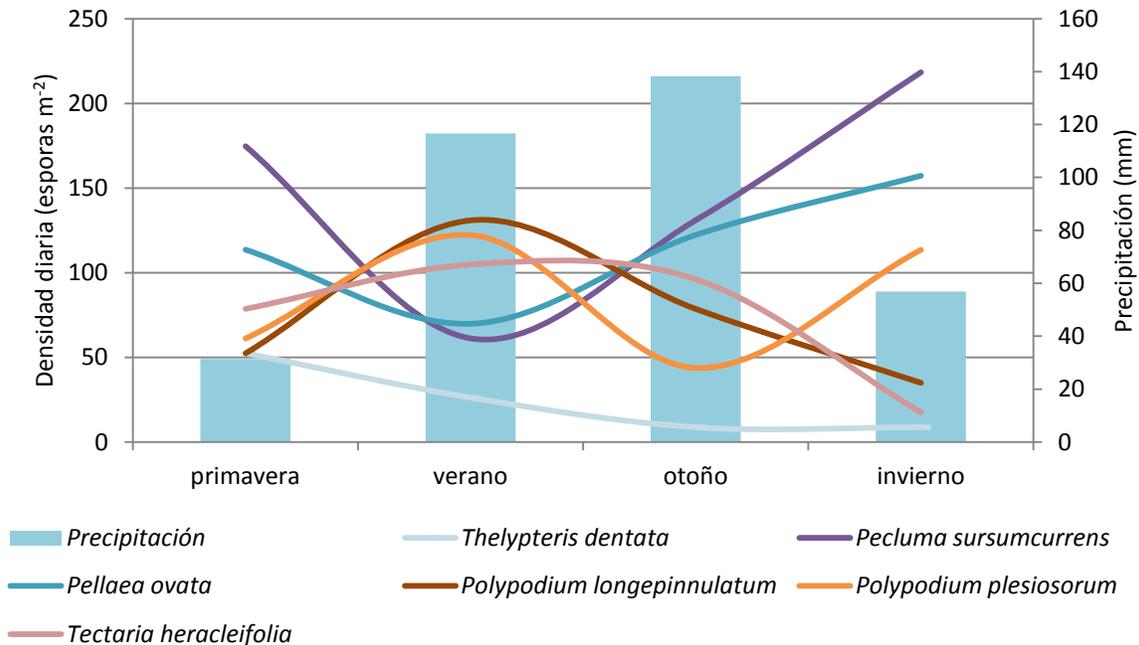
para la dispersión de las esporas de esta especie; además se considera que la mayoría de los propágulos de helechos, caen cerca de la planta madre por una dispersión leptocúrtica, por lo que es difícil que las esporas puedan ser dispersadas fuera de la vecindad inmediata de la planta progenitora (Wolf, *et al.*, 2001). Para *Asplenium abscissum* y *Polystichum turrialbae*, se encontraron pocos individuos en el sitio de estudio; y mientras la primera se encontró cerca del riachuelo, como lo mencionan García (2008), Mickel & Beitel (1988) y Moran (1995); la segunda se recolectó entre peñas aproximadamente a 200 metros por arriba del río, en la montaña y aunque en repetidas ocasiones se volvió a buscar para obtener más muestras de esporas, no se encontraron individuos en las subsecuentes salidas al campo. Mientras *Polystichum turrialbae*, se reporta con una lámina de hasta 70 cm (Mickel & Smith, 2004) por lo que podría liberar sus esporas con mejores probabilidades de dispersión por su ubicación sobre peñas y por la talla de sus hojas fértiles, se considera que la distancia a la que se encontraba y la escasa abundancia ocasionaron una poca representación en la lluvia de esporas. Para *A. abscissum* se reportan hojas similares de 17 cm (Adams, 1995) incluso hasta 50 cm (Mendoza-Ruiz & Pérez-García, 2009a); sin embargo, tienen menores probabilidades de dispersión a grandes distancias por su talla y hábitat, pues compite contra herbáceas que crecen cerca de la rivera en donde se encuentra. Un caso similar es el de *Mildella intramarginalis*, que crece muy abundante en la zona perturbada del sitio de estudio, en donde se encuentra junto con numerosas herbáceas de mayor tamaño; cabe mencionar que las hojas de esta especie miden hasta 24 cm (Lellinger, 1995) y las trampas pluviométricas tenían su superficie de captación a 30 cm del suelo; y de acuerdo con Raynor *et al.* (1974) quienes mencionan que la vegetación cambia las condiciones meteorológicas locales del viento, actuando como una barrera, podemos suponer que la gran abundancia de herbáceas de mayor tamaño, en comparación con las hojas de *M. intramarginalis* dificultaron la dispersión de sus esporas; Molau & Larsson (2000) en su trabajo sobre lluvia de semillas reportan que no encontraron semillas de orquídeas ni esporas de *Equisetum*, aún cuando estas especies se encontraban en el entorno de su zona de muestreo. Cabe destacar que *Asplenium abscissum* ha sido encontrada en Alabama, rupícola a la entrada de una cueva húmeda, siendo la fuente de dispersión más cercana las poblaciones de Florida; lo que motiva a suponer que la espora

de esta especie posee una gran capacidad de dispersión, sin embargo Wayne *et al.* (2010) concluyen que dicha población es un relicto de una anterior distribución más amplia debido a las condiciones tropicales que predominaban en épocas anteriores.

Haciendo a un lado estas especies, el análisis del muestreo pluviométrico permitió identificar estaciones de esporulación para 52 taxa; 13 en primavera, 4 en verano, 2 en primavera - verano, 2 en primavera e invierno, una en primavera verano e invierno; cabe mencionar que 30 especies mostraron una nula preferencia estacional significativa; de entre ellas, 21 son especies locales (*Asplenium monanthes*, *A. sessilifolium*, *Campyloneurum angustifolium*, *C. xalapense*, *Cheilanthes notholaenoides*, *Ctenitis equestris*, *Diplazium lonchophyllum*, *Elaphoglossum obscurum*, *Holodyctium ghiesbreghtii*, *Macrothelypteris torresiana*, *Onocleopsis hintonii*, *Pecluma sursumcurrens*, *Pellaea ovata*, *Phanerophlebia remotispora*, *Polypodium lepidotrichum*, *P. longepinnulatum*, *P. plebeium*, *P. plesiosorum*, *P. villagrani*, *Tectaria heracleifolia*, y *Woodwardia martinezii*), mientras que 9 son especies alóctonas (*Cyathea decurrens*, *Cyathea myosurioides*, *Phlebodium areolatum*, *Pityrogramma calomelanos*, *Polypodium rosei*, *Selaginella extensa*, *Thelypteris cheilanthoides*, *T. concinna* y *T. dentata*); los más representativos se muestran en la siguiente gráfica (21). Cabe destacar que dos epífitas *Polypodium plesiosorum* y *Pecluma sursumcurrens* parecen tener dos picos de esporulación.

La capacidad de esporulación durante todo el año, puede deberse a la disponibilidad constante de agua en la localidad de estudio, pues es uno de los factores bióticos que más repercute en el desarrollo de los helechos (Holtum, 1938; Prange, 1980; Sharpe & Jernsted, 1990; Ranal, 1995; Greer *et al.*, 1997; Tuomisto & Paulsen, 2000; Page, 2002; Karst *et al.*, 2005) y en el BMM existe una constante humedad, por la presencia de neblina y ante la proximidad del Río Malila, así como algunas escorrentías y otros afluentes temporales. Es probable que las especies que no mostraron preferencia estacional se encuentren prácticamente sin un estrés hídrico durante todo el año, pues Sharpe & Jernsted (1990) mencionan que se requiere una constante humedad y agua para el desarrollo de las esporófitas en *Danaea wendlandii* Rchb.f. De igual forma se ha reportado que la falta de humedad

incide en una disminución de las esporófitas en *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. (Prange, 1980) y en *Notholaena parryi* (Nobel, 1978).



Gráfica 21.- Taxa representativos que esporulan todo el año; no mostraron diferencias significativas.

Dentro de las especies que no mostraron una esporulación estacional destacan:

A.sessilifolium var. *sessilifolium*.- Considerada como planta terrestre o epífita que habita en bosques de montaña (Mickel & Beitel, 1988; Moran, 1995), tiene la particularidad de generar yemas apicales en donde es común que se desarrolle una planta entera (Mehlreter, 2008); se ha reportado que la especie puede habitar en llanuras inundadas y costas (Mehlreter, *op. cit.*), inclusive se le ha encontrado en el Volcán de Tacaná, México (Godoy, 1999). La particularidad de formar yemas apicales como medio de propagación vegetativa, aunque puede estar influenciada por factores genéticos, difícilmente se llevaría a cabo sin la disponibilidad de recursos, así que es plausible que el constante aprovisionamiento de nutrientes active y favorezca este mecanismo y como se ha encontrado en el sitio de estudio, cercana al margen del río Malila, es muy probable que el micro hábitat favorezca la fenología observada.

Para los demás taxa, las características del hábitat son muy similares: *Diplazium lonchophyllum* crece a lo largo de riberas, sobre troncos de árboles caídos (Mickel & Beitel, 1988) y cerca de arroyos en selvas bajas y BMM (Mendoza-Ruiz & Pérez-García, 2009a), *Holodictyum ghiesbreghtii* habita en lugares húmedos y sombreados en BMM (ibid), *Onocleopsis hintonii*, se encontró por primera vez en 1933 por Hinton creciendo en las arenas de un riachuelo a 2550 m snm (Ballard, 1945), *Phanerophlebia remotispora* crece en bosques húmedos (Mickel & Beitel, 1988) en lugares sombreados de cañadas profundas, con suelo húmedo, entre grietas de rocas calizas (Mendoza-Ruiz & Pérez-García, 2009a), y *Tectaria heracleifolia* creciendo a la sombra, en riscos de calizas (Moran, 1995), a orillas de arroyos con afloramientos calizos y sombreados (Mendoza-Ruiz & Pérez-García, 2009a) y en memorias o escorrentías a la sombra (Mickel & Beitel, 1988).

