

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA



Casa abierta al tiempo

**FACTORES QUE PROMUEVEN EL ESTABLECIMIENTO, PERSISTENCIA Y
DISTRIBUCIÓN DE *Pteridium caudatum* (L.) Kuhn EN LA RESERVA
ECOLÓGICA EL EDÉN, QUINTANA ROO.**

T E S I S

Que para obtener el grado de:
Doctor en Ciencias Biológicas

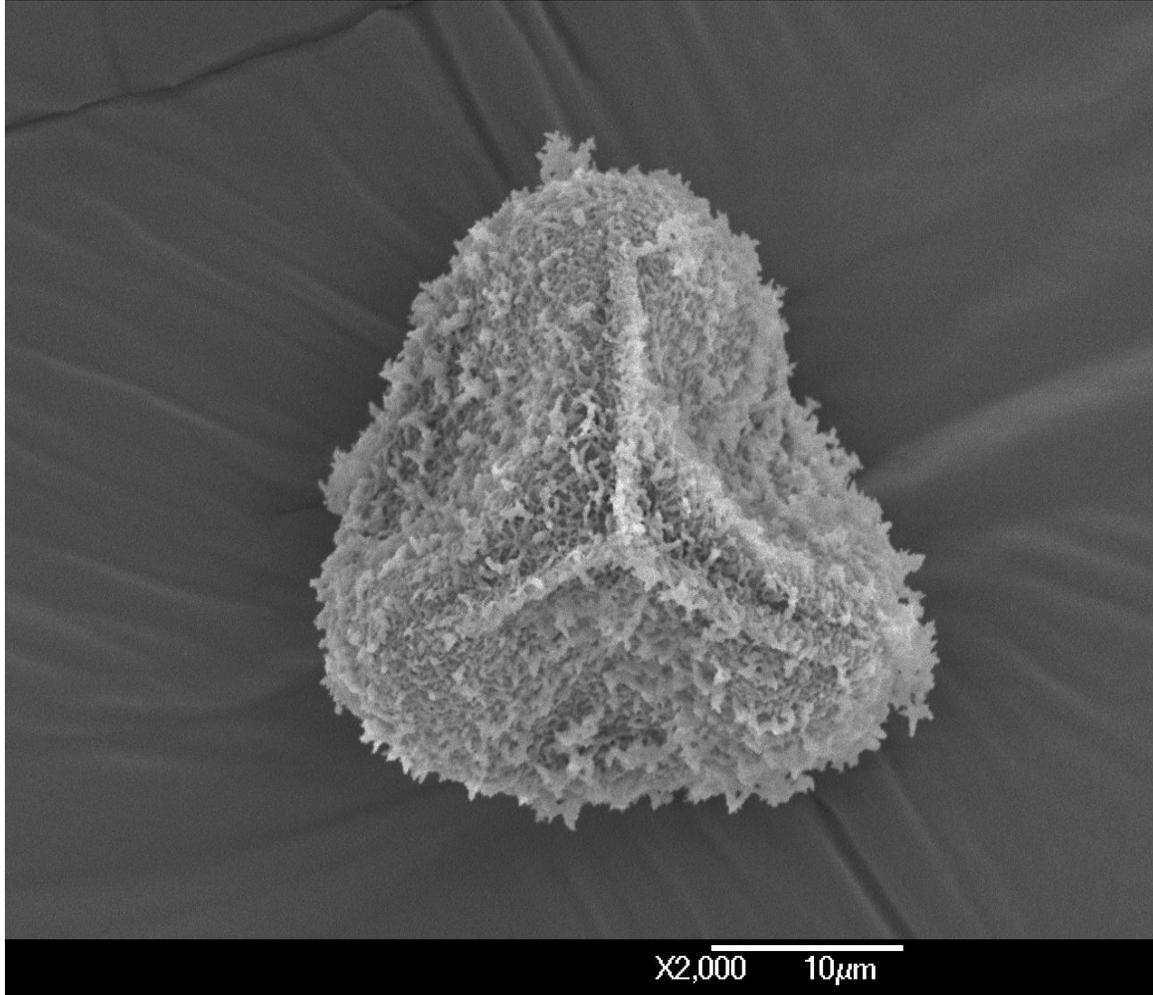
P R E S E N T A:

María del Rosario Ramírez Trejo

CODIRECTORES DE TESIS:

Dra. Blanca Pérez-García
Dr. Diego Rafael Pérez-Salicrup

Julio, 2012



Vista proximal de una espóra de *Pteridium caudatum* fotografiada en el MEB.

El doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACYT y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93.

El jurado designado por las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud de las Unidades Iztapalapa y Xochimilco aprobó la Tesis que presentó:

María del Rosario Ramírez Trejo

El día 11 de Julio del 2012

Jurado

Dra. Blanca Pérez García
Co-Tutor

Dr. Diego Rafael Pérez Salicrup
Co-Tutor

Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia
Asesor

Dr. Klaus Volker Mehlreter
Sinodal

Dr. José Alejandro Zavala Hurtado
Sinodal

AGRADECIMIENTOS

Hay muchas personas gracias a las cuales pude realizar este proyecto de tesis, otras tantas que me inspiraron, ayudaron e impulsaron para la conclusión del mismo. De manera especial quiero expresar mi agradecimiento a la Dra. Blanca Pérez García, por la acertada dirección de este proyecto, pero más allá de ello, por su inigualable comprensión, por su apoyo incondicional, por sus valiosos consejos y porque gran parte de este trabajo es el resultado de su infinita paciencia y de su constante estímulo moral.

Un agradecimiento profundo a todos los miembros del Comité Tutorial: al Dr. Diego Rafael Pérez-Salicrup, Coodirector de esta tesis, quien siempre tuvo un gesto amable y una respuesta a mis múltiples interrogantes, agradezco y aprecio mucho su disposición y ayuda en todo momento, así como la supervisión prestada en la realización del Proyecto de Tesis y del artículo de investigación. A la Dra. Alma Orozco-Segovia por sus atinadas sugerencias y comentarios que contribuyeron a concluir con éxito este trabajo. También agradezco al Dr. Klaus Mehlreter y al Dr. Alejandro Zavala-Hurtado, por aceptar ser parte del Jurado y por la revisión crítica del manuscrito, mejorándolo substancialmente.

A la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, por haberme dado la oportunidad de desarrollarme y crecer profesionalmente, especialmente al Laboratorio de Biología de Pteridofitas del Departamento de Biología, donde se desarrolló casi todo el trabajo experimental. Un especial agradecimiento al Programa

del Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana por la confianza que mostraron en mí, al aceptarme para realizar los estudios de postgrado en esta Casa de Estudios. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para realizar estudios de Doctorado y por los apoyos adicionales a través del Fondo para la Formación de Doctores en Ciencias (convocatoria: I0006-2006-01. CONVENIO UAM- CONACyT: 34915). Al Dr. Víctor Barradas y la Dra. Alma Orozco del Instituto de Ecología de la UNAM por facilitarme el equipo para la implementación de las quemas experimentales.

La verdad es que esta investigación no hubiera podido concretarse de no ser por el apoyo y las facilidades brindadas por el Dr. Arturo Gómez-Pompa y el personal técnico y operativo de la Reserva Ecológica El Edén. A Juan, Esther y Lalo, mi sincero agradecimiento por su apoyo logístico y en campo, pero principalmente por su amistad y por hacer muy agradables mi estancias en este bello lugar. Al Dr. Arturo Gómez-Pompa, debo la idea original de este proyecto, así como la invitación y las facilidades para realizar la investigación en esta área natural protegida.

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Biología de Pteridofitas por compartir este trabajo y por sus constantes muestras de apoyo.

Finalmente el mayor reconocimiento es para mi familia, a quienes dedico esta tesis y agradezco de todo corazón su amor, su cariño, su comprensión, su apoyo y su estímulo incondicional durante todo el proceso. Gracias a mi esposo, a Cami y Fer

(los dos pequeños que son el motor de mi vida), a mis padres, a mis hermanos, especialmente a Vero que durante bastante tiempo tuvo la paciencia suficiente para apoyarme profundamente. Ellos fueron un pilar fundamental en el inicio, desarrollo y en la conclusión de esta tesis. Sé que cuento siempre con Ustedes y en todo momento los llevo conmigo.

A todos Ustedes gracias porque siempre esperan lo mejor de mí.

RESUMEN

La presente tesis evalúa la contribución de las esporas de *Pteridium caudatum* a los procesos de colonización y expansión de este helecho invasor en la Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo, mediante un estudio de la lluvia y de los bancos de esporas del suelo, de la población de hojas, así como del impacto del fuego sobre las esporas, a fin de lograr una mejor comprensión del papel que éstas juegan en el contexto sucesional. El estudio fue conducido en tres sitios de vegetación secundaria de la reserva, invadidos por *P. caudatum*. La lluvia, el banco y la población de hojas fueron monitoreados antes (enero, abril), durante (julio) y después (octubre) del período de esporulación 2006. La lluvia de esporas se cuantificó mediante trampas que fueron colocadas a diferentes distancias (0, 1, 10, 100 y 1000 m) y alturas (0, 1 y 3 m) de las fuentes de esporas. El banco fue monitoreado a través del análisis de muestras de suelo de tres profundidades (0-3, 3-6 y 6-9 cm), incubadas a 25°C y 12/12 h luz/oscuridad para inducir la germinación de las esporas viables contenidas en él. Se estimó la densidad de esporas impactadas en las trampas, así como el número de gametofitos desarrollados en las muestras de suelo para los meses, sitios, profundidades y alturas analizados. El efecto de estos factores sobre la densidad de esporas y gametofitos fue evaluado mediante un ANOVA de medidas repetidas y de un MANOVA, respectivamente, seguido de las Pruebas de Tukey. El censo de la población de hojas de *P. caudatum* se realizó en 30 cuadrantes de 1m², determinando en cada caso el número total de frondas, la longitud, el estado reproductivo (fértil o estéril) y la fase de desarrollo (brotes, juveniles, juveniles-adultos, adultos, adultos-seniles y seniles). Diferencias en la densidad de hojas

registradas entre sitios, meses y categorías de historia de vida fueron evaluadas a través de un ANOVA de medidas repetidas, seguido de las pruebas de *post hoc*. El efecto del fuego sobre las esporas de *P. caudatum* se evaluó a través de 12 incendios experimentales en condiciones de laboratorio, utilizando hojarasca del helecho como combustible y bloques de suelo en los que se colocó 1 mg esporas a 0,1 y 3 cm de profundidad. En cada incendio se registró la temperatura máxima y su duración para cada nivel de profundidad. Las esporas fueron desenterradas e incubadas a 25°C y 12/12 h luz/oscuridad. El efecto de la profundidad, las temperaturas máximas y la duración de la temperatura máxima sobre el porcentaje de germinación de las esporas de *P. caudatum*, se evaluó a través de un análisis de regresión. Los resultados revelaron un patrón claramente estacional en la abundancia de la lluvia de esporas, siendo nula en enero y abril, escasa en octubre y muy densa en julio. Durante el período de esporulación se registró una lluvia muy densa al interior de la población de esporofitos, pero disminuyó al incrementarse la altura y la distancia a las fuentes de esporas. En el suelo de la REEE, se detectaron esporas viables de *P. caudatum*, sin embargo, el tamaño de estos reservorios fue pequeño en los meses, sitios y profundidades analizados. Los bancos más grandes se encontraron en julio y en las muestras de suelo más superficiales. El escaso número de gametofitos observados en las muestras de suelo sugiere que, de formarse bancos de esporas, estos son fundamentalmente de vida corta, aunque no se descarta la existencia de un pequeño banco persistente. El monitoreo de la población de hojas indicó que algunos parámetros poblacionales y morfométricos de *P. caudatum* muestran marcadas fluctuaciones a lo largo del año. La densidad de hojas difirió significativamente entre meses,

registrando un punto máximo en octubre (15.6 frondas m⁻²) y un mínimo en enero (8.5 frondas m⁻²). La longitud promedio de las hojas no cambió significativamente entre sitios, aunque fluctuó entre meses. El análisis de la estructura de edades reveló que las hojas adultas son la categoría más ampliamente representada en el 2006, seguida de la fracción juvenil y la juvenil que transita hacia la fase adulta. Los sectores que contribuyeron a la esporulación fueron los adultos y los adultos-seniles. Los incendios experimentales revelaron que un alto porcentaje de esporas (77%) enterradas a 1 y 3 cm sobrevivieron al fuego, demostrando que el suelo actuó como un efectivo aislante que restringió el incremento de la temperatura hacia los horizontes inferiores. Por lo tanto, la profundidad a la que se encontraban las esporas y las temperaturas máximas alcanzadas durante los incendios fueron determinantes para su supervivencia. El reestablecimiento post-fuego podría ocurrir no solo por crecimiento vegetativo, sino también mediante la germinación de las esporas procedentes del banco residual, un hecho que explicaría parcialmente la facilidad con la que esta especie coloniza campos recurrentemente incendiados en la Península de Yucatán. Los resultados de esta investigación permiten concluir que las esporas de *P. caudatum* que escapan de la población local para ser dispersadas a grandes distancias y las que subsisten viables en el suelo juegan un papel importante en la dinámica sucesional de esta invasora, por lo que, la expansión de sus poblaciones, el reestablecimiento en áreas previamente invadidas y la colonización de nuevos sitios en la Reserva Ecológica El Edén ocurre, al menos en parte, mediante esporas provenientes de la lluvia y de los bancos de esporas del suelo.

ABSTRACT

This work analyzes the contribution of the spores of *Pteridium caudatum* to the colonization and expansion of the invasive fern in El Eden Ecological Reserve, (REEE) Quintana Roo, through a study of the spore rain and soil spore banks, a study of the population of leaves, and the impact of fire on the spores, in order to achieve a better understanding of the role they play in the successional context. The study was conducted at three sites of secondary vegetation of the reserve, invaded by *P. caudatum*. The spore rain, the spore bank and the population of leaves were monitored before (January, April), during (July) and after (October) the period of sporulation 2006. The spore rain was quantified by spore traps that were placed at different distances (0, 1, 10, 100 and 1000 m) and heights (0, 1 and 3 m) of the spore sources. The spore bank was monitored by analysing soil samples of three depths (0-3, 3-6 and 6-9 cm), which were incubated at 25° C and 12/12 h light / darkness to induce the germination of viable spores contained in the soil. We estimated the density of spores impacted on the traps, and the number of gametophytes developed in the soil samples for months, sites, depths and heights analysed. The effect of these factors on the density of spores and gametophytes was assessed using an ANOVA of repeated measures and a MANOVA, respectively, followed by Tukey Test. The census of the population of leaves of *P. caudatum* was performed in 30 quadrants of 1m², determining in each case the total number of fronds, length, reproductive status (fertile or sterile) and stage of development (buds, juveniles, juvenile-adults, adults, adult-seniles and seniles). Differences in leaf density recorded between sites, months and life history

categories were assessed using an ANOVA of repeated measures followed by post hoc tests. The effect of fire on *P. caudatum* spores was evaluated through 12 experimental fires under laboratory conditions, using bracken litter as fuel and soil blocks where 1 mg spores was placed at 0, 1 and 3 cm deep. In each fire, maximum temperature and duration of maximum temperature was recorded for each level of depth. Exposed and unexposed spores to fire were sowed and incubated at 25°C and 12 h light / dark. The effect of depth, the maximum temperatures and duration of the maximum temperature on the germination percentage was evaluated by a regression analysis. Results revealed a seasonal pattern in the abundance of spore rain, being absent in January and April, low in October and abundant in July. During sporulation, spore density decreased with increase in height and distance to the sources of spores. Viable spores of *P. caudatum* were detected in the soil of the REEE, however, the size of the spore banks were small in the months, sites and depths studied. The biggest banks were found in the superficial soil samples of July. The low number of gametophytes observed in the soil samples suggests that these banks are essentially short-lived, but cannot rule out the existence of a small persistent spore bank. The study of the population of leaves indicated that some population and morphometric parameters of *P. caudatum* showed fluctuations throughout the year. Leaf density differed significantly between months, recording a peak in October (15.6 fronds m⁻²) and a minimum in January (8.5 fronds m⁻²). Mean length of the leaves did not change significantly between sites, but varied between months. The analysis of population structure of leaves revealed that mature leaves are almost 30% of the total, being the category most widely represented in 2006, followed by juvenile and juvenile-

adult categories. Fertile individuals only were detected in the census of July. The sectors that contributed to the sporulation were adults and adult-senile. Experimental fires showed that a high percentage of spores (77%) buried at 1 and 3 cm survived to the fire, demonstrating that the soil is an effective insulator, restricting the increase of the temperature into the deeper layers. During a fire two factors are crucial for the survival of the spores in the soil: depth at these found and maximum temperatures. The post-fire establishment may occur not only by vegetative growth, but also through the germination of spores from the residual spore bank, a fact which partially explains the ease with which this species colonizes burned areas in the Yucatan Peninsula. The spores of *P. caudatum* have an important role in the successional dynamic of this invader, so the expansion of their populations, reestablishment and colonization of new sites in the REEE occurs, at least in part, by spores from the spore rain and soil spore banks.

CONTENIDO

Agradecimientos	4
Resumen	7
Abstract	10
1. Introducción	15
1.1 Concepto de invasor	23
1.2 Las invasiones vegetales	24
1.1.1 Factores que influyen en el proceso de invasión	
1.1.2 Etapas del proceso de invasión	
1.1.3 Clasificación de las especies invasoras	
1.3 Atributos ecológicos y fisiológicos de <i>Pteridium</i>	32
1.4 Ciclo de vida de <i>Pteridium</i>	40
1.5 Establecimiento de <i>Pteridium</i> a partir de esporas	44
1.6 Lluvia de esporas	46
1.5.1 Producción	
1.5.2 Dispersión	
1.5.3 Deposición	
1.7 Bancos de esporas	53
1.8 Respuesta ecológica de <i>Pteridium</i> al fuego	56
2. Objetivos	58
2.1 General	
2.2 Específicos	
3. Hipótesis	60
4. Metodología	62
4.1 Área de estudio	
4.2 Diseño experimental	
4.2.1 Monitoreo de la lluvia de esporas	
4.2.2 Monitoreo del banco de esporas	
4.2.3 Monitoreo de la población de hojas	

4.2.4 Efecto del fuego sobre las esporas

5. Resultados	80
5.1 Monitoreo de la lluvia de esporas	
5.2 Análisis del banco de esporas	
5.3 Lluvia de esporas vs banco de esporas	
5. 4 Monitoreo de la población de hojas	
5.5 Efecto del fuego sobre la germinación de las esporas	
6. Discusión	107
6.1 Esporulación y lluvia de esporas	
6.2 Bancos de esporas del suelo	
6.3 Monitoreo de la población de hojas	
6.4 Efecto del fuego sobre la germinación de las esporas	
7. Conclusiones	132
8. Recomendaciones	134
9. Sugerencias para futuros estudios	137
Bibliografía	141

1. INTRODUCCIÓN

La comprensión de cómo las características de historia de vida de las plantas invasoras se relacionan con su habilidad colonizadora puede revelarnos los procesos que subyacen a los patrones de distribución y ayudarnos a predecir la respuesta de una especie a la alteración y modificación del hábitat. Puesto que los mejores colonizadores son los más aptos para sobrevivir en hábitats perturbados y por lo tanto, los más propensos a convertirse en invasores (Flinn, 2006), identificar las características que permiten su establecimiento, promueven su persistencia y facilitan su distribución, nos brindará información esencial sobre la dinámica del proceso de invasión y proporcionará una base desde la cual las estrategias de manejo pueden ser desarrolladas.

Pese a que la importancia de las invasiones biológicas ha sido reconocida desde hace más de 50 años (Elton, 1958), la mecánica de estos procesos no se comprende aún con profundidad, existiendo hasta el presente numerosas interrogantes sin respuestas adecuadas, como por ejemplo, ¿Qué factores permiten a una determinada especie colonizar, establecerse y dominar nuevos ambientes? ¿Cuál es la importancia relativa de estos factores en el proceso de invasión/expansión? Si bien hasta ahora no se tiene una respuesta completa a esta pregunta, sí existe bastante evidencia de que ésta no es simple. Numerosos factores (bióticos, abióticos y antrópicos) están involucrados y deben ser considerados simultáneamente para poder brindar una predicción adecuada. Entre los más importantes podemos citar, por ejemplo, los diferentes aspectos de

historia de vida (esto es, características reproductivas y de crecimiento, tales como mecanismos de dispersión, propiedades de germinación, etc.), demografía (por ejemplo, estructura de edades, dinámica poblacional, etc.), factores ambientales (clima, características del suelo, hidrografía, etc.), interacciones inter-específicas e historia de disturbio.

La ecología de las especies vegetales invasoras es un campo que ha recibido una gran atención en las últimas décadas (Drake *et al.*, 1989; Sakai *et al.*, 2001); la mayoría de las investigaciones se han enfocado en los impactos de las especies exóticas sobre los ecosistemas naturales (Hobbs, 2000; Mooney & Hobbs, 2000; Sutherst, 2000; Pimentel *et al.*, 2001; D'Antonio & Kart, 2002; Finoff *et al.*, 2005; Lockwood *et al.*, 2007), pero solo unas cuantas se han dirigido hacia el estudio de las causas o factores que propician el éxito y la expansión de las especies nativas potencialmente invasoras. Éstas, a diferencia de las exóticas han coexistido con las especies restantes de la comunidad durante un período relevante desde el punto de vista ecológico y evolutivo. Son a menudo plantas pioneras de las primeras etapas de sucesión, prolíficas, de alta movilidad, competitivas y generalistas, que pueden prosperar en diferentes ambientes, especialmente en ecosistemas alterados por el hombre (Gollasch & Leppäkoski, 1999). La creación de grandes espacios homogéneos y otras áreas alteradas e inestables, facilitan su rápida expansión (Hengeveld, 1996; IUCN, 2000).

Si bien dentro del territorio nacional, el problema de las invasiones vegetales todavía no alcanza las proporciones alarmantes de otros países como Estados

Unidos y Reino Unido, donde el 60% y el 94% de la flora corresponde a especies introducidas (Pimentel *et al.*, 2001), es claro que existen focos rojos (CONABIO, 2005), los cuales, ameritan una atención inmediata. Un ejemplo claro, aunque no adecuadamente dimensionado son los bosques tropicales estacionalmente secos de la Península de Yucatán que históricamente han sido impactados por disturbios recurrentes y de gran magnitud, tornándose muy susceptibles a la invasión. El cambio de uso de suelo y la amplia utilización del fuego como herramienta agrícola han favorecido la expansión de una flora oportunista, conformada por especies invasoras, y muchas veces resistentes al fuego (Ramírez *et al.*, 2010).

Un requisito previo para la invasión es la existencia de disturbios y éstos son parte de la dinámica de los ecosistemas; sin embargo, la alteración antrópica de los regímenes de disturbio produce cambios en el sistema (por ejemplo, en la disponibilidad de recursos), los cuales, evitan frecuentemente la regeneración de la vegetación nativa y detienen los procesos de sucesión (Vitousek *et al.*, 1997). Esos sitios degradados suelen estar dominados por especies invasoras como pastos y helechos que compiten fuertemente con las especies nativas, llegando en ocasiones, a excluirlas. El resultado es la formación de extensos tapetes monoespecíficos o comunidades empobrecidas desde el punto de vista florístico, las cuales, monopolizan los recursos, atraen un número limitado de dispersores y evitan el reestablecimiento de la flora nativa (Slocum *et al.*, 2004).

Se estima que alrededor de unas 60 especies de helechos tienden a adquirir un comportamiento invasor, impactando negativamente a los ecosistemas o

produciendo algún efecto deletéreo sobre la salud humana debido a su toxicidad y potencial carcinogénico. De todos ellos, *Pteridium* L. causa el mayor rango de problemas (Robinson *et al.*, 2010) en ecosistemas intervenidos por la actividad humana; su dominancia puede llegar a desarticular los esfuerzos de conservación y el manejo de la vida silvestre, así como la productividad de las tierras destinadas a la agricultura, la ganadería y la forestería. Estos helechos comparten dos características esenciales: tienden a ser heliófitos durante la fase esporofítica y son capaces de expandirse rápidamente a través de esporas y/o rizomas. En un ambiente estable, su avance está severamente restringido por la sombra del dosel del bosque, pero cuando el equilibrio natural es alterado (por ejemplo debido a un incendio, un huracán, erosión o un derrumbe), las especies potencialmente invasoras pueden explotar oportunidades para la colonización. Sin embargo, es tras un disturbio humano que su conducta colonizadora tiende a crear problemas. La manipulación antrópica de los ecosistemas puede alterar substancialmente el hábitat, de tal forma que los niveles de luz se incrementan, mientras que el número de competidores y depredadores naturales, así como los vectores de enfermedades disminuyen. Es entonces cuando los helechos nativos heliófitos, pueden expandirse, al tomar ventaja del nuevo ambiente perturbado.

Pteridium caudatum (L.) Kuhn es un helecho nativo de la Península de Yucatán, cuya distribución incrementó de manera considerable en las últimas décadas (Schneider, 2004). Un estudio realizado en la región de Calakmul, al sur de la Península, mostró que entre 1987 y 1997 el área invadida se cuadruplicó,

tanto en el área protegida de la Reserva de la Biósfera de Calakmul, como en las tierras ejidales y privadas (Turner *et al.*, 1990).

Las causas que propiciaron su expansión en esa porción del trópico mexicano, están sujetas a varias interpretaciones. Una teoría propone que la invasión de *Pteridium* está relacionada con el uso, a largo plazo de técnicas tradicionales de cultivo, basadas en el uso del fuego, como la agricultura itinerante de roza, tumba y quema, combinada con ciclos de reposo reducidos; otro punto de vista considera que las quemadas que se escapan del control de los campesinos y que se propagan a través de áreas extensas en el paisaje son las responsables de la existencia de manchones continuos de *Pteridium* (Turner *et al.*, 2003). Una tercera teoría incorpora ambos aspectos y sugiere que la invasión de este helecho es un proceso complejo en donde están involucrados degradación ambiental, estrategias de uso del suelo y regímenes de fuego (Schneider, 2004).

A la histórica interferencia del hombre sobre los ecosistemas naturales en los trópicos, hay que añadir los atributos intrínsecos de la especie: su acentuada eficiencia fotosintética en condiciones de alta luminosidad; su marcada plasticidad morfológica y fisiológica, que le permite adaptarse a diferentes hábitats y condiciones ambientales; la capacidad de producir sustancias alelopáticas y antidepredadoras; su rizoma que se ramifica indefinidamente, confiriéndole una gran capacidad de colonización y su enorme potencial reproductivo, estimado en cientos de millones de esporas, susceptibles de ser transportadas por el viento a cortas y a grandes distancias.

Aunque la ecología de *Pteridium* ha sido intensamente estudiada en las zonas templadas, se ha comprobado que muchos de los patrones descritos para esas latitudes, no se aplican en los trópicos (Page, 1976). Por otro lado, las investigaciones ecológicas sobre esta invasora en el sureste de México son escasas (Suazo, 1998; Vitkai & Pérez-Salicrup, 2001), pero las que explican la dinámica y distribución actual de las invasiones en la Península de Yucatán son aún menores (Schneider, 2004; 2008). Se requiere, por lo tanto, iniciar investigaciones que nos permitan conocer diversos aspectos sobre la ecología, la fisiología, la genética y la demografía de esta especie invasora con el propósito de generar información de base que nos permita “conocer al enemigo”, estimar su potencial reproductivo, determinar su capacidad de dispersión, detectar las fases más vulnerables del desarrollo y los factores (extrínsecos e intrínsecos) que controlan la transición entre estados de historia de vida, desde la producción de esporas hasta la germinación, y desde el establecimiento del gametofito hasta la fertilización y el subsecuente desarrollo del esporofito. Nuestro conocimiento actual sobre la biología de los gametofitos de *Pteridium* se basa principalmente en las observaciones de Conway, publicadas hace más de 50 años a partir de observaciones en cultivos de laboratorio con sustratos artificiales (Conway, 1949). En consecuencia, no sabemos nada sobre la fenología de los gametofitos en condiciones naturales y como ésta se relaciona con la esporulación en un clima estacional.

La presente investigación está ubicada en ese contexto y pretende responder a las siguientes preguntas: ¿Pueden las esporas de *P. caudatum* contribuir a la

expansión del helecho en la Reserva Ecológica El Edén? ¿Cuál es su potencial colonizador? Puesto que la introducción (dispersión) de propágulos hacia una nueva área es el primer paso en el proceso de invasión (colonización), resulta imprescindible resolver algunas interrogantes previas, como por ejemplo: ¿Cuál es la abundancia de la lluvia de esporas de *P. caudatum* en la reserva? ¿Hay variabilidad espacio-temporal en la abundancia de propágulos en el aire? ¿Pueden éstas ser llevadas por el viento a alturas y distancias considerables de las plantas parentales? ¿Qué proporción de esporas se incorpora al suelo y cuántas de ellas permanecen viables en el ambiente edáfico natural? ¿Cuál es la longevidad potencial de estos reservorios? ¿Puede el fuego afectar la viabilidad de dichos reservorios?

Con un potencial reproductivo tan alto, es probable que las esporas realicen una importante contribución a la expansión de la especie. Sin embargo, la abundante propagación vegetativa, aunada a la aparente escasez de gametofitos observados en condiciones naturales ha llevado a subestimar el papel de las esporas (Dyer, 1989).

La probabilidad de que *Pteridium* esté colonizando nuevas áreas por esporas tiene implicaciones importantes para el control de su establecimiento en sitios nuevos y para su reestablecimiento en áreas donde existía previamente. Más aún, la amplia ocurrencia de bancos de esporas de *Pteridium* podría significar que las actividades diseñadas para erradicar éste helecho promueven la colonización, al crear numerosas oportunidades para la germinación de las esporas y el

establecimiento de los gametofitos después de cualquier forma de disturbio en el suelo.

Resulta urgente también emprender estudios que permitan lograr una mejor comprensión de la ecología de la germinación de las esporas en relación con el fuego y la influencia que éste pudiese ejercer sobre los bancos de esporas del suelo. Este es un aspecto de la mayor relevancia por dos razones: el fuego es un elemento recurrente en la Península de Yucatán y uno de los principales factores que promueven el establecimiento de *Pteridium* a partir de esporas en los trópicos (Gliessman, 1978). A pesar de su enorme importancia, la respuesta ecológica de *Pteridium* al fuego y su dinámica de regeneración en áreas incendiadas ha sido pobremente explorada en los trópicos (Vogl, 1964; Gliessman, 1978; Tolhurst, 1990; Paulsamy *et al.*, 1995; Alonso-Amelot & Rodolfo-Baechler, 1996; Ramírez-Trejo *et al.*, 2007) y nulamente estudiada en nuestro país. Este trabajo presenta las primeras observaciones sobre el tema.

Por lo anteriormente expuesto, es preciso entender que la expansión de especies vegetales invasoras como las pertenecientes al género *Pteridium* amenazan la integridad de algunos de los ecosistemas más diversos del planeta como son los bosques tropicales del sureste mexicano, por lo que, la generación de conocimiento científico será sin duda la mejor herramienta para la toma de decisiones y permitirá desarrollar en el corto, mediano y largo plazo, estrategias de control adecuadas encaminadas a lograr la restauración funcional de áreas invadidas por *Pteridium* en esa porción del Trópico Mexicano.

1.1 Concepto de invasor

El término *invasor* fue utilizado por Clements para describir a aquella planta que arriba a un nuevo enclave, se establece y compete con los primeros ocupantes, pudiendo llegar a desplazarlos. El invasor en esta amplia concepción se reconoce por su procedencia remota u origen alóctono y también incluye a las especies naturalizadas, es decir, a aquellas plantas que son indistinguibles de las especies indígenas, a no ser que se conozca la historia reciente de su expansión. Estos casos también pueden ser denominados como *neófitos*.