Sin embargo *Pellaea ovata*, a pesar de compartir una esporulación durante todo el año, no comparte esta preferencia del hábitat pues es una planta rupícola que crece en lugares secos, como bordes y grietas expuestas o sombreados parcialmente, en pendientes rocosas y taludes de caminos, frecuentemente en rocas calizas (Yatskievych, 1995; Mickel & Beitel, 1988); a este respecto Hietz (2010) menciona que el género *Pellaea* es xerófilo, y presenta una cobertura de flavonoides en su lado abaxial, que además de reducir la exposición a luz ultravioleta, reducen la transpiración; esta particularidad de evitar la pérdida de agua, puede favorecer que en un ambiente sin una estacionalidad aparente, entre lluvias y secas, en donde no hay un estrés hídrico, pueda almacenar agua y así no estar limitado en cuanto a los recursos para esporular durante todo el año; otro aspecto que probablemente influye en la esporulación encontrada, es su preferencia a los afloramientos de roca caliza y su rizoma corta a largamente rastrero pues este tipo de roca, en el sitio de estudio, se aprecia con estratos definidos y con un lecho de pendiente de 20°, siendo común el encontrar suelo húmedo entre estos estratos, quizá debido a la escorrentía de agua proveniente del suelo de altitudes mayores; así pues, la preferencia por estas rocas en donde con su rizoma rastrero obtiene agua de las escorrentías, le podría permitir tener los recursos necesarios para esporular durante todo el año.

Lycopodium thyoides.- A pesar de que no se encontraron plantas de la especie en el sitio de estudio, se encontraron 59 esporas, con un máximo de 46 en verano, particularmente en los meses de agosto y septiembre del 2009 se registraron 41 y 10 esporas, respectivamente; no existen datos sobre la fenología de esta especie, sin embargo para *L. dendroideum* Michx. (Washington, Department of Natural Resources, 2000) se establece la esporulación en junio y julio, lo que concuerda con nuestras observaciones de esporulación en verano; de esta especie se constató que existe una población numerosa en Zacualtipán, desde donde las esporas pueden viajar aerotransportadas hacia la zona de muestreo.

Cystopteris fragilis.- Aunque esta planta crece en sitios húmedos, páramos, etc. (Marchant *et al.*, 2002), similares a los descritos para las anteriores especies, lo que podría favorecer una esporulación no estacional, es la excepción a esta tendencia, pues en el sitio de estudio crece en rocas sobre el afluente del Río Malila en donde forma colonias numerosas de esporofitos de pequeño tamaño que no alcanzan más de 20 cm de altura; la mayor parte del tiempo en el que se les observó (durante las 12 salidas a campo) permanecieron húmedas por el rocío constante producido por las salpicaduras de caídas de agua naturales (cascadas y saltos de agua). Es probable que la cantidad de esporas aerotransportadas sea escasa; siendo mayormente dispersadas por las corrientes de agua, pues es común encontrar a esta especie creciendo sobre rocas en ambientes inundables (Walker & Sharpe, 2010); y no dudo en la posibilidad de que, así como la lluvia lava las hojas acarreado las esporas hacia el sustrato, los ríos o las escorrentías puedan contribuir a la dispersión de las esporas de *C. fragilis*, pues para helechos higrófitos como *Ceratopteris* Brongniart, Dong *et al.* (2007) señalan que el flujo de agua del río frecuentemente dispersa las esporas de esta especie. *C. fragilis* se encuentra presente en la ribera del río y aunque no hay estudios sobre este evento de dispersión, ante lo común que es encontrar helechos en lugares húmedos, en alguna estación del año, como en escorrentías y pequeños cuerpos de agua sobre las rocas, es presumible que el aporte de los ríos y flujos de agua contribuyan en gran medida a la dispersión de los helechos, pues además del acarreo,

la inmediata disponibilidad de agua, genera microhábitats que favorecen el desarrollo de los gametofitos.

Precipitación y lluvia de esporas

Debido a que el análisis sobre la precipitación arrojó diferencias significativas similares a lo reportado en otros estudios (Farias & Xavier, 2011a, 2011b), entre la cantidad de lluvia registrada entre las estaciones de invierno y primavera (época de secas) y las estaciones de verano y otoño (época de lluvias); y considerando que la disponibilidad de agua es uno de los factores principales que inciden en la fenología y crecimiento foliar de los helechos (Kornás, 1977; Nobel, 1978; Prange, 1980; Sharpe & Jernstead, 1990; Ranal, 1995; Mehlreter & Palacios Ríos, 2003; Mehlreter, 2006; Hernández-Rojas, 2006; Souza *et al.*, 2007) se realizó un análisis de varianza para determinar diferencias significativas entre las densidades de esporas captadas para cada taxón, entre ambos períodos estacionales y se obtuvieron diferencias significativas para 17 especies; 13 locales y 4 alóctonas; estos resultados permitieron identificar 3 tipos de esporulación: una indiferente a la estacionalidad pluviométrica, mostrada por 35 especies; 12 alóctonas (*Cnemidaria decurrens*, *Cyathea myosuroides*, *Dennstaedtia cucutaria*, *Lastreopsis effusa* subsp. *dilatata*, *Phlebodium areolatum*, *Pityrogramma calomelanos*, *Selaginella extensa*, *Selaginella silvestris*, *Thelypteris cheilanthoides*, *T. concinna*, *T. dentata* y *T. sp.*), y 23 locales (*Aspidotis meifolia*, *Asplenium sessilifolium* var. *sessilifolium*, *Campyloneurum xalapense*, *Cheilanthes notholaenoides*, *Ctenitis equestris*, *Cystopteris fragilis*, *Dennstaedtia globulifera*, *Diplazium lonchophyllum*, *Elaphoglossum obscurum*, *Macrothelypteris torresiana*, *Onocleopsis hintonii*, *Pecluma sursumcurrens*, *Pellaea ovata*, *Phanerophlebia remotispora*, *Polypodium furfuraceum*, *P. longepinnulatum*, *P. plebeium*, *P. plesiosorum*, *P. polypodioides* var. *aciculare*, *P. villagrani*, *Tectaria heracleifolia*, *Thelypteris ovata* var. *lindheimeri* y *Woodwardia martinezii*). Otra con preferencia de esporulación en la estación lluviosa, mostrada por 5 especies (3 alóctonas y 2 locales) y finalmente una esporulación favorecida por la época seca, mostrada por 12 especies (1 alóctona y 11 locales). Esta diversidad de patrones fenológicos ha sido reportada en varios trabajos, los más representativos se muestran en el cuadro 4.

Cuadro 4.- Fenología citada para algunas pteridofitas.

Especie	Época favorable, fenología foliar	Época favorable, esporulación	Hábitat	Referencia
<i>Acrostichum danaeifolium</i> Langsd. & Fisch.	Todo el año	Finales de primavera a invierno	Manglar semi sombreado	Mehlreter & Palacios-Ríos, 2003
<i>Adiantum incisum</i> Forssk.	Todo el año	Todo lluvias y mediados de secas	Sin datos	Kornaś, 1977
<i>Adiantum philippense</i> L.	Verano y otoño	Verano y otoño	Sin datos	Kornaś, 1977
<i>Anemia angolensis</i> Alston	Finales de primavera a inicios de invierno	Finales de primavera a inicios de invierno	Bosque deciduo	Kornaś, 1977
<i>Arthropteris orientalis</i> (Gmel.) Posth.	Mediados de primavera a invierno	Verano a inicio de invierno	Bosque deciduo	Kornaś, 1977
<i>Aspidotis schimperi</i> (Kunze) Pic. Serm.	Mediados de primavera a invierno	Verano a otoño	Bosque deciduo	Kornaś, 1977
<i>Asplenium aethiopicum</i> (Burm. f.) Becherer	Todo el año, dormante a inicios de secas	Todo el año	Sin datos	Kornaś, 1977
<i>Asplenium buettneri</i> Hieron	Todo el año	Todo el año	Sin datos	Kornaś, 1977
<i>Asplenium formosum</i> Willd.	Todo el año excepto mediados de secas	Todo el año	Suelo de bosque siempre verde	Kornaś, 1977
<i>Asplenium pumilum</i> Sw.	Verano a otoño	Verano a otoño	Ambientes húmedos	Kornaś, 1977
<i>Athyrium schimperi</i> Moug.; Fee	Verano a otoño	Verano a otoño	Ambientes húmedos	Kornaś, 1977
<i>Botrychium virginianum</i> (L.) Sw.	Otoño	Otoño	Bosque mesófilo de montaña	Hernández-Rojas, 2006
<i>Cheilanthes inaequalis</i> Mett.	Lluvias y principio de secas	Lluvias; principios y mediados de secas	Pendientes rocosas	Kornaś, 1977
<i>Cibotium taiwanense</i> C. M. Kuo	Finales de primavera a invierno	Mediados de primavera a mediados de otoño	Bosque siempre verde	Chiou <i>et al.</i> , 2001
<i>Ctenitis melanosticta</i> (Kunze) Copel.	Todo el año	Todo el año	Bosque mesófilo de montaña	Hernández-Rojas, 2006
<i>Cyathea dregei</i> Kunze	Todo el año	Todo el año	Bosque perenne húmedo	Kornaś, 1977
<i>Danaea wendlandii</i>	Todo el año, esporófila en lluvias	Media época de lluvias	Selva tropical	Sharpe & Jernsted, 1990
<i>Dryopteris concolor</i> (Langsd. & Fisch.) Kuhn & Decken	Mediados de primavera a invierno	Mediados de primavera a invierno	Ambientes húmedos	Kornaś, 1977
<i>Dryopteris athamantica</i> (Kunze) Kuntze	Finales de primavera a inicios de invierno	Finales de primavera a inicios de invierno	Sin datos	Kornaś, 1977
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	Primavera a otoño, perennes durante el invierno	Mediados de primavera a mediados de otoño	Bosques de abetos sombreado	Bauer <i>et al.</i> , 1991

Cuadro 4 (cont.)