El término *exótica* se refiere a las especies, subespecies o taxón inferior, introducidos fuera de su área de distribución natural (pasada o presente) y potencial de distribución; incluye cualquier parte, gametos, semillas, huevos o propágulos de dichas especies que podrían llegar a sobrevivir y reproducirse. En este mismo sentido se utilizan los términos: foránea, introducida, no nativa, no indígena, alóctona o alienígena. (UICN, 2000). El término se fundamenta en conceptos ecológicos y biogeográficos y no político-administrativos. Dentro de un mismo país una especie autóctona cuya distribución está circunscrita a un ámbito biogeográfico concreto puede volverse exótica si es introducida (voluntaria o involuntariamente) en otra zona del mismo país donde no se encontraría de forma natural (traslocación). En la actualidad, la mayor parte de los investigadores coinciden en denominar *introducida* a aquella planta transportada más allá de barreras geográficas, *naturalizada* a aquella que se establece y reproduce en el nuevo enclave superando condicionantes bióticos y abióticos e *invasora* cuando

además tiene descendencia fértil capaz de colonizar lugares distantes de la localidad en la que fue introducida y establecer en ellos poblaciones viables. En este trabajo el término invasor es usado en un sentido más amplio para señalar no solo a las especies introducidas, sino también a aquellas plantas nativas que son poco comunes dentro de la comunidad, pero que se establecieron y expandieron en un área que no ocupaban previamente, incrementando en dominancia (densidad, cobertura y/o biomasa), actuando como agentes de cambio y produciendo daños a los ecosistemas, a las infraestructuras y a la salud (Brooks, & Lusk, 2008). Definidos los criterios para identificar al invasor, procede valorar la gravedad que reviste esta amenaza.

1.2 Las invasiones vegetales

El concepto de invasiones bióticas hace referencia a la forma vertiginosa y rápida con la que muchas especies colonizan con éxito ciertas áreas del planeta luego de haberse interrumpido las barreras geográficas que las mantenían en su zona de origen. En el mundo hay especies invasoras y su plasticidad les permite viajar, establecerse, colonizar exitosamente y dominar nuevos lugares (Mack *et al.*, 2000).

La introducción y/o expansión de especies invasoras, junto con la pérdida del hábitat es una de las mayores amenazas para la biodiversidad y uno de los principales motores del cambio global (Naranjo & Dirzo *et al.*, 2009; Vié *et al.*,

2009). Los alcances y costos de las invasiones biológicas son enormes, tanto en términos económicos como ecológicos (Aguilar, 2005).

En el ámbito ecológico, el principal impacto es la pérdida de la biodiversidad y la homogeneización de los sistemas biológicos (Lockwood & McKinney, 2001). Las plantas invasoras pueden interferir con las especies nativas por competencia o por hibridación (Atkinson & Cameron, 1993; Lodge, 1993). Sus impactos pueden incluir el reemplazo o cambio de los roles de las especies nativas en las comunidades, alteración de los procesos evolutivos y cambios radicales en la abundancia de especies, incluyendo la extinción de algunas (Mack *et al.*, 2000). A escala de ecosistema, las invasoras pueden modificar los ciclos biogeoquímicos (por ejemplo, el ciclo de nutrientes), los ciclos hidrológicos, alterar los regímenes de disturbio y el reclutamiento de especies nativas (Money & Drake, 1986; Vitousek, 1994; Levine *et al.*, 2003; Lockwood *et al.*, 2007). Respecto a los impactos económicos, las especies invasoras son responsables de pérdidas debidas a daños en la producción de las cosechas, la ganadería y en las infraestructuras. Tan solo en los Estados Unidos, los daños económicos asociados a las invasiones biológicas ascienden a 137 billones de dólares anuales (Pimentel *et al.*, 2001; 2005). Sin considerar los costos derivados de su control y/o erradicación, además de los daños a la salud humana. A pesar de las consecuencias potencialmente severas de las invasiones, sólo un 10% de las invasoras induce cambios profundos en los ambientes receptores. Estas especies se denominan transformadoras (Vitousek *et al.*, 1997).

1.2.1 Factores que influncian el proceso de invasión

No existe una clara definición acerca de cuáles son los factores que promueven las invasiones vegetales. La mayoría de los autores coincide en que hay dos grupos de factores que podrían explicar, de manera independiente o en conjunto, el éxito de las especies invasoras:

- 1) los atributos del hábitat,
- 2) los atributos de la especie invasora

Con relación a los atributos del hábitat, uno de los más importantes es la invasibilidad o propensión de una comunidad a ser invadida. Es una propiedad emergente del ecosistema, determinada por el nivel de disturbio, la habilidad competitiva de las especies nativas y la resistencia del ecosistema a la invasión (Lonsdale, 1999). Las invasiones vegetales se verían favorecidas en hábitats compatibles con los requerimientos de la nueva especie (Rejmánek *et al.*, 2005) o donde hayan ocurrido cambios que permitan la proliferación de la especie invasora (Mashhadi & Radosevich, 2004).

La compatibilidad del hábitat receptor ocurriría en dos niveles: a) Por una parte el nivel relativo a los atributos de la comunidad establecida o receptora que estaría definido por propiedades tales como la diversidad específica, el comportamiento ecológico de las especies residentes, la velocidad de recuperación post-disturbio, la existencia de nichos abiertos que provean una ventana de oportunidad para el

establecimiento de la especie invasora y la presión de propágulos de la comunidad residente. Sobre el punto de la biodiversidad no existe un patrón generalizado. Se ha comprobado que en una escala pequeña hay una relación negativa con la susceptibilidad a la invasión, mientras que en una escala de paisaje pareciera ocurrir a la inversa, lo cual tendría su lógica en el hecho de que tanto las invasiones como la biodiversidad estarían regulados por el mismo conjunto de factores, es decir, el clima y los recursos disponibles (Rejmánek *et al.*, 2005) El segundo nivel de compatibilidad del hábitat receptor estaría dado precisamente por las características edafoclimáticas del ambiente. El punto medular podría ser la disponibilidad de recursos como luz, agua y nutrientes, aunque Davis *et al.*, (2000) puntualizan que es definitoria la disponibilidad de recursos libres (no empleados por la comunidad residente) como ocurre en situaciones post-disturbio. Se cree que las comunidades más diversas son más resistentes a las invasiones debido a que sus especies utilizan casi todos los recursos, dejando unos pocos disponibles para las nuevas especies. Estos recursos no utilizados se denominan nichos vacantes y son fácilmente ocupados por las especies invasoras (Levine & Antonio, 1999).

Ciertos cambios en el hábitat también favorecerían las invasiones. En este caso se indican como causas posibles la ocurrencia de disturbios, la degradación del suelo y los cambios en el uso del suelo (Mashhadi & Radosevich, 2004), mismos que son necesarios en la fase de introducción (Sharma *et al.*, 2005).

Entre los atributos más importantes que explican el potencial invasor de una especie están: su capacidad de dispersión, la habilidad para competir por recursos limitantes, alta fecundidad, abundante propagación vegetativa, rápido crecimiento, gran plasticidad fenotípica, la potencialidad de mantener la producción de propágulos aún en condiciones adversas, elevada presión de propágulos, historias naturales tipo r (es decir, uso de hábitat pionero, tiempo de generación corto) y la habilidad para cambiar entre estrategias r y K (éstas últimas caracterizadas por tiempos generacionales más largos, tasas de natalidad y mortalidad bajas, poblaciones poco fluctuantes y de ambientes estables) (Kohlar & Lodge, 2001).

En las especies invasoras, las elevadas tasas de crecimiento y reproducción conducen a una eficaz monopolización de recursos y a un desplazamiento de las especies nativas por exclusión competitiva. También se ha sugerido que las especies invasoras son capaces de aclimatarse mejor a condiciones ambientales nuevas o cambiantes que las especies nativas. Dicha capacidad puede atribuirse a una alta plasticidad fenotípica, que resulta cuando un determinado genotipo da lugar a fenotipos muy distintos en respuesta al ambiente, o puede derivar de una alta flexibilidad funcional, es decir, cuando el fenotipo varía en el tiempo como respuesta a las oscilaciones ambientales. Estas propiedades han sido observadas en helechos invasores en Hawai y en diversas especies colonizadoras de claros del bosque o de zonas perturbadas. La plasticidad fenotípica puede variar no sólo entre especies invasoras y no invasoras, sino entre poblaciones de una misma especie que muestran distinta capacidad invasora (Niinemets *et al.*, 2003). Algunas especies poseen gran facilidad para hibridar con otras, permitiéndoles

aumentar su variabilidad genética y adquirir un gran potencial invasor, atributos que favorecen el establecimiento de poblaciones permanentes en áreas nuevas a partir de unos cuantos individuos introducidos.

1.2.2 Etapas del proceso de invasión

Las invasiones vegetales son un caso específico de un proceso ecológico mayor que es la colonización (Davis *et al.*, 2000). Para que la colonización inicial sea efectiva se requiere: que los atributos de la comunidad receptora permitan la proliferación de la nueva especie y que los requerimientos ecológicos y fisiológicos de ésta, se vean cubiertos dentro de un rango de tolerancia que permita su expansión (Figueroa *et al.*, 2004).

Una determinada especie llegará a ser invasora solo si logra dispersarse, establecerse y sobrevivir en un nuevo ambiente (Hobbs, 1989). El establecimiento y la dispersión dependerán, a su vez de la disponibilidad inicial de propágulos necesaria para iniciar el proceso de invasión dentro de una comunidad local.

El primer paso en el proceso de invasión es la inmigración o introducción de propágulos a una nueva área, la cual, puede ocurrir de manera deliberada o accidental (etapa 1). Si al menos un propágulo es capaz de sobrevivir y crecer sin la asistencia humana, entonces se dice que el establecimiento es espontáneo (etapa 2). Algunas especies son capaces de formar poblaciones que llegan a adquirir un tamaño mínimo viable, que les permite tornarse más resistentes a las

fuerzas estocásticas ambientales, demográficas y genéticas y establecerse permanentemente (etapa 3). Algunos de éstas logran expandirse hacia nuevas localidades, ampliando su rango de distribución (etapa 4) (Heger, 2001) (**Fig. 1**).

1.2.3 Clasificación de las especies invasoras

Existen diversas clasificaciones de las especies invasoras tomando como referencia diversos criterios de evaluación. La clasificación adoptada por Santa Catalina Island Conservancy (1997) lo hace con base en seis criterios:

1. Abundancia de la especie
2. Distribución (localizada o ampliamente distribuida, insular o de tierra firme, etc.)
3. Capacidad invasora de la especie
4. Tipo de comunidad invadida (rara o común, frágil o robusta)
5. Impactos ecológicos
6. Facilidad de erradicación o control

De acuerdo con lo anterior, el Florida Exotic Pest Plant Council (1995) clasifica a las especies exóticas en cuatro categorías de acuerdo con su poder invasor:

- **Categoría I:** especies ampliamente distribuidas con un potencial establecido de invadir y destruir comunidades vegetales.
- **Categoría II:** especies con distribución local, pero con poblaciones en rápida expansión o que muestran potencial para destruir comunidades vegetales en otras áreas.

- **Categoría III:** especies con distribución local, con abundancia moderada o que representan una amenaza para hábitats particulares.
- **Categoría IV:** especies con niveles de abundancia variados, que necesitan una mayor disponibilidad de recursos y posibilidades para convertirse en invasoras.

Para facilitar la tarea de pronosticar la propagación de plantas invasoras y plantear estrategias adecuadas de control, Gutiérrez (2006) recomienda tener en cuenta las características biológicas y ecológicas que se manifiestan en el hábitat autóctono y en el de introducción, como por ejemplo:

1. El mecanismo de dispersión de los propágulos (adaptaciones para la dispersión a corta y larga distancia).
2. La ecología de los propágulos (producción abundante o escasa, continua o estacional; longevidad de los propágulos y mecanismos de latencia).
3. Sistemas de reproducción (adaptaciones para la autofertilización y la fertilización cruzada; capacidad para reproducirse por vía vegetativa).
4. Ritmo de crecimiento en condiciones favorables.
5. Capacidad de rebrotar después de la tala.
6. Requisitos para la germinación y el establecimiento.
7. Factores ambientales (tolerancia a heladas, al fuego y a la sombra, necesidades en materia de nutrientes y agua, etc.).
8. Propensión a plagas y enfermedades (plagas generalistas o especialistas).

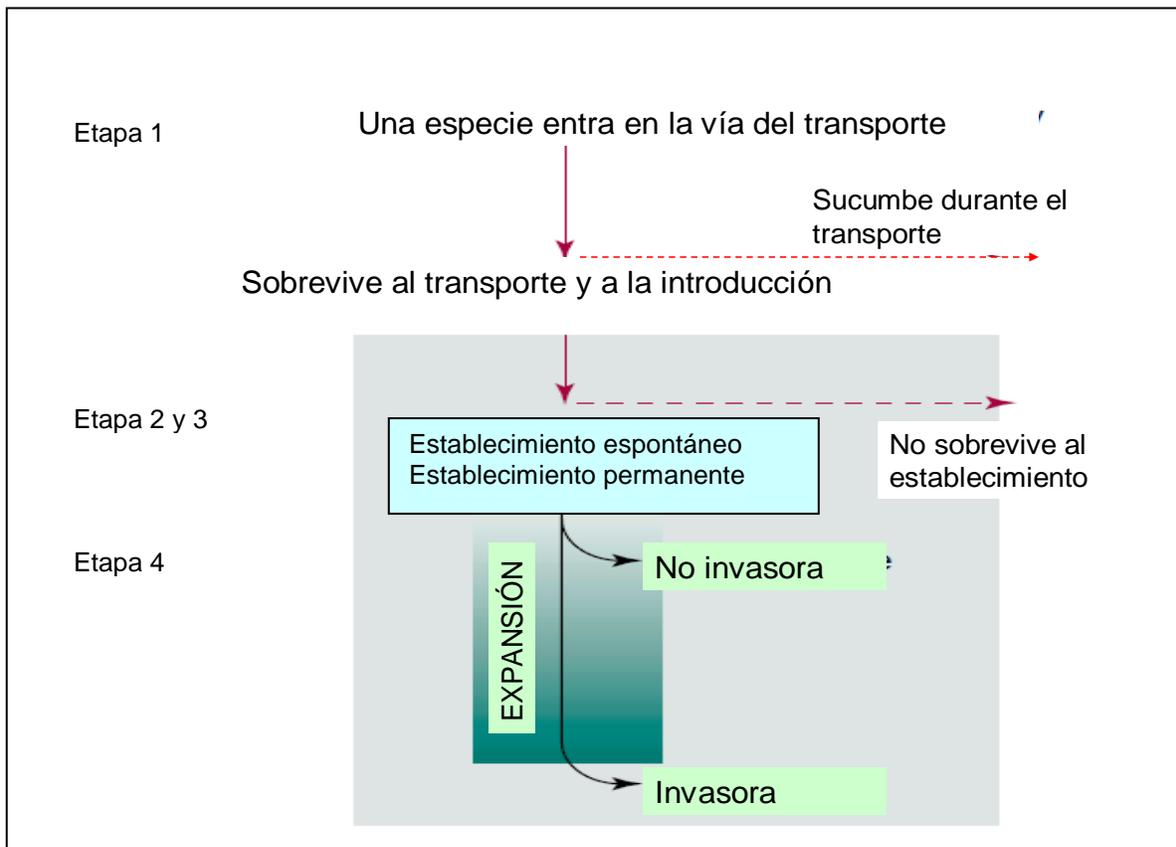


Fig. 1. Etapas del proceso de invasión (Basado en Kolar & Lodge, 2001).

1.3 Atributos ecológicos y fisiológicos de *Pteridium*

Las especies del género *Pteridium* están consideradas entre las plantas invasoras más exitosas del mundo (Taylor, 1989; Alonso-Amelot *et al.*, 2001). Se encuentran en los cinco continentes, tanto en zonas templadas, como tropicales y desde el nivel del mar hasta altitudes que superan los 3,000 m (Tryon, 1941; Page, 1976). Es también la planta vascular de mayor distribución en el planeta, estando ausente únicamente en la Antártida, en las zonas desérticas y las partes

más altas de las zonas montañosas (Page, 1982). *Pteridium* es tratado frecuentemente como un género monotípico (*P. aquilinum*) con dos subespecies, *aquilinum* y *caudatum* y doce variedades: *latiusculum*, *pubescens*, *decompositum*, *aquilinum*, *pseudocaudatum*, *feei*, *wightianum*, *africanum*, *caudatum*, *yarrabense*, *arachnoideum* y *esculentum* (Tryon, 1941). Sin embargo, en la actualidad existe gran controversia respecto a la taxonomía infragenérica y se reconocen varias especies, subespecies y variedades (Page, 1976; Thomson, 2000b, 2004; Der et al., 2009). De acuerdo con Mickel & Smith (2004), en México existen tres especies, ampliamente distribuidas: *P. arachnoideum* (Kaulf.) Maxon, *P. aquilinum* con tres variedades var. *feei* (W. Shaffn. ex Fée) Maxon ex Yunck., var. *pubescens* Underw. y var. *latiusculum* (Desv.) Underw. ex Heller, y *P. caudatum* (L.) Maxon, siendo esta última la que crece en la Península de Yucatán, aunque su distribución no se limita a ésta región, por el contrario, esta especie se encuentra ampliamente representada en la República Mexicana (**Fig. 2**).

Las plantas de éste género son extremadamente exitosas y por su efecto en las comunidades naturales se consideran una maleza difícil de erradicar por medios mecánicos, biológicos e incluso químicos (Fletcher & Kirkwood, 1979). Afectan profundamente los ecosistemas intervenidos por la actividad humana y son especialmente propensas a invadir sitios talados, campos de cultivo, pastizales inducidos, parcelas abandonadas y áreas afectadas por incendios. (Page, 1976). En estas áreas, los procesos de regeneración de la vegetación nativa y la práctica de la agricultura se ven muy limitados.

El gran potencial competitivo de este helecho está dado por su amplia tolerancia al estrés y a las perturbaciones ambientales (Page, 1976), aspectos que responden en gran medida al producto de una exitosa combinación de características morfológicas y fisiológicas, entre las que destacan: un sistema de rizomas muy largo, ramificado y longevo que sobrevive al fuego (Watt, 1943, 1947; Vogl, 1964); abundante reproducción vegetativa (Marrs & Watt, 2006); efectiva actividad alelopática y antidepredadora (Gliessman, 1976; Taylor & Thompson, 1990, 1998) y un enorme potencial reproductivo, estimado en cientos de millones de esporas que permanecen viables por lo menos una temporada después de ser dispersadas (Conway, 1949; Dyer, 1989).

La invasión de *Pteridium* representa un problema serio para la conservación, así como para los productores y administradores de recursos (Varvarigos & Lawton, 1991; Pakeman & Marrs, 1992 a,b), pues no solo retrasa la recuperación de la estructura y composición de los bosques originales, dando lugar a un tipo de sucesión “arrestada” (Aide & Cavellier, 1994; Walker & Boneta, 1995; Walker *et al.*, 1996), sino también obstaculiza o, en el peor de los casos, imposibilita las labores agrícolas y forestales, obligando a los campesinos a abandonar sus tierras debido a la fuerte inversión inicial en mano de obra que requiere el abatimiento de la población de helechos (Edouard *et al.*, 2004).

Es también una amenaza para el hombre, en la medida en que éste y sus animales de cría se ven afectados. Al ser ingerido por el ganado produce afecciones graves como avitaminosis, parálisis mecánica, ceguera permanente,

hemorragias internas y cáncer (Evans, 1986; Pinto *et al.*, 2004). La evidencia fósil sugiere que *Pteridium* ha tenido al menos 55 millones de años para evolucionar y perfeccionar un poderoso arsenal de metabolitos secundarios antidepredadores y antipatógenos (Page, 1986), entre los que destacan las ecdisonas (un tipo de hormonas que promueven la muda o ecdisis en los insectos), los sesquiterpenos, los taninos, los glucósidos cianogénicos, los flavonoides y la tiaminasa (una enzima que descompone a la tiamina o vitamina B1) (Cooper-Driver, 1976). Todas las partes del helecho, incluyendo rizomas, raíces, hojas vivas y muertas, brotes y esporas son altamente tóxicas.

Pteridium es un helecho oportunista que crece exitosamente en una amplia variedad de climas, suelos y condiciones edáficas (Page, 1976); no obstante, su productividad aumenta a bajas altitudes (Atkinson, 1986,1989), especialmente en sitios abiertos, donde confluyen suelos profundos y bien drenados (Watt, 1964; Poel, 1951, 1961). Una aireación deficiente inhibe el crecimiento del rizoma. El esporofito se desarrolla típicamente en suelos ácidos y pobres en nutrientes (Watt, 1976), sin embargo, el N, P y K son elementos importantes para su crecimiento (Schwabe, 1953). La exposición al viento es un factor que limita la distribución altitudinal de *Pteridium* (Leach, 1930; Braid, 1934; Conway, 1949; Barkley, 1953; McVean & Ratcliffe, 1962), de ahí que esté ausente en las partes más altas de las zonas montañosas, donde el viento provoca la ruptura de las hojas, acortando su vida productiva. *Pteridium* es un helecho intolerante a la sombra, no obstante, puede crecer en un amplio rango de condiciones lumínicas, adaptación que se refleja al comparar la morfología, la textura y la densidad de las hojas entre

hábitats sombreados y expuestos (Conway & Stephens, 1957; Cook, *et al.*, 1979; Pitman & Pitman, 1986). Su vigor, densidad y potencial reproductivo incrementan cuando está totalmente expuesto a la luz (Marrs & Watt, 2006). Por lo tanto, este helecho puede alcanzar dominancia y expandirse cuando la cobertura arbórea es removida.

Las hojas son generalmente grandes (1.5-3 m), amplias y traslapadas, privando de la luz a las plantas que crecen bajo su follaje, debilitándolas y matándolas. Adicionalmente, las hojas poseen una cutícula muy gruesa que le confiere un eficiente control sobre la pérdida de agua (Pakeman & Marrs, 1992a) y la capacidad de crecer vigorosamente en áreas abiertas, con alta intensidad lumínica (Daniels, 1986; Roberts, 1986). La dominancia de *Pteridium* también se explica por la lenta descomposición de la hojas (Frankland 1966a, b; 1976), las cuales, al morir se acumulan formando gruesas capas de hojarasca que impiden el establecimiento de otras especies colonizadoras (Watt, 1956, 1969, 1970).

El rizoma es responsable de su conducta agresiva y de la abundante reproducción vegetativa que caracteriza a estas plantas; crece rápidamente a una tasa de 1.8 m /año, permitiéndole ocupar todo el espacio disponible en el suelo y formar una densa red que dificulta el establecimiento de otras especies, así como la práctica de la agricultura. Los rizomas suelen encontrarse entre los 8 y 30 cm de profundidad, pero en algunos casos llegan a penetrar hasta 1 m (Flinn & Ross, 1977). Los rizomas constituyen el principal órgano de almacenamiento de carbohidratos (Williams & Foley, 1976) y agua (Smith, 1986), siendo

particularmente efectivos en la rápida movilización de fósforo a partir de fuentes inorgánicas. Las hojas se desarrollan estacionalmente a partir de las yemas del rizoma y su emergencia depende totalmente de las reservas de carbohidratos acumuladas en dichos órganos (Williams & Foley, 1976).

El sistema de rizomas de *Pteridium* tiene dos componentes: a) ramificaciones largas que se expanden continuamente, produciendo una rápida invasión; carecen de yemas vegetativas, no forman hojas y su función principal es el almacenamiento de carbohidratos (Watt, 1940; Williams & Foley, 1976; Daniels, 1985); b) ramificaciones laterales cortas que se encuentran mas próximas a la superficie del suelo (Cody & Crompton, 1975), crecen lentamente y portan un gran número de yemas dormantes, a partir de las cuales, se desarrollan las hojas (Watt, 1940). Se estima que este helecho puede producir hasta 1,500 yemas/m² y sobrevivir a cortes anuales repetidos por mas de 20 años (Le Duc *et al.*, 2007). El continuo crecimiento del rizoma le permite formar clones (parches) de gran tamaño que llegan a dominar el paisaje durante cientos de años (Marrs & Watt, 2006). Se estima que algunos clones rizomatosos actualmente vivos pueden superar los 120 m de diámetro y tener hasta 1000 años de antigüedad (Oinonen, 1967 a, b; Page, 1986; Sheffield *et al.*, 1989).

El mecanismo de invasión de *Pteridium* en comunidades sucesionales tempranas puede ocurrir mediante dos vías: a partir de esporas provenientes de la lluvia de propágulos, siguiendo la vía sexual y/o mediante la expansión lateral de rizomas de individuos localizados en áreas adyacentes, previamente invadidas. Se

ha asumido que la mayor parte de las invasiones ocurren principalmente por medios vegetativos (Marrs *et al.*, 2000), sin embargo, existen numerosos registros del establecimiento de *Pteridium* a partir de esporas (Gliessman, 1976; Hartig & Beck, 2003; Wolf *et al.*, 1998).

En Yucatán, el proceso de invasión de *Pteridium* inicia con la presencia de unos cuantos individuos, confinados a los bordes del bosque por el efecto de sombra que produce la vegetación secundaria. La expansión ocurre cuando el bosque es talado o incendiado para la apertura de grandes extensiones de tierras destinadas al pastoreo y/o para las labores agrícolas (Schneider, 2006). Los parches de *Pteridium* suelen ser grandes (0.5-40 ha) y homogéneos debido principalmente a un régimen frecuente de incendios (Schneider, 2008).

En los ejidos donde se realiza el cultivo intensivo de la *milpa* combinado con la producción comercial de chile a baja escala, *Pteridium* se caracteriza por una baja densidad poblacional mientras en los ejidos de mayor antigüedad y extensión, donde predominan los proyectos agrícolas o ganaderos a gran escala, *Pteridium* ocurre en mayores densidades (Schneider, 2004).

Se desconoce cuando arribó *Pteridium* a la Península de Yucatán. No obstante, Page (1976) señala que este helecho evolucionó primero en los trópicos y que probablemente desde el Terciario ya estaba presente en gran parte del planeta, formando parte de la vegetación natural del mundo.

También se desconoce si *Pteridium* llegó a constituir un obstáculo para la agricultura y los sistemas de producción de los antiguos mayas y, más aún, si ellos realizaron algún tipo de control o manejo de esta maleza. El registro fósil muestra una relación inversa entre la cantidad de esporas del helecho y los granos de polen de maíz en las tierras bajas de la región (Turner *et al.*, 2003), indicando probablemente que su abundancia estuvo restringida por la práctica de una agricultura intensiva. Sin embargo, esta misma línea de evidencia pone de manifiesto un incremento de las esporas de *Pteridium* hacia finales del Clásico Tardío (Rue, 1987), período en el que sobrevino el colapso de la civilización maya y la desocupación masiva de la zona.

Es probable que la expansión de este helecho en el norte de la Península de Yucatán sea resultado de los constantes disturbios naturales y antropogénicos que afectan a la zona, principalmente el amplio uso del fuego como herramienta agrícola desde tiempos ancestrales, la alta ocurrencia de incendios forestales, el abandono de parcelas que han perdido su capacidad productiva, la explotación forestal y la ganadería extensiva, ésta última responsable de la presencia de grandes áreas de pastizales inducidos, las cuales, son especialmente vulnerables a la infestación de *Pteridium*.

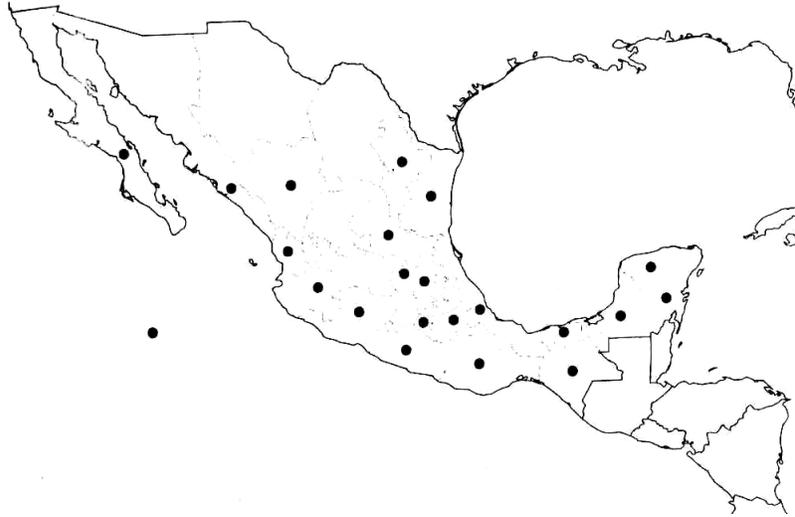


Fig. 2. Distribución de *P. caudatum* en la República Mexicana (Mickel & Smith, 2004).

1.4 Ciclo de vida de *Pteridium*

El ciclo de vida de *Pteridium* es el típico de los helechos homospóricos (**Fig. 3**). Estos se caracterizan por presentar la alternancia de dos generaciones independientes, una asexual o “esporofítica” productora de esporas y otra sexual o también llamada “gametofítica” que, como su nombre lo indica forma gametos. La espora representa el primer estado de la generación gametofítica y en los helechos también constituye la diáspora, es decir, la unidad de dispersión (Schneller, 1988). Las esporas de *P. caudatum* son no clorofílicas, y en consecuencia, poseen períodos de viabilidad y longevidad relativamente largos, que van desde unos meses hasta algunos años; miden entre 35-40 μm (Ramírez *et al.*, no publicado), siendo casi del mismo tamaño de los granos de polen de la mayoría de las angiospermas y seis veces mas grandes en diámetro que las

esporas de los hongos (Page, 1979), por lo que son fácilmente dispersadas por el viento (anemocoria), llegando incluso a colonizar áreas tan remotas como las islas oceánicas (Tryon, 1970).

El potencial reproductivo de *Pteridium* es enorme, pero también extremadamente variable y puede incrementar bajo condiciones ecológicas adversas. Una sola hoja puede llegar a producir hasta 1 g de esporas, el equivalente a 300, 000 000 de ellas (Conway, 1949). Estas se desarrollan en el interior de estructuras especializadas llamadas esporangios, los cuales, se encuentran agrupados formando soros marginales en el envés de la lámina. La maduración de los esporangios en *Pteridium* es del tipo mixto, por lo que el desarrollo de las esporas es asincrónico, permitiendo extender el período de liberación de esporas (Marrs & Watt, 2006).

Se sabe que el viento es el principal vector por el que se transportan las esporas de los helechos, pero el factor que limita el establecimiento y la colonización en diferentes hábitats, no es la habilidad de viajar grandes distancias, sino la capacidad de sobrevivir al proceso de transporte. Sin embargo, esta no es una limitante para *Pteridium*, pues sus esporas son muy resistentes a condiciones físicas extremas y pueden germinar sin ningún requerimiento de dormancia. Por lo tanto, la formación del gametofito dependerá de que la espора encuentre un sitio propicio -con temperatura y humedad óptimas- para que se produzca la germinación. Las esporas de este helecho parecen requerir suelos esterilizados por el fuego y germinan adecuadamente en suelos alcalinos y a temperaturas que

oscilan entre 15 y 30°C. Es uno de los pocos helechos cuyas esporas son capaces de germinar tanto en presencia de luz, como en ausencia de un estímulo luminoso (Page, 1976, Weinberg & Voeller, 1969; Dyer, 1989), sin embargo, la tasa de germinación es afectada por la duración de la iluminación. La entrada de agua es el paso inicial en el proceso de germinación que conduce a la rehidratación del contenido de la espora, particularmente de la cromatina y de los granos de almidón. Si hay agua en el medio, la germinación ocurre rápidamente en 1-2 días posteriores a la imbibición (Ramírez *et al.* no publicado). Se ha asumido que esto, aunado a la capacidad de las esporas de germinar en la oscuridad, limitaría la formación de un banco natural de esporas (Lindsay *et al.*, 1995).

En condiciones favorables, la germinación de una espora de *Pteridium* produce un gametofito bisexual, cuyos órganos reproductivos, se formarán en un período de 15 a 30 días, desarrollándose primero los gametangios masculinos (anteridios) y posteriormente los gametangios femeninos (arquegonios). Esta separación temporal de la maduración de los órganos reproductivos, posibilita la fecundación intergametofítica. En *Pteridium* y en algunos otros helechos, los anteridiógenos constituyen un mecanismo adicional que regula la expresión sexual en las poblaciones de gametofitos. Los anteridiógenos son hormonas secretadas por gametofitos merísticos que inducen la aparición precoz de anteridios en gametofitos vecinos sexualmente inmaduros (Näf, 1979). Se ha demostrado que los anteridiógenos también son capaces de inducir la germinación de esporas en la oscuridad (Schraudolf, 1985), produciendo un gametofito filamentoso de pocas células que, en ese estado tan precoz de desarrollo, diferencia unos pocos

anteridios (Schneller, 1988; Schneller *et al.*, 1990). Esta función podría estar relacionada en la naturaleza con la inducción de la germinación de esporas que estén presentes en el banco de esporas del suelo, para que rápidamente se sumen al esfuerzo de una reproducción cruzada.

El agua es esencial para el transporte de los gametos masculinos (anterozoides) hacia el gameto femenino (oosfera). Si hay agua en el medio, los anterozoides son liberados y nadan hacia los arquegonios para fecundar a la oosfera. La célula resultante de la fecundación es el cigoto ($2n$) y marca el inicio de la fase esporofítica. Este se desarrollará en un embrión, que a su vez se diferenciará en raíces, tallos y hojas hasta convertirse en un joven esporofito capaz de fotosintetizar y llevar una vida independiente del gametofito que lo originó. El joven esporofito crece rápidamente y puede llegar a producir esporas en el segundo o tercer año de crecimiento (Conway, 1949; 1957). Cuando alcanza la edad adulta, el esporofito tiene la posibilidad de reproducirse por esporas o por medios vegetativos. Se asume que la regeneración ocurre principalmente por esta última vía. Una vez que se establece, *Pteridium* se expande rápidamente mediante un sistema de tallos subterráneos (rizomas) que continuamente forman hojas a partir de yemas en estado latente. Los rizomas crecen a una velocidad de 1.8 m/año, formando parches monoespecíficos que persisten durante décadas (Marrs & Watt, 2006) o incluso cientos de años.

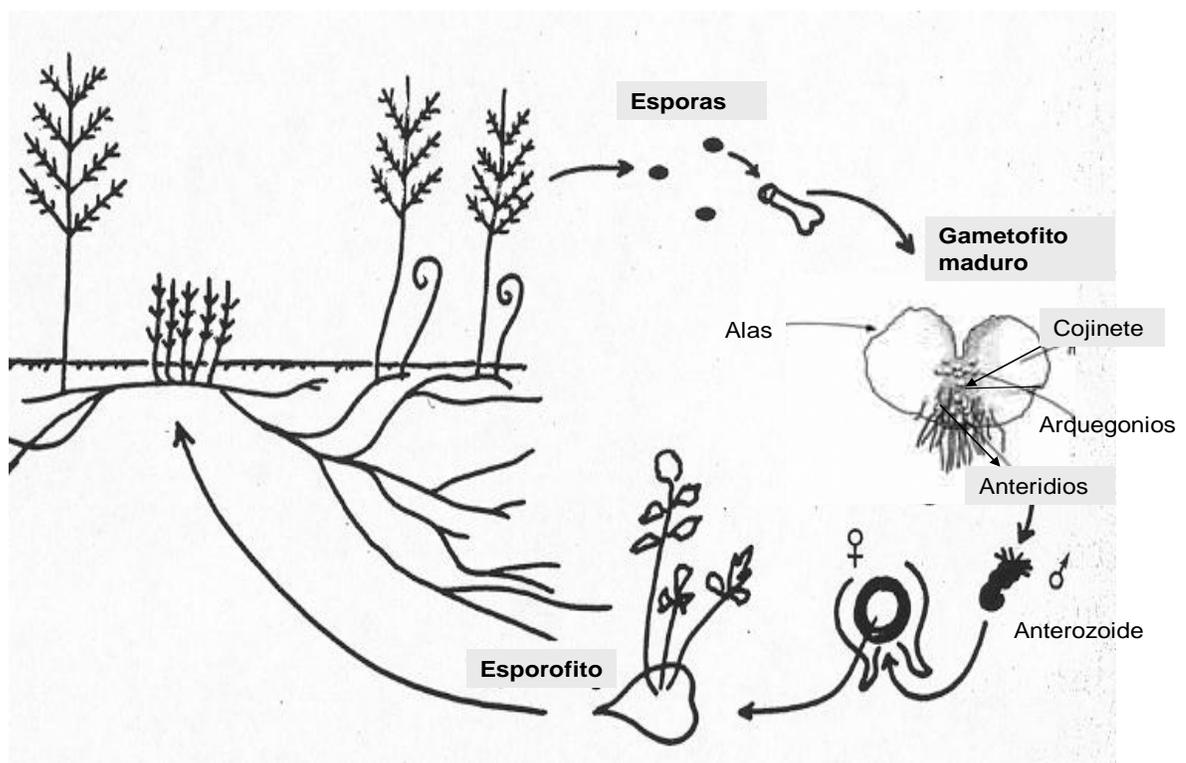


Fig. 3. Ciclo de vida de *Pteridium* (Modificado de Fletcher & Kirkwood, 1979).

1.5 Establecimiento de *Pteridium* a partir de esporas

Existen numerosos registros del establecimiento de *Pteridium* a partir de esporas (Conway, 1949; Oinonen, 1967 a,b; Page, 1976; Gliessman, 1978). En todos los casos está involucrada una rápida inmigración de sus esporas hacia áreas expuestas, recientemente abiertas o impactadas por algún disturbio. Por el contrario, nunca se han encontrado gametofitos de *Pteridium* creciendo en comunidades vegetales cerradas o en sitios donde este helecho llega a ser dominante, probablemente porque los esporofitos maduros inhiben la germinación de las esporas bajo su propia cobertura (Page, 1976).

Se cree que el papel principal de la espora es realizar una rápida invasión de nuevos hábitats, más que el mantenimiento de la población. No obstante, las evidencias disponibles parecen indicar consistentemente que el establecimiento de *Pteridium* a partir de esporas es un evento raro en situaciones realmente naturales, pero en una gran variedad de hábitats inducidos por el hombre, especialmente aquellos creados por la remoción y quema de la cobertura vegetal, la colonización puede ser rápida y efectiva. El fuego crea un sustrato estéril, rico en nutrientes y alcalino que favorece la germinación de las esporas de *Pteridium* (Page, 1976, 1982, 1986; Dyer, 1989). En Costa Rica (Gliessman, 1978), Inglaterra (Lousley, 1939, 1944), Francia (Laurent, 1914) y Finlandia (Oinonen, 1967a) se observaron gametofitos de *Pteridium* cubriendo superficies recientemente quemadas, pero no se registraron en áreas no impactadas por el fuego.

La aparente escasez de gametofitos de *Pteridium* en condiciones naturales ha sido parcialmente atribuida a la actividad de colémbolos y hongos, los cuales, probablemente limitan la supervivencia de las esporas y el desarrollo de los gametofitos y de los jóvenes esporofitos (Conway, 1953). Una explicación general podría ser que los microhábitats requeridos para el establecimiento de las esporas de helechos en el ambiente natural demandan condiciones ecológicamente precisas y están íntimamente gobernadas por un conjunto de condiciones físicas y de competencia biótica. En consecuencia, el número de hábitats favorables para la germinación de las esporas es extremadamente bajo en circunstancias normales, sin embargo, la mayoría de estas plantas pueden ser inducidas a completar su ciclo de vida exitosamente una vez que se ha removido la competencia natural,

como sucede en áreas afectadas por fuego. Bajo esas condiciones cada espora que germina puede llegar a producir una invasión rápida en dos años (Braid & Conway, 1943; Conway, 1949).

Se ha sugerido que otros factores como la vulnerabilidad de los estados juveniles a la desecación, (Conway, 1949; Schwabe, 1951), la competencia con hongos y briofitas, (Conway, 1953; Conway & Stephens, 1957) y la presencia de una gruesa capa de hojarasca podrían suprimir el desarrollo de los gametofitos. Al parecer, estos requieren de estar en contacto directo con el suelo mineral (Melville, 1965), de ahí que la remoción de la hojarasca por el fuego, quizá sea la causa por la que la regeneración a partir de esporas sea mas frecuente en sitios impactados por fuego.

1.6 Lluvia de esporas

La lluvia de esporas es una precipitación continua y más o menos densa que se integra al suelo después de la dispersión. Su composición depende de la pteridoflora local, del lugar y de la época del año. La presencia de una determinada especie en la lluvia de esporas dependerá de su abundancia en la comunidad, de la producción de propágulos y de los atributos fisiológicos de éstos. Sin embargo, la fenología de la esporulación en los helechos y los factores que la regulan, constituyen uno de los aspectos menos conocidos en la investigación sobre biología reproductiva de plantas (Sawamura *et al.*, 2009). Gran parte de lo

que se conoce sobre fenología de esporulación de *Pteridium* deriva de las contribuciones de Conway que datan de la década de los 50.

1.6.1 Producción

La producción de esporas en *Pteridium* varía enormemente, no solo entre localidades sino también entre años (Schwabe, 1951; Conway, 1957; Dring, 1965; Page, 1976; Dyer, 1989). Está influida por factores como la edad y madurez de las plantas, las condiciones climáticas estacionales y ciertos factores ambientales, como el grado de exposición, la sombra y el viento. Se ha sugerido que la producción de esporas es baja en áreas de bosque (su hábitat original), sin embargo, bajo condiciones ecológicas adversas y en espacios abiertos, donde las frondas crecen totalmente expuestas, la esporogénesis puede ser alta (Conway, 1949, 1957). Las hojas relativamente grandes y tri-pinnadas de *Pteridium*, permiten una producción potencialmente alta de esporas.

En condiciones experimentales, cada hoja de *P. aquilinum* puede generar hasta un gramo de esporas, el equivalente a 3×10^8 esporas (Schwabe, 1951; Conway, 1957). Algunos autores (Gliessman, 1978) sugieren que en los trópicos, donde las condiciones de temperatura y humedad son más constantes, es posible que la liberación de esporas no esté restringida a un cierto período como sucede en las regiones templadas, sino que ocurra durante una gran parte del año. De ahí que una fuente constante de esporas estaría disponible para cualquier área potencialmente habitable.

1.6.2 Dispersión

La formación de nuevas generaciones de helechos comienza con la dispersión de las esporas hacia sitios favorables para la germinación y el establecimiento de los gametofitos. Dependiendo de las circunstancias, la dispersión de una spora puede significar el reemplazo de las plantas parentales dentro de la comunidad (mantenimiento), la migración de una población a otra (flujo genético) o el establecimiento de una nueva población (colonización). Peck *et al.*, (1990) sugieren que el papel más frecuente de las esporas es el mantenimiento; sin embargo, las pocas esporas que son llevadas a grandes distancias por el viento, contribuyendo al flujo genético y a la colonización son de gran importancia (Werth & Cousens, 1990). Se ha estimado que los mecanismos de dehiscencia natural de los esporangios maduros expulsan a las esporas a una distancia no mayor a 2 cm, pero una vez que éstas se encuentran en el medio o en la superficie de las hojas, quedan sujetas a los efectos de los factores físicos prevaletes, tales como la gravedad, las corrientes de aire, la precipitación, las fuerzas electrostáticas, etc. (Peck, 1974; Raghavan, 1989).

La distancia a la que pueden ser dispersadas las esporas de las pteridofitas varía de muy corta a extremadamente grande (Conant, 1978; Dyer, 1989; Wolf *et al.*, 1991; Glaves, 1991; Penrod & McCormick, 1996); sin embargo, los helechos depositan la mayoría de sus esporas en vecindad inmediata de los esporofitos progenitores (Conant, 1978), aunque se han encontrado esporas de helechos en muestras de suelo que fueron tomadas a una distancia de cuatro kilómetros de la

fuelle de esporas mas cercana (During & ter Horst, 1983). La amplia distribución de algunas especies de helechos y especialmente la presencia de estos en sitios tan remotos como las islas oceánicas, no dejan lugar a duda sobre la capacidad de dispersión a larga distancia, pero esta probablemente ocurre durante circunstancias excepcionalmente favorables (Tryon, 1970).

Raghavan (1989) señala que se pueden hacer algunas analogías entre la conducta aerodinámica de las esporas de los helechos y otras partículas, especialmente aquellas que indican la altura y la distancia a la que pueden ser llevadas. Por ejemplo, en un día cálido y soleado las fuertes corrientes de aire turbulento y de convección pueden transportar granos de polen y esporas fungales a enormes alturas; en cambio, durante el verano las corrientes de chorro incrementan las distancias horizontales a las que pueden viajar.

1.6.3 Deposición

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

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

Se cree que existen tres mecanismos por los cuales, las esporas de los helechos pueden quedar sepultadas en el suelo: 1) por deposición de suelo u hojarasca sobre ellas, 2) mediante percolación, es decir el transporte pasivo de esporas hacia el interior del suelo a través del agua y 3) por actividad animal. Para cualquiera de esos mecanismos, se debe tomar en cuenta no solo la profundidad alcanzada por las esporas, sino también los cambios en el tamaño y composición del banco, así como la tasa de germinación y el desarrollo de los gametofitos en función de la profundidad (Dyer & Lindsay, 1992).

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

milímetros de la superficie del suelo, otras deben alcanzar una profundidad de algunos centímetros para escapar de la luz y contribuir al banco.

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

La suposición de que las esporas se mueven en el suelo, nos conduce a dos probabilidades obvias: el movimiento descendente por percolación a través de agua y el movimiento en todas direcciones como resultado de la actividad animal. Dyer & Lindsay (1992) señalan que, excepto en situaciones donde hay una rápida deposición de suelo u hojas, el reclutamiento de esporas en los bancos es mas bien el resultado de percolación. La tasa de percolación probablemente está influida por la textura del suelo, el tamaño de la espora, así como por la forma y el grado de ornamentación de los propágulos. La percolación podría ser extremadamente rápida si estas fueran lavadas dentro de los canales del suelo dejados por raíces o animales excavadores. Sin embargo, hay evidencias que sugieren que las esporas no son capaces de moverse significativamente solo por percolación. Los intentos de extraer esporas mediante filtración han revelado que es difícil lavar esporas de las muestras de suelo, quizá debido a que éstas ocurren

como agregados unidos por materia orgánica, situación que restringe su movimiento, tal como sucede con los granos de polen (Dimbley, 1961).

Para algunos investigadores, la existencia de esporas viables de helechos en casi todas las muestras de suelo, extraídas en diversos hábitats es el mejor fundamento para suponer que la percolación con agua de lluvia parece ser el principal mecanismo por el que las esporas entran al suelo. La percolación podría proveer la explicación más simple de la escasez de las esporas en la capa de hojarasca y a profundidades mayores, la estratificación de especies y la ausencia de esporas en capas intermedias frecuentemente porosas.

En algunos hábitats, el transporte por animales podría ser la principal causa de movimiento de esporas dentro del suelo, particularmente la actividad de lombrices. Estos anélidos pueden transportar granos de polen verticalmente a distancias de 55 cm en seis semanas (Walch *et al.*, 1970), por lo que podrían ser responsables no solo del movimiento descendente de esporas de helechos, sino también del movimiento ascendente, regresando esporas a la superficie, donde las condiciones podrían ser favorables para la germinación y el establecimiento de los gametofitos.

Dichas alternativas no son mutuamente excluyentes y es posible que todos esos factores estén operando, haciendo diferentes contribuciones en diferentes sitios. Un análisis detallado de la estructura y composición de los bancos hará

posible determinar cuáles de esos factores explican las características de un banco de esporas en particular.

1.7 Bancos de esporas

Las oportunidades para el establecimiento exitoso de *Pteridium* podrían incrementarse considerablemente si el suelo contuviera un reservorio de esporas viables con el potencial para germinar en cualquier época del año (Dyer, 1989).

Las características específicas de un banco de diásporas dependen de la producción, dispersión y sobrevivencia de los propágulos, así como del éxito (germinación y establecimiento) de las diásporas disponibles en relación con las presiones ambientales que actúan sobre un micrositio en particular.

En muchos hábitats, estos bancos se forman cuando las esporas son liberadas y entran al suelo después de la dispersión y antes de que la luz dispare la germinación. Muchas de ellas mueren, pero frecuentemente una proporción importante permanece viable por meses, años o incluso décadas para constituir un banco de germoplasma (Dyer & Lindsay, 1992; Ramírez *et al.*, 2004). Estos bancos crecen por la lluvia de esporas que los agentes dispersores producen sobre el suelo y disminuyen por la germinación, la destrucción por parásitos, por depredadores y por muerte fisiológica.

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

La información existente sobre bancos de esporas de *Pteridium* es muy limitada, sin embargo, los resultados preliminares de algunas investigaciones (Dyer, 1989; Dyer & Lindsay, 1992, 1996) indican que su posible existencia no debe ignorarse, debido a que las esporas poseen viabilidad larga. Varios trabajos confirman la capacidad germinativa de las esporas de *Pteridium* después de algunos años de almacenamiento en condiciones artificiales (Conway, 1949; Voeller, 1964).

Conway (1949), Dyer (1979), Weinberg & Voeller (1969), Lindsay *et al.*, (1995) han reportado niveles importantes de germinación de esporas de *Pteridium* en la oscuridad. Algunos experimentos indican que, al menos en ciertos lugares, todas las esporas de *Pteridium* generadas en un año particular son capaces de germinar sin un estímulo luminoso (Lindsay *et al.*, 1995). De no existir otro factor que limite

la germinación, el costo ecológico sería la ausencia de un banco persistente de esporas. Sin embargo se requieren muestreos adicionales en diversas localidades y en años diferentes, ya que la lluvia de esporas capaces de germinar en la oscuridad varía considerablemente dependiendo de las plantas y de los años. Esto puede darle a *Pteridium* una ventaja competitiva sobre otras especies en ciertas épocas o bajo ciertas condiciones. Si las esporas producidas en diferentes lugares difieren en su capacidad de germinar en la oscuridad, la planta tendría un banco de esporas de vida corta y media (Sheffield, 1996).

La probabilidad de que *Pteridium* colonice nuevas áreas por esporas tiene implicaciones importantes para el control de su establecimiento en sitios nuevos y para su reestablecimiento en áreas donde existía previamente. Más aún, la amplia ocurrencia de bancos de esporas de *Pteridium* podría significar que las actividades diseñadas para erradicar éste helecho promueven la colonización, al crear numerosas oportunidades para la germinación de las esporas y el establecimiento de los gametofitos después de cualquier forma de disturbio en el suelo. Lo mismo podría aplicarse a cualquier disturbio similar al que acompaña a la agricultura, manejo del bosque o construcción de caminos.

La reproducción sexual permite el rejuvenecimiento de clones vegetativos longevos y provee un mecanismo para la evolución continua de *Pteridium* mediante fertilización cruzada, recombinación y selección. Se requiere urgentemente una reevaluación de la reproducción sexual en la expansión de este helecho. Esto implica la realización de estudios sobre la biología de los

gametofitos, desde la producción de esporas, hasta el establecimiento de los esporofitos. Claramente se necesita más información sobre la distribución, longevidad y variabilidad estacional de los bancos de esporas de *Pteridium* (Dyer, 1989). A su vez, el conocimiento de las características de dichos bancos nos permitirá predecir el potencial para el establecimiento y colonización de *Pteridium* en condiciones naturales.

1.8 Respuesta ecológica de *Pteridium* al fuego

Pteridium se considera un taxón bien adaptado al fuego a través de su rango de distribución (Page, 1986). En los trópicos muchos bosques son desmontados, usando el sistema de roza, tumba y quema. El material vegetal acumulado se deja secar y se quema justo antes del advenimiento de las primeras lluvias de verano. Consecuentemente, cuando la estación lluviosa comienza, las condiciones que se encuentran después del fuego son muy próximas a las ideales para la germinación de las esporas y el establecimiento de los jóvenes esporofitos, es decir, un pH alcalino y una probable reducción de la diversidad microbiótica (Conway, 1949).

El fuego remueve temporalmente a los competidores de *Pteridium*, y éste toma ventaja rápidamente de las condiciones creadas después del disturbio, sus esporofitos llegan a establecerse en un período muy corto, incluso en áreas donde no existía previamente. La remoción y quema de la cobertura vegetal altera significativamente el microclima del suelo del bosque e incrementa la

mineralización de la materia orgánica, resultando en una mayor disponibilidad de nutrientes para *Pteridium* y otras especies herbáceas (Lederle & Mroz, 1991).

Sus rizomas profundos (10-50 cm) usualmente no son afectados por el fuego (Vogl, 1964). Sin embargo, algunos autores señalan que los rizomas mueren a temperaturas superiores a los 55°C y que el rebrote es menos vigoroso cuando están expuestos a temperaturas de 45°C (Flinn & Ross, 1977, 1983, 1988).

Varios autores consideran que la adaptación principal de *Pteridium* al fuego es su sistema de rizomas subterráneos capaces de generar hojas rápidamente a partir de las yemas del rizoma, antes de que los competidores se establezcan, lo que le confiere ventaja en la competencia ecológica subsecuente (Chapman & Crow, 1981; Stickney, 1985, 1986; Page, 1986; Taylor, 1986). En sitios incendiados, *Pteridium* adquiere mayor vigor y potencial competitivo (Komarek, 1973; Moore *et al.*, 1982; Page, 1982; Leege & Godbolt, 1985; Taylor, 1986; Davison & Bratton, 1988; Paulsamy *et al.*, 1995; Alonso-Amelot & Rodulfo-Baechler, 1996), llegando a ser dominante y excluyendo a otras especies.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo General

Contribuir al conocimiento de la ecología de *Pteridium caudatum* (L.) Maxon en la Península de Yucatán, mediante la evaluación de algunos aspectos de su biología reproductiva, los cuales, podrían potencialmente determinar el establecimiento, persistencia y distribución de este helecho en esa porción del Trópico Mexicano. De manera particular se pretende hacer una valoración de la contribución de las esporas a los procesos de colonización y expansión de esta invasora en la Reserva Ecológica El Edén (REEE), así como una evaluación del impacto del fuego sobre las esporas, a fin de lograr una mejor comprensión del papel que juegan en el contexto de la sucesión.

2.2 Objetivos específicos

- 1) Evaluar la abundancia, variación estacional y potencial de dispersión de la lluvia de esporas de *P. caudatum* en la REEE.
- 2) Determinar la posible existencia de bancos de esporas de *P. caudatum* en el suelo de la REEE y en su caso, conocer algunas características básicas de estos reservorios como el tipo, tamaño, distribución y longevidad.
- 3) Conocer algunos aspectos de la estructura de la población de hojas de *P. caudatum* en la REEE y su relación con la fenología de la esporulación.

- 4) Determinar el efecto del fuego sobre la germinación de las esporas de *P. caudatum* presentes en el suelo, a fin de evaluar su posible contribución a los procesos de colonización y reestablecimiento en áreas impactadas por incendios.

3. HIPÓTESIS

En este estudio se plantea que las esporas de *P. caudatum* podrían jugar un papel importante en la dinámica sucesional de esta invasora, por lo que la expansión de sus poblaciones, el reestablecimiento y la colonización de nuevos sitios en la REEE ocurrirán, al menos en parte, mediante esporas provenientes de la lluvia de esporas y de los bancos de esporas del suelo.

Atendiendo a los objetivos específicos, se propusieron las siguientes hipótesis:

1) Si *P. caudatum* tiene un elevado potencial reproductivo, pero la producción de esporas es altamente variable y si éstas se depositan principalmente en vecindad inmediata de los esporofitos parentales, entonces se esperaría encontrar una marcada fluctuación en la abundancia de la lluvia de esporas y una relación inversa entre ésta y la distancia a las fuentes de esporas.

2) Si *P. caudatum* produce esporas no clorofílicas, de viabilidad larga, con fotoblastismo positivo y/o facultativo y si al menos algunas de ellas llegan viables al suelo después de la dispersión, en donde permanecen latentes por períodos variables de tiempo, entonces formarán bancos de esporas.

3) Si la regeneración, el crecimiento, el desarrollo y la mortalidad de hojas de *P. caudatum* están fuertemente influidos por parámetros ambientales, entonces los atributos morfométricos (como la longitud de las hojas) y poblacionales (la

densidad, la estructura de edades y el estado reproductivo), mostrarán fluctuaciones marcadamente estacionales, influyendo en la fenología de la esporulación.

4) Si el suelo actúa como un efectivo aislante contra las altas temperaturas generadas durante un incendio, entonces las esporas de *P. caudatum* contenidas en él podrían mantenerse viables tras el disturbio y contribuir, al menos en parte al reestablecimiento del helecho en áreas sujetas a incendios.

4. Metodología

4.1 Área de estudio

El estudio fue realizado en La Reserva Ecológica El Edén, localizada a 38 km al noroeste de Cancún, en el estado de Quintana Roo, entre los 21°13' N y 87° 11' W. El área forma parte de la región conocida como Yalahau, que abarca el extremo noreste de la Península de Yucatán (**Fig. 4**), la cual es considerada como una de las de mayor diversidad biológica en la Península y con un alto número de endemismos. La REEE fue establecida en 1990 y es una de las primeras reservas privadas dedicadas a la investigación para la conservación biológica en México (Lazcano *et al.*, 1992, 1995). Cuenta con una extensión de 1,500 hectáreas de paisaje protegido, de las cuales 800 corresponden a vegetación primaria y el resto a vegetación secundaria, en diferentes estados de sucesión. El paisaje es plano, con una elevación de 5 a 10 msnm. Se tienen registros de que el área que hoy cubre la reserva fue utilizada por los mayas hace aproximadamente unos 1,500 años. Sin embargo, el uso post-colonial ha sido mínimo, salvo por la tala selectiva de árboles y la extracción de chicle a finales del siglo XVII y principios del XVIII (Gómez-Pompa *et al.*, 2003). Posteriormente, la zona fue utilizada para la ganadería y tras estas actividades, el área estuvo prácticamente deshabitada y sin uso alguno, iniciándose el proceso de regeneración de la vegetación, sin intervención antropogénica.

Clima: El clima de El Edén corresponde a un Aw''2(i') [cálido subhúmedo con lluvias en verano], se caracteriza por una pronunciada estacionalidad entre el período seco y el lluvioso. La estación seca comprende de enero a fines de mayo y la estación lluviosa de junio a diciembre, con un período seco (canícula), muy breve en agosto. La temperatura promedio en el mes más frío (enero) es de 23° C y en el más cálido (mayo) es de 28° C, mientras que la media anual es de 24.7° C.

La precipitación total oscila entre los 1,400 - 2400 mm anuales (Back, 1985), resultando en un bosque tropical, estacionalmente seco. El clima está fuertemente influido por el Golfo de México, el Mar Caribe y el Atlántico Norte, así como por el fenómeno meteorológico de La Niña, que juega un papel muy importante en la Península de Yucatán.

Suelos: La Península de Yucatán es una plataforma calcárea, formada por deposición marina superficial durante el cretácico (Tulazyck, 1993). Los suelos de El Edén son los típicos de la Península de Yucatán: delgados (< 20 cm), pedregosos y con poca materia orgánica, predominando las asociaciones de litosoles y rendzinas; son también importantes los de gley que se desarrollan en áreas inundadas y los luvisoles que son suelos rojos de mediana profundidad y con excesivo drenaje (Flores & Espejel-Carvajal, 1994). Las rocas calizas que forman el substrato datan del Cuaternario y Terciario. Una gran parte del crecimiento vegetal se presenta en depresiones ocupadas por suelo mineral, rico en materia orgánica y nutrientes, los cuales soportan un rápido crecimiento de las plantas.

Vegetación: En la reserva se desarrollan varios tipos de vegetación como la selva mediana subperennifolia, tintales, sabanas, humedales y vegetación acuática. Sin embargo, el tipo de vegetación que predomina en el área son los bosques secundarios de selva mediana subperennifolia, en diferentes estados de sucesión, originados por disturbios naturales (huracanes) y antropogénicos

(incendios, tala) (**Fig. 5**). Algunas áreas se encuentran dominadas por *Pteridium caudatum* y parecen estar en estado de sucesión arrestada.

La selva mediana subperenifolia está dominada por árboles de hasta 15 m de alto, entre los que destacan *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Brosimum alicastrum* Sw., *Cedrela mexicana* M. Roem., *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth., *Manilkara zapota* (L.) Van Royen, *Metopium brownei* (Jacq.) Urb. y *Thrinax radiata* Lodd. ex Schult. & Schult. En los acahuales jóvenes dominan árboles de 3 a 6 m de alto, mientras que en los acahuales viejos los árboles alcanzan una altura de 7 a 10 m, siendo los de mayor importancia *B. simaruba*, *Jatropha gaumeri* Greenm., *Lonchocarpus rugosus* Benth., *L. latisiliquum*, *M. brownei*, *Nectandra coriacea* (Sw.) Griseb., *Piscidia piscipula* (L.) Sarg., *Swartzia cubensis* (Britton & Wilson) Standl. y *Vitex gaumeri* Greenm.

El bosque inundable está conformado por tintales y manchones de anonáceas. Los primeros son bajos en estructura (menos de 10 m), se encuentran estacionalmente inundados durante 4 a 6 meses en el año. Están dominados por *Haematoxylon campechianum* L., aunque también son comunes *Byrsonima bucidaefolia* Bark. y *Erythroxylon confusum* Britt. En la parte norte de la reserva están establecidas las comunidades de *Annona glabra* L., *Acrostichum danaefolium* Langsd. & Fisch., rodeadas por un denso grupo de *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Sagittaria lancifolia* L. y *Typha domingensis* (Pers.) Steud. La sabana se encuentra intermedia entre el tinal y los pantanos de *Cladium* sp., estando dominadas por *Acoeloraphe wrightii* (Griseb. & H. Wendl.) H.

Wendl. ex Becc. con individuos dispersos de *Crescentia cujete* L. Finalmente la vegetación acuática que crece en zonas pantanosas o cerca de los cenotes, en los cuales predomina *Cladium jamaicensis* Crantz., *Typha dominguensis* Pers., *Eleocharis cellulosa* Torr., *Rhynchospora holoschoenoides* Rich. Verter (Flores, 1993; Schultz, 2005).

Incendios: En las últimas cuatro décadas incendios severos han afectado la reserva tras el paso de huracanes y sequías estacionales (Allen *et al.*, 2003 b; Boose *et al.*, 2003; Wigham *et al.*, 2003). Estos incendios ocurrieron durante las estaciones secas de 1975, 1989, 1995, 1999, 2002 y 2006, afectando diferentes áreas de la reserva y creando parches de diferentes edades (Vargas *et al.*, 2008).



Fig. 4. Ubicación de la Reserva Ecológica El Edén (González-Marín *et al.*, 2008).