<i>Dryopteris inaequalis</i> (Schlecht.) Kuntze	Verano y otoño	Verano y otoño	Ambientes húmedos	Kornaś, 1977
<i>Elaphoglossum petiolatum</i>	Verano a otoño (lluvias)	Verano a otoño	Epífita en ambientes húmedos	Kornaś, 1977
<i>Equisetum ramosissimum</i> Desf.	Todo el año	Todo el año	Ambiente húmedo	Kornaś, 1977
<i>Lycopodiella cernua</i> (L.) Pic. Serm.	Todo el año	Todo el año	Ambientes muy húmedos	Kornaś, 1977
<i>Lycopodium dregei</i> C. Presl (= <i>Selaginella dregei</i>)	Todo el año, dormantes en secas	Verano e invierno	Pendientes rocosas – rocas secas	Kornaś, 1977
<i>Macrothelypteris torresiana</i> (Gaudich.) Ching	Todo el año	Todo el año	Bosque mesófilo de montaña	Hernández-Rojas, 2006
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	Con humedad en el suelo	Sin datos	Sin datos	Prange, 1980
<i>Mohria lepigera</i> Baker	Verano a otoño	Verano a otoño	Laderas rocosas	Kornaś, 1977
<i>Notholaena parryi</i>	Sin datos	Lluvia	Xerófito, rupícola	Nobel, 1978
<i>Oleandra distenta</i> Kunze	Mediados de primavera, verano y otoño	Mediados de primavera, verano y otoño	Sin datos	Kornaś, 1977
<i>Olfersia</i> sp.	Todo el año	Todo el año	Lugares sombreados en Bosque tropical lluvioso	Moran, 1986
<i>Ophioglossum costatum</i> R. Br.	Verano	Verano	Zonas de infiltración en rocas	Kornaś, 1977
<i>Ophioglossum thomasi</i> R.T. Clausen	Verano	Verano	Zonas de infiltración en rocas	Kornaś, 1977
<i>Osmunda regalis</i> L.	Mediados de otoño a verano	Mediados de otoño a verano	Ambientes inundables	Kornaś, 1977
<i>Pellaea doniana</i> (J. Sm.) Hook.	Lluvias, dormantes en secas	Todo el año	Suelo de bosque siempre verde	Kornaś, 1977
<i>Pleopeltis excavata</i> T. Moore	Verano a otoño	Verano a otoño	Epífita	Kornaś, 1977
<i>Polypodium vulgare</i> L.	Primavera a invierno	Primavera a otoño	Muros de piedra en zona urbana	Simán & Sheffield, 2002
<i>Pteris friesii</i> Kohler	Todo el año	Todo el año	Bosque perenne húmedo	Kornaś, 1977
<i>Pyrosia schimperana</i> (Mett. ex Kuhn) Alston	Todo el año, dormante a inicio de secas	Todo el año excepto mediados de secas	Epífita en forofitos sobre rivera de ríos	Kornaś, 1977

Cuadro 4 (cont.)

<i>Selaginella goudotiana</i> var. <i>abyssinica</i> (Spring.) Bizzarri (= <i>Selaginella abyssinica</i>)	Verano y otoño	Verano y otoño	Ambientes húmedos	Kornaś, 1977
<i>Thelypteris chalseana</i> Schelpe	Todo el año	Todo el año	Bosque perenne húmedo	Kornaś, 1977
<i>Thelypteris dentata</i> (Forssk.) E. P. St. John	Todo el año	Todo el año	Bosque perenne húmedo	Kornaś, 1977
<i>Thelypteris interrupta</i> (Willd.) K. Iwats.	Todo el año	Todo el año	Pastizales húmedos y pantanos	Kornaś, 1977

La importancia biológica para cada uno de los tres tipos fenológicos descritos en el anterior párrafo, pueden relacionarse con los 3 eventos ecológicos ligados a las esporas: el mantenimiento de la flora local; el flujo génico entre poblaciones; y la colonización de nuevos hábitats. La esporulación durante el periodo de lluvias facilita la germinación y desarrollo del gametofito (Wagner & Wagner, 1977; Cousens *et al.*, 1988; Sharpe & Jernsted, 1990; Sawamura *et al.*, 2009), al contar con numerosos hábitats en donde la disponibilidad de agua favorece su permanencia; probablemente este tipo de esporulación favorezca el mantenimiento de la flora local. Por el contrario, la esporulación durante el periodo seco facilita la dispersión de la espora, pues en ausencia del agente de deposición más eficaz de palinómorfos (Gregory, 1945; Hamilton, 1959) las esporas se encuentran más expuestas al viento y pueden ser acarreadas a mayores distancias, promoviendo la colonización de nuevos hábitats y el flujo génico entre poblaciones. Finalmente la esporulación en ambas temporadas contribuye tanto a mantener la flora local, como a la dispersión y colonización de nuevos hábitats. Sin embargo, en estas últimas dos tendencias (dispersión y colonización), las esporas también son expuestas a prolongados períodos de radiación solar, depredación y demás factores que afectan su viabilidad. Sin embargo, hay estudios que demuestran la gran resistencia de las diásporas de algunos taxa a la radiación ultravioleta (Charlton, 1938; Kato, 1963), rayos x (Knudson, 1940), rayos gamma y temperaturas bajas, entre otros (Page, 1979). Cabe mencionar que la longevidad de la espora determina su viabilidad, esto es, esporas almacenadas (o liberadas, aerotransportadas, etc.) durante tiempos prolongados, presentan un decremento en su potencial germinativo por cambios de la permeabilidad de la exospora (Camloh, 1999) y se considera que las esporas clorofílicas presentan

ventajas para la germinación, que van en detrimento de la viabilidad; mientras que las no clorofílicas en algunos casos pueden germinar más lentamente, pudiendo presentar largos períodos de latencia, pero en la mayoría de los casos poseen una mayor longevidad que las esporas clorofílicas.

Lluvia de esporas entre ambientes con diferente cobertura vegetal

La mayor preferencia de esporulación durante la época de lluvias por 5 especies, 3 de las cuales fueron alóctonas (*Hypolepis repens*, *Lycopodium thyoides* y *Polypodium rosei*), llama la atención, pues a diferencia de las especies locales en estas 3 especies alóctonas desconocemos la posible localización de la fuente origen de las esporas y no podemos asegurar que el tiempo que permaneció la spora en el aire fue relativamente corto (desde la planta más cercana a la trampa pluviométrica), más aún, la posibilidad de dispersión secundaria es mucho mayor para este grupo y para probarlo se realizaron análisis de correlación entre la densidad de esporas encontradas, tanto locales como alóctonas y la precipitación. Los resultados no fueron significativos, sin embargo hay una tendencia en el sentido de la correlación entre ambos casos, negativo para las esporas locales y positivo para las especies alóctonas (véase cuadro 2, p. 78). Esta última relación de aumento de precipitación y representación de la lluvia de esporas ha sido también observada por Simabukuro *et al* (1998b) quienes realizaron un muestreo en diferentes tipos de vegetación, en donde también reportan una mayor diversidad en el ambiente de “cerrado” (vegetación con cobertura vegetal mayor a 50%). En el presente estudio llegamos a una conclusión similar, pues existe mayor variedad de helechos representados en la lluvia de esporas captada en el área boscosa, que en el sitio abierto; esto no concuerda con lo establecido por Birks (1973 *cit. in* Traverse, 2007), quien menciona que los árboles impiden la penetración de palinomorfos alóctonos; sin embargo, su estudio es de carácter paleoecológico y aunque en nuestros resultados observamos que existe una mayor representación de esporas alóctonas en el área boscosa, seguramente una gran parte de ellas estarán sujetas a depredación por invertebrados o procesos de lixiviación y aunado a la sobrerrepresentación de palinomorfos locales, en un posible muestreo paleoecológico, es probable tener resultados que nos lleven a una aseveración similar.

El efecto de los árboles y/o la cobertura vegetal en la dispersión de esporas ha sido puesto a debate por Page (1979) quien a pesar de que en su amplia revisión concluye que hay una eficiente vagalidad de las esporas, considera que los bosques actúan como una barrera, pues impiden que las esporas sean transportadas por el viento a grandes distancias. Nuestros resultados evidencian el efecto descrito por Page, para el componente local, sin embargo, también actúan como “trampas naturales” de esporas; pues el follaje, enramado y demás partes aéreas de la cobertura vegetal al actuar como una resistencia ante el viento, del que disminuyen su velocidad, incrementan la superficie en donde las diásporas pueden impactarse o depositarse. Este efecto se demuestra por la mayor cantidad de esporas alóctonas presentes en el área conservada, en donde el estrato arbóreo es evidente. Este efecto no había sido descrito anteriormente y refuerza la necesidad de conservación de las áreas boscosas del país, pues aunque no se encuentren esporofitos establecidos de algunas especies, pueden encontrarse esporas captadas por este efecto de “trampa natural”; que pueden formar parte del banco de esporas y originar esporofitos cuando las condiciones favorezcan su germinación.

Variables meteorológicas

Podría resultar contradictorio el modelo originado entre la densidad de esporas observada y la velocidad del viento (Gráfica 18), pues se ha establecido que el viento es el principal factor dispersor de las esporas de helechos (Schneller, 1998; Ranal, 2004; Page, 2002; Moran, 2004, 2008). En una primera lectura estos resultados indican que a mayor velocidad del viento hay una mayor concentración de esporas depositadas en el suelo. Sin embargo, considerando las características del sitio de estudio (área boscosa), la ubicación expuesta del anemómetro y el método de muestreo pluviométrico –gravitatorio, colocado por periodos prolongados (un mes), podremos considerar que el efecto de “trampa natural” se encuentra reflejado en el modelo; la dispersión de las esporas es favorecida por el viento, lo que incrementa la presencia de esporas en el aire, las cuales impactan y se depositan en el dosel, en donde, ante la acumulación de rocío, neblina y precipitación, son depositadas en el suelo (Lacey & West, 2006) y en las trampas.

La estación meteorológica Zacualtipán se encuentra en un sitio expuesto, mientras que las condiciones del sitio de estudio, se pueden extrapolar a partir de las investigaciones de Raynor *et al.* (1974) quienes documentan una disminución del viento al interior de un área boscosa, inclusive, mencionan que hay una pérdida de partículas dentro del bosque por la captación de éstas por el follaje.

La relación entre la radiación solar y la densidad de esporas, mostrada por el modelo, se puede explicar con la relación de la radiación solar con el viento, pues es bien sabido que el viento (desplazamiento de masas de aire de una zona de alta presión hacia una de baja presión) es originado por la diferencia de temperaturas, que a su vez puede ser producto de una radiación solar diferenciada entre dos áreas. En un sitio con una alta radiación solar, al calentarse la superficie el calor es transmitido a la masa de aire sobre él; éste incrementa su energía cinética, aumenta su volumen y disminuye su peso, por lo que tiende a elevarse. Al ascender, deja un sitio que es ocupado por otra masa de aire con menor energía cinética. Así pues, existe una relación directamente proporcional entre la radiación solar y la velocidad del viento, lo que se observa en la gráfica 18.