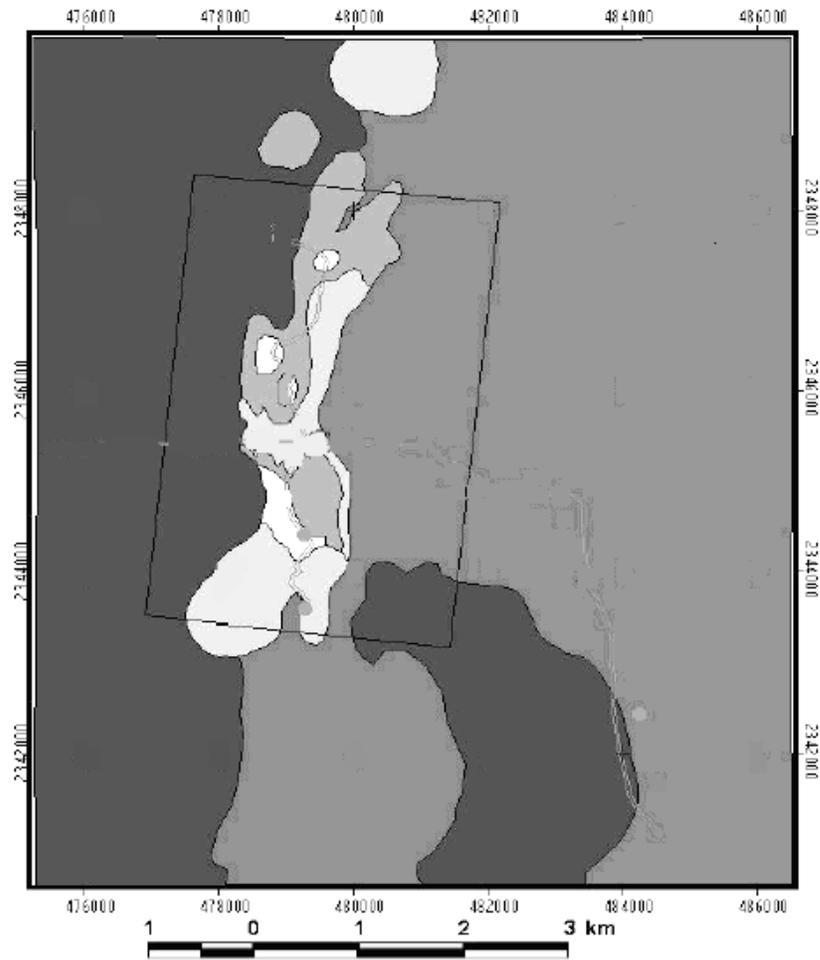


Fig. 5. Distribución de los tipos de vegetación en la REEE. (González-Marín *et al.*, 2008).

4.2 Diseño experimental

El monitoreo de la lluvia de esporas y del banco de esporas, así como y el censo de la población de hojas de *P. caudatum*, se efectuó durante el 2006, dentro de un área de vegetación secundaria de la REEE, invadida por este helecho. El área fue impactada en 1995 por un incendio forestal que afectó una superficie considerable de acahuales maduros, por lo que en el 2006, el parche tenía una edad de 11 años. El área se ubica a 3.5 km de la estación biológica La Sabana y aproximadamente a 1 km del Rancho El Edén. Dentro de ésta se seleccionaron tres sitios de 400 m² cada uno, ubicados a ambos lados del camino principal que conduce a la estación y separados por una distancia de 500 m.

4.2.1 Monitoreo de la lluvia de esporas

Para determinar el inicio y el término del período de esporulación de *P. caudatum* en la REEE durante el 2006, se monitoreó mensualmente, a partir del mes de abril, el desarrollo de los esporangios en los individuos potencialmente fértiles (juveniles-adultos, adultos y adultos-seniles). Dado que *Pteridium* produce frondas monomórficas, los individuos fértiles se distinguen de los estériles por la presencia de soros en la cara abaxial de la lámina. Una vez iniciada la formación de los soros, las observaciones se intensificaron, llevándose a cabo semanalmente con la ayuda de una lupa de mano para determinar el inicio de la esporulación, es decir, el momento preciso en que los esporangios alcanzan la madurez y se produce la liberación de las esporas. Se considera que la

esporulación concluye cuando los esporangios han liberado la totalidad de sus esporas y comienzan a secarse.

Con el propósito de cuantificar la lluvia de esporas de *P. caudatum* en la REEE se instalaron trampas de esporas, similares a las utilizadas por Peck *et al.* (1990) en los tres sitios señalados anteriormente. Las trampas fueron colocadas durante el 2006, en tres momentos diferentes: antes (enero, abril), durante (julio) y después del período de esporulación (octubre) del helecho.

Cada trampa consistió en un portaobjetos de vidrio de 2 x 6 cm (área = 12 cm²), cubierto con cinta adhesiva transparente, de doble vista en una de sus caras, la cual, actuó como superficie adherente. Las trampas fueron montadas en torres de madera, semejantes a percheros. El diseño de las torres fue muy sencillo, se utilizó un palo de madera de 4 m de alto, al que se le atornillaron dos armellas que fueron colocadas a 1 y 3 m sobre el nivel del suelo, las cuales actuaron como los brazos de la percha. Mediante un delgado alambre de acero, las trampas quedaron verticalmente suspendidas de las armellas, permitiéndoles de esta manera girar libremente para que las esporas y demás partículas (granos de polen, insectos, polvo, etc.) presentes en el aire, se impactaran en la superficie adherente. Adicionalmente, durante en cada sitio se colocaron 20 trampas de esporas dispuestas vertical y horizontalmente sobre la superficie del suelo para cuantificar la lluvia en la base de los esporofitos y la cantidad de esporas que arriban al suelo, es decir, la tasa de deposición en los sitios de estudio. Las torres junto con las trampas se instalaron en vecindad inmediata de 20 esporofitos

adultos, haciendo un total de 80 trampas en cada sitio. Cada esporofito fue censado consecutivamente del 1 al 20 y marcado con cinta de plástico para facilitar su posterior identificación (en los subsecuentes censos) y al momento de recuperar las trampas. Estas también fueron marcadas con plumón indeleble y etiquetadas mediante una notación alfanumérica que indicaba el mes en que se efectuó el censo (E: enero, A: abril, J: julio y O: octubre), el sitio donde se instaló la trampa (S1, S2 y S3), el número de esporofito donde se colocó la torre (1 al 20) y la altura a la que se colocó la trampa (0, 1 y 3 m).

Con el propósito de medir el grado de dispersión de las esporas de *P. caudatum* durante el período de esporulación, se colocaron 20 trampas adicionales a cada una de las siguientes distancias: 1, 10, 100 y 1000 m de las fuentes de esporas, para hacer un total de 80. Estas se instalaron sobre el camino principal que conduce a la estación biológica “La Sabana”, aproximadamente a 3 km de ésta, en un tramo de 1 km de bosque secundario donde *P. caudatum* está ausente. Para asegurarse de que no existieran esporofitos fértiles, se realizó un registro de la vegetación a ambos lados del camino, abarcando 10 m al interior del bosque para verificar la presencia/ausencia de esporofitos de *P. caudatum*. En este transecto se detectaron algunos individuos aislados, los cuales, fueron removidos para evitar posibles sesgos en los resultados. Las trampas que se dispusieron al interior de la población, en el sitio 1 (el más próximo al camino) fueron consideradas en el análisis como las trampas ubicadas a una distancia cero.

En cada censo, las trampas quedaron expuestas durante 3 días y al cabo de este intervalo se recuperaron y fueron transportadas al laboratorio. Las trampas que se colocaron en posición horizontal y bajo los esporofitos fértiles durante el período de esporulación fueron removidas cada 24 h con la finalidad de estimar la tasa diaria de deposición de esporas. Para evitar una posible contaminación durante el transporte, se colocó cinta transparente sobre la superficie adherente del portaobjetos. La identificación de las esporas de *P. caudatum* se realizó con base en sus características morfológicas (tipo de espora, tamaño, forma, apertura, patrón de ornamentación, etc.), de acuerdo con Tryon & Lugardon (1991).

La observación y cuantificación de las esporas adheridas a las trampas se realizó con un microscopio óptico American Optical (20x). En cada trampa se contabilizó el número total de esporas impactadas en la superficie adherente y a partir de ese dato se estimó la densidad promedio de la lluvia de esporas por centímetro cuadrado y por día en las diferentes alturas, sitios y meses, permitiendo conocer cuántas se liberan bajo el follaje de las plantas madre y cuántas se encuentran en el aire, sobre el estrato herbáceo, antes, durante y después del único evento de esporulación anual del helecho. Así mismo, nos permitió conocer cómo cambia la lluvia de esporas, conforme incrementa la distancia a la fuente de esporas.

Diferencias en la abundancia de esporas entre alturas, sitios y meses se evaluaron mediante un análisis de varianza de medidas repetidas, seguido de las Pruebas de Tukey. El efecto de la distancia a las fuentes de esporas y la altura a

la que se colocaron las trampas durante el período de esporulación, se evaluó de manera separada, a través de un análisis de varianza de dos factores. Diferencias en la tasa de deposición de esporas entre sitios fueron evaluados mediante un ANOVA simple. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete SPSS ver. 15.

4.2.2 Monitoreo del banco de esporas

Para corroborar o descartar la existencia de reservorios de esporas viables de *P. caudatum* en el suelo de la REEE se realizó un experimento de cultivo en condiciones artificiales que permitió inducir la germinación de las esporas viables contenidas en el suelo.

Las muestras de suelo fueron recolectadas en los mismos sitios y meses (enero, abril, julio y octubre del 2006) en los que se realizó el monitoreo de la lluvia de esporas. En cada sitio se seleccionaron aleatoriamente 10 puntos para extraer muestras de suelo de tres niveles de profundidad: 0-3, 3-6 y 6-9 cm. Estas se obtuvieron insertando verticalmente en el suelo un tubo de PVC (15 cm largo, 5 cm diámetro) a una profundidad de 10 cm. El tubo fue extraído y cortado longitudinalmente con una navaja para obtener una columna de suelo que posteriormente fue separada en tres secciones, que corresponden a las profundidades anteriormente especificadas. Las muestras de cada nivel y de cada sitio fueron transferidas por separado a bolsas de polietileno, para su transporte al laboratorio.

En el laboratorio, las muestras de suelo fueron tamizadas con malla de acero de 5 mm de diámetro con el fin de homogeneizar el contenido de esporas y separar gravas, invertebrados y restos vegetales. Dos días posteriores a la recolección, las muestras de cada categoría de profundidad y sitio se sembraron por triplicado en recipientes de plástico de 5 cm de diámetro (área = 19.6 cm²), adicionando agua a los cultivos para inducir la germinación de las esporas. Todas las muestras se mantuvieron iluminadas con lámparas solares de 75 watts (F96T12/D luz de día, densidad de flujo de fotones = 437 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a una temperatura de 25° C y un fotoperíodo de 12 h luz /12 h oscuridad, durante un lapso de dos meses. La emergencia de gametofitos de *P. caudatum* fue registrada semanalmente durante el período de incubación, sin embargo, el conteo final se realizó a los 30 días posteriores a la siembra, cuando éstos pudieron ser identificados inequívocamente, con base en sus características morfológicas. En cada réplica se cuantificó el número total de esporas germinadas (gametofitos) mediante un microscopio estereoscópico American Optical Stereo Star ZOOM y los resultados fueron expresados como el número promedio de gametofitos que emergieron en las muestras de suelo de cada nivel de profundidad, sitio y mes. También se estimó la densidad de gametofitos cm⁻² para relacionar los datos del banco con los de la lluvia de esporas.

El posible efecto que pudiera ejercer la profundidad, el sitio y el mes sobre la densidad promedio de gametofitos en las muestras de suelo fue evaluado mediante un análisis de varianza multifactorial (MANOVA). Comparaciones

múltiples de las medias se realizaron mediante las subsecuentes pruebas de Tukey (Sokal & Rohlf, 1987).

4.2.3 Monitoreo de la población de hojas

Dentro de cada sitio, se establecieron aleatoriamente diez parcelas permanentes de 1m² con el propósito de realizar censos cuatrimestrales de la población de hojas de *P. caudatum* y determinar algunos aspectos morfométricos y de su estructura demográfica. Los censos se efectuaron en los mismos meses en que se realizó el monitoreo de la lluvia y del banco de esporas. En cada censo se registró el número de hojas m⁻², la longitud de cada una, su estado reproductivo (fértil o estéril) y la fase de desarrollo, esto último de acuerdo con el criterio de Tolhurst (1990): brotes, juveniles, juveniles-adultos, adultos, adultos-seniles, seniles. Las hojas fueron ubicadas en alguna de esas categorías de historia de vida, con base en las siguientes características fenológicas:

Brotes: Prefoliaciones, hojas muy jóvenes.

Juveniles: Individuos con láminas parcial o totalmente expandidas, hasta 5 pares de pinnas, ápice muy joven (bifurcado o recurvado), hojas con textura herbácea.

Juveniles-Adultos: Láminas completamente expandidas, 5-6 pares de pinnas, ápice maduro (expandido en su totalidad), textura herbácea, fértiles o infértiles.

Adultos: Láminas completamente expandidas, más de 6 pares de pinnas, ápice maduro, textura coriácea. Fértiles o infértiles.

Adultos-seniles: Láminas con más de seis pares de pinnas, ápice maduro, textura coriácea, adultos erguidos que muestran cierto grado de deterioro: necrosis, marchitez, color pardo. Fértiles o infértiles.

Seniles: Individuos con un claro grado de deterioro: completamente marchitas, necrosis avanzada, postrados.

Los resultados de cada censo se registraron en una matriz de datos que permitió calcular el número total de hojas en la población, el número y el porcentaje de individuos en cada sitio, por categoría de historia de vida y por estado reproductivo. Con esta información se determinó la estructura de edades y la proporción de individuos fértiles e infértiles en la población. Diferencias en la densidad y longitud de hojas de *P. caudatum* registradas en los diferentes censos, categorías de historia de vida y sitios fueron evaluadas mediante un análisis de varianza de medidas repetidas y las comparaciones múltiples se realizaron a través de una Prueba de Tukey, usando el paquete estadístico SPSS para Windows versión 15.0.

4.2.4 Efecto del fuego sobre las esporas

Con el propósito de evaluar el efecto del fuego sobre la germinación de las esporas de *P. caudatum* presentes en el suelo y la posible contribución de éstas a los procesos de colonización y reestablecimiento del helecho en áreas impactadas por incendios, se realizaron 12 incendios experimentales en condiciones de laboratorio.

a) Recolección del material biológico: El suelo, la hojarasca y las esporas de *P. caudatum* utilizados en el experimento fueron colectados en julio del 2005, en un sitio de vegetación secundaria, distinto a donde se efectuó el monitoreo de la lluvia y del banco de esporas. Se trata de un área con antecedentes de incendios, el último ocurrido en 1999, por lo que el acahual resultante es relativamente joven (aproximadamente de 6 años al momento de realizar el estudio); la vegetación es muy densa y está formada principalmente por arbustos y árboles de diámetro pequeño. Una característica distintiva del sitio son sus suelos delgados, que no exceden los 15 cm de profundidad y donde la roca caliza está frecuentemente expuesta. Los rizomas de *P. caudatum* penetran entre las rocas o están enterrados en las partes con mayor acumulación de suelo, generalmente entre las grietas (Obs. pers.).

Las esporas fueron obtenidas a partir de pinnas fértiles con esporangios maduros provenientes de 15 esporofitos adultos que crecían en el sitio de estudio. Las pinnas se guardaron en bolsas de papel y se dejaron secar a la temperatura ambiente para favorecer la dehiscencia de los esporangios. Las esporas liberadas fueron tamizadas con una malla metálica (0.074 mm de apertura) y posteriormente almacenadas en viales de vidrio, hasta la realización de las quemas experimentales, ocurrida un mes después.

Para la obtención del suelo, se eligieron de manera aleatoria 12 puntos y en cada uno se extrajo un bloque de aproximadamente 1200 cm³ (20 x 20 x 3 cm). Estos se colocaron individualmente en recipientes de aluminio, sellados

herméticamente para su transporte al laboratorio. Adicionalmente, se recolectó la hojarasca de *P. caudatum* presente en 30 cuadrantes de 20 x 20 cm y se dispuso por separado en bolsas de papel. Esta fue secada en una estufa durante 48 horas a 70° C y posteriormente pesada para obtener la carga combustible promedio por unidad de área existente en el sitio de estudio.

b) Realización de las quemas: Los incendios experimentales se realizaron en las instalaciones del Laboratorio de Pteridofitas de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. En cada incendio, se utilizó un bloque de suelo y una carga combustible equivalente a 47.4 g de hojarasca seca de *P. caudatum*.

Previo a la ignición, en cada bloque de suelo se enterraron tres contenedores con 1 mg de esporas de *P. caudatum*, uno para cada nivel de profundidad: 0, 1 y 3 cm. Los contenedores que se colocaron en la superficie del bloque fueron puestos entre la hojarasca. Los contenedores consistieron en diminutos sacos elaborados con un trozo de malla metálica de 4 cm² y 0.02 mm de apertura, los cuales, fueron cerrados herméticamente con alambre delgado, tomando los cuatro extremos del trozo de la malla para evitar la salida de las esporas. Además de los contenedores de esporas, se insertaron en los bloques de suelo tres termopares tipo K (Onset Computer Corporation, Pocasset, MA, USA), conectados a data loggers (Model U12-014, HOBO, Onset, Computer Corporation), a las mismas profundidades a las que se colocaron las esporas. Todos los sensores fueron activados aproximadamente un minuto antes de inducir los incendios. Enseguida se procedió a quemar la hojarasca. Durante las quemas, se registró la temperatura

del suelo en las tres profundidades, a intervalos de un minuto, durante un lapso de dos horas. A partir de la información registrada en los data loggers se obtuvieron las temperaturas máximas y su duración.

c) Siembra de esporas: Los contenedores de esporas fueron desenterrados un día después de los incendios y en las siguientes 48 horas se procedió a la siembra. Las esporas de cada categoría de profundidad e incendio se sembraron por triplicado en cajas de Petri de 5 cm de diámetro, utilizando como sustrato medio de Thompson (Klekowski, 1969a). Los cultivos fueron incubados a una temperatura de 25°C e iluminados con lámparas de 75 W, bajo un fotoperíodo de 12 h luz / 12 h oscuridad, durante dos meses. Los controles consistieron en esporas no expuestas al fuego, sembradas en el mismo sustrato e incubadas bajo las mismas condiciones de laboratorio.

d) Germinación: La germinación de las esporas fue observada semanalmente con un microscopio estereoscópico American Optical, Stereo Star ZOOM, AO Company, USA. En cada réplica se contabilizó el número de esporas germinadas (gametofitos) en cinco campos de 0.5 x 0.5 cm y los resultados se expresaron como el número promedio de gametofitos que se desarrollaron en un área de 0.25 cm². A partir de esta información se estimó el porcentaje de germinación de las esporas que estuvieron expuestas al fuego en la superficie de los bloques y de las que fueron enterradas a 1 y 3 cm, en los doce incendios experimentales.

e) Análisis estadísticos: La temperatura máxima, la duración de la temperatura máxima y el porcentaje de germinación registrados a las distintas profundidades fueron evaluados mediante un análisis de varianza (ANOVA) y las comparaciones múltiples fueron realizadas a través de Pruebas de Tukey. Por otro lado, el efecto de la profundidad, la temperatura máxima y la duración de la temperatura máxima sobre el porcentaje de germinación de las esporas de *P. caudatum*, se estimó a través de un análisis de regresión por pasos. Previo a los análisis estadísticos, se aplicó una transformación angular a los datos porcentuales para homogeneizar la varianza entre grupos y cumplir con las condiciones de normalidad (Sokal & Rohlf, 1995). Similarmente, se utilizó una transformación logarítmica y la raíz cuadrada para los datos de temperatura máxima y duración de la temperatura máxima, respectivamente. Los análisis se hicieron con el paquete estadístico SYSTAT versión 11 (SYSTAT Software, Inc).

5. RESULTADOS

5.1 Monitoreo de la lluvia de esporas

El monitoreo de la esporulación de *P. caudatum* en la REEE indicó que el helecho presenta un solo evento de esporulación anual, éste es marcadamente estacional, inicia a mediados de junio y concluye a finales de julio, coincidiendo con el término de la estación seca y el inicio de la temporada de lluvia. Durante este breve período se registró una abundante lluvia de esporas en los sitios estudiados. La cantidad de esporas de *P. caudatum* registradas en las trampas estuvo influida significativamente por el mes en que se realizó el censo (ANOVA, $F = 234$, $P < 0.05$), por el sitio ($F = 4.7$, $P = 0.02$) y por la altura a la que se colocaron las trampas ($F = 90.2$, $P < 0.05$). Las interacciones mes x altura y mes x altura x sitio también resultaron significativas ($F = 43.4$, $P < 0.05$; $F = 3.4$, $P = 0.02$). Sin embargo, la cantidad de esporas por altura fue independiente del sitio ($F = 2.7$, $P = 0.06$), al igual que la interacción mes x sitio ($F = 2.2$, $P = 0.1$) (**Tabla 1**).

Tabla 1. Resultados del ANOVA de medidas repetidas que evalúa el efecto del mes, del sitio y de la altura a la que se colocaron las trampas sobre la abundancia de la lluvia de esporas.

FUENTE	Suma de cuadrados	gl	Media cuadrática	F	P
Mes	684868.5	3	228289.5	234	< 0.05
Altura	238409.5	2	119204.7	90.2	< 0.05
Sitio	6574.1	2	3377.0	4.7	0.02
Mes x altura	715509.6	6	119251.6	43.4	< 0.05
Mes x sitio	20258.5	6	3376.4	2.2	0.1
Altura x sitio	7109.8	4	1777.4	2.7	0.06
Mes x altura x sitio	21276.7	12	1773.0	3.4	0.02

La mayor densidad promedio de esporas se registró en julio, es decir, durante el período de esporulación del helecho (71.2 ± 3.1 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$), sin embargo, tres meses después, la cantidad de propágulos en el aire se redujo a 0.06 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$ (**Fig. 6a**), indicando probablemente que una gran parte de ellas se precipitó al suelo, durante las primeras lluvias. En los muestreos efectuados en enero y abril (seis y nueve meses después del período de esporulación previo), no se detectaron esporas de *P. caudatum* adheridas a las trampas.

La comparación entre alturas reveló que la mayor densidad promedio de esporas de *P. caudatum* se obtuvo en las trampas colocadas sobre la superficie del suelo (43.2 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$), pero disminuyó de manera significativa en las trampas dispuestas a 1 y 3 m de altura (8.6 y 1.6 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$, respectivamente) (**Fig. 6b**). Finalmente, las pruebas *post hoc* indicaron que la abundancia de la lluvia de esporas fue similar en dos de los sitios estudiados con valores promedio de 19.4 y 20.5 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$, pero en un tercer sitio fue significativamente menor (13.5 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$) (**Fig. 6c**).

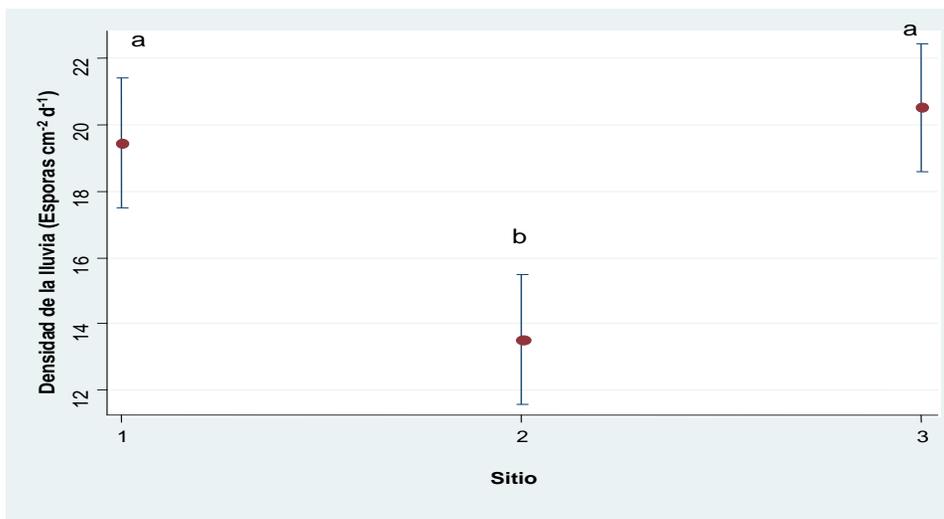
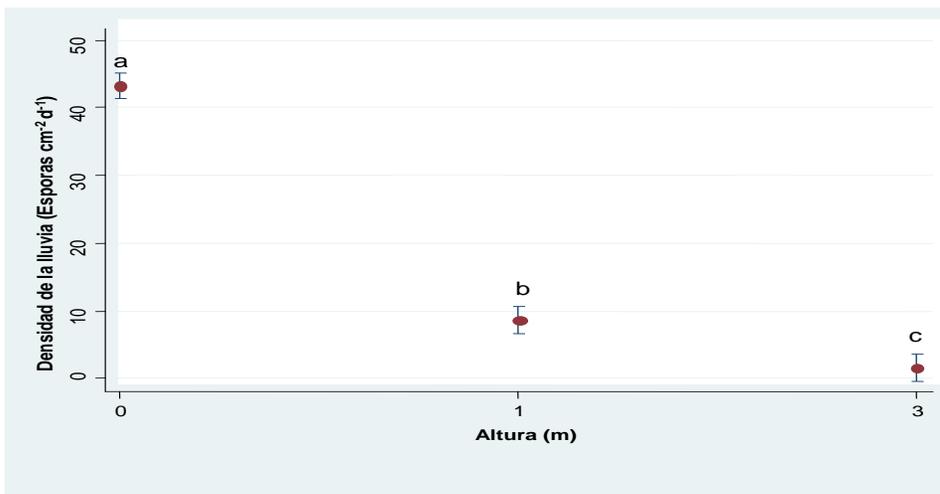
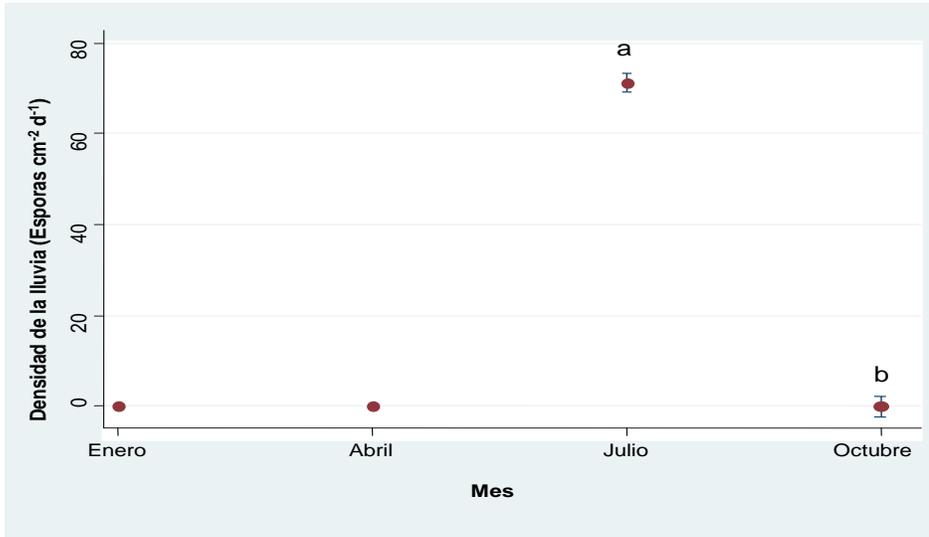


Fig. 6a, b y c. Resultados de la prueba de Tukey que comparan la lluvia de esporas de *P. caudatum* entre meses, alturas y sitios en la REEE. Media \pm error estándar.

5.1.1 Lluvia de esporas durante el período de esporulación

Durante el período de esporulación se registró una lluvia muy abundante de esporas, la cual, estuvo influida significativamente tanto por la altura a la que fueron colocadas las trampas ($F = 152.1$, $P < 0.05$), como por la distancia a las fuentes de esporas ($F = 484.9$, $P < 0.05$); la interacción de ambas variables resultó significativa ($F = 118.4$, $P < 0.05$) (**Tabla 2**), indicando que la cantidad de esporas por altura es dependiente de la distancia a las fuentes de esporas.

Tabla 2. Resultados del ANOVA de dos factores que evalúa el efecto de la altura y la distancia a las fuentes de esporas sobre la densidad de la lluvia de esporas de *P. caudatum*, durante el período de esporulación.

FUENTE	Suma de cuadrados	GI	Cuadrado medio	F	P
Altura	324.9	2	162.5	152.1	< 0.05
Distancia a la fuente de esporas	2072.3	4	518.0	484.9	< 0.05
Altura X distancia	1012.0	8	126.5	118.4	< 0.05
Error	304.4	285	1.06		

Nuestros resultados indican que durante este breve período, la tasa de deposición diaria de esporas de *P. caudatum* es muy alta, por lo que se registraron 2593.5 esporas en las trampas colocadas sobre la superficie del suelo, el equivalente a 216.1 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$. La variación entre muestras fue alta, con una desviación estándar de 43.5 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$. El ANOVA demostró que la tasa de

deposición no difiere significativamente entre sitios ($F = 2.5$, $P = 0.08$). Considerando que *P. caudatum* presenta un solo evento de esporulación anual, que dura entre 30 y 40 días, entonces el número total de esporas que potencialmente podrían arribar al suelo durante la temporada reproductiva (si hubiera un flujo constante de esporas), bajo las frondas fértiles de los esporofitos adultos oscilaría entre 6483 y 8644 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$.

Por otro lado, al analizar simultáneamente la distribución horizontal y vertical de la lluvia de esporas durante el período de esporulación (**Fig. 7**), se observaron dos aspectos interesantes: el primero es una relación inversa entre la abundancia de propágulos y la distancia a las fuentes de esporas. La mayor concentración promedio de esporas se cuantificó en las trampas instaladas en vecindad inmediata de los esporofitos parentales ($77.6 \text{ esporas cm}^{-2} \text{d}^{-1}$), pero disminuyó significativamente en las trampas colocadas a 1, 10, 100 y 1000 m de las fuentes de esporas, donde se detectaron en promedio 2.7, 0.7, 0.3, y 0.05 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$, respectivamente, sin diferencias significativas entre ellas.

Durante la estación fértil, también se evidenció una marcada estratificación vertical de la lluvia al interior de la población de esporofitos, concentrándose una lluvia muy densa bajo las hojas fértiles de los esporofitos adultos, principalmente en las trampas dispuestas sobre la superficie del suelo, donde se registraron en promedio $172.8 \text{ esporas cm}^{-2} \text{d}^{-1}$; no obstante, la abundancia de esporas disminuyó significativamente a medida que incrementó la altura, por lo que a 1 y 3 m sobre el nivel del suelo, la densidad promedio de esporas fue de 34.4 y 6.3

esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$, respectivamente. Este patrón persistió, aunque comenzó a hacerse menos evidente a una distancia de 1 m de las fuentes de esporas, donde se detectó una concentración significativamente menor de esporas en las trampas que se colocaron a 1 y 3 m de altura (1.7 y 1 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$) respecto a las que se cuantificaron sobre el nivel del suelo. Nótese que a partir de una distancia de 10 m de los esporofitos parentales, prácticamente desapareció la estratificación vertical de la lluvia, por lo que no se registraron diferencias significativas en la abundancia promedio de esporas entre alturas (0.7, 0.9 y 0.4 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$ a 0, 1 y 3 m, respectivamente). Las esporas de *P. caudatum* que permanecieron en el aire a 100 m de los esporofitos adultos, mostraron casi la misma concentración a las tres alturas (0.3 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$) y algo similar ocurrió a 1000 m de las fuentes de esporas, donde se detectaron entre 0.05 a 0.07 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$ (**Fig. 7**). Estas esporas que escapan de la población local para participar en los procesos de dispersión a larga distancia son de gran importancia para la colonización y el establecimiento de nuevas poblaciones.

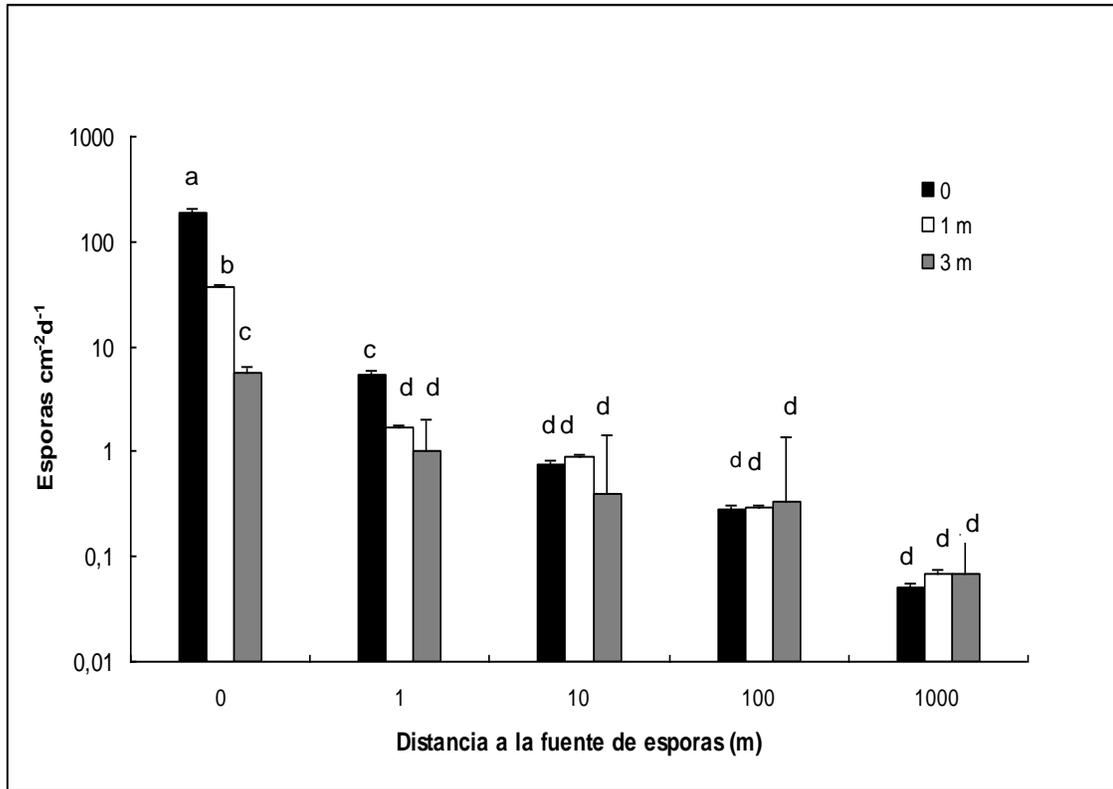


Fig. 7. Densidad de la lluvia de esporas de *P. caudatum* a diferentes distancias de las fuentes de esporas, en trampas instaladas a 0, 1 y 3 m de altura, durante el período de esporulación.

En el censo realizado en octubre, es decir, tres meses después de la liberación de esporas, se registraron algunas esporas en las trampas colocadas a las tres alturas (0.04, 0.05 y 0.08 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$, respectivamente), sin embargo, la escasa concentración de esporas en el aire y la ausencia de hojas fértiles en la población local durante este mes, hace pensar en un posible origen alóctono para las esporas registradas en este censo.

5.2 Análisis del banco de esporas

Nuestros resultados indican la presencia de esporas viables de *P. caudatum* en el suelo de la REEE. Sin embargo, el tamaño de estos reservorios fue muy pequeño en los meses, sitios y profundidades analizados y estuvo influido significativamente por esos tres factores (MANOVA, $F_{\text{mes}} = 257.1$, $P < 0.0001$; $F_{\text{sitio}} = 11.6$, $P = 0.0001$; $F_{\text{profundidad}} = 128.1$, $P < 0.0001$). A excepción de la interacción sitio x profundidad y mes x sitio x profundidad, todas las demás interacciones resultaron estadísticamente significativas (**Tabla 3**).

Tabla 3. Resultados del MANOVA que comparan el efecto del sitio, la profundidad y el mes en que se realizó el censo sobre la densidad de gametofitos desarrollados en las muestras de suelo de la REEE.

FUENTE	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Mes	441.5	3	147.1	257.1	< 0.05
Sitio	13.3	2	6.6	11.6	< 0.05
Profundidad	146.6	2	73.3	128.1	< 0.05
Mes x sitio	20.3	6	3.3	5.9	<.005
Mes x profundidad	11.9	6	18.6	32.6	< 0.05
Sitio x profundidad	5.2	4	1.3	2.3	0.06
Mes x sitio x profundidad	7.6	12	0.63	1.1	0.34

Las pruebas de Tukey (HDS) indicaron que las muestras de suelo colectadas durante el período de esporulación (julio) desarrollaron un número promedio significativamente mayor de gametofitos de *P. caudatum* (0.8 cm^{-2}), en relación a las de enero (0.05), abril (0.01) y octubre (0.06), las cuales, no mostraron diferencias significativas entre sí (**Fig. 8a**). La comparación entre sitios reveló que

el número promedio de esporas germinadas fue significativamente diferente en los sitios 1 y 2 (0.31 y 0.18 gametofitos cm^{-2} , respectivamente), pero no entre éstos y el sitio 3, donde se detectaron en promedio 0.27 gametofitos cm^{-2} (**Fig. 8b**).

Finalmente, la comparación entre clases de profundidad reveló que la mayor cantidad de esporas viables se presentó en las muestras de suelo de la superficie (0-3 cm) (0.4 gametofitos cm^{-2}) y que su número disminuyó significativamente en los siguientes dos niveles (3-6 y 6-9 cm), donde germinó un número muy limitado de esporas (0.2 y 0.03 gametofitos cm^{-2} , respectivamente) (**Fig. 8c**).

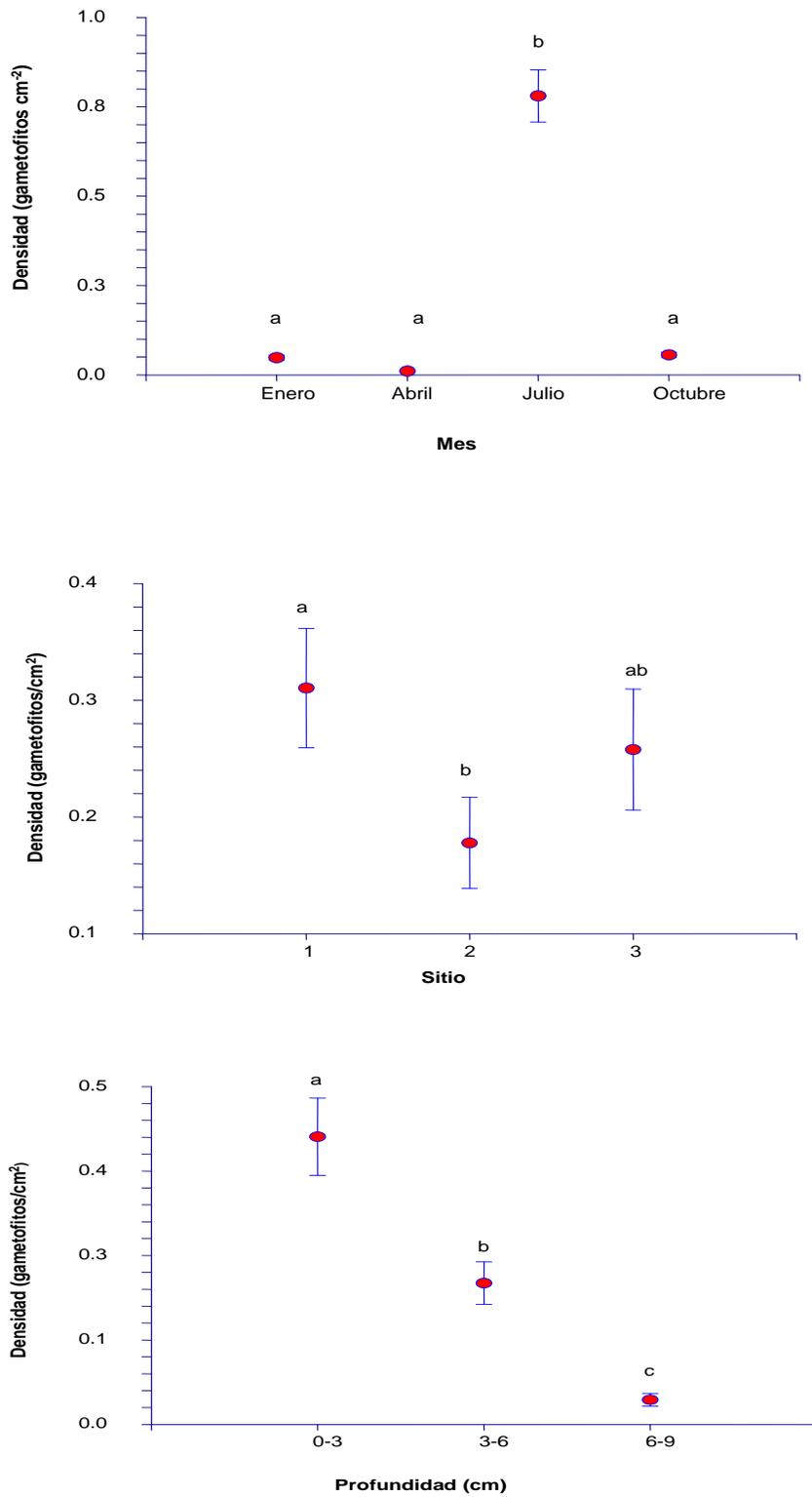


Fig. 8 a, b y c. Densidad de gametofitos de *P. caudatum* registrados en muestras de suelo colectadas en diferentes meses (a), sitios (b) y profundidades (c). Medias \pm error estándar.

Llama la atención el bajo número de esporas viables de *P. caudatum* registrado en el suelo de la REEE durante la mayor parte del año, incluso durante el período de liberación de esporas (julio), donde se cuantificó una lluvia muy abundante. Las muestras de suelo más superficiales (0-3 cm) colectadas en este mes desarrollaron el máximo número de gametofitos para los tres sitios (1.7, 1.1, 1.5 gametofitos cm^{-2}), siendo significativamente diferente solo el sitio 2. El tamaño de estos bancos disminuyó de manera significativa con la profundidad, por lo que de 3-6 cm germinaron en promedio 0.9, 0.7 y 0.6 esporas cm^{-2} , mientras que de 6-9 cm se detectaron 0.15 y 0.25 gametofitos cm^{-2} sin diferencias significativas entre sitios. Tres meses después de la esporulación, la cantidad de esporas viables en el suelo de la REEE disminuyó significativamente en todas las categorías de profundidad, incluso en las muestras de la superficie donde se detectaron 0.18 y 0.07 gametofitos cm^{-2} . En los siguientes dos niveles las densidades de gametofitos oscilaron entre 0.01 y 0.07 cm^{-2} , respectivamente.

Durante el resto del año el tamaño de estos reservorios fue aún más pequeño, llegando a su punto más bajo en abril, es decir, nueve meses después del período de esporulación 2005. Contrario a lo registrado en enero, julio y octubre, durante este mes los bancos de mayor tamaño se localizaron en el nivel intermedio de profundidad (3-6 cm), con densidades que fluctuaron entre 0.01 y 0.07 gametofitos cm^{-2} , estando ausentes de 6-9 cm.

El escaso número de gametofitos de *P. caudatum* observados en las muestras de suelo colectadas antes (enero, abril) y después (octubre) del período de

esporulación sugiere que, de formarse bancos de esporas, éstos son fundamentalmente de vida corta (efímeros), sin embargo, los resultados también indican que una parte de las esporas que se incorporan al suelo conservan su viabilidad durante varios meses en el ambiente edáfico natural, contribuyendo en la formación de un pequeño banco persistente (**Fig. 9**).

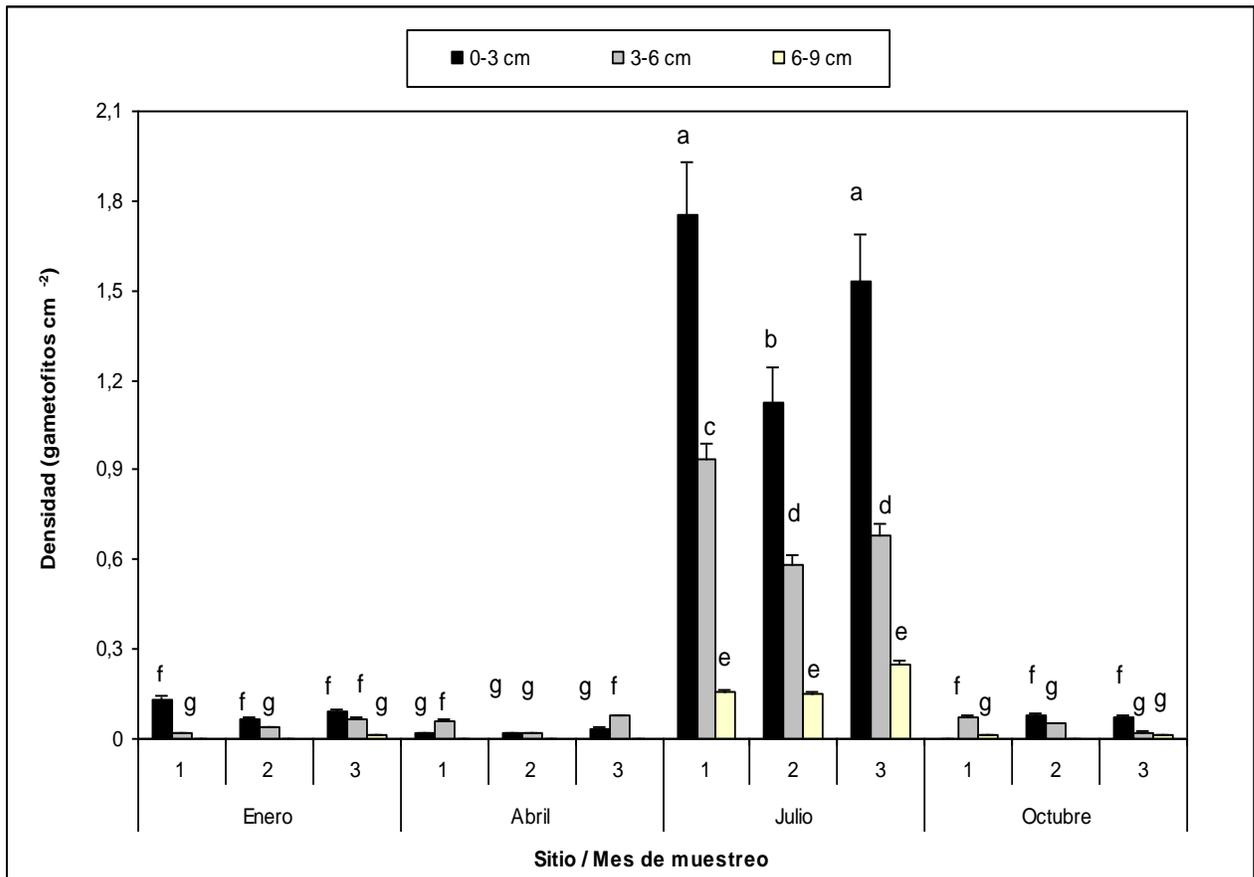


Fig. 9. Estructura vertical y variación estacional del banco de esporas de *P. caudatum* en el suelo de la REEE.

5.3 Lluvia de esporas vs banco de esporas

Al relacionar los datos de la densidad de la lluvia de esporas de *P. caudatum* con el tamaño de los bancos del suelo en cada censo, se aprecia una marcada discrepancia entre la proporción de esporas que se incorporan al suelo (deposición), las que están presentes en el aire (lluvia) y las que persisten viables en el horizonte superficial del suelo (banco) (**Tabla 4**). Así por ejemplo, durante enero y abril (estación seca) la lluvia de esporas de *P. caudatum* en la REEE fue nula, no obstante, en las muestras de suelo de los primeros 6 cm se detectaron algunos gametofitos, cuyo origen puede atribuirse a la deposición de esporas en la temporada pasada, las cuales, subsistieron viables durante al menos seis y nueve meses en el suelo de la reserva.

Los resultados más contrastantes derivan de comparar la abundancia de la lluvia de esporas con el tamaño de los bancos durante el período de esporulación. El conteo de esporas en las trampas instaladas en julio indica que durante este período se incorporan al suelo diariamente 172.8 propágulos cm^{-2} en vecindad inmediata de las fuentes de esporas y la concentración de esporas en el aire, a 1 y 3 m sobre el nivel del suelo fue de 34.4 y 6.3 esporas $\text{cm}^{-2} \text{d}^{-1}$, pero en las muestras de suelo más superficiales (0-3 cm) solo se detectaron entre 1.1 y 1.7 gametofitos cm^{-2} , que representan el 0.7 y 1% del total depositado en un día, bajo las frondas fértiles de los esporofitos adultos. Esto parecería indicar que la mayoría de las esporas que arriban al suelo pierden su viabilidad o germinan rápidamente en el interior de éste, consumiendo el banco. No obstante, las que

germinaron de 0-3, 3-6 y 6-9 cm (1.5, 0.7, 0.18 gametofitos cm⁻²) indican la existencia de un reservorio viable de esporas y son las que contribuyen en la formación de un banco persistente.

En octubre, la cantidad de esporas que arribaron al suelo diariamente fue de 0.06 esporas cm⁻², mientras que en el aire, la concentración promedio de esporas a 1 y 3 m de altura fue de 0.04 y 0.1, en tanto que el número de gametofitos desarrollados en las muestras de suelo más superficiales fue de 0.1 cm⁻². (**Tabla 4**).

Tabla 4. Comparación entre la abundancia de la lluvia de esporas y el tamaño de los bancos de esporas del suelo en tres sitios de la REEE, durante los censos de Enero, abril, julio y octubre del 2006.

Censo	Sitio	Meses transcurridos desde la última esporulación	Abundancia de la lluvia (Esporas cm ⁻² día ⁻¹)			Tamaño de los bancos del suelo (gametofitos cm ⁻²)		
			0 m (tasa de deposición)	1 m	3 m	0-3	3-6 cm	6-9 cm
Enero	1	6	0	0	0	0.13	0.02	0
	2		0	0	0	0.1	0.04	0
	3		0	0	0	0.08	0.06	0.01
	\bar{X}		0	0	0	0.1	0.04	0.003
Abril	1	9	0	0	0	0.01	0.06	0
	2		0	0	0	0.02	0.01	0
	3		0	0	0	0.03	0.07	0
	\bar{X}		0	0	0	0.02	0.04	0
Julio	1	0	190.5	36.8	5.5	1.75	0.9	0.15
	2		131	26.2	5	1.13	0.6	0.15
	3		197.1	40.3	8.4	1.5	0.7	0.25
	\bar{X}		172.8	34.4	5.5	1.4	0.7	0.18
Octubre	1	3	0.08	0.03	0.07	0.2	0.07	0,01
	2		0.02	0.09	0.1	0.07	0.05	0
	3		0.07	0.01	0.09	0.07	0.02	0,01
	\bar{X}		0.06	0.04	0.1	0.1	0.05	0.006

5.4 Monitoreo de la población de hojas

El ANOVA de medidas repetidas indicó que la densidad de hojas registrada en la REEE durante el 2006 fue significativamente influida por el mes en que se realizó el censo ($F = 32.9$, $P < 0.001$) y por la categoría de historia de vida ($F = 41.1$, $P < 0.0001$), pero no por el sitio donde se efectuó el monitoreo ($F = 2.5$, $P = 0.08$). La interacción mes x categoría de historia de vida también resultó significativa ($P < 0.05$) (**Tabla 5**).

Tabla 5. Resultados del ANOVA de medidas repetidas que comparan el efecto del sitio, la categoría de historia de vida y la época del año en que se realizó el censo sobre la densidad de hojas de *P. caudatum* en la REEE.

FUENTE	Suma de cuadrados	gl	Cuadrado medio	F	P
Mes	178.6	3	59.5	32.9	< 0.05
Sitio	9.1	2	4.6	2.5	0.08
Categoría de historia de vida	371.7	5	74.3	41.1	< 0.05
Mes x sitio	19.1	6	3.1	1.7	0.1
Mes x categoría	455.6	15	30.4	16.8	< 0.05
Sitio x categoría	43.1	10	4.3	2.4	0.08
Mes x sitio x categoría	55.09	30	1.8	1.02	0.4443

Las pruebas de Tukey revelaron diferencias significativas en la densidad promedio de hojas entre los sitios 1 y 3 (11.7 y 10.6 hojas m^{-2}), pero no entre estos y el sitio 2 donde se registraron 11.0 hojas m^{-2} . También se detectaron diferencias significativas entre algunos meses. Las densidades mas bajas se registraron en enero y julio (8.5 y 8.8 hojas m^{-2}), en tanto que las más altas se obtuvieron en abril

y octubre (11.4 y 15.6 hojas m^{-2} , respectivamente), las cuales, difirieron significativamente entre sí y respecto a las medias de enero y julio (**Figs. 10 a y b**).

Con relación a la estructura de edades, se encontró lo siguiente: los brotes y las hojas seniles fueron las categorías con el menor número de individuos dentro de la población (0.7 y 1.1 hojas m^{-2} , respectivamente), difiriendo significativamente del resto; le siguieron en orden de importancia la clase juvenil, la juvenil-adulta y la adulta-senil (2.1, 2.05, 2.09 individuos m^{-2}), las cuales, no mostraron diferencias significativas entre si. Las hojas adultas fueron, en conjunto, la categoría de historia de vida más ampliamente representada durante el 2006 con 3.0 hojas m^{-2} (**Fig. 10 c**).

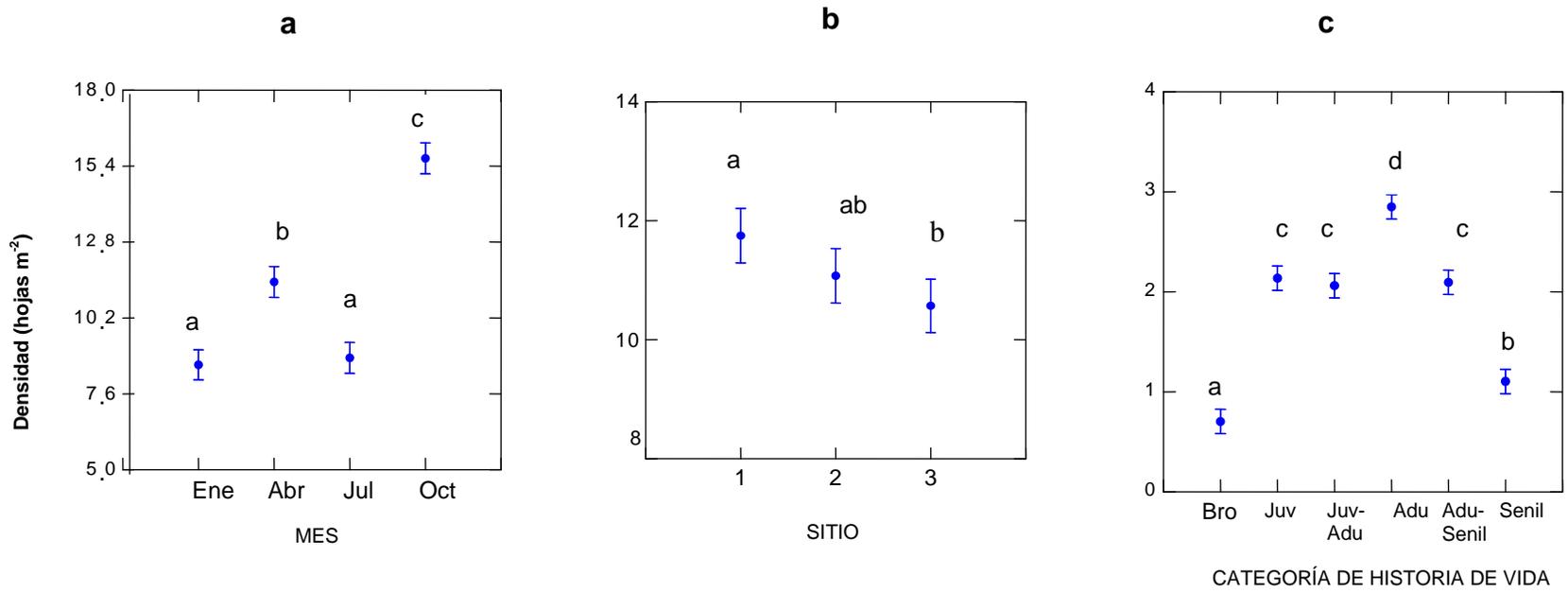


Fig. 10 a, b y c. Densidad de hojas de *P. caudatum* registrados en la REEE por mes, sitio y categoría de historia de vida.

En cada categoría de historia de vida, la densidad de hojas (individuos m^{-2}) fluctuó significativamente a lo largo del año (Tukey, $P < 0.05$) (**Fig. 11**). Así por ejemplo, la densidad promedio de brotes, registró su punto más bajo en enero y abril (0.1), incrementó significativamente en julio (1.0) y alcanzó un pico de abundancia en octubre (1.6). Respecto a la población juvenil, las densidades más altas se observaron en enero y octubre (2.4 y 3.3 hojas m^{-2}), cuyos valores promedio difieren significativamente entre sí y respecto a los de abril y julio (1.3 y 1.5 m^{-2}). La categoría juvenil-adulta estuvo bien representada en todos los censos, los cuales, mostraron diferencias significativas entre sí. La densidad más alta se registró en abril (3.7 individuos m^{-2}), en tanto que la más baja se obtuvo en julio (0.9 hojas m^{-2}). La fracción adulta alcanzó una de las densidades más altas en enero con 3.5 frondas m^{-2} , mostró una caída en abril (2.2), pero volvió a incrementarse en los siguientes dos censos (2.8 y 3.7 frondas m^{-2}). Los individuos seniles fueron más abundantes en la segunda mitad del año con 1.6 y 1.1 frondas m^{-2} , para julio y octubre, respectivamente.

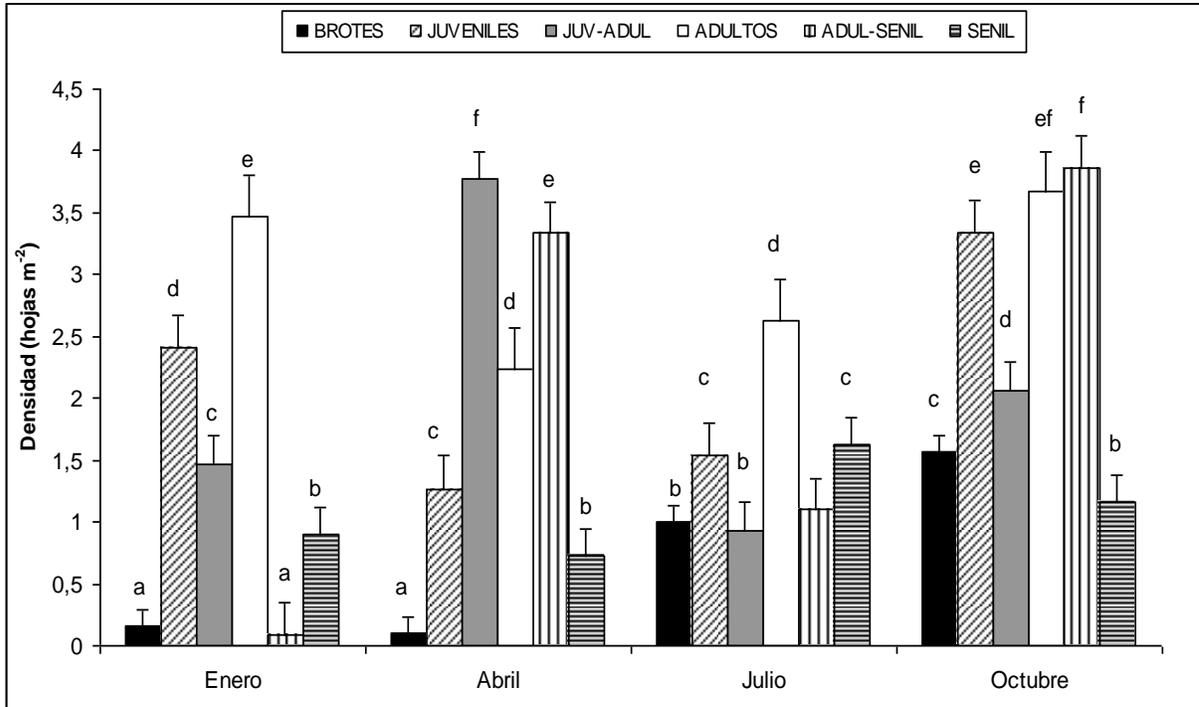


Fig. 11. Densidad de hojas de *P. caudatum* registradas por categoría de historia de vida durante los censos realizados en enero, abril, julio y octubre del 2006. Las barras denotan el error estándar. Las lluvias inician en mayo.

Al analizar los resultados por censo (**Fig. 11**) observamos lo siguiente:

En enero se registró la densidad más baja del año ($8.5 \text{ individuos m}^{-2}$) predominando la población juvenil y adulta, que representó el 28.3 y el 40.8%, respectivamente. Le siguió, en orden de importancia, la categoría de los juveniles-adultos y el de los seniles, que aportaron el 17.3% y el 10.7% a la población. Llama la atención el bajo porcentaje de brotes y de adultos-seniles, los cuales constituyeron el 1.8 y el 1.1% del total, siendo éste último el más bajo registrado en ese año. En abril, se produjo un incremento en la densidad de frondas, obteniendo un total de 11.4 m^{-2} , de las cuales, el 0.9% corresponde a brotes, el

11% a juveniles, el 19.5% a adultos y el 6.4% a seniles; las fases transicionales juveniles-adultos y adultos-seniles fueron las más ampliamente representadas en ese mes con el 32.9 y 29.2%, respectivamente. En julio muchas hojas mueren, por lo que se aprecia un descenso en la densidad de hojas (8.9 hojas m⁻²), con la mayoría en la categoría adulta (31.5%). Nuevos brotes (11.2%) emergen hasta llegar a su máximo en octubre, cuando se registró también la mayor densidad de hojas en la REEE (15.6 individuos m⁻²). De un total de 460 individuos, el 10% corresponde a brotes, el 21.3% a juveniles y el 13.2% a juveniles que se encuentran en transición hacia la fase adulta. En conjunto, la población adulta y la adulta-senil aportaron casi el 50% a la población durante ese mes.

La longitud promedio de las frondas no mostró diferencias significativas entre sitios (128.4, 133.6, 129.7; Tukey, $P = 0.17$), sin embargo, fluctuó entre meses, siendo significativamente diferentes las medias de enero y abril (131.5, 131.1), respecto a las de julio (135.3) y octubre (140.8), cuyas medias difieren entre sí (Tukey, $P = 0.059$). Por categoría fenológica, las longitudes promedio fueron: 105.2 (juveniles), 132.8 (juveniles-adultos), 186.6 (adultos), 162.7 cm (adultos-seniles) y 152.2 cm (seniles).