CONCLUSIONES

Se determinó la composición y variación estacional de la lluvia de esporas de pteridofitas ocurrida entre marzo de 2009 y febrero del 2010, en la localidad de estudio. La lluvia de esporas más abundante se presentó en primavera.

Se encontraron algunos patrones de esporulación diferenciales en los taxa de helechos del Bosque Mesófilo de Montaña de Río Malila. De las 52 especies analizadas, 22 mostraron diferencias significativas entre las estaciones lo que permitió establecer su época de esporulación para el período muestreado; en primavera se encontró la mayor presencia de *Adiantum andicola*, *Blechnum appendiculatum*, *Cheilanthes notholaenoides*, *Dennstaedtia globulifera*, *Lastreopsis effusa* var. *dilatata*, *Llavea cordifolia*, *Lophosoria quadripinnata*, *Pteris quadriaurita*, *Selaginella pallescens*, *S. silvestris*, *S. stenophylla*, *Thelypteris ovata* var. *lindheimeri* y *Thelypteris* sp.; en verano *Dennstaedtia cicutaria*, *Hypolepis repens*, *Lycopodium thyoides* y *Polypodium polypodioides* var. *aciculare*; en primavera y verano esporulan *Aspidotis meifolia* y *Polypodium furfuraceum*; *Alsophila firma* y *Polypodium rhodopleuron* presentaron esporulación en invierno y primavera. Mientras *Pleopeltis crassinervata* esporula en primavera, verano e invierno.

Se encontraron 158 morfoespecies en la lluvia de esporas, de las cuales fue posible determinar 78 especies; 38 representadas sólo en la lluvia de esporas y 40 representadas en la lluvia y en la flora circundante; entre ambas representan el 91.5% (2,254) del total de esporas encontradas (2,462). Se tuvo una baja frecuencia en 26 de las 78 especies encontradas, por lo que se eliminaron de los análisis.

La presencia en la lluvia de esporas de 118 morfoespecies alóctonas al sitio de estudio, de las cuales no se encontraron esporofitos presentes en la zona, evidencia el potencial de estas plantas a la dispersión a grandes distancias.

En cuanto a la estacionalidad lluvias - secas, 17 especies mostraron diferentes tendencias de esporulación; 12 tuvieron la máxima representación en secas; una alóctona (*Alsophila firma*) y 11 locales (*Adiantum andicola*, *Asplenium monanthes*, *Blechnum appendiculatum*, *Holodictyum ghiesbreghtii*, *Llavea cordifolia*, *Lophosoria quadripinnata*, *Pleopeltis crassinervata*, *Polypodium rhodopleuron*, *Pteris quadriaurita*, *Selaginella pallescens* y *S. stenophylla*).

Existe una diferencia en la captación de esporas entre zonas con diferente estratificación vegetal; la diferencia entre los índices de similitud de ambas zonas, aunado al estadístico obtenido $H = 26.53$, $P < 0.00001$, demuestran que existe un efecto de “trampa natural” provocado por las ramas y hojas de la vegetación, que además de ofrecer resistencia al viento, disminuyendo su velocidad, aumentan la superficie de deposición en donde las esporas impactan, favoreciendo la captación de diásporas locales y alóctonas, contribuyendo al mantenimiento de la flora local, el flujo génico entre poblaciones y/o la colonización de nuevos hábitats.

Mildella intramarginalis estuvo ausente en la lluvia de esporas, a pesar de su abundancia en el sitio perturbado, posiblemente la competencia con malezas pioneras de hábitats perturbados le impidieron dispersar sus esporas.

Con base en la esporoteca se elaboró una clave dicotómica con caracteres palinológicos a fin de darle un uso para determinar la especie a la que correspondían las esporas en la localidad de estudio.

La composición de pteridofitas de una región se puede determinar con un muestreo de lluvia de esporas, y las diferencias significativas, entre los intervalos estacionales, pueden ayudarnos a establecer la fenología del taxón al que pertenecen.

Por lo anterior considero que además de la gran biodiversidad que albergan los bosques mesófilos y de los servicios ambientales que ofrecen como captación y mantenimiento de agua,

fijación de carbono atmosférico, y de refugio y hábitat para diversas especies, entre otras, su papel en la dinámica de la ecología de helechos, particularmente en la dispersión de esporas, como lo son la colonización de nuevos hábitats y el flujo génico entre poblaciones, motiva la presente recomendación para que se implementen las medidas adecuadas para su conservación.

LITERATURA CITADA

- Adams, C. D.** 1995. *Asplenium* In: Moran R. C. & Riba R. Flora Mesoamericana vol. I Psilotaceae a Salviniaceae. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden and The Natural History Museum (London). 470 pp.
- Alcántara-Ayala, O. & I. Luna-Vega.** 2001. Análisis Florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Acta Bot. Mex.* 54: 51-87.
- Anupama, K, S. Aravajy & S. Prasad.** 2002. Pollen and ecological studies in the Southern Eastern Ghats: a new methodological approach. *Proceedings of National Seminar on Conservation of Eastern Ghats* March 24-26 2002, Tirupati, Andhra Pradesh, pp: 88-102.
- Arosa, M. L., L. G. Quintanilla, J. A. Ramos, R. Ceia & H. Sampaio.** 2009. Spore maturation and release of two evergreen macronesian ferns, *Culcita macrocarpa* and *Woodwardia radicans*, along an altitudinal gradient. *Amer. Fern J.* 99(4): 260-272.
- Arreguín-Sánchez, M. L.** 1985. Morfología de las esporas de la subfamilia Asplenoideae del Valle de México. En: Montúfar, A. coord. *Estudios Palinológicos y Paleobotánicos*, pp. 7-22, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Arreguín-Sánchez, M. L.** 1991. Claves para la separación de los taxa de pteridofitas del Valle de México por medio de sus esporas. *Palynologica et Paleobotanica* 3(1): 5-54.
- Arreguín-Sánchez, M. L. & R. Palacios.** 1990. Morfología de las esporas isospóreas triletes de pteridofitas de Nuevo León, México. *Palynologica et Paleobotanica* 2(1): 5-62.
- Arreguín-Sánchez, M. L., R. Fernández-Nava, R. Palacios-Chávez & D. L. Quiroz-García.** 1996. Morfología de las esporas de pteridofitas isospóreas del estado de Querétaro, México. *Polibotánica* 2: 10-60.
- Arreguín-Sánchez, M. L., R. Fernández-Nava, R. Palacios-Chávez & D. L. Quiroz-García.** 2001. Pteridoflora ilustrada del estado de Querétaro, México. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas IPN. México, D.F. 470 pp.

- Arreguín-Sánchez**, M. L., R. Fernández-Nava & D. L. Quiroz-García. 2004. Pteridoflora del Valle de México. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas IPN. México, D.F. 387 pp.
- Aylor**, D. E & F. J. Ferrandino. 1989. Dispersion of spores released from an elevated line source within a wheat canopy. *Boudary-Layer Meteorology* 46: 251-273.
- Ballard**, F. 1945. A new fern genus from Mexico and Guatemala. *Amer. Fern J.* 35 (1): 1-3.
- Ballard**, F. 1948. Further notes on *Onocleopsis*. *Amer. Fern J.* 38(4): 125-132.
- Barrington**, D. S. 1993. Ecological and historical factors in fern biogeography. *J. Biogeogr.* 20(3): 275-279.
- Bauer**, H. Ch. Gallmetzer & T. Sato. 1991. Phenology and photosynthetic activity in sterile and fertile sporophytes of *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. *Oecologia* 86: 159-162.
- Bell**, P. R. 1979. The contribute of the ferns to an understanding of the life cicles of vascular plants. *In*: Dyer, A. F. *The experimental biology of ferns*. Academic press. 57-85 pp.
- Belling**, A. J. & C. J. Heusser. 1974. Spore morphology of the polypodiaceae of northeastern north America. I. *Bull. Torrey Bot. Club.* 101(6): 326-339.
- Belling**, A. J. & C. J. Heusser. 1975. Spore morphology of the polypodiaceae of northeastern north America. II. *Bull. Torrey Bot. Club.* 102(3): 115-127.
- Brown**, R.M. 1971. Studies of hawaiian fresh-water and soil algae. I. The atmospheric dispersal of algae and fern spores across the island of Oahu, Hawaii. *In*: Parker, B.C. & R. M. Brown.1971. *Contributions in Phycology*. The Students of H. C. Bold. 175-188 pp.
- Bunting**, M. J. 2008. Pollen in wetlands: using simulations of pollen dispersal and deposition to better interpret the pollen signal. *Biodiversity & Conservation* 17 (9): 2079-2096.
- Bush**, M. B. & R. Rivera. 1998. Pollen dispersal and representation in a tropical rain forest. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 7: 379-392.
- Camloh**, M. 1999. Spore age and sterilization affects germination and early gametophyte development of *Platycterium bifurcatum*. *Amer. Fern J.* 89(2): 124-132.