En lo que se refiere a su estado reproductivo, se observó que durante la mayor parte del año, la totalidad de la población adulta es estéril. Solo se detectaron individuos fértiles en el censo efectuado en julio. Los sectores que contribuyeron a la esporulación fueron los adultos (90%) y los adultos-seniles (23%). El porcentaje

de individuos fértiles mostró diferencias significativas entre sitios (28.9, 41.6 y 50.8 % en los sitios 1, 2 y 3, respectivamente) (Tukey, $P= 0.032$) (**Fig. 16**).

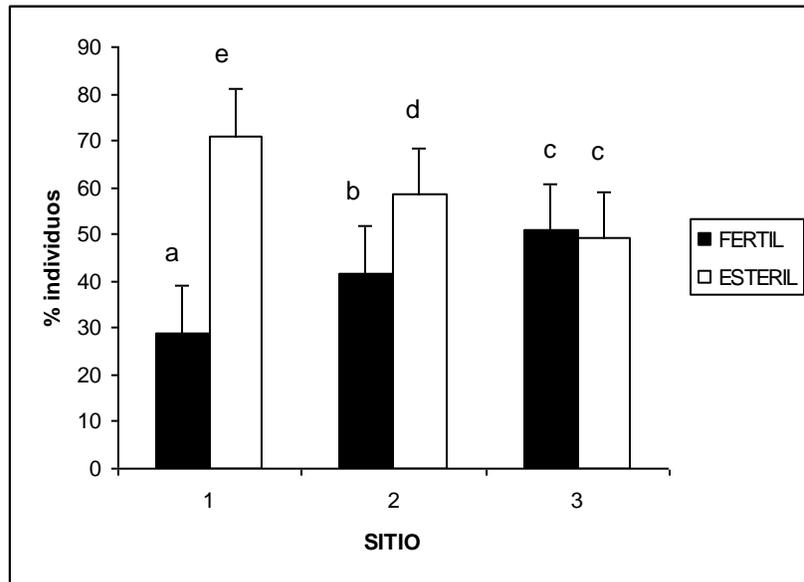


Fig. 12. Estado reproductivo de la población de hojas de *P. caudatum* en los sitios de estudio, durante el período de esporulación.

5. 5 Efecto del fuego sobre la germinación de las esporas

Comportamiento de la temperatura del suelo: Las temperaturas máximas registradas durante los doce incendios experimentales, así como su duración estuvieron influidas significativamente por la profundidad (ANOVA, $F = 34.1$, $P < 0.0001$), evidenciándose una relación negativa con respecto a la temperatura máxima y una relación positiva con respecto al tiempo de residencia de la temperatura máxima. La mayor variación térmica se registró en la superficie, donde la diferencia entre el valor máximo y mínimo fue de 290°C; sin embargo, en

los niveles inferiores, ésta fue estrechándose, por lo que el rango de temperatura máxima a 1 y 3 cm de profundidad fue de 30.4 y 16.2°C, respectivamente (**Fig. 13**).

El pulso de calor generado por el paso de las flamas, produjo un aumento importante de la temperatura del suelo en la superficie, donde ocurrió una temperatura máxima promedio de $172.2^{\circ}\text{C} \pm 25.8$; no obstante, con el incremento en la profundidad, la temperatura del suelo se redujo significativamente, por lo que a 1 y 3 cm las temperaturas máximas promedio fueron 42.02 ± 3.5 y $32.7^{\circ}\text{C} \pm 2.0$, respectivamente, sin diferencias significativas entre ambos niveles (Tukey, $P > 0.05$).

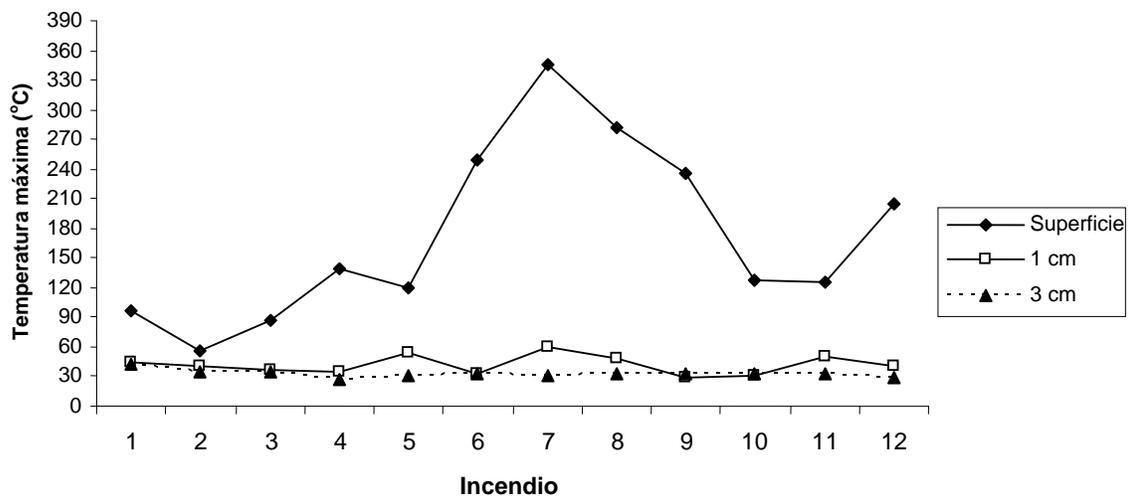


Fig. 13. Temperaturas máximas registradas en el suelo, durante doce incendios experimentales.

Aunque el tiempo de residencia (duración) de la temperatura máxima está relacionado positivamente con la profundidad, fue relativamente corto para las tres

profundidades. Así por ejemplo, en la superficie y a 1 cm, las temperaturas máximas se mantuvieron durante 1.2 y 1.4 minutos, respectivamente, mientras que a 3 cm el tiempo de residencia se elevó significativamente a 3.2 minutos.

Con el arribo de las flamas, la temperatura del suelo en la superficie se elevó súbitamente, por lo que las temperaturas máximas se registraron en un tiempo promedio de 6.1 minutos posteriores a la ignición, sin embargo, este breve pulso inicial de calor fue seguido por una rápida disminución de la temperatura (**Fig. 14a**). A una profundidad de 1 cm, las temperaturas máximas fueron alcanzadas 2.7 minutos mas tarde que en la superficie, pero, el descenso fue comparativamente mas lento que en ésta y, en algunos casos se requirieron varios minutos para retornar a la temperatura inicial (**Fig. 14b**). Por el contrario, a 3 cm el calor penetró lentamente produciendo un incremento mínimo y gradual de la temperatura del suelo, así que, las temperaturas máximas ocurrieron aproximadamente a los 22.3 minutos de iniciados los incendios (**Fig. 14c**).

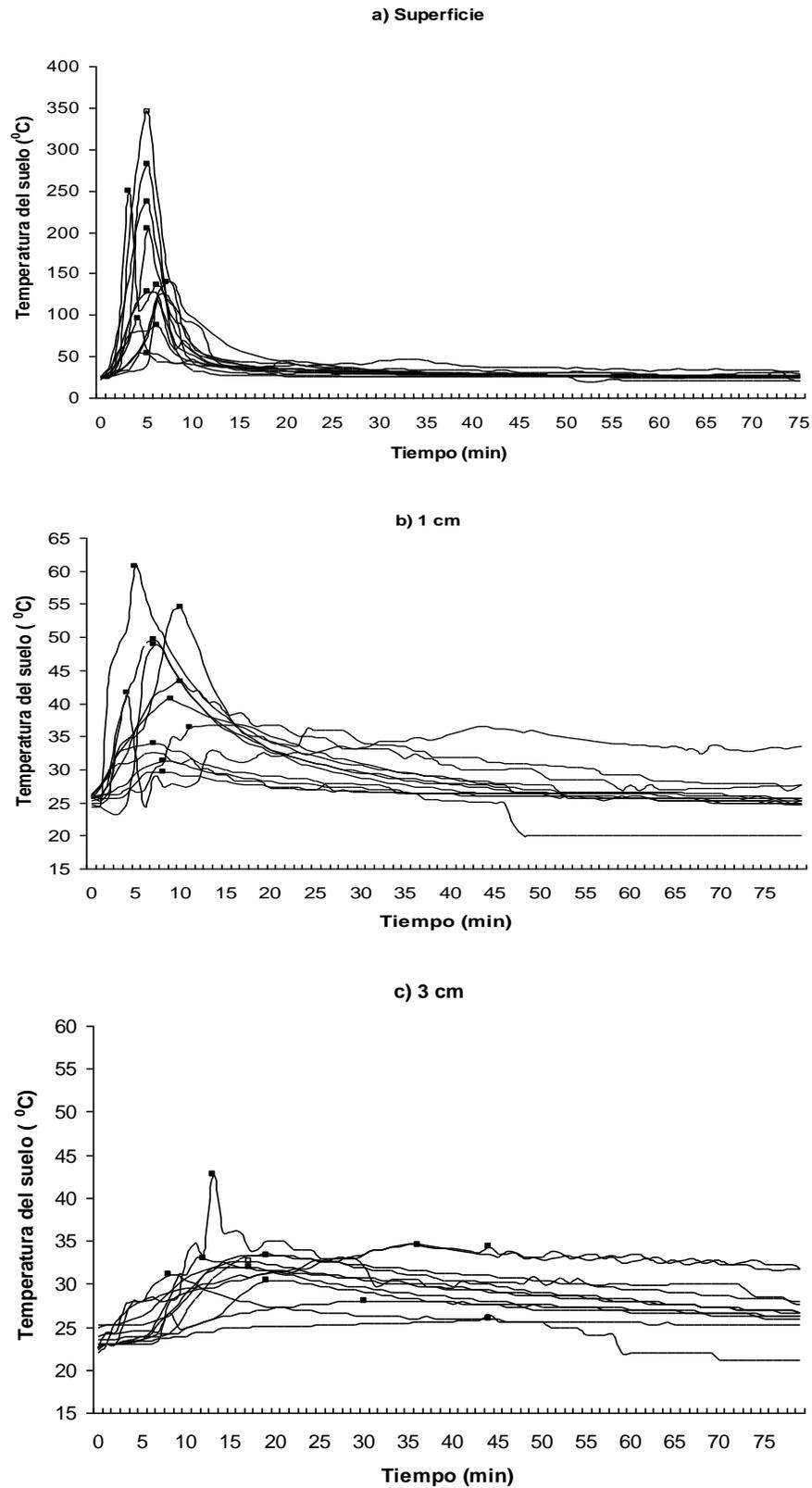


Fig. 14a, b y c. Temperatura del suelo durante 12 incendios experimentales, a diferentes profundidades: superficie (a), a 1 cm (b) y 3 cm (c). Los puntos indican la temperatura máxima.

Efecto de la temperatura y la profundidad sobre la germinación de las esporas

Las esporas de *P. caudatum* que estuvieron expuestas al calentamiento del suelo inducido por el tratamiento de quema germinaron en un intervalo amplio de temperatura (26.5 a 60°C), sin embargo, el porcentaje mas alto de germinación (89%) ocurrió en esporas que permanecieron enterradas a 3 cm, donde se registró una temperatura máxima de 33°C (Fig. 15).

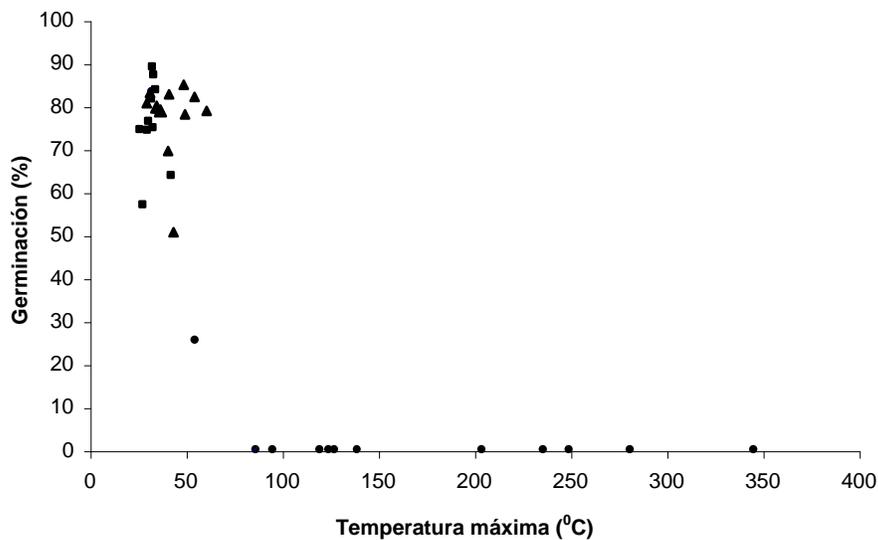


Fig. 15. Germinación post-fuego de las esporas de *P. caudatum* en relación con la temperatura máxima del suelo registrada durante 12 incendios experimentales a diferentes profundidades: (●) superficie, (▲) 1 cm, (■) 3 cm. n=36.

El análisis de regresión reveló que la profundidad y las temperaturas máximas alcanzadas durante los incendios tuvieron un efecto significativo sobre el porcentaje de germinación ($P < 0.001$). La ecuación final en el análisis de regresión por pasos que mejor explica la germinación post-fuego de las esporas

de *P. caudatum* es: $y = 1.55 + (0.331 \times \text{profundidad}) - (0.745 \times \text{temperatura máxima})$, donde y es la proporción transformada (arcoseno) de esporas germinadas. Esta ecuación brinda una buena predicción de la respuesta germinativa de las esporas de *P. caudatum* expuestas al calor generado por el paso de un incendio ($R^2 = 0.85$, $P < 0.001$).

Las esporas ubicadas en la superficie fueron severamente afectadas por la exposición directa a las flamas, provocando una alta mortalidad que derivó en una respuesta germinativa baja ($8.5\% \pm 1.3$). El incremento en la profundidad condujo a una drástica disminución de la temperatura del suelo, por lo que las esporas enterradas a 1 y 3 cm mostraron porcentajes de germinación significativamente más altos (77 ± 5.1) (Tukey, $P > 0.05$) en comparación con la superficie. La exclusión de fuego en los controles, produjo porcentajes de germinación significativamente más altos (86%), respecto a las esporas expuestas a los incendios, indicando claramente un efecto inhibitor del fuego sobre la germinación (**Fig. 16**).

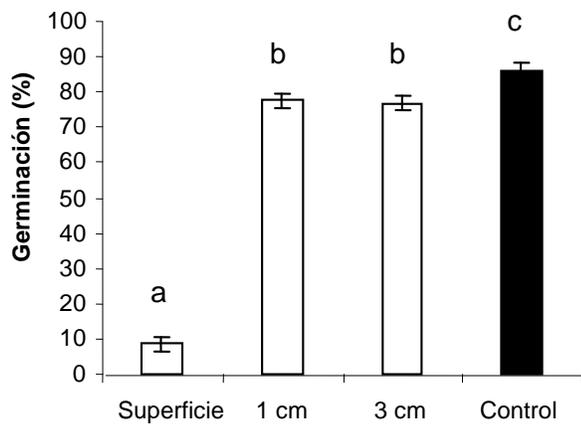


Fig. 16. Porcentaje de germinación de las esporas de *P. caudatum* enterradas en el suelo a tres profundidades (barras blancas), durante los incendios experimentales y de los controles (barras negras). Letras diferentes denotan valores significativamente diferentes a $P < 0.05$.

6. DISCUSIÓN

6.1 Esporulación y lluvia de esporas

La dinámica del agua regula virtualmente todos los procesos biológicos en la Península de Yucatán. La precipitación tiende a ser alta, pero muy estacional, lo cual, aunado a la naturaleza porosa de la roca caliza y a la ausencia de suelo, hace que una cantidad limitada de agua esté disponible para las plantas (Allen & Rincón, 2003). No es de sorprender entonces que los patrones fenológicos de muchas especies, incluyendo los de *P. caudatum* reflejen dicha estacionalidad.

La esporulación es quizá el evento mas fuertemente influenciado por la estacionalidad de la precipitación. Desafortunadamente, la fenología de la esporulación en los helechos y los procesos ecológicos que la determinan son quizá algunos de los aspectos menos explorados en la investigación sobre biología reproductiva de plantas (Page, 1982; Sato, 1982; Sharpe & Jernstedt, 1990; Mehltreter & Palacios-Ríos, 2003; Sawamura *et al.*, 2009). El único evento anual de liberación de esporas que presenta *P. caudatum* en la REEE es relativamente breve y está marcadamente sincronizado con el término de la estación seca y el inicio de la temporada lluviosa. Los esporangios comienzan a madurar aproximadamente dos meses antes de final de la estación seca, lo cual, favorece un óptimo desarrollo esporangial y la dehiscencia de los esporangios. Conway (1957) demostró que las frondas desarrolladas tardíamente formaron esporangios maduros en los meses de alta precipitación, sin embargo, las

condiciones para la apertura de los mismos fueron inadecuadas, provocando una escasa liberación de esporas. Ésta dependerá, por lo tanto, de una atmósfera seca que maximice la deshidratación de los tejidos de los esporangios, así como la expulsión y dispersión de sus esporas. Quizá por esta razón, en el sitio de estudio las esporas fueron liberadas gradualmente durante aproximadamente 30 días previos al inicio de las lluvias más intensas. Es crucial que la dispersión ocurra durante la temporada seca, ya que las esporas de *P. caudatum* son dispersadas con la asistencia casi exclusiva del viento.

Sin embargo, tras la dispersión, los helechos requieren de agua para la germinación de las esporas, el desarrollo de los gametofitos y la fertilización (Cousens *et al.*, 1988). De ahí la importancia de que los eventos posteriores a la liberación de las esporas estén puntualmente sincronizados con la disponibilidad de agua, que en lo subsiguiente será un factor crucial para el establecimiento de los gametofitos.

Los resultados de esta investigación indican que la lluvia de esporas de *P. caudatum* fue nula durante casi toda la estación seca, pero al final de ésta se registró un pico de abundancia (71 esporas cm⁻²), ocasionado por el comienzo del período de esporulación. Durante este breve período, la lluvia de esporas se caracterizó por: a) ser muy densa en vecindad inmediata de los esporofitos parentales, b) tener una tasa de deposición alta, c) mostrar un patrón de distribución verticalmente estratificado al interior de la población de esporofitos y d) porque su tamaño disminuyó drásticamente en función de la distancia a las

fuentes de esporas. Después de la esporulación, la abundancia de esporas en el aire disminuyó drásticamente, como lo demuestra el conteo de esporas en las trampas instaladas tres meses posteriores a la esporulación, contribuyendo muy poco al reclutamiento de propágulos en el suelo.

La producción de esporas en *Pteridium aquilinum* y los cambios en la concentración de la lluvia de esporas con relación a la altura fueron medidos por Gregory & Hirst (1957). Ellos cuantificaron durante el período de esporulación (finales de julio-finales septiembre) 36 esporas m^{-3} de aire a una altura de 2 m, en un sitio de Rothamstead, Inglaterra. Por su parte, McCartney & Lacey (1991) y Lacey & McCartney (1994) reportaron una concentración promedio diaria (entre agosto y octubre) de 750 esporas m^{-3} de aire y una máxima (en septiembre) de 1800 esporas m^{-3} de aire en trampas colocadas a una distancia de 2 m de las fuentes de esporas. Desafortunadamente no se pueden hacer comparaciones cuantitativas, respecto a los hallazgos de dichos autores, dado que ellos utilizaron unidades volumétricas y nosotros cuantificamos densidad de esporas depositadas por área. No obstante, podemos contrastar las generalizaciones. En ese sentido, ellos encontraron que la abundancia de esporas de *P. aquilinum* incrementó con la altura, reportando 2 y 8 esporas m^{-3} de aire, a 1 y 4 m sobre el nivel del suelo, respectivamente. Por el contrario, nuestros resultados señalan que la densidad de la lluvia de esporas y la altura están inversamente relacionados, por lo que se detectaron 34.5 y 5.5 esporas $\text{cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$, en las trampas colocadas a 1 y 3 m, respectivamente. La discrepancia probablemente se atribuye a la utilización de diferentes métodos para capturar esporas presentes en el aire y a la distancia a la

que fueron colocadas las trampas de esporas. Por ejemplo, McCartney & Lacey (1991) midieron la concentración de esporas empleando trampas automáticas volumétricas (tipo Burkard) y rotacionales en un campo de cultivo ubicado a 1.4 km de las fuentes de esporas, mientras que Gregory & Hirst (1957) utilizaron trampas de succión en un sitio localizado a una milla de la fuente de esporas mas cercana y varias millas de cualquier población grande. Por el contrario, nuestros datos proceden del monitoreo realizado al interior de la población de esporofitos, en vecindad inmediata de las fuentes de esporas, usando portaobjetos cubiertos con cinta adhesiva transparente como método de trampeo de esporas. Magraw *et al.* (1979) empleando la misma técnica, cuantificaron una cantidad similar de esporas ($56 \text{ esporas cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$) de *Dryopteris* a 1.5 m de altura.

A diferencia de sus hallazgos, los resultados de esta investigación indican que la concentración de esporas en el aire (lluvia) declina drásticamente al incrementar la distancia horizontal a las fuentes de esporas; aunado a esto, el patrón de estratificación vertical observado en vecindad inmediata de las fuentes de esporas, se hace menos evidente a 1 m de los esporofitos parentales y a partir de los 10 m ya no se detectaron diferencias en la abundancia de esporas a las tres alturas, sugiriendo que las escasas esporas que escapan del ambiente local para participar en los procesos de dispersión a larga distancia tienen una distribución mas homogénea.

El número de esporas de *P. caudatum* registrado en las trampas colocadas a diferentes distancias de la fuentes de esporas, confirma que la mayoría se

deposita en vecindad inmediata de los esporofitos parentales, pero también sugiere que la dispersión es muy limitada y que solo algunas escapan del ambiente local para ser llevadas a distancias y alturas considerables, participando en los procesos de dispersión a larga distancia. Por ejemplo, a tan solo 1 m de la población de esporofitos, la densidad de esporas declinó hasta un 96.6% y a 1 km solo se cuantificó el 0.07% de las esporas registradas al interior de la población. Estos resultados son consistentes con los de Conant (1978) y Peck *et al.* (1990), quienes concluyeron que en los helechos, la dispersión es tremendamente local (leptocúrtica) y que la mayoría de las esporas no alcanza hábitats favorables para la germinación y el desarrollo de los gametofitos.

Hay evidencias que indican que la dispersión al interior del bosque difiere en muchos aspectos de lo que ocurre en un terreno abierto (Raynor *et al.*, 1976) y quizá esto explica en parte, las altas tasas de deposición observadas en nuestra investigación. Por ejemplo, cuando el esporofito está contenido dentro del estrato herbáceo, la dispersión de las esporas se reduce drásticamente, debido a que la velocidad del viento disminuye por efecto de la vegetación (Raynor *et al.*, 1974a, b, 1976). Con relación a esto, es importante resaltar dos aspectos importantes en nuestro sitio de estudio: 1) Los esporofitos fértiles miden entre 1.6-2 m, por lo que forman parte del estrato herbáceo. Esto probablemente explica una densidad mayor de esporas en las trampas instaladas a 1 m de altura y una disminución significativa en las que se instalaron a 3 m, por encima de las frondas fértiles. 2) La población estudiada en la REEE es marginal, por encontrarse en el borde del bosque, junto a un camino, pero está rodeada de una densa vegetación arbustiva

y de algunos árboles que pudieron haber obstruido el flujo de aire, propiciando que las esporas contenidas en él se impactasen sobre el suelo o sobre la vegetación adyacente, favoreciendo la deposición local, más que la dispersión.

De acuerdo con Hamilton (1957), las mayores tasas de deposición de esporas de helechos ocurren durante las primeras lluvias que siguen a una temporada seca y cálida o cuando una nube de esporas encuentra condiciones de humedad durante su desplazamiento. Probablemente éste fue un factor adicional que favoreció una alta tasa de deposición al interior de la población de esporofitos, durante el monitoreo efectuado en julio. Las trampas colocadas en posición horizontal bajo las hojas fértiles de *P. caudatum* mostraron que en el área de estudio se incorporan al suelo unas $172.2 \text{ esporas cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

Es importante enfatizar que la presencia de esporas de *P. caudatum* a diferentes distancias de las plantas parentales confirma su potencial colonizador y, aunque su número es aparentemente bajo, al extrapolar los datos a superficies mayores, el resultado es una cantidad significativamente alta de proágulos en el aire. Así por ejemplo, a 1 km de la población de esporofitos, se detectaron entre 0.05 y $0.07 \text{ esporas cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$.

Este es el primer estudio que se realiza en México sobre la lluvia de esporas de helechos en general y de *Pteridium* en particular. Siendo *Pteridium* una planta que exhibe una marcada plasticidad morfológica y fisiológica a través de su rango de distribución, que además muestra una variabilidad muy grande en su potencial

reproductivo y de cuya fenología de la esporulación se conoce únicamente la contribución de Conway (1957), sería deseable e incluso imperativo emprender estudios a largo plazo que contemplen la producción, dispersión y deposición de la lluvia de esporas en localidades diversas, a diferentes alturas y distancias de las fuentes de esporas, bajo distintas condiciones meteorológicas y ambientales. Más aun, las investigaciones emprendidas en un futuro deberán contemplar no solo la abundancia de la lluvia de esporas, sino también su relación con los factores abióticos y dar seguimiento al establecimiento de los gametofitos producidos a partir de la lluvia de esporas hasta la producción de esporofitos para poder documentar cuantitativamente el éxito reproductivo y la contribución real de las esporas a los procesos de colonización, restablecimiento y regeneración.

6.2 Bancos de esporas del suelo

Las oportunidades para el establecimiento exitoso de *Pteridium* podrían incrementarse considerablemente si el suelo contuviera un reservorio de esporas viables con el potencial para germinar en cualquier época del año. Sin embargo, los resultados indican consistentemente un escaso número de esporas viables de *P. caudatum* en las muestras de suelo de los sitios, meses y profundidades analizados. Las densidades más altas se registraron durante el período de esporulación (julio) y en las muestras más superficiales (0-3 cm). Pero aún en ellas, el número de gametofitos desarrollados es muy bajo en comparación con el reportado en otros estudios sobre bancos de esporas de helechos (Leck & Simpson, 1987; Hamilton, 1988; Schneller, 1988; Dyer, 1994; Lindsay & Dyer,

1990; Milberg, 1991; Dyer & Lindsay, 1992; Bisang, 1996; Simabukuro *et al.*, 1998, 1999; Esteves & Dyer, 2003; Ramírez *et al.*, 2004). Con una producción de esporas calculada en 300,000 000 por hoja (Conway, 1957) y una tasa de deposición en el sitio de estudio de 172 esporas $\text{cm}^{-2} \text{día}^{-1}$ durante el período de esporulación, se esperaría encontrar un cuantioso banco de esporas en el suelo de El Edén, sin embargo, el cultivo de las muestras de suelo bajo condiciones lumínicas reveló que el tamaño de estos reservorios es muy pequeño, lo que nos llevó a proponer explicaciones plausibles. La pérdida de esporas por arrastre, especialmente durante las intensas precipitaciones del inicio de la temporada lluviosa - podría ser la causa más simple de la ausencia de esporas y/o de un número reducido de ellas en el horizonte superficial del suelo. Cabe también la posibilidad de una interacción alelopática entre los esporofitos de *P. caudatum* y sus propias esporas. Es bien sabido que *Pteridium* produce altos niveles de compuestos alelopáticos hidrosolubles, los cuales, podrían ser llevados al interior del suelo y resultar autotóxicos, impidiendo la germinación de las esporas (Davidonis, 1972; Gliessman & Muller, 1978; Munther & Fairbrothers, 1980). Una alternativa es que las esporas de este helecho no sobreviven por mucho tiempo en el ambiente edáfico natural debido a factores, tales como: muerte fisiológica, depredadores o a sus atributos fisiológicos. Este último punto parece ser de la mayor relevancia, pues *Pteridium* es uno de los pocos helechos cuyas esporas pueden germinar tanto en presencia de un estímulo luminoso, como en ausencia de luz (Weinberg & Voeller, 1969). De ocurrir lo segundo, la consecuencia lógica sería que tras la dispersión, las esporas se incorporasen al suelo y al quedar sepultadas, la oscuridad indujere la germinación, consumiendo el banco.

Varios autores como Conway (1949), Dyer (1979), Weinberg & Voeller (1969), Lindsay *et al.*, (1995) han reportado niveles importantes de germinación de esporas de *Pteridium* en la oscuridad y algunos experimentos indican que en ciertas localidades, todas las esporas generadas en un año particular son capaces de germinar sin un estímulo luminoso. Esporas recolectadas en una misma localidad, en años distintos difieren considerablemente en el porcentaje total de germinación y en el porcentaje de esporas capaces de germinar en la oscuridad; lo mismo ocurre con esporas recolectadas en el mismo año, pero en diferentes localidades (Lindsay *et al.*, 1995). Solamente ha sido muestreada con regularidad una localidad escocesa (Loch Venachar), pero es intrigante el hecho de que las muestras indican un porcentaje de germinación significativamente inferior en la oscuridad que en la luz. Adicionalmente, se ha demostrado que en *Pteridium aquilinum* y algunos otros helechos, la germinación en la oscuridad puede ser inducida por anteridiógenos (Döpp, 1950, 1959, 1962; Näf, 1979; Schneller, 1988; Schraudolf, 1985; Schneller *et al.*, 1990), hormonas producidas por los gametofitos, capaces de sustituir el requerimiento de luz en esporas que subyacen en el suelo. De no existir otro factor que limite la germinación, el costo ecológico sería la ausencia de un banco persistente de esporas en el suelo. Sin embargo se requieren muestreos adicionales en diversas localidades y en años diferentes, pues la lluvia de esporas capaces de germinar en la oscuridad varía considerablemente dependiendo de las plantas y de los años. Esto puede darle a *Pteridium* una ventaja competitiva sobre otras especies, en ciertas épocas o bajo ciertas condiciones. Si las esporas producidas en diferentes lugares difieren en su

capacidad de germinar en la oscuridad, la planta tendría un banco de esporas de vida corta y media (Sheffield, 1996). Se ha asumido que el fotoblastismo facultativo de sus esporas, junto con la capacidad de germinar y de crecer con mayor rapidez, da a *Pteridium* una “ventaja” sobre otros helechos, cuyas esporas requieren del estímulo luminoso (Lindsay *et. al.*, 1995). Si esta planta también produjera algunas esporas incapaces de hacerlo así, la especie tendría lo mejor de ambas condiciones, pues la producción de gametofitos sería rápida y continua.

Nuestros resultados concuerdan con este planteamiento y sugieren que, de formarse bancos de esporas, estos son principalmente de vida corta; sin embargo, no puede ignorarse el hecho de que algunas (quizá la excepción o la minoría) sobreviven y permanecen latentes en el interior del suelo durante varios meses posteriores a su liberación, para constituir un banco de vida media. Este último caso se corrobora particularmente en las muestras de enero y abril, que desarrollaron entre 0.01 y 0.1 gametofitos cm^{-2} en los primeros 3 cm del suelo, aun cuando en el aire no se detectaron esporas de *P. caudatum*. Por lo tanto, los gametofitos observados en las muestras de suelo de estos meses solo pudieron haber provenido de la germinación de esporas que fueron depositadas en la temporada de esporulación previa (2005).

No obstante, la mayoría de las esporas que se depositaron durante el período de esporulación sucumbieron o germinaron rápidamente como lo demostró el cultivo de las muestras de suelo colectadas tres meses después (octubre), donde se detectó una cantidad muy baja de gametofitos (0.1 cm^{-2}). Los bancos más

grandes se encontraron en las muestras más superficiales de julio, donde las densidades de gametofitos fueron 1.7, 0.7 y 0.18 cm⁻² en los tres niveles de profundidad.

Aunque dichas densidades son, en apariencia bajas, se encuentran dentro del rango indicado por Schneller *et al.* (1990) para que se produzca fertilización intergametofítica. Estudios experimentales realizados con *P. aquilinum* señalan que los anterozoides nadan a una velocidad de 0.1- 0.2 mm seg⁻¹ y que permanecen viables por al menos 4-8 minutos (Brokaw, 1969). Por lo tanto, para que se produzca el entrecruzamiento es necesario que dos gametofitos compatibles se encuentren a una distancia de 4 a 8 cm, lo cual, ocurriría a una densidad de esporas en el suelo mayor a 0.25 cm⁻².

En todos los casos, el número de esporas germinadas (gametofitos) fue mayor en las muestras de suelo de los tres primeros centímetros y decreció significativamente con la profundidad, estando ausentes en la mayoría de las muestras extraídas a partir de los 6 cm. El patrón de distribución vertical de las esporas en el suelo es consistente con los resultados de otras investigaciones, que reportan una reducción progresiva del tamaño de los bancos en relación con la profundidad (Hamilton, 1988; Dyer & Lindsay, 1992; Dyer, 1994; Ramírez *et al.*, 2004). Dicho patrón podría atribuirse simplemente al restringido movimiento descendente de las esporas hacia los horizontes más profundos del suelo. Dyer & Lindsay (1992) señalan que excepto en situaciones donde hay una rápida deposición de suelo, el reclutamiento de esporas en los bancos es mas bien el

resultado de la percolación, es decir, del transporte pasivo de esporas hacia el interior del suelo a través del agua de lluvia. Las bajas tasas de deposición de suelo en la Península de Yucatán (Perry *et al.*, 2003) sugieren que la percolación podría ser el principal mecanismo por el que las esporas entran al suelo en el sitio de estudio. Otra explicación considera que una reducción progresiva de la viabilidad de las esporas con la profundidad, puede atribuirse al tiempo de permanencia en el suelo (Esteves & Dyer, 2003). Las esporas más longevas estarían en los horizontes más profundos y las producidas recientemente en los horizontes superficiales, reflejando la secuencia con la que fueron depositadas. De ahí que una pérdida de la viabilidad en las esporas mas longevas, sería la causa de ésta disminución.

Si la viabilidad de las esporas y el tamaño de los bancos del suelo son aspectos de la mayor relevancia para la colonización en plantas pioneras como las malezas, valdría la pena preguntarse ¿Cuál es el significado de un banco de esporas de vida corta y media para una especie con liberación estacional de esporas como *P. caudatum*? Un reservorio de esporas viables en el suelo crea la posibilidad de establecerse en cualquier época del año. Pero en el caso de *P. caudatum* la mayoría de las esporas germina inmediatamente después de la liberación, cuando existen condiciones favorables (luz, temperatura y humedad) para la germinación y el desarrollo de los gametofitos. No obstante, en un ambiente estacional dichas condiciones pueden llegar a ocurrir irregularmente en el año o no coincidir con el período de liberación de esporas. Por lo tanto, un retraso en la germinación de algunas de sus esporas daría a este helecho la

posibilidad de establecerse en cualquier otro momento que resultase favorable, tras un disturbio en el suelo. Esto podría resultar particularmente ventajoso para una especie que crece en un área expuesta recurrentemente a disturbios de gran magnitud, como incendios forestales o huracanes, los cuales, proveen sustratos desnudos óptimos para la colonización. El estudio de Watkins *et al.* (2007) demuestra la importancia de los disturbios para el establecimiento de gametofitos de especies tropicales de helechos. Un disturbio no solo remueve mecánicamente el suelo exponiendo el banco de esporas, sino que también produce un hábitat libre de competidores y crea “sitios seguros” para la germinación de las esporas y el establecimiento de los gametofitos.

Aunque los bancos de esporas de helechos juegan un papel importante en el éxito reproductivo de muchas especies (Dyer & Lindsay, 1992), algunos estudios señalan que en los bosques tropicales estacionalmente secos, los bancos de propágulos del suelo juegan un papel reducido en la regeneración natural debido a que la mayoría de las semillas y esporas tienen una latencia corta y pierden su capacidad de germinación rápidamente, (Rico-Gray & García-Franco, 1992; Skoglund, 1992; Millar, 1999; Ceccon *et al.*, 2006). Los resultados de esta investigación permiten concluir que si bien esto es cierto, no podemos subestimar –en el caso de *P. caudatum*– a las escasas esporas que sobreviven en el suelo durante algunos meses posteriores a la liberación. Una sola espora capaz de germinar y establecerse exitosamente puede llegar a formar en los siguientes seis meses un esporofito perenne (Braid & Conway, 1943; Conway, 1949), con la potencialidad de producir millones de esporas en la siguiente temporada

reproductiva (Conway, 1952, 1957) y con la capacidad de formar continuamente hojas a partir de un rizoma que crece indefinidamente y que puede sobrevivir cientos de años (Oinonen, 1967 a, b; Page, 1986; Sheffield *et al.*, 1989), confiriéndole una gran capacidad de invasión. *P. caudatum* puede no generar un banco de esporas de vida larga como los de otros helechos, pero puede responder a una amplia variedad de condiciones ambientales.

Se requieren estudios que permitan evaluar la viabilidad de las esporas en el ambiente edáfico natural y bajo diferentes condiciones ambientales, a través de su rango de distribución. El suelo donde están contenidas las esporas no es un medio estático, es por el contrario un ecosistema vivo y sumamente dinámico donde sus componentes (agua, minerales, iones, coloides, invertebrados, raíces, etc.) están en constante interacción (Hausenbulla, 1978). Por lo tanto, la influencia de la temperatura, la luz, la humedad y otros factores abióticos y bióticos intrínsecos también requieren ser investigados (Sheffield, 1996) ya que podrían tener un efecto directo en la viabilidad y longevidad de las esporas.

6.3 Monitoreo de la población de hojas

Los resultados del censo de la población de hojas en la REEE permiten concluir que algunos parámetros poblacionales y morfométricos de *P. caudatum* muestran marcadas fluctuaciones a lo largo del año. Así por ejemplo, la densidad de hojas difirió significativamente entre meses (censos), registrando un punto máximo en octubre (15.6 frondas m⁻²) y un mínimo en enero (8.5 frondas m⁻²).

Dichas fluctuaciones podrían atribuirse a diversos factores, como por ejemplo variaciones estacionales en los parámetros ambientales que influyen la regeneración de hojas (Watt 1964, 1976), a cambios en el patrón de emergencia, mortalidad y competencia entre frondas que crecen vigorosamente (Atkinson 1989), a variaciones en el contenido de carbohidratos de los rizomas que forman hojas (Williams & Foley, 1976) o a cambios en la disponibilidad de espacio como resultado de disturbios, etc. Así, las altas densidades observadas en octubre podrían estar relacionadas con un elevado porcentaje de regeneración en los meses de mayor precipitación en la REEE o con la ocurrencia de huracanes (Whigham *et al.*, 2003), los cuales, tienen un impacto profundo sobre la dinámica de las plántulas al introducir variación espacial y temporal en las condiciones ambientales del sotobosque (Comita *et al.*, 2009). Los huracanes destruyen toda la vegetación y *Pteridium* toma ventaja rápidamente de las condiciones creadas después del disturbio, llegando a establecerse en un período muy corto y antes que el resto de sus competidores. La baja cantidad de brotes en enero indica que el muestreo cada 3 meses fue demasiado distanciado para observar las hojas cuando brotan. Por ejemplo, el alto número de juveniles en abril, debe haber sido brote en febrero o marzo, pero todavía no habían emergido en enero.

Atkinson (1989) evaluó la densidad de frondas de *P. aquilinum* en Malvern Hills, Inglaterra, reportando densidades mínimas en mayo (5 individuos m⁻²) y máximas en agosto (35 individuos m⁻²). Por su parte Le Duc *et al.*, (2000) reportaron densidades promedio que fluctuaron entre 18.9 - 80.1 frondas m⁻² en varias localidades de ese mismo país. Tolhurst (1990) evaluó la dinámica de la

población de frondas de *P. esculentum* (Forst.) Diels en Victoria, Australia durante 5 años consecutivos pero no encontró cambios significativos en la densidad, la cual, osciló entre 0.5 y 1.5 frondas m⁻². Todos estos valores distan mucho entre sí y respecto a los encontrados en la REEE. Algunos autores señalan que diferencias en la morfología y en la densidad de frondas probablemente reflejan adaptación a un amplio rango de condiciones lumínicas y de humedad (Daniels, 1986; Pitman & Pitman, 1986; Roberts, 1986). Es bien sabido que *Pteridium* crece vigorosamente en áreas abiertas, de alta intensidad lumínica, pero su abundancia declina considerablemente en condiciones de sombra, restringiendo su crecimiento y expansión. La tolerancia de este helecho a una diversidad de condiciones ambientales también se refleja en la altura de sus esporofitos, los cuales, pueden alcanzar desde unos cuantos centímetros en zonas montañosas o exceder los 4 m en algunos sitios a bajas altitudes (Marrs & Watt, 2006).

En el área de estudio la longitud promedio de los esporofitos no cambió significativamente entre sitios, aunque fluctuó moderadamente entre meses. Así por ejemplo, las medias de enero, abril y julio son muy similares (131-135 cm) y no difieren del valor promedio más alto registrado en octubre (140.8 cm), período en el que se registraron los individuos de mayor talla dentro de la población (186.6 cm). Tomando en cuenta ambos criterios (densidad y tamaño de las frondas) podría decirse que *P. caudatum* alcanzó un mayor potencial competitivo (dominancia/vigor) en octubre, por ser el mes en que se observaron las mayores densidades y las frondas mas grandes, mientras que en enero una disminución

relativamente ligera del tamaño de las frondas, estuvo acompañada de una reducción significativa de la densidad.

Algunos autores consideran que variables como la densidad, la longitud y la biomasa foliar pueden ser usados por los administradores de recursos para evaluar el grado de invasión de *Pteridium*. Así, una abundancia menor a 10 individuos m^{-2} , nos habla de una invasión moderada, cuyo control resulta factible en términos monetarios y biológicos (Pakeman *et. al.*, 2002). En la REEE, la invasión podría considerarse como moderada, dado que la densidad promedio de hojas fue $11.7 m^{-2}$ y la longitud promedio de los esporofitos adultos fluctuó entre 150 y 186 cm. Por su parte, Le Duc *et al.* (2000), recomiendan que antes de iniciar cualquier programa de control del helecho, se determine su productividad en términos de longitud de frondas y/o biomasa foliar. Si las hojas miden más de 1 m o si se incrementa la densidad después del tratamiento, entonces existen serios problemas para su control. Los resultados más prometedores derivarán del tratamiento de sitios que todavía contengan un número importante de especies. El área donde se desarrolló ésta investigación corresponde a un bosque secundario estacionalmente seco, que conserva todavía una diversidad biológica importante, por lo que *Pteridium* aún no es dominante en el paisaje. En este sentido sería muy importante realizar también un censo de la vegetación asociada, con el propósito de evaluar el estatus del helecho dentro de la comunidad, y por ende, su posición en el contexto sucesional.

El trabajo de Bremer (2004) resalta la importancia del monitoreo poblacional a largo plazo (> 5 años), no obstante, el análisis transversal o de período, y más específicamente la estructura de edades son particularmente útiles para describir el estado actual de la población y cómo cambiará en un momento determinado.

El análisis de la estructura de edades reveló que la población de hojas que se desarrolla en la REEE es esencialmente juvenil y adulta. La categoría de hojas adultas constituye casi el 30% del total, siendo el más ampliamente representado en el 2006. No obstante, la fracción juvenil y la juvenil que transita hacia la fase adulta, aportan en conjunto más del 35% al total de la población. Estas dos categorías son muy importantes, dado que serán las que determinen la tasa de reclutamiento, es decir, la proporción de individuos que se sumará a la población reproductiva y, por ende, la que será potencialmente capaz de generar nuevos individuos. De acuerdo con Aguraiuja (2001), la proporción de juveniles es un excelente indicador de la condición de la población. Así por ejemplo, cuando el número de juveniles es igual o mayor a dos terceras partes de la población adulta más la población de brotes, entonces la población en su conjunto se encuentra en buenas condiciones; pero si la proporción de juveniles es significativamente menor a la suma de ambos sectores, entonces la población experimenta fluctuaciones o está siendo perturbada por algún factor. Claramente, la población que se desarrolla en El Edén podría catalogarse como “estable” de acuerdo con el criterio de Hegland *et al.* (2001) y Aguraiuja *et al.* (2004), siendo entonces una población sana, en equilibrio, con un balance entre eventos de colonización y extinción, lo

cual debería tomarse en cuenta al desarrollar estrategias de manejo y/o rehabilitación de áreas invadidas por *P. caudatum*.

Llama la atención el hecho de que los extremos de la población (brotes y seniles) tuvieron una baja representatividad en todos los censos (0.7 y 1.1 individuos m⁻², respectivamente). El más alto porcentaje de brotes ocurrió en octubre, indicando que la regeneración podría estar concentrada en los meses de mayor precipitación. La disponibilidad de agua es el factor clave que limita a las pteridofitas en general pero, especialmente a las que crecen en áreas tropicales estacionalmente secas, determinando sus adaptaciones en relación al uso específico del hábitat y la periodicidad estacional de crecimiento y dormancia (Kornás, 1985). La regeneración de *P. caudatum* evidentemente sigue el modelo llamado “ventana de oportunidad” (Jelinski & Cheliak, 1992), donde el reclutamiento es un evento escaso y solo ocurre en años o en situaciones particularmente favorables.

Hay que considerar también que los estadios juveniles (plántulas/brotes) son siempre los más vulnerables a factores como períodos de sequía, depredación o daño mecánico (por ejemplo, pisoteo por vertebrados silvestres). Por lo tanto, la proporción de brotes (plántulas) y de seniles debe considerarse con cierta reserva porque no refleja adecuadamente el estado de la población. Otros atributos como el análisis de la estructura la población y el cociente de individuos infértiles/fértiles parecen ser más apropiados para evaluar la condición de las poblaciones de helechos en el corto plazo (Agurajuja *et al.*, 2004).

En lo que se refiere a su estado reproductivo, se observó que durante la mayor parte del año, la población es infértil, no obstante, durante el período de esporulación el 40.4% de la población formó esporangios, siendo el 90% población adulta y el 23% población adulta en transición a la fase senil.

El conocimiento del estatus actual de la población, así como la prospección de su dinámica en un futuro, son aspectos de la mayor relevancia para la creación, diseño e implementación de estrategias de manejo y/o control en el corto, mediano y largo plazo. No obstante, la demografía de helechos es todavía un campo de investigación muy joven y la dinámica poblacional de *Pteridium* en los trópicos ha sido pobremente estudiada. Es indispensable dar seguimiento a la población de esporofitos durante al menos dos años consecutivos para tener elementos que nos permitan predecir la dinámica de la regeneración de hojas, la tasa de reclutamiento, la estructura de edades y otros aspectos demográficos. En realidad se puede hablar de tendencias después de por lo menos 5 años de estudio. En un lapso mas corto, las variaciones pueden reflejar fluctuaciones interanuales estocásticas en parámetros ambientales como la precipitación, la temperatura, o la ocurrencia de eventos como huracanes, incendios forestales, etc.

6.4 Efecto del fuego sobre la germinación de las esporas

Nuestros resultados revelaron que durante el paso de un incendio, dos factores son determinantes para la conservación de la viabilidad de las esporas de *P.*

caudatum presentes en el suelo: la profundidad a la que se encuentran y las temperaturas máximas alcanzadas.

Los incendios experimentales produjeron un aumento importante de la temperatura del suelo en la superficie (Fig. 3a), que resultó letal para la mayoría de las esporas de *P. caudatum* expuestas al paso de las flamas. Sin embargo, a 1 y 3 cm de profundidad, el suelo actuó como un poderoso aislante que restringió el incremento de la temperatura y permitió que las esporas enterradas retuvieran su viabilidad, lo que se tradujo en un alto porcentaje de germinación (77%). Las propiedades aislantes del suelo durante un incendio están ampliamente documentadas (Baskin & Bassin, 1998; Bradstock *et al.*, 1992; Bradstock & Auld, 1995; Williams *et al.*, 2004) y, en el contexto de la Península de Yucatán, es probable que éste factor adquiera una mayor relevancia debido a que los bancos de propágulos (esporas, semillas, yemas, etc.) y el sistema de rizomas están inmersos en una delgada capa de suelo mineral (< 20 cm) o sobreviven en los intersticios de la roca caliza (Allen *et al.*, 2003), siendo ésta la única protección contra los efectos letales de las altas temperaturas inducidas por el fuego.

Este es el primer estudio que analiza la relación entre la temperatura alcanzada durante un incendio y la germinación de las esporas de los helechos y, solo unos cuantos han investigado el efecto *per se* de la temperatura sobre la germinación de las esporas de *Pteridium* (Conway, 1949; Dyer, 1979), indicando que estas son capaces de germinar en un amplio rango de temperaturas que van desde 1°C hasta 35°C. Nuestros resultados sugieren que, durante un incendio, las esporas

de *P. caudatum* toleran temperaturas mayores (por ejemplo, a 1 cm la temperatura promedio fue de 42°C), reteniendo su viabilidad y mostrando un alto porcentaje de germinación. También se demostró que el fuego no es un requerimiento indispensable para la germinación, pues esporas no expuestas a los incendios (controles) tuvieron un porcentaje de germinación más alto que las esporas expuestas al calentamiento del suelo por efecto del fuego, a cualquier profundidad.

En bosques tropicales estacionalmente secos, las esporas y semillas enterradas en el suelo seco podrían ser más tolerantes al calor generado por un incendio debido a que se encuentran deshidratadas y metabólicamente inactivas durante una gran parte del año (Garwood, 1983). Este es un aspecto de la mayor relevancia, pues en los trópicos las quemadas prescritas para la preparación de suelos destinados a la agricultura se realizan durante la estación seca (Otterstrom *et al.*, 2006), período en el que los incendios alcanzan una mayor intensidad y ocurren las temperaturas elevadas (Williams *et al.*, 2004) con consecuencias importantes para la germinación.

Investigaciones efectuadas en una amplia variedad de ecosistemas muestran que la temperatura del suelo durante un incendio es altamente variable (Cautinho, 1978; Miranda *et al.*, 1993; Gimeno-García *et al.*, 2004) y que depende, en gran medida, de la carga combustible y la intensidad de la quema (Massman *et al.*, 2003, Busse *et al.*, 2005). En nuestro sitio de estudio, a través de una carga combustible de hojarasca equivalente a 1.2 kg m⁻², se produjeron temperaturas

promedio de 172, 42 y 32.7°C en la superficie, a 1 y a 3 cm de profundidad, respectivamente (Ramírez Trejo *et al.*, 2010). En un bosque tropical estacionalmente seco de Bolivia, Kennard & Gholz (2001) utilizaron una carga combustible de 2.2 kg/m² e indujeron una temperatura de 225°C en la superficie, pero no detectaron un incremento sustancial a 3 cm de profundidad.

El comportamiento de la temperatura del suelo a diferentes profundidades - evidenciado en este estudio-, es consistente con los resultados de otras investigaciones que reportan temperaturas altas, de corta duración en la superficie y temperaturas menores con períodos de exposición más prolongados en los horizontes inferiores (Portlock *et al.*, 1990; Bradstock *et al.*, 1992; Bradstock & Auld, 1995). El intervalo de tiempo durante el cual, los propágulos están expuestos al calor producido por un incendio puede influenciar las tasas de germinación y/o mortalidad de los propágulos (Zabkiewicz & Gaskin, 1978; Lonsdale & Millar, 1993). Sin embargo, en este trabajo, la duración de las temperaturas máximas no afectó significativamente el porcentaje de germinación de las esporas de *P. caudatum*, corroborando los resultados de Keeley *et al.* (1985) y Odion & Davis (2000), respecto a que los propágulos del suelo parecen ser mas sensibles a las temperaturas máximas que a la duración del calentamiento. No obstante, es importante considerar que ambas variables pueden afectar a diferentes especies, en diferentes formas (Lonsdale & Miller, 1993).

El crecimiento vegetativo es indiscutiblemente un importante mecanismo que explica la regeneración de *P. caudatum* (Dyer, 1989). Sin embargo, nuestros

resultados sugieren que las esporas enterradas de 1-3 cm de profundidad, podrían eventualmente germinar y llegar a establecerse. En este caso, el reestablecimiento post-fuego podría también ser el resultado de reproducción sexual, lo que implicaría que algunos parches dominados por *Pteridium* constituyen verdaderas poblaciones y no ramets individuales.

Por otro lado, nuestros resultados del estudio de los bancos de esporas confirman la existencia de reservorios de esporas viables de *P. caudatum* en el suelo de la REEE, algunas de las cuales, conservan su viabilidad varios meses después de su deposición en el suelo. Luego entonces, en un plan de manejo de esta maleza hay que considerar que a escasos centímetros de la superficie, dichas esporas podrían estar a salvo del calor generado por un incendio y que incluso algunas actividades como las asociadas a la agricultura y manejo del bosque o aquellas diseñadas para erradicar al helecho, podrían promover la colonización, al crear numerosas oportunidades para la germinación de las esporas y el establecimiento de los gametofitos, después de cualquier forma de disturbio en el suelo. Esas esporas podrían ser suficientes en una especie perenne, de vida larga, para que nuevas poblaciones se establezcan y se expandan (Dyer, 1989).

De nuestros experimentos podemos concluir que el fuego no es un requerimiento indispensable para la germinación de las esporas de *P. caudatum*, sin embargo, podría afectar la viabilidad de las que se encuentran sepultadas en el horizonte superficial del suelo. El grado de impacto dependerá de la profundidad a

la que se encuentran las esporas y de las temperaturas alcanzadas durante un incendio. En este estudio se encontró que a tan solo 1 y 3 cm de profundidad, la temperatura del suelo durante las quemas experimentales se elevó a 42 y 32.7 °C, respectivamente, permaneciendo durante 1.5 y 3 minutos, condiciones que disminuyeron casi en un 10% el porcentaje de germinación, respecto de los controles. Si un alto porcentaje de esporas permanece viable tras el disturbio, como lo demostró la presente investigación, entonces el reestablecimiento post-fuego podría ocurrir no solo por mecanismos vegetativos, sino también mediante la germinación de las esporas procedentes del banco residual, un hecho que podría explicar parcialmente la facilidad con la que esta especie coloniza campos recurrentemente incendiados en la Península de Yucatán.

7. CONCLUSIONES

Los resultados de la presente investigación permiten concluir que las esporas de *P. caudatum* presentes en la lluvia y en los bancos del suelo tienen un alto potencial colonizador y juegan un papel importante en la dinámica sucesional de esta invasora, contribuyendo, en parte, a la expansión de sus poblaciones, al reestablecimiento en áreas previamente invadidas y a la colonización de nuevos sitios en la Reserva Ecológica El Edén.

- *P. caudatum* presenta un evento anual de producción y liberación de esporas, el cual, está marcadamente sincronizado con el término de la estación seca y el inicio de la temporada lluviosa. Durante este breve período se registró una lluvia muy abundante de esporas en vecindad inmediata de los esporofitos parentales, pero ésta disminuyó al incrementar la altura y la distancia a las fuentes de esporas.
- En la estación seca (enero y abril) no se registraron esporas de *P. caudatum* y una cantidad muy limitada de esporas permaneció en el aire tres meses después de la esporulación.
- Se confirmó la existencia de esporas viables de este helecho en la REEE, sin embargo, el tamaño de estos reservorios fue pequeño en los meses, sitios y profundidades analizados.
- Los bancos más grandes se encontraron durante la estación fértil (julio) y en las muestras de suelo superficiales (0-3 cm).

- El escaso número de gametofitos observados en las muestras de suelo sugiere que, éstos son fundamentalmente de vida corta. Sin embargo, algunas esporas permanecen viables en el suelo varios meses posteriores a la deposición, confirmando la existencia de un pequeño banco persistente.
- Para una planta perenne, de vida larga, las esporas que subsisten viables en el suelo y las que son dispersadas lejos de los esporofitos parentales, son suficientes para permitir el establecimiento y la expansión de nuevas poblaciones.
- La población de hojas de *P. caudatum* que se desarrolla en El Edén podría catalogarse como “estable”, lo cual debería tomarse en cuenta al desarrollar estrategias de manejo y/o rehabilitación de áreas invadidas por *P. caudatum*.
- También se demostró que tras el paso de un incendio, el suelo actúa como un poderoso aislante, restringiendo el incremento de la temperatura hacia los horizontes inferiores, por lo que, dos factores son determinantes en la supervivencia y conservación de la viabilidad de las esporas presentes en el suelo: la profundidad a la que se encuentran y las temperaturas máximas alcanzadas.

8. RECOMENDACIONES DE MANEJO

Los resultados derivados de la presente tesis demostraron que durante la estación fértil, *P. caudatum* produjo una gran cantidad de esporas con el potencial para ser dispersadas lejos de las plantas parentales e incluso algunas, con la capacidad de permanecer viables durante varios meses en el horizonte superficial del suelo. También se demostró que durante el período de esporulación, llegan a incorporarse hasta 2 millones de esporas $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$, en vecindad inmediata de los esporofitos parentales y se estimó que hasta 700 esporas $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ pueden estar presentes a 1 km de distancia. Con una alta disponibilidad de propágulos, las posibilidades de una posible invasión a través de esporas se incrementan considerablemente.

Para especies con un alto potencial reproductivo, la estrategia de manejo debe estar enfocada en reducir dos de los principales parámetros que regulan su expansión: la disponibilidad de propágulos y de la disponibilidad de recursos.

Con base en lo anterior, se recomienda minimizar o eliminar la introducción de propágulos hacia áreas particularmente vulnerables a la invasión como son los sitios talados, campos de cultivo y potreros abandonados, así como áreas afectadas por incendios. Una manera efectiva de lograrlo será a través de la implementación de un plan de control que contemple el corte o remoción de las hojas, previamente a la formación de esporangios, con el propósito de evitar que las hojas alcancen la edad adulta y formen esporangios. En el largo plazo, la

eliminación de las hojas tendrá un efecto detrimente adicional sobre el rizoma, al impedir la fotosíntesis y por lo tanto, la producción de carbohidratos indispensables para las diversas actividades metabólicas del esporofito.

Otra acción eficaz para evitar la invasión por esporas es evitar el abandono de las parcelas y hacer un uso intensivo de aquellos terrenos que han perdido su capacidad productiva, mediante la introducción de cultivos o revegetación con especies nativas de rápido crecimiento que reduzcan la disponibilidad de recursos (nutrientes del suelo, agua, luz) y produzcan sombra.

Evitar el uso del fuego para las actividades agrícolas, reducirá también el avance de las invasiones por *P. caudatum* en la Península de Yucatán. En esta región, las quemas se realizan justo al final de la estación seca, coincidiendo con el período de liberación de esporas. En consecuencia, cuando la estación lluviosa comienza, las condiciones que se encuentran después de un incendio son muy próximas a las ideales para la germinación de las esporas y el establecimiento de los gametofitos, favoreciendo con ello la colonización. Durante este período una cantidad considerable de esporas de *P. caudatum* están presentes en el aire y todas ellas tienen el potencial para colonizar cualquier superficie de suelo desprovista de vegetación. Si a esto añadimos que el fuego elimina a los competidores de *P. caudatum* y produce un sustrato alcalino que favorece la germinación de las esporas, entonces la probabilidad de un establecimiento exitoso se potencializa.

Estas son solo algunas acciones que pueden llevarse a cabo para evitar las invasiones por esporas. No obstante, cualquier estrategia de control y/o esquema específico de manejo debe ser acorde a las características físicas, biológicas y sociales de cada zona, así como al grado de intervención antrópica.

9. SUGERENCIAS PARA FUTUROS ESTUDIOS

Este es el primer estudio que aborda aspectos poblacionales, demográficos y fenológicos de *Pteridium* en los trópicos americanos, por lo que la información aquí presentada nos permitirá comprender parcialmente la dinámica y ecología de este helecho invasor e inferir algunos aspectos elementales de su biología en ambientes tropicales estacionalmente secos, los cuales serán muy valiosos para el diseño e implementación de estrategias de control. Sin embargo, este estudio solo comprendió un año de monitoreo de las poblaciones de esporofitos y de las poblaciones de esporas que subyacen en el suelo.

El monitoreo de helechos para una sola estación no reconoce la variación entre años en respuesta a parámetros ambientales como la precipitación o la temperatura, o a cambios sucesionales en el hábitat o a episodios de disturbio tales como sequías extremas, inundaciones o tormentas. Para trazar conclusiones generales, se requiere de un monitoreo continuo y a largo plazo, en distintas localidades y regiones, con diferentes condiciones ambientales que permitan documentar la respuesta de una especie que -como es bien sabido- muestra una marcada plasticidad morfológica y fisiológica a través de su rango de distribución. Seguramente esto arrojará resultados muy interesantes que permitirán generar información de base sobre el proceso de invasión en los trópicos y desarrollar estrategias de control y/o esquemas específicos de manejo acordes a las características físicas, biológicas y sociales de cada zona, así como al grado de

intervención antrópica. Adicionalmente, se requiere emprender, a la brevedad, acciones a diferentes niveles:

- Establecimiento de la línea base de conocimiento sobre la biología y ecología de las especies de *Pteridium*. Desde esta perspectiva, es muy importante contar con información detallada y sistematizada acerca de los procesos de invasión en un contexto local y regional, las características de su establecimiento, su distribución actual y potencial y todos aquellos aspectos que nos permitan entender su impacto y planificar su control. Datos tales como el comportamiento de una especie en otras regiones, las características ecológicas de su área original de distribución, la antigüedad en el nuevo ambiente y la extensión de la invasión, pueden ser claves al momento de plantear una estrategia de manejo del problema.
- Claramente se necesita un mayor entendimiento de la epidemiología de las invasiones. Como parte de esta meta, se necesitan mejores evaluaciones del área geográfica ocupada por las invasiones actuales, sea para tomar decisiones sobre políticas públicas como por razones científicas. Pocas herramientas son tan eficaces para informar al público como mapas sucesivos en el tiempo mostrando el avance de una invasión. Con relación a esto puede hacerse una analogía entre la dinámica de invasiones y los mapas climáticos modernos, pues éstos permiten a los espectadores reconocer inmediatamente el origen, la dirección, intensidad y hasta las fuerzas colaterales que determinan el clima. También enfatizamos aquí la necesidad de coleccionar

información de manera más activa sobre la biología de las inmigraciones que no prosperan, pues la comprensión de las razones del fracaso en el establecimiento de la vasta mayoría de inmigrantes puede eventualmente ayudar a discernir tempranamente a los heraldos de una invasión inminente.