- Caulton**, E., S. Keddie, R. Charmichael & J. Sales. 2000. A ten year study of the incidence of spores of bracken, (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. in an urban rooftop airstream in south east Scotland. *Aerobiología* 16: 29-33.
- Ceja-Romero**, J., A. Mendoza-Ruiz, A. R. López-Ferrari, A. Espejo-Serna, B. Pérez-García y J. García-Cruz. 2010. Las epífitas vasculares del estado de Hidalgo, México: Diversidad y distribución. *Acta Bot. Mex.* 93: 1-39.
- Charlton**, F. B. 1938. Formative effects of radiation upon fern prothalli. *Amer. J. Bot.* 25: 431-442.
- Chiou**, W-L, D. L. Farrar & T. A. Ranker. 2002. The mating systems of some epiphytic Polypodiaceae. *Amer. Fern J.* 92 (2): 65-79.
- Chiou**, W-L, J-L Lin & J-Y Wang. 2001. Phenology of *Cibotium taiwanense* (Dicksoniaceae). *Taiwan J. Forest Sci.* 16 (4): 209-215.
- Contreras-Duarte**, A.R., R. G. Bogotá-Ángel & L. C. Jiménez-Bulla. 2006. Atlas de las esporas de pteridófitos de Chipaque (Cundinamarca, Colombia). *Caldasia* 28(2): 327-357.
- Cousens**, M. I., D. G Lacey & J. M. Schneller. 1988. Safe sites and ecological life history of *Lorinsea areolata*. *Amer. J. Bot.* 75: 797-807.
- Crane**, F. W. 1953. Spore studies in *Dryopteris* I. *Amer. Fern J.* 43(4): 159-169.
- Crane**, F. W. 1955. Spore studies in *Dryopteris* II. *Amer. Fern J.* 45(1): 14-16.
- Crane**, F. W. 1956. Spore studies in *Dryopteris* III. *Amer. Fern J.* 46(3): 127-130.
- Cuevas-Hernández**, A. L. y A. Sánchez-González. 2009. Contribución al estudio florístico de helechos y selaginelas de la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán, estado de Hidalgo, México. Memorias del VII Congreso Nacional sobre áreas Naturales Protegidas de México, San Luis Potosí. Consultado en línea URL: <http://www.congresoanps.gob.mx/> (consultado el 12 de enero del 2009).
- Curtis**, H. & N. S. Barnes. 2008. Biología. 7a Ed. Panamericana. Buenos Aires – México. 1160 pp.
- Dassler**, C. L. & D. R. Farrar. 2001. Significance of gametophyte form in long-distance colonization by tropical, epiphytic ferns. *Brittonia* 53(2): 352-369.

- Devi, S.** 1979. Spore types, morphological evolution and phylogeny in the Pteridaceae. *Grana* 18: 41-46.
- Donat, J. & B. Buck.** 1999. Simulated ground deposition of fine airborne particles in an array of idealized tree crowns. *Bound.-Lay. Meteorol.* 93: 469-492.
- Dong, Y-H., J-M. Chen, R. W. Gituru & Q-F. Wang.** 2007. Gene flow in populations of the endangered aquatic fern *Ceratopteris pteridoides* in China as revealed by ISSR markers. *Aquatic Bot.* 87: 69-74.
- During, H.J & B. Horst.** 1983. The diaspore bank of bryophytes and ferns in chalk grassland. *Lindbergia* 9: 57-64
- Dyer, A. F & S. Lindsay.** 1992. Soil spore banks of temperate ferns. *Amer. Fern J.* 82: 89-122.
- Dyer, A. F., J. C. Parks & S. Lindsay.** 2000. Historical review of the uncertain taxonomic status of *Cystopteris dickieana* R. Sim (Dickie's bladder fern). *Edinburgh J. Bot.* 57(1): 71-81.
- Echeverri, L. C. A.** 2006. Diseño óptimo de ciclones. *Revista Ingenierías Universidad de Medellin.* 5(9):123-139.
- Erdtman, G.** 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy.* Almqvist & Wiksell, Stockholm, Sweden. 530 pp.
- Erdtman, G.** 1960. The acetolysis method, a revised descriptions. *Svensk Bot. Tidskr.* 54: 561-564.
- Erdtman, G. & P. Sorsa.** 1971. Pollen and spore morphology / Plant taxonomy, Pteridophyta (Text and additional illustrations) *An introduction to Palynology IV.* Almqvist & Wiksells Boktryckeri Aktiebolag, Sweden. 302 pp.
- Farias, R. P. & S. R. S. Xavier.** 2011a. Aspectos fenológicos de *Thelypteris interrupta* (Willd. K. Iwats. (Thelypteridaceae) na floresta atlântica Nordeste, Paraíba, Brasil. *Biotemas* 24 (2): 91-96.
- Farias, R. P. & S. R. S. Xavier.** 2011b. Fenologia e sobrevivência de três populações de samabaiais em remanescente de Floresta Atlântica Nordeste Paraíba, Brasil. *Biotemas.* 24(2): 13-20.
- Filipini-de Giorgi, A., R. Holderegger & J. J. Schneller.** 1997. Aspects of spore dispersal in *Selaginella.* *Amer. Fern J.* 87(3): 93-103.

- Foster**, A. S. & E. M. Gifford. 1959. Comparative Morphology of Vascular Plants. W.H. Freeman and Company. 2ed. San Francisco. 294-297pp.
- Ganamen**, M. A., G. E. Giudice, O. G. Martínez & E. R. de la Sota. 2008. Aspleniaceae *Mett. ex A.B.Frank. Flora del Valle de Lerma* 8(1): 1-17.
- García de Albano**, M. E. 2006. Lluvia polínica en selvas montanas de la provincia de Tucumán, Argentina. *Revista Mus. Argent. Ci. Nat., Bernardino Rivadavia Inst. Nac. Invest. Ci. Nat., Bot.* 8(2): 159-164.
- García**, R., J. A. 2008. Pteridoflora (Pteridophyta) de una parcela en el bosque ribereño “el Tambor” del Municipio Morán, estado Lara. Trabajo de Grado para optar al título de Ingeniero Agrónomo. Decanato de Agronomía. Universidad Centroccidental “Lisandro Alvarado” Cabudare, Venezuela. 100 pp.
- Gardenal**, P., M. A. Morbelli & G. E. Giudice. 2007. Morphology and ultrastructure of heterosporous Filicophyta spores from north-west Argentina. *Grana* 46(2): 65-77.
- Gastony**, G. J. & R. M. Tryon. 1976. Spore morphology in the Cyatheaceae. II. The genera *Lophosoria*, *Metaxya*, *Sphaeropteris*, *Alsophila* and *Nephelea*. *Amer. J. Bot.* 63(6): 738-758.
- Gastony**, G. J. & M. C. Ungerer. 1997. Molecular systematic and a revised taxonomy of the onocleid ferns (Dryopteridaceae: Onocleaceae). *Amer. J. Bot.* 84(6): 840-849.
- Geiger**, J. M. O., T. A. Ranker, J. M. Ramp Neale & S. T. Klimas. 2007. Molecular biogeography and origins of the Hawaiian fern flora. *Brittonia* 59(2): 142-158.
- Giudice**, G.E., M.A. Morbelli, M. R. Piñeiro, M. Copello & G. Erra. 2004. Spore morphology of the Polypodiaceae from Northwestern Argentina. *Amer. Fern J.* 94(1): 9-27.
- Giudice**, G. E., M. A. Morbelli, C. C. Macluff, M. Hernández & A. Ruiz. 2006. Morphology and ultrastructure of the spores of Dennstaedtiaceae from North West Argentina. *Rev. Paleobot. Palynol.* 141: 245-257.
- Godoy**, H. J. C. 1999. Los volcanes de Guatemala: Identificación y priorización para su manejo dentro de la estrategia de desarrollo del sistema nacional de áreas protegidas. URL:

<http://www.reservasdeguatemala.org/web/documentos/docto.volcanes.pdf> (consultado el 31 de mayo del 2011).

- Gómez-Noguez**, F., A. Mendoza-Ruiz & B. Pérez-García. 2012. Nota sobre *Onocleopsis hintonii* (Onocleaceae), un nuevo registro para el estado de Hidalgo (México). *Acta Bot. Mex.* (Aceptado).
- Gosling**, W.D., F. E. Mayle, N. J. Tate & T. J. Killeen. 2005. Modern pollen-rain characteristics of tall *terra firme* moist evergreen forest, southern Amazonia. *Quatern. Res.* 64: 284-297.
- Greer**, G. K., R. M. Lloyd & B. C. McCarthy. 1997. Factors influencing the distribution of pteridophytes in a southeastern Ohio hardwood forest. *J. Torrey Bot. Soc.* 124(1): 11-21.
- Gregory**, P. H. 1945. The dispersion of air borne spores. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 28: 26-72.
- Gregory**, P. H. 1961. The Microbiology of the atmosphere. 2nd. Leonard Hill Books Limited & Interscience Publishers INC. UK. 251 pp.
- Hagenah**, D. J. 1961. Spore studies in the genus *Cystopteris*. 1. The distribution of *Cystopteris* with non-spiny spores in North America. *Rhodora* 63: 181-193.
- Hamilton**, E. D. 1959. Studies on the air-spora. *Acta Allergol.* 13(2): 143-175.
- Harriet**, A. B. 1995. Bioaerosols. Indoor air research series. CRC Press / Lewis publishers. 317 pp.
- Haufler**, C. H. 2008. Species and speciation. In: Ranker T. A. & C. H. Haufler. Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes. Cambridge University Press. 303-331.
- Hellwig**, R. L. 1969. Spores of heterophyllous *Selaginellae* of Mexico and Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 56(3): 444-464.
- Hernández-Rojas**, A. C. 2006. Fenología foliar de helechos terrestres en un fragmento de bosque mesófilo de montaña en Xalapa, Veracruz, México. Tesis de licenciatura. Universidad Veracruzana, Facultad de Biología. 68 pp.
- Hesse**, M., H. Halbritter, R. Zetter, M. Weber, R. Buchner, A. Frosch-Radivo & S. Ulrich. 2009. Pollen Terminology, an illustrated handbook. Springer-Verlag/Wien. Austria. 268 pp.
- Hietz**, P. 2010. Fern adaptation to xeric environments. In: Mehltreter K., L. R. Walker & J. M. Sharpe. Fern Ecology. Cambridge University Press. 140-176.

- Holtum**, R. E. 1938. The ecology of tropical ferns. *In*: Verdoorn, F. Manual of pteridology. reprint Amsterdam, 640 pp.
- Hörandl**, E. 1989. *Cystopteris dickeana* R. Sim (Pteridophyta) – neu für Österreich und andere Gebiete. *Abh. Zool.-Bot Ges. Österreich, Austira* 126: 179-183.
- Hovenkamp**, P. H., R. W. J. M. Van Der Ham, G. A. Van Uffelen, M. Van Hecke, J. A. Dijkman & W. Star. 2009. Spore movement driven by the spore wall in an eusporangiate fern. *Grana* 48(2): 122-127.
- Huang**, Y-M., S-Y. Hsu, T-H. Hsieh, H-M. Chou & W-L. Chiou. 2011. Three *Pteris* species (Pteridaceae: Pteridophyta) reproduce by apogamy. *Bot. Stud. (Taipei)*. 52: 79-87.
- Johnson**, D. M. 1985. New records for longevity of *Marsilea* sporocarps. *Amer. Fern J.* 75(1): 30-31.
- Karst**, J., B. Gilbert & M. J. Lechowicz. 2005. Fern community assembly: the roles of chance and the environment at local and intermediate scales. *Ecology* 86(9): 2473-2486.
- Kasprzyk**, I. 2004. Airborne pollen of entomophilous plants and spores of pteridophytes in Rzeszów and its environs (SE Poland). *Aerobiologia* 20: 217-222.
- Kato**, M. 1993. Biogeography of Ferns: Dispersal and Vicariance. *J. Biogeogr.* 20(3): 265-274.
- Kato**, Y. 1963. Consequences of ultraviolet irradiation on the differentiation and growth of the fern gametophytes. *New Phytol.* 63(1): 21-27.
- Kaur**, S. 1963. The gametophyte of *Cystopteris fragilis*. *Proc. Indian Acad. Sci. Sect B.* 58: 148-52.
- Kessler**, M., A. R. Smith & M. Sundue. 2005. Notes on the genus *Polystichum* (Dryopteridaceae) in Bolivia, with descriptions of ten new species. *Brittonia* 57 (3): 205-227.
- Klekowski**, E. J. 1969. Reproductive biology of the pteridophyta. III. A study of the Blechnaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 62: 361-377.
- Knobloch**, I. W. 1969. Spore pattern in some species of *Cheilanthes*. *Amer. J. Bot.* 56(6): 646-653.
- Knudson**, L. 1940. Permanent changes of chloroplasts induced by X rays in the gametophyte of *Polypodium aureum*. *Bot. Gaz. (London)*. 101(4): 721-758.
- Kornaś**, J. 1977. Life-forms and seasonal patterns in the Pteridophytes of Zambia. *Acta Soc. Bot. Poloniae.* 56(4): 659-690.

- Kramer**, U. K. 1977. Synaptospory: a hypothesis. A possible function of spore sculpture in pteridophytes. *Gard. Bull. Singapore* 30: 79-83.
- Kremp**, G. O. W. 1965. Morphologic encyclopedia of palynology, An international collection of definitions and illustrations of spores and pollen. The University of Arizona press. USA. 263 pp.
- Kurman**, M. H. & T. N. Taylor. 1987. Sporoderm ultrastructure of *Lophosoria* and *Cyatheacidites* (Filicopsida): systematic and evolutionary implications. *Pl. Syst. Evol.* 157: 85-94.
- Lacey**, M.E. & H. A. McCartney. 1994. Measurement of airborne concentrations of spores of bracken (*Pteridium aquilinum*). *Grana* 33: 91-93.
- Lacey**, M.E. & J. West. 2006. The air spora. Springer Netherlands 156 pp.
- Large**, M.F. & J. E. Braggins. 1991. Spore atlas of New Zealand ferns and fern allies. *New Zealand J. Bot.* (supplement): 1-168.
- Lee**, H, R. 1969. Spores of the Heterophyllous *Selaginella* of Mexico and Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 56 (3): 444-464.
- Lellinger**, D. B. 1995. *Mildella* In: Moran R. C. & Riba R. Flora Mesoamericana vol. I Psilotaceae a Salviniaceae. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden and The Natural History Museum (London). 470 pp.
- Lellinger**, D. B. 2002. A modern multilingual glossary for taxonomic Pteridology. Pteridologia a publication of the American fern society. 263 pp.
- Limón**, B., A. E. 1980. Vegetación y lluvia de polen en el cerro Tépétl, Estado de México. Tesis Profesional. Licenciatura (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM.
- Lloyd**, R. M. 1971. Systematics of the onocleoid ferns. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 61: 1-93.
- Lloyd**, R.M. 1974a. Reproductive biology and evolution in the Pteridophyta. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61(2): 318-331.
- Lloyd**, R.M. 1974b. Mating systems and genetic load in pioneer and non-pioneer Hawaiian pteridophytes. *Bot. J. Linn. Soc.* 69: 23-35.
- Lloyd**, R. M. 1981. The perispore in *Polypodium* and related genera (Polypodiaceae). *Canad. J. Bot.* 59(2): 175-189.

- Lorea, F. & R. Riba.** 1990. Guía para la recolección y preparación de ejemplares para herbario de pteridofitas. Consejo Nacional de la Flora de México – IBUNAM. México, D. F. 12 pp.
- Luna-Vega, I., S. Ocegueda C. & O. Alcántara A.** 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Bot.* 65(1): 31-62.
- Makgomol, K.** 2006. Morphology of Fern Spores from Phu Phan National Park. *Kasetsart J.* 40: 116-122.
- Marchant, R., L. Almeida, H. Behling, J. C. Berrio, M. Bush, A. Cleef, J. Diuvenvoorden, M. Kappelle, P. De Oliveira, A. T. De Oliveira-Fihlo, S. Lozano-García, H. Hooghiemstra, M-P Ledrui, B. Ludlow-Wiechers, V. Markgraf, V. Mancini, M. Paez, A. Prieto, O. Rangel & M. L. Salgado-Labouriau.** 2002. Distribution and ecology of parent taxa of pollen lodged within the Latina American Pollen Database. *Rev. Paleobot. Palynol.* 121: 1-75.
- Marengo, M. P.** 1967. Errera's law and the monolete spore. *Amer. Fern J.* 57(3): 97-100.
- Márquez, G. J., M. A. Morbelli & G. E. Giudice.** 2009. Comparative analysis of spores of *Alsophila* (Cyatheaceae) species of southern South America. *Rev. Paleobot. Palynol.* 156: 165-176.
- Mehltreter, K.** 2006. Leaf phenology of the climbing fern *Lygodium venustum* in a deciduous Lowland Forest on the Gulf of Mexico. *Amer. Fern J.* 96(1): 21-30.
- Mehltreter, K.** 2008. Phenology and habitat specificity of tropical ferns *In: Ranker T. A. & C. H. Haufler.* Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes. Cambridge University Press. 201-221.
- Mehltreter, K. & M. Palacios-Ríos.** 2003. Phenological studies of *Acrostichum danaefolium* (Pteridaceae, Pteridophyta) at a mangrove site on the Gulf of Mexico. *J. Tropical Ecol.* 19(2): 155-162.
- Melhem, A. & H. Makino.** 1978. Precipitação polínica na ciudad de São Paulo (Brasil). *Hoehnea* 7: 1-10.

- Mendoza-Ruiz, A. & B. Pérez-García.** 2009a. Helechos y Lycopodios de México Vol. I. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa 287 pp.
- Mendoza-Ruiz, A. & B. Pérez-García.** 2009b. Morphogenesis of the gametophytes of eight mexican species of *Blechnum* (Blechnaceae). *Acta Bot. Mex.* 88: 59-72.
- Mendoza-Ruiz, A., S. Espinosa-Matías & B. Pérez-García.** 2010. Palinología de algunos géneros de la familia Dryopteridaceae. Trabajo presentado en el XVIII Congreso Mexicano de Botánica, realizado en la ciudad de Guadalajara, del 21 al 27 de noviembre.
- Mickel, J. T. & A. R. Smith.** 2004. *The Pteridophytes of Mexico. Mem. New York Bot. Gard.* 88: 1-1054.
- Mickel, J. T. & J. M. Beitel.** 1988. Pteridophyte Flora of Oaxaca, Mexico. *Mem. New York Bot. Gard.* 568 pp.
- Molau, U. & E-L. Larsson.** 2000. Seed rain and seed bank along an alpine altitudinal gradient in Swedish Lapland. *Canad. J. Bot.* 78: 728-747.
- Moran, R. C.** 1986. The neotropical fern genus *Olfersia*. *Amer. Fern J.* 76(4): 161-178.
- Moran, R. C.** 1995. Aspleniaceae. In: Moran R. C. & Riba R. Flora Mesoamericana vol. I Psilotaceae a Salviniaceae. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden and The Natural History Museum (London). 295 pp.
- Moran, R. C.** 2004. *A Natural History of Ferns.* Portland-Cambridge. Timber Press. Inc. Portland, Oregon U.S.A. 301 pp.
- Moran, R. C.** 2008. 14. Diversity, biogeography and floristics. In: Ranker T. A. & C. H. Haufler. 2008. *Biology and evolution of ferns and Lycophytes.* Cambridge University Press. 367-394 pp.
- Moran, R. C., J. G. Hanks & G. Rouhan.** 2007. Spore morphology in relation to phylogeny in the fern genus *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae). *Int. J. Pl. Sci.* 168 (6):905-929.
- Morbelli, M. A. & G. E. Giudice.** 2005. Spore wall ultrastructure in Aspleniaceae (Pteridophyta) from North-West Argentina. *Rev. Paleobot. Palynol.* 135: 131-143.

- Morbelli**, M. A. & I. G. Michelena. 1989. Palynological analysis of *Cheilanthes* species (Adiantaceae-Pteridophyta) of northwestern Argentina. *Grana* 28: 295-304.
- Muñiz Díaz de León**, M. E. 2005. Morfología de los gametofitos y esporofitos jóvenes de especies selectas del género *Thelypteris* subg. *Cyclosorus* (Thelypteridaceae). Tesis de Posgrado. Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. 116 pp.
- Muñiz Díaz de León**, M. E., B. Pérez-García, J. Márquez-Guzmán & A. Mendoza-Ruiz. 2008. Developmental gametophyte morphology of seven species of *Thelypteris* subg. *Cyclosorus* (Thelypteridaceae). *Micron* 39: 1351-1362.
- Murillo**, M. T. & M. J. M. Bless. 1978. Spores of recent colombian pteridophyta. II. Monolete spores. *Rev. Paleobot. Palynol.* 25: 319-365.
- Murray**, M. G., R. L. Scoffield, C. Galán & C. B. Villamil. 2007. Airborne pollen sampling in a wildlife reserve in the south of Buenos Aires province, Argentina. *Aerobiologia* 23: 107-117.
- Nathan**, R., N. Sapir, A. Trakhtenbrot, G. G. Katul, G. Bohrer, M. Otte, R. Avissar, M. B. Soons, H. S. Horn, M. Wikelski & S. A. Levin. 2005. Long-distance biological transport processes through the air: can nature's complexity be unfolded *in silico*?. *Diversity & Distribution* 11: 131-137.
- Nayar**, B. K. & Devi, S. 1966. Spore morphology of the Pteridaceae. I. The Pteridoid ferns. *Grana Palynol.* 6: 476-497.
- Nayar**, B. K., N. Bajpai & F. Raza. 1966. Morphological studies on some species of *Blechnum*, *Doodia*, *Woodwardia* and *Stenochleana*: I. The gametophytes and juvenile sporophytes. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 59: 380-405.
- Nobel**, P. S. 1978. Microhabitat, water relations, and photosynthesis of a desert fern, *Notholaena parryi*. *Oecologia* 31(3): 293-309.
- Oliver**, J. C. 1968. A study of the spore characteristics of the ferns of Indiana. *Amer. Fern J.* 58(1): 5-12.
- Page**, C. N. 1979. 15. Experimental aspects of fern ecology. *In*: A.F. Dyer, Editor, The Experimental Biology of Ferns, Academic Press, London. 552-589 pp.