- Monitoreo continuo y a largo plazo, no solo de las poblaciones de esporofitos, sino también de las poblaciones de propágulos vegetativos y de las esporas que subyacen en los bancos del suelo. Es importante considerar que el control de maleza debe entenderse como un sistema integral de manejo, tanto de las poblaciones actuales, como de las futuras.
- Priorización de los problemas generados por la invasión a fin evaluar los riesgos ecológicos, económicos, de salud, etc.
- Es necesaria una mayor conciencia pública y gubernamental sobre los efectos crónicos y globales de los organismos invasores y las herramientas disponibles para detener su dispersión y restringir el impacto ecológico y económico. Las acciones para crear conciencia sobre los problemas de las invasiones biológicas, necesitan igualar o exceder los esfuerzos para atraer la atención pública sobre los problemas relacionados al cambio climático global.
- La mayoría de los miembros de la sociedad toma conciencia del problema de las invasiones biológicas sólo cuando lo experimentan por sí mismos, generalmente cuando hay algún tipo de costo económico involucrado. Estos casos a menudo incitan a la acción, o por lo menos la reacción pública, de ahí que podrían difundirse las experiencias de otros países

- Urge emprender el manejo experimental para el desarrollo de nuevos métodos de control y/o erradicación que sean técnicamente efectivos, económicamente viables y seguros para el ambiente.

Por lo anteriormente expuesto, es preciso entender que la expansión de especies vegetales invasoras como las pertenecientes al género *Pteridium* amenazan la integridad de uno de los ecosistemas más diversos del planeta como son los bosques tropicales del sureste mexicano, por lo que, debería asumirse como un tema de prioridad que exige políticas de actuación urgentes, así como una mayor participación y compromiso de las partes interesadas; constituye a la vez un reto para los científicos interesados en la conservación de los ecosistemas y en el estudio de las malezas, así como una tarea impostergable para los gobiernos y administradores de recursos.

BIBLIOGRAFÍA

- Aide, M. T. & J. Cavelier.** 1994. Barriers to tropical lowland forest restoration-Columbia. *Restoration Ecology* 2: 219-229.
- Aguilar, V.** 2005. Especies invasoras, una amenaza para la biodiversidad y el hombre. *Biodiversitas* 60: 7-10.
- Aguraiuja, R., M. Moora & M. Zobel.** 2004. Population stage structure of Hawaiian endemic fern taxa of *Diellia* (Aspleniaceae): implications for monitoring and regional dynamics. *Canadian Journal of Botany* 82:1438-1445.
- Alonso-Amelot, M. E. & S. Rodulfo-Baechler.** 1996. Comparative spatial distribution, size, biomass and growth rate of two varieties of bracken fern (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) in a neotropical montane habitat. *Vegetatio* 125:137-147.
- Alonso-Amelot, M. E., A. Oliveros, M. P. Calcagno-Pisarelli & E. Arellano.** 2001. Bracken adaptation mechanisms and xenobiotic chemistry. *Pure and Applied Chemistry* 73: 549-553.
- Allen, E. B., H. A. Violi, M. F. Allen & A. Gómez-Pompa.** 2003. Restoration of Tropical Forest in Quintana Roo. *In: Gómez-Pompa, A., M. F. Allen, S. L. Fedick y J. J. Jiménez-Osornio (Eds.). The Lowland Maya Area: Three Millennia at the Human-Wildland Interface.* Food Products Press, The Haworth Press, Inc. N. Y., USA. p. 13-29.
- Allen, M. F. & E. Rincón.** 2003. The Changing Global Environment and the Lowland Maya: Past Patterns and Current Dynamics. *In: Gómez-Pompa, A., M. F. Allen, S. L. Fedick y J. J. Jiménez-Osornio (Eds.). The Lowland Maya Area: Three Millennia at the Human-Wildland Interface.* Food Products Press, The Haworth Press, Inc. N. Y., USA. pp. 13-29.
- Atkinson, T. P.** 1989. Seasonal and altitudinal variation in *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn: frond and stand types. *New Phytologist* 113: 359-365.

- Atkinson, I. A. & E. K Cameron.** 1993. Human Influence on the terrestrial biota and biotic communities of New Zealand. *Tree* 8: 12.
- Back, W.** 1985. Water management by early people in the Yucatan, Mexico. *Environmental Geology* 25: 239-242.
- Barkley, S. Y.** 1953. The vegetation of the Island of Soay, Inner Hebrides. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh* 36:119-131.
- Baskin, C. & M. Baskin** 1998. *Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination.* Academic Press, London. 666 pp.
- Bisång, I.** 1996. Quantitative analysis of the diaspore banks of bryophytes and ferns cultivated fields in Switzerland. *Lindbergia* 21: 9-20.
- Boose E. R., D. R. Foster, A. B. Plotkin & B. Hall.** 2003. Geographical and historical variation in hurricanes across the Yucatan Peninsula. *In:* A. Gómez-Pompa, M. F. Allen, S. L. Fedick y J. J. Jiménez-Osornio (Eds.) *The Lowland Maya: three millennia at the human-wildland interface.* Haworth, Binghamton, pp. 495-515.
- Bradstok, R. A., T. D. Auld, M. E. Ellis, & J. S. Cohn.** 1992. Soil temperatures during bushfires in semiarid, malle shrublands. *Australian Journal of Ecology* 17: 433-440.
- Bradstok, R. A. & T. D. Auld.** 1995. Soil temperatures during experimental bushfires in relation to fire intensity: consequences for legume germination and fire management in south-eastern Australia. *Australian Journal of Applied Ecology* 32:76-84.
- Braid, K. W.** 1934. Bracken as a colonist. *Scottish Journal of Agriculture* 17: 59-70.
- Braid, K. W. & E. Conway.** 1943. Rate of growth of bracken. *Nature* 152: 750-751.
- Bremer, P.** 2004. On the ecology and demography of a terrestrial population of *Asplenium trichomanes* (Aspleniaceae: Pteridophyta) in the Netherlands. *Fern Gazette* 17: 85-96.

- Brokaw, C. J.** 1969. Random and oriented movements of bracken spermatozoids. *Journal of Cellular and Comparative Physiology* 54: 95-101.
- Brooks, M. & M. Lusk.** 2008. *Fire Management and Invasive Plants: a Handbook*. United States Fish and Wildlife Service, Arlington Virginia, 27 pp.
- Busse, M. D., K. R. Hubbert, G. O. Fiddeler, C. J. Shestak & R. F. Powers.** 2005. Lethal soil temperatures during burning of masticated forest residues. *International Journal of Wildland Fire* 14: 267-276.
- Cautinho, L. M.** 1978. Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. I – A temperatura do solo durante as queimadas. *Revista Brasileira de Botânica* 2: 97-101.
- Ceccon, E., P. Huante & E. Rincón.** 2006. Abiotic factor sinfluencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 305-312.
- Cody, W. J. & C. W. Crompton.** 1975. The biology of Canadian weeds *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Canadian Journal of Plant Sciences* 55:1059-1072.
- Comita, L. S., M. Uriarte, J. Thompson, I. Jonckheere, C. D. Canham & J. K. Zimmerman.** 2009. Abiotic and biotic drivers of seedling survival in a hurricane-impacted tropical forest. *Journal of Ecology* 97: 1346-1359.
- CONABIO.** 2005. Programa de especies invasoras de México.
- Conant, D. S.** 1978. A radioisotope technique to measure spore dispersal of the tree fern *Cyathea arborea* Sm. *Pollen & Spores* 20: 583-593.
- Conway, E.** 1949. The autoecology of the bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn). The germination of the spore, the development of the prothallus and the young sporophyte. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 63: 325-343.

- Conway, E.** 1953. Spore and sporeling survival in bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). *Journal of Ecology* 41: 289-294.
- Conway, E.** 1957. Spore production in bracken. *Journal of Ecology* 45: 273-284.
- Conway, E. & Stephens, R.** 1957. Sporeling establishment in *Pteridium aquilinum*: effects of mineral nutrients. *Journal of Ecology* 45: 389-399.
- Cook, G. T., K. E. Carr & H. J. Duncan.** 1979. The influence of morphological differences in bracken- pinnules on the foliar uptake of aminotriazole. *Annals of Applied Biology* 93: 311-317.
- Cooper-Driver, G.** 1976. Chemotaxonomy and phytochemical ecology of bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society* 73: 35 - 46.
- Cousens, M. I., D. G. Lacey & J. M. Schneller.** 1988. Safe sites and the ecological life-history of *Loriseria areolata*. *American Journal of Botany* 75: 797-807.
- Chapman, R. & G. E. Crow.** 1981. Application of Raunkiaer's life form system to plant species survival after fire. *Torrey Botanical Club* 108: 472- 478.
- Daniels, R. E.** 1985. Studies in the growth of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Bracken). 1. Regeneration of rhizome segments. *Weed Research* 25: 381 - 388.
- Daniels, R. E.** 1986. Studies in the growth of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (bracken). 2. Effects of shading and nutrient applications. *Weed Research* 26: 121-126.
- Davidonis, G. H.** 1972. The regulation of fern gametophyte growth by substances released by the sporophyte. Ph.D. Dissertation, The University of Chicago, Chicago, 111. 88 pp.
- Davis, M. A., J. P. Grime & K. Thompson.** 2000. Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- Davison, K. & S. Bratton.** 1988. Vegetation response and regrowth after fire on Cumberland Island National Seashore, Georgia. *Castanea* 53: 47-65.

- Der, J. P., J. A. Thompson, J. K. Stratford & P. G. Wolg. 2009.** Global chloroplast phylogeny and biogeography of bracken (*Pteridium*, Dennstaedtiaceae). *American Journal of Botany* 96 (5): 1041-1049.
- Dimbley, G. W. 1961.** Transported material in the soil profile. *Journal of Soil Science* 12: 12-22.
- Döpp, W. 1950.** Eine die Antheridienbildung bei Farnen fördernde Substanz in den Prothallien von *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Berichte Der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 63:139-159.
- Döpp, W. 1959.** Über eine hemmende und eine fördernde Substanz bei der Antheridienbildung in den Prothallien von *Pteridium aquilinum*. *Berichte Der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 72:11-24.
- Döpp, W. 1962.** Weitere Untersuchungen über die Physiologie der Antheridienbildung bei *Pteridium aquilinum*. *Planta* 58: 483-508.
- Drake, J. A., H. A. Mooney, F. Di Castri, R. H. Groves, J. F. Kruger, M. Rejmánek & M. Williamson. 1989.** *Biological Invasions: A Global Perspective*. John Wiley & Sons, Chichester Scope 37.
- Dring, M. J. 1965.** The influence of shaded conditions on the fertility of bracken. *British Fern Gazette* 9: 222-227.
- During, H. J. & B. ter Horst. 1983.** The diaspore bank of bryophytes and ferns in some contrasting habitats around Barcelona, Spain. *Lindbergia* 12: 137-149.
- Dyer, A. F. 1979.** The culture of fern gametophytes for experimental investigation. Pp. 253-305. *In*: Dyer, A. F. (ed.). *The experimental biology of ferns*. Academic Press, London.
- Dyer, A. F. 1989.** Does bracken spread by spores?. *In*: J. A. Thompson & R. T. Smith (Eds.). *Bracken biology and management*. Australian Institute of Agricultural Science. Occasional Publication No. 40.
- Dyer, A. E. 1994.** Natural soil spore banks--can they be used to retrieve lost ferns? *Biodiversity and Conservation* 3: 160-175.

- Dyer, A. F. & S. Lindsay.** 1992. Soil spore banks of temperate ferns. *American Fern Journal* 82(3): 89-122.
- Dyer, A. F. & S. Lindsay.** 1996. Soil spore banks – a new resource for conservation. *In: J. M. Camus, M. Gibby & R. J. Johns (Eds.). Pteridology in Perspective*, pp. 153 -160, Royal Botanic Gardens, Kew.
- Edouard, F., J. Jiménez & M. Cid.** 2004. Restauración de áreas invadidas por copetate en la región de la Chinantla, Oaxaca, México. *LEISA Revista de Agroecología* 4: 34-37.
- Elton, C. S.** 1958. *The ecology of invasions by animals and plants.* Methuen and Co., Londres. 181 pp.
- Esteves, L. M. & A. Dyer.** 2003. The vertical distributions of live and dead fern spores in the soil of a seminatural woodland in southeast Scotland and their implications for spore movement in the formation of soil spore banks. Pp. 259-290. *In: S. Chandra & M. Srivastava (Eds.). Pteridology in the New Millennium.* Kluwer Academic, Dordrecht.
- Figueroa, J. A., S. A. Castro, P. A. Marquet & F. M. Jaksic.** 2004. Exotic plant invasions to the mediterranean region of Chile: causes, history and impacts. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 465-483.
- Finnoff, D., J. F. Shogren, B. Leung & D. Lodge.** 2005. The importance of bioeconomic feedback in invasive species management. *Ecological Economics* 52: 367-381.
- Fletcher, W. & R. Kirkwood.** 1979. The bracken *Pteridium aquilinum*: its biology and control. *In: A. F. Dyer & C. N. Page (Eds.). Biology of pteridophytes.* Edinburgh.
- Flinn, K.** 2006. Reproductive biology of three fern species may contribute to differential colonization success in post-agricultural forests. *American Journal of Botany* 93: 1289-1294.

- Flinn, M. & W. Ross.** 1977. Depth of underground plant organs and theoretical survival during fire. *Canadian Journal of Botany* 55: 2550-2554.
- Flinn, M. & W. Ross.** 1983. Heat tolerance of rhizomes of several undersoty species. *Canadian Journal of Botany* 61: 452-457.
- Flinn, M. & W. Ross.** 1988. Regrowth of forest understory species following seasonal burning. *Canadian Journal of Botany* 66: 150-155.
- Flores, J. S.** 1993. Vegetación de la Reserva El Edén. UADY, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Reporte Técnico, Mérida.
- Flores, J. S. & I. Espejel-Carvajal.** 1994. Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida.
- Florida Exotic Pest Plant Council.** 1995. Florida exotic pest plant council's 1995, list of Florida's most invasive species. *Newsletter* 5: 5.
- Frankland, J. G.** 1966a. Succession of fungi on decaying petioles of *Pteridium aquilinum*. *Journal of Ecology* 54: 41-63.
- Frankland, J. G.** 1966b. Fungal decomposition in bracken petioles. *Journal of Ecology* 57: 25-36.
- Garwood, N. C.** 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53:159-181.
- Gimeno-García, E., V. Andreu & J. L. Rubio.** 2004. Spatial patterns of soil temperatures during experimental fires. *Geoderma* 118:17-38.
- Glaves, P. M.** 1991. The establishment of Broad Buckler fern (*Dryopteris dilatata*) (Hoff.) A. Grey from spores in woodlands. Ph. D. Dissertation. 327 pp.
- Gliessman, S. R.** 1976. Allelopathy in a broad spectrum of environments as illustrated by bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society* 73: 95-104.

- Gliessman, S. R.** 1978. The establishment of bracken following fire in tropical habitats. *American Fern Journal* 68: 41-44.
- Gollasch, S. & E. Leppäkoski.** 1999. Initial risk assessment of alien species in nordic coastal waters. Nordic Council of Ministres. Copenhagen. 244 pp.
- Gómez-Pompa, A., M. F. Allen, S. L. Fedick & J. J. Jiménez-Osornio.** 2003. The Lowland Maya Area. Three millenia at the human-wildland interface. The Haworth Press, Inc., New York. 659 pp.
- González-Marín, R. M., S. Gallina, S. Mandujano & M. Weber.** 2008. Densidad y distribución de ungulados silvestres en la Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo. *Acta Zoológica Mexicana* 24: 73-93.
- Gregory, P. H.** 1945. The dispersion of air-borne spores. *Transactions of the British Mycological Society* 29: 26-72.
- Gregory, P. H. & J. M. Hirst.** 1957. The Summer Air-Spora at Rothamsted in 1952. – *Journal General Microbiology* 17: 135-152.
- Gutiérrez, F.** 2006. Estado de conocimiento de especies invasoras. Propuesta de lineamientos para el control de los impactos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. 156 Pp.
- Hamilton, E. D.** 1957. A comparison of the pollen and fungus spores content of the air in two localites as a contribution to the study of respiratory allergy. Ph D. Thesis, University of London.
- Hamilton, R. G. 1959.** Studies on the air-spore. *Acta Allergology* 13:143-175.
- Hamilton, R. G.** 1988. The significance of spore banks in natural populations of *Athyrium pycnocarpon* and *A. thelypteroides*. *American Fern Journal* 61:171-182.
- Hartig, K. & E. Beck.** 2003. The bracken fern (*Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon) dilemma in the Andes of southern Ecuador. *Ecotropica* 9: 3-13.

- Heger, T.** 2001. A model for interpreting the process of invasion: Crucial situations favouring special characteristics of invasive species. *In: Plant invasions: Species ecology and ecosystem management.* G. Brundu, J. Brock, L. Camarda, L. Child & M. Wade (Eds.). Backhuys Publishers. Leiden. pp. 3-10.
- Hegland, S.J., M. Van Leeuwen & J.G. B. Oostermeijer.** 2001. Population structure of *Salvia pratensis* in relation to vegetation and management of Dutch dry floodplain grasslands. *Journal of Applied Ecology* 38: 1277-1289.
- Hengeveld, R.** 1996. Problems of biological invasions. An overview. 18-29. *In: Sandlund, O. T., Schei, P.J. y Viken, A. (Eds.). Norway/UN Conference on aliens species.* Trondheim, Noruega.
- Hobbs, R. J.** 1989. The nature and effects of disturbance relative to invasions. *In: Biological Invasions: A global perspective.* J.A. Drake, *et al.* (Eds.) John Wiley y Sons, Chichester, pp. 389-406.
- Hobbs, R. J.** 2000. Land-use changes and invasions. *In: Invasive species in a changing world.* H. A. Mooney and R. J. Hobbs (Eds.). pp. 31-54. Island Press, Washington, DC.
- IUCN.** 2000. Guías para la prevención de pérdidas de diversidad biológica ocasionadas por especies exóticas invasoras. International Union for Conservation of Nature. The World Conservation Union and the Species Survival Commission.
- Jelinski, D. E. & W. M. Cheliak.** 1992. Genetic diversity and spatial subdivision of *Populus tremuloides* (Salicaceae) in a heterogeneous landscape. *American Journal of Botany*, 79: 728-736.
- Keeley, J. E., B. A. Morton, A. Pedrosa & P. Trotter.** 1985. The role of allelopathy, heat and charred wood in the germination of chaparral herbs and suffrutescents. *Journal of Ecology* 73: 445-458.
- Kennard, D. K. & H. L. Gholz.** 2001. Effects of high- and low-intensity fires on soil properties and plant growth in Bolivian dry forest. *Plant & Soil* 234:119-129.

- Klekowski, E. J. Jr.** 1969. Reproductive biology of the Pteridophyta. III. A study of the Blechnaceae. *Journal of the Linnean Society* 62: 361-377.
- Kolar, C. & D. M. Lodge.** 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecology Evolution* 16: 199-204.
- Komarek, E. V.** 1973. Comments on the history of controlled burning in the southern United States. In: Proceedings, 17th annual Arizona watershed symposium; 1973 February; Phoenix, AZ.
- Kornaš, J.** 1985. Adaptive strategies of African pteridophytes to extreme environments. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Sec:B, Biology Science* 86: 391-396.
- Lacey, M. E. & H. McCartney.** 1994. Measurement of airborne concentrations of spores of bracken (*Pteridium aquilinum*). *Grana* 33(2): 91-93.
- Laurent, J.** 1914. Sur l'introduction récente du *Pteris aquilina* en champagne pouilleuse. *Bulletin de la Société Botanique de France* 59: 75.
- Lazcano-Barrero M. A., I. J. March, H. Núñez, E. Ruelas, A. Muñoz-Alonso & R. Martínez.** 1992. Inventario faunístico de la Reserva El Edén, Quintana Roo: Una prospección. ECOSFERA A. C. Reporte Técnico., San Cristóbal de Las Casas. 54 pp.
- Lazcano-Barrero, M. A., M. A. Vázquez-Sánchez, I. J. March, H. Núñez & M. Fuller.** 1995. La región de Yalahau: una propuesta para el establecimiento de una zona de conservación y desarrollo sostenible en el norte de Quintana Roo. Informe a The Nature Conservancy (Collaborative technical report), ECOSFERA Y ECOSUR. 72 pp.
- Leach, W.** 1930. A preliminary account of the vegetation of some non-calcareous British ferns. *Journal of Ecology* 18: 321-332.
- Lederle, K. A. & G. D. Mroz.** 1991. Nutrient status of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) following whole-tree harvesting in Upper Michigan. *Forest Ecology and Management* 40: 119-130.

- Leege, T. & G. Godbolt.** 1985. Herbaceous response following prescribed burning and seeding of elk range in Idaho. *Northwest Science* 59: 134-143.
- Le Duc, M. G., Pakeman, R. J. & Marrs, R. H.** 2000. Vegetation changes after treatment for bracken (*Pteridium aquilinum*) control, by herbicide, on upland and marginal areas of Great Britain. *Journal of Environmental Management* 58: 147-160.
- Le Duc, M. G., R. J. Pakeman & R. H. Marrs.** 2007. A restoration experiment on moorland infested by *Pteridium aquilinum*: plant species responses. *Agro-Ecosystems and Environment* 119: 53-59.
- Levine, J. M. & C. M. D'Antonio.** 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87: 15-26.
- Levine J. M, M. Vila, C. M. D'Antonio, J. S. Dukes, K. Grigulis & S. Lavorel.** 2003. Mechanisms underlying the impact of exotic plant invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 270: 775-781.
- Lindsay, S. & A. F. Dyer.** 1990. Fern spore banks: implications for gametophyte establishment. *In: J. Rita (Ed.). Taxonomía, biogeografía y conservación de pteridófitos.* Pp. 243-253. Societat d'Historia Natural de les Illes Balears-Institut Menorquí d' Estudis, Palma de Mallorca, Spain.
- Lindsay, S., E. Sheffield & A. F. Dyer.** 1995. Dark germination as a factor limiting the formation of soil spore banks by bracken. *In: R. T. Smith & J. A. Taylor (Eds.) Bracken: An Environmental Issue,* pp. 47-51, International Bracken Group (IBG special publication, No. 2), Aberystwyth, UK.
- Lockwood, J. L. & M. L. McKinney.** 2001. Biotic homogenization. Kluwer, New York.
- Lockwood J. L., M. F. Hoopes & M. P. Marchetti.** 2007. Invasion ecology. Blackwell Publishers. Malden, MA. 304 pp.
- Lodge, D. M.** 1993. Biological Invasions: Lessons for Ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8 (4): 133-136.

- Lonsdale, W. M.** 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536.
- Lonsdale, W. M. & I. L. Miller.** 1993. Fire as a management tool for a tropical woody weed: *Mimosa pigra* in Northern Australia. *Journal of Environmental Management* 39: 77-87.
- Lousley, J. E.** 1939. *Pteridium aquilinum* in London. *Botanical Journal of Botany (London)* 77: 181-182.
- Lousley, J. E.** 1944. The flora of the bomb sites in the City of London in 1944. *Report Botanical Exchange Club and Society of The British Isles* 12: 875-883.
- Lowday, J. E.** 1984. Frost damage to emerging fronds during bracken cutting experiments. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh* 44: 151-155.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout & F. Bazzaz.** 2000. Invasiones Biológicas: Causas, epidemiología, consecuencias globales y control. *Issues in Ecology* 5:1-19.
- Magraw, T. W., J. M. Lytton & J. Musselman.** 1979. Notes on the Dispersion of *Dryopteris* Spores in the Great Dismal Swamp. *American Fern Journal* 69: 6-8.
- Marrs, R. H., M. G. Le Duc, R. J. Mitchell, D. Goddard, S. Paterson & R.J. Pakeman.** 2000. The ecology of bracken: its role in succession and implications for control. *Annals of Botany* 85: 3-15.
- Marrs R. H. & S. Watt.** 2006. Biological Flora of The British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology* 94: 1272-1321.
- Mashhadi, H. R. & S. R. Radosevich.** 2004. Invasive plants: ecology and management. *In: Inderjit, (Ed.) Weed Biology and Management.* Dordrecht, The Netherlands: Kluwer, 1-28.

- Massman, W. J., J. M. Frank, W. D. Shepperd & M. J. Platten.** 2003. In situ soil temperature and heat flux measurements during controlled surface burns at southern Colorado forest site. USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-29; 69-87.
- McCartney, H. A. & M. E. Lacey.** 1991. Wind dispersal of pollen from crops of oilseed rape (*Brassica napus* L.). Journal Aerosol Sciences 4: 467-477.
- McVean, D. N. & D. A. Ratcliffe.** 1962. Plant Communities of the Scottish Highlands: A Study of Scottish Mountain, Moorland and Forest Vegetation. HMSO, London, UK.
- Mehltreter, K. & M. Palacios-Ríos.** 2003. Phenological studies of *Acrostichum danaeifolium* (Pteridaceae, Pteridophyta) at a mangrovesite on the Gulf of Mexico. Journal of Tropical Ecology 19: 155-162.
- Melville, J. D.** 1965. Sporeling bracken on Littleworth Common. British Fern Gazette 9: 228-230.
- Messenger, K. G. & Urquhart, J. G.** 1959. Additions to the Flora of Foula. Transactions of the Botanical Society of Edinburgh 38: 276-278.
- Mickel, J. T. & A. R. Smith.** 2004. The pteridophytes of Mexico. Memoirs of The New York Botanical Garden 88: 529 - 533.
- Milberg, P.** 1991. Fern spores in a grassland soil. Canadian Journal of Botany 69: 831-834.
- Miller, P. M.** 1999. Effects of deforestation on seed banks in a tropical deciduous forest of western Mexico. Journal of Tropical Ecology 15: 179-188.
- Miranda, A. C., H. S. Miranda, F. I. Oliveira & B. Ferreira.** 1993. Soil and air temperatures during prescribed cerrado fires in Central Brazil. Journal of Tropical Ecology 9: 313-320.
- Mooney, H. A., & J. A. Drake.** 1986. Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Springer-Verlag, New York, New York, U.S.A.

- Mooney, H. A. & R. J. Hobbs.** 2000. Invasive species in a changing world. Island Press, Washington.
- Moore, W., B. Swindel, W. Terry & W. Stephen.** 1982. Vegetative response to prescribed fire in a north Florida flatwoods forest. *Journal of Range Management* 35: 386-389.
- Munther, W. E. & D. E. Fairbrothers.** 1980. Allelopathy and autotoxicity in three eastern North American ferns. *American Fern Journal* 70:124-135.
- Näf, U.** 1979. Antheridiogens and antheridial development. *In:* Pp. 435-470. A. F. Dyer (Ed.). *The Experimental Biology of Ferns*. Academic Press London, New York, San Francisco.
- Naranjo, E. J. & R. Dirzo.** 2009. Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna, pp. 247-276, en *Capital Natural de México, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. CONABIO, Ciudad de México.
- Niinemets, Ü., F. Valladares & F. Ceulemans.** 2003. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododentron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites. *Plant, Cell and Environment* 26: 941-956.
- Odion, D. C. & Davis, F. W.** 2000. Fire, soil heating and the formation of vegetation patterns in chaparral. *Ecological Monographs* 70:149 - 169.
- Oinonen, E.** 1967a. The correlation between the size of Finnish bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.) clones and certain periods of site history. *Acta Forestalia Fennica* 83: 1-51.
- Oinonen, E.** 1967b. Sporal regeneration of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.) in Finland in the light of the dimensions and the age of its clones. *Acta Forestalia Fennica*. 83(1): 1-96.
- Otterstrom, S. M., M. W. Schwartz & I. Velázquez-Rocha.** 2006. Responses to fire in selected tropical tropical dry forest trees. *Biotropica* 38: 592-598.
- Page, C. N.** 1976. The taxonomy and phytogeography of bracken - a review. *Botanical Journal of the Linnean Society* 73: 1-34.

- Page, C. N.** 1979. Experimental aspects of fern ecology. Pp. 551-589. *In*: A. F. Dyer. The Experimental Biology of Ferns. Academic Press, London. 657 pp.
- Page, C. N.** 1982. The history and spread of bracken in Britain. Proceedings of the Royal Society Edinburgh 81B: 3-10.
- Page, C. N.** 1986. The strategies of bracken as a permanent ecological opportunist. *In*: R. T. Smith & J. A. Taylor (Eds.). Bracken, ecology, land use and control technology. The Proceedings of the International Conference Bracken' 85. Parthenon Publishing.
- Page, C. N., A. F. Dyer, & D. G. Mann.** 1992. Conservation of pteridophytes: the *ex situ* approach. Pp. 269-278. *In*: Fern horticulture: past, present and future perspectives. Intercept, Andover. 308 pp.
- Pakeman, R. J. & R. H. Marrs.** 1992a. The conservation of bracken, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn-dominated communities in the UK, and an assessment of the ecological impact of bracken expansion or its removal. Biological Conservation 62: 101-114.
- Pakeman, R. J. & R. H. Marrs.** 1992b. Vegetation development on moorland after control of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn with asulam. Journal of Vegetation Science 3: 707-710.
- Pakeman, R. J., M. G. Le Duc & R. H. Marrs.** 2002. A review of current bracken control and associated vegetation strategies in Great Britain. Web Ecology 3: 6-11.
- Paulsamy, S., T. N. Rangarajan, S. Manian & K. Udaiyan.** 1995. Impact of annual fire on the sociological attributes of the fern *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn in the grass hills ecosystem, Western Ghats, India. Journal of Economic and Taxonomic Botany 19: 745-749.
- Peck, R. M.** 1973. Pollen budget studies in a small Yorkshire catchment. Pp. 43-60. *In*: H. J. B. Birks & R. G. West. Quaternary plant ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- Peck, R. M.** 1974. Pollen transport and deposition in Oakdale Yorkshire. Ph D. Thesis. Cambridge University, England.
- Peck, J. H., C. Peck & D. R. Farrar.** 1990. Influences of life history attributes on formation of local and distant fern populations. *American Fern Journal* 80: 126-142.
- Penrod, K. A. & L. H. McCormick.** 1996. Abundance of viable hay-scented fern spores germinated from hardwood forest soils at various distances from a source. *American Fern Journal* 86(3): 69-79.
- Perry, E., G. Velazquez-Oliman & R. A. Socki.** 2003. Hidrogeology of the Yucatan Peninsula. *In: The Lowland Maya Area*. A. Gómez Pompa, M.F. Allen, S.L. Fedick, J.J. Jiménez-Osorio, Eds. Food Products Press. New York. Pp. 115-138.
- Pimentel, D., S. McNair, J. Janecka.** 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84: 1-20.
- Pimentel, D., R. Zúñiga & D. Morrison.** 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52: 273-288.
- Pinto, C. A., T. Januário, M. Geraldés, D. R. Lauren, B. L. Smith & R. C. Robinson.** 2004. Bovine enzootic haematuria on Sao Miguel Island, Azores. *In: Poisonous Plants and Related Toxins*, T. Acamovic, C. S. Stewart and T. W. Pennycott (Eds.) CAB International, Oxon, UK, pp. 564 - 574.
- Pitman, J. I. & R. M. Pitman.** 1986. Transpiration and evaporation from bracken- (*Pteridium aquilinum* L. (Kuhn) in open habitats. *In: Bracken: Ecology, Land Use and Control Technology* (Ed. R. T. Smith & J. A. Taylor), pp. 259-272. Parthenon Press, Carnforth, Lancashire.
- Poel, L.W.** 1951. Soil aeration in relation to *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology* 39:182-191.

- Poel, L.W.** 1961. Soil aeration as a limiting factor in the growth of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology* 49:107-111.
- Portlock, C. C., S. R. Shea, J. D. Majer & T. Bell.** 1990. Stimulation of germination of *Acacia pulchella*: laboratory basis for forest management options. *Journal of Applied Ecology* 27: 319-324.
- Raghavan, V.** 1989. *Developmental biology of fern gametophytes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 361 pp.
- Ramírez-Trejo, M. 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. *American Journal of Botany* 91: 682-688.
- Ramírez-Trejo