- Page**, C. N. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 119: 1-33.
- Pearman**, R. W. 1976. A scanning electron microscope investigation of the spores of the genus *Cystopteris*. *Fern Gaz.* 11: 221-230.
- Peck**, J. H., C. J. 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.
- Pérez-García**, B. 1988. Morfogénesis de gametofitos de *Cyatheaceae* (Pteridophyta:Filicales) Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM. 224 pp.
- Pérez-García**, B., A. Mendoza-Ruiz, I. Reyes & R. Riba. 2000. Morfogénesis de la fase sexual de seis especies mexicanas del género *Dryopteris* (Dryopteridaceae) parte II. *Revista Biol. Trop.* 49(1): 265-278.
- Pérez-García**, B., A. Mendoza-Ruiz, M. E. Sánchez-Coronado & A. Orozco-Segovia. 2007. Effect of light and temperatura on germination of spores of four tropical fern species. *Acta Oecologica* 32: 172-179.
- Pérez-García**, B., Ma. E. Fraile & A. Mendoza-Ruiz. 1995. Desarrollo del gametofito de *Lophosoria quadripinnata* (Filicales: Lophosoriaceae). *Revista Biol. Trop.* 43(1-3): 55-60.
- Pérez-Paredes**, M. G., A. Sánchez-González & D. Tejero-Díez. 2012. Listado de licopodios y helechos del municipio de Zacualtipán de Ángeles, Hidalgo, México. *Polibotanica* 33: 57-73.
- Piñeiro**, M. R., G. E. Giudice & M. A. Morbelli. 2006. Spore morphology and sporoderm ultrastructure in *Adiantopsis* Fée (Pteridaceae-Pteridophyta) from Argentina. *Grana* 45: 101-108.
- Pires**, I. S. de O., E. A. Simabukuro, L. M. Esteves & G. M. Felipe. 1998. Method for the extraction of live fern spores from soil. *Hoehnea* 25: 187-194.
- Ponce**, M., J. Prado & M. Morbelli. 2007. Typification and relationships of *Cheilanthes incisa* (Pteridaceae). *Amer. Fern J.* 93(3): 140-148.
- Ponce-Vargas**, A., I. Luna-Vega, O. Alcántara-Ayala & A. Ruiz-Jiménez. 2006. Florística del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande, Lolotla, Hidalgo, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 77: 177-190.

- Prange**, R. K. 1980. Responses of the ostrich fern, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro, to lime, soil moisture, and irradiance. *Proc. Nova Scotian. Inst. Sci.* 30: 171-181.
- Price**, M. G. 1983. *Pecluma*, a new tropical American fern genus. *Amer. Fern J.* 73(4): 109-116.
- Punt**, W., P. P. Hoen, S. Blackmore, S. Nilsson & A. Le Thomas. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Rev. Paleobot. Palynol.* 143 1-81.
- Raghavan**, V. 1989. Developmental biology of fern gametophytes. Cambridge University Press. UK. 361 pp.
- Ramírez-Cruz**, S., A. Sánchez-González y D. Tejero-Díez. 2009. La Pteridoflora del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Bol. Soc. Bot. México.* 84: 35-44.
- Ramírez-Trejo**, M del R. 2002. Los bancos de esporas de helechos en diferentes suelos y tipos de vegetación del estado de Hidalgo. *Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología ambiental)*, Facultad de Ciencias, UNAM. 67 pp.
- Ramírez-Trejo**, M del R., B. Pérez-García & A. Orozco-Segovia. 2004. Analysis of fern spore banks from the soil of three vegetation types in the central region of Mexico. *Amer. J. Bot.* 91(5): 682-688.
- Ramírez-Trejo**, M. del R., B. Pérez-García, A. Orozco-Segovia & D. R. Pérez-Salicrup. 2011. ¿Contribuyen las esporas de *Pteridium caudatum* a su expansión en la Península de Yucatán?. Resúmenes de Simposios del III Congreso Mexicano de Ecología. Boca del Río, Veracruz, 3 – 7 abril, pp. 46.
- Ramos-Giacosa**, J.P., M. A. Morbelli & G.E. Giudice. 2009. Spore morphology and wall ultrastructure of *Blechnum* L. species from north west Argentina. *Rev. Paleobot. Palynol.* 156:185-197.
- Ranal**, M. A. 1995. Estabelecimento de pteridófitas em Mata Mesófila Semidecídua do estado de Sao Paulo. 3. Fenología e sobrevivencia dos indivíduos. *Revista Brasil. Biol.* 55(4): 777-787.
- Ranal**, M. A. 2003. Soil spore bank of ferns in a gallery forest of the ecological station of Panga, Uberlândia, MG, Brazil. *Amer. Fern J.* 93(3): 97-115.
- Ranal**, M. A. 2004. Bark spore bank of ferns in a gallery forest of the ecological station of Panga, Uberlândia-MG, Brazil. *Amer. Fern J.* 94(2): 57-69.

- Ranker**, T. A., C. E. C. Gemmill & P. G. Trapp. 2000. Microevolutionary patterns and processes of the native Hawaiian colonizing fern *Odontosoria chinensis* (Lindsaeaceae). *Evolution* (54) 3: 828-839.
- Raynor**, G. S., J. V. Hayes & E. C. Ogden. 1974. Particulate dispersión into and within a forest. *Bound.-Lay. Meteorol.* 7: 429-456.
- Raynor**, G. S., J. V. Hayes & E. C. Ogden. 1975. Particulate dispersion from sources within a forest. *Bound. -Lay. Meteorol.* 9: 257-277.
- Raynor**, G. S., E. C. Ogden & J. V. Hayes. 1976. Dispersion of fern spores into and within a forest. *Rhodora* 78: 473-478.
- Reyes-Jaramillo**, I. & B. Pérez-García. 1994. Morfología y estrategias reproductivas del gametofito de *Polypodium lepidotrichum* (Fée) Maxon (Polypodiaceae) I. *Acta Bot. Mex.* 28: 71-78.
- Reyes-Jaramillo**, I., B. Pérez-García & A. Mendoza-Ruiz. 2003. Morfogénesis de los gametofitos de especies mexicanas de *Pleopeltis* (Polypodiaceae, subfamilia Pleopeltoideae). *Revista Biol. Trop.* 51(2): 321-332.
- Ridley**, H. N. 1930. The dispersal of plants through the world. Reeve, Ashford (Kent), UK. 744 pp.
- Rouhan**, G., D. H. Lorence, T. J. Motley, J. G. Hanks & R. C. Moran. 2008. Systematic revision of *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae) in French Polynesia, with the description of three new species. *Bot. J. Linn. Soc.* 158: 309-331.
- Rymer**, L. 1973. Modern pollen rain studies in Iceland. *New Phytol.* 72: 1367-1373.
- Rzedowski**, J. 1978. La vegetación de México. Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Rzedowski**, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de México. *Acta Bot. Mex.* 35: 25-44.
- Sáenz**, L., C. 2004. Glosario de términos palinológicos. *Lazaroa* 25: 93-112.
- Sato**, T. 1982. Phenology and wintering capacity of sporophytes and gametophytes of fern native to northern Japan. *Oecologia* 55: 53-61.
- Sawamura**, M., A. Kawakita & M. Kato. 2009. Fern-spore feeder interaction in temperate forests in Japan: Spore phenology and spore-feeding insect community. *Amer. J. Bot.* 96(3): 594-604.

- Schneller**, J. J. 1998. How much genetic variation in fern populations is stored in the spore banks? A study of *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. *Bot. J. Linn. Soc.* 127: 195-206.
- Schneller**, J.J., R. Holderegger, F. Gugerli, K. Eichenberger & E. Lutz. 1998. Patterns of genetic variation detected by RAPIDs suggest a single origin with subsequent mutations and long-distant dispersal in the apomyctical fern *Dryopteris remota* (Dryopteridaceae). *Amer. J. Bot.* 85(7): 1038-1042.
- Sharpe**, J. M. & J. A. Jernsted. 1990. Leaf growth and phenology of the dimorphic herbaceous layer fern *Danaea wendlandii* (Marattiaceae) in a Costa Rica rain forest. *Amer. J. Bot.* 77(8): 1040-1049.
- Simabukuro**, E. A., L. M. Esteves & G. M. Felipe. 1998a. Fern spore rain at Itirapina (Sp. Brasil): preliminary results. *Ínsula (Florianópolis)* 27: 39-57.
- Simabukuro**, E. A., L. M. Esteves & G. M. Felipe. 1998b. Fern spore morphology and spore rain of a preserved Cerrado region in southeast Brazil (Reserva Biológica e Estação experimental de Moji Guacu, São Paulo). *Amer. Fern J.* 88(3): 114-137.
- Simabukuro**, E. A., L. M. Esteves & G. M. Felipe. 2000. Fern spore rain collected at two different heights at Moji Guacu (Sao Paulo, Brazil). *Fern Gaz.* 16: 147-166.
- Simán**, S. E. & E. Sheffield. 2002. *Polypodium vulgare* plants sporulate continuously in a non-seasonal glasshouse environment. *Amer. Fern J.* 92(1): 30-38.
- Smith**, A. R., K. M. Pryer, E. Schuettpelz, P. Korall, H. Schneider & P. G. Wolf. 2006. A classification for extant Ferns. *Taxon.* 55(3): 705-731.
- Souza**, K. R. M S., I. C. L. Barros & G. D. Alves. 2007. Fenología de *Anemia tomentosa* (Sav.) Sw. var. *anthriscifolia* (Schard.) Mikel em fragmento de Floresta Semidecídua, Nazaré da Mata, Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 5(2): 486-488.
- Tauber**, H. 1967. Investigations of the mode of pollen transfer in forest areas. *Rev. Paleobot. Palynol.* 3: 277-286.

- Tejero-Díez**, J. D. & L. Pacheco. 2004. Notas taxonómicas y de distribución en *Polypodium plesiosorum* y *P. rhodopleuron* (Polypodiaceae: Pteridophyta). *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Bot.* 75(1): 11-37.
- Tejero-Díez**, J.D., M. Reyes-Salas & E. Martínez-Hernández. 1988. Lluvia de polen moderno en un gradiente altitudinal con vegetación templada en el municipio de Ocuilán, Estado de México. (México). *Palynol. et Paleobot.* 1(1): 61-80.
- Toledo**, V. 1994. La diversidad biológica de México. Nuevos retos para la investigación en los noventas. *Ciencias* 34: 43-59.
- Tovar**, G., R.C. 1987. Lluvia de polen en el volcán Popocatepetl: un estudio a lo largo de un transecto altitudinal. Tesis profesional. Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 198 pp.
- Traverse**, A. 2007. Paleopalynology. Aims & scope topics in Geobiology book series. 2nd. Springer. Netherlands. 813 pp.
- Tryon**, A. F. 1986. Stasis, diversity and function in spores based on an electron microscope survey of the Pteridophyta. *In*: Blackmore, S. & J. K. Ferguson (Eds.). *Pollen and Spores Form and Function*. Academic Press. London, UK. 233-249 pp.
- Tryon**, R. M. 1970. Development and evolution of fern floras of oceanic islands. *Biotropica* 2(2): 76-84.
- Tryon**, R. M. 1986. The biogeography of species with special reference to ferns. *Bot. Rev. (Lancaster)*. 52: 117- 156.
- Tryon**, R. M. & A. F. Tryon. 1982. Fern and allied plants with special reference to tropical America. Springer-Verlag. New York. Heidelberg Berlin. 857 pp.
- Tryon**, R. M. & B. Lugardon. 1991. Spores of the Pteridophyta: Surface, wall structure and diversity based on electron microscope studies. Springer-Verlag, New York. 648 pp.
- Tschudy**, R. H & B. D. Tschudy. 1965. Modern Fern spores of Rancho Grande, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 1: 9-71.
- Tuomisto**, H. & A. D. Paulsen. 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four amazonian rain forests. *J. Veg. Sci.* 11(3): 383-396.

- Wagner**, W. H. & F. S. Wagner. 1977. Fertile-sterile leaf dimorphy in ferns. *Garden's Bulletin*. 30: 251-267.
- Walker**, L. R. & J. M. Sharpe. 2010. Ferns, disturbance and sucession. *In: Mehltreter K., L. R. Walker & J. M. Sharpe. Fern Ecology*. Cambridge University Press. 177-219.
- Walker**, T. G. 1960. The *Pteris quadriaurita* complex in Ceylon. *Kew Bull.* 14(3): 321-332.
- Walker**, T. G. 1979. The cytogenetics of ferns. *In: Dyer, A. F. 1979. 4 The experimental biology of ferns*. Academic press. 95 - 96 pp.
- Washington Department of Natural Resources**. 2000. *Lycopodium dendroideum* fact sheet URL: <http://www1.dnr.wa.gov/nhp/refdesk/fguide/pdf/lyde.pdf> (consultado el 20 de julio del 2009).
- Watkins**, J. E & R. R. Dute. 1998. Spore morphology of *Botrychium lunarioides*. *Amer. Fern J.* 88(2): 86-92.
- Watkins**, J. E. & D. R. Farrar. 2005. Origin and taxonomic affinities of *Thelypteris* (Subgen. *Stegnogramma*) *burksiorum* (Thelypteridaceae). *Brittonia* 57(2): 183-201.
- Wayne**, B. T., A. Cressler, B. D. Holt & M. Medley. 2010. *Asplenium abscissum* Willd. (Cutleaf Spleenwort) in Alabama. *Amer. Fern J.* 100 (1): 54-57.
- Weatherby**, C. A. 1949. Two Mexican ferns. *Amer. Fern J.* 39(3): 88-91.
- Werth**, C. R. & M. I. Cousens. 1990. Summary: The contributions of population studies on ferns. *Amer. Fern J.* 80(4): 183-190.
- Whittaker**, R. B., M. B. Bush & K. Richards. 1989. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Ecol. Monogr.* 59(2): 59 - 123.
- Wilce**, J. H. 1972. Lycopod spores, I. General spore patterns and the generic segregates of *Lycopodium*. *Amer. Fern J.* 62(3): 65-79.
- Willis**, T. E. & J. E. Nester-Hudson. 2006. Characterization of a *Thelypteris* hybrid from Walker country, Texas. *Amer. Fern J.* 96(4): 127-133.
- Wolf**, P. G., H. Schneider & T. A. Ranker. 2001. Geographic distributions of homosporous ferns: does dispersal obscure evidence of vicariance?. *J. Biogeogr.* 28: 263-270.

- Wood**, C.C. 1984. Spore variation in the Thelypteridaceae *In*: Jeremy A. C., J. A. Crabbe & B. A. Thomas. The phylogeny and classification of the ferns. *J. Linn. Soc. Bot.* 63: 191-201.
- Yang**, Y-L & S-H Chen. 1998. An investigation of airborne pollen in Taipei city, Taiwan, 1993-1994. *J. Plant Res.* 111: 501-508.
- Yatskievych**, G. 1995. *Pellaea*. *In*: Moran R. C. & R. Riba. Flora Mesoamericana vol I Psilotaceae a Salviniaceae. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden and The Natural History Museum (London). 136-137 pp.
- Zetter**, R., C.C. Hofmann, I. Draxler, J. Durango de Cabrera, M. de M. Vergel & F. Vervoost. 1999. A rich middle Eocene microflora at Arroyo de los Mineros, near Cañadón Beta, NE Tierra del Fuego province, Argentina. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt* 56 (1):439-460.

ANEXO 1

Ejemplares de helechos y licofitas presentes en la localidad de Río Malila, depositados en el Herbario Metropolitano "Dr. Ramón Riba y Nava Esparza" de la UAM, Unidad Iztapalapa [UAMIZ].

Especie	Número de colecta
<i>Adiantum andicola</i> Liebm.	FGN-230, 246, 264, 277
<i>Aspidotis meifolia</i> (D.C. Eaton) Pic. Serm.	FGN-292
<i>Asplenium abscissum</i> Willd.	FGN-239, 224, 258
<i>Asplenium monanthes</i> L.	FGN-222, 256
<i>Asplenium sessilifolium</i> Desv. var. <i>sessilifolium</i> Hieron.	FGN-223, 250, 259
<i>Blechnum appendiculatum</i> Willd.	FGN-243, 252, 261
<i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée	FGN-271, 249
<i>Campyloneurum xalapense</i> Fée	FGN-229, 244, 265, 270, 295
<i>Cheilanthes notholaenoides</i> (Desv.) Maxon ex Weath.	FGN-253, 245
<i>Ctenitis equestris</i> (Kunze) Ching var. <i>equestris</i>	FGN-221, 238
<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	FGN-242
<i>Dennstaedtia globulifera</i> (Poir.) Hieron.	FGN-237
<i>Diplazium lonchophyllum</i> Kunze	FGN-233, 296
<i>Elaphoglossum obscurum</i> (E. Fourn.) C. Chr.	FGN-257, 281
<i>Equisetum myriochaetum</i> Schltld. & Cham.	FGN-283
<i>Holodictyum ghiesbreghtii</i> (E. Fourn.) Maxon	FGN-219, 240
<i>Llavea cordifolia</i> Lag.	FGN-248
<i>Lophosoria quadripinnata</i> (J.F. Gmel.) C. Chr.	FGN-287
<i>Macrothelypteris torresiana</i> (Gaudich.) Ching	FGN-284
<i>Mildella intramarginalis</i> (Kaulf. ex Link) Trevis.	FGN-268, 226
<i>Onocleopsis hintonii</i> F. Ballard	FGN-273, 282
<i>Pecluma sursumcurrens</i> (Copel.) M. G. Price	FGN-220, 247
<i>Pellaea ovata</i> (Desv.) Weath.	FGN-260
<i>Phanerophlebia remotispora</i> E. Fourn.	FGN-227, 274
<i>Pleopeltis crassinervata</i> (Fée) T. Moore	FGN-241, 264
<i>Polypodium furfuraceum</i> Schlecht. & Cham.	NVP-2
<i>Polypodium lepidotrichum</i> (Fée) Maxon	FGN-263, AMR-1443
<i>Polypodium longepinnulatum</i> E. Fourn.	FGN-275, NVP-8
<i>Polypodium plebejum</i> Schltld. & Cham.	FGN-276, 285
<i>Polypodium plesiosorum</i> Kunze	FGN-234
<i>Polypodium polypodioides</i> var. <i>aciculare</i> Weath.	FGN-290

<i>Polypodium rhodopleuron</i> Kunze	FGN-228, 269, 286, NVP-1
<i>Polypodium</i> sp 1*	FGN-266, 272
<i>Polypodium subpetiolatum</i> Hook.*	FGN-262
<i>Polypodium villagranii</i> Copel.	FGN-291, 293
<i>Polystichum turrialbae</i> Christ	FGN-254
<i>Pteris quadriaurita</i> Retz.	FGN-289
<i>Selaginella stenophylla</i> A. Braun	FGN-278, 280
<i>Selaginella pallescens</i> (C. Presl) Spring.	FGN-232, 279
<i>Selaginella</i> sp1*	FGN-294
<i>Tectaria heracleifolia</i> (Willd.) Underw.	FGN-235
<i>Thelypteris ovata</i> R.P. St. John var. <i>lindheimeri</i> (C. Chr.).A. R. Sm.	FGN-225, 251
<i>Woodwardia martinezii</i> Maxon ex Weath.	FGN-288

FGN.- Felipe Gómez Noguez, NVP.- Nancy Vázquez Pérez, AMR.- Aniceto Mendoza Ruiz; *ejemplares estériles no incluidos en la esporoteca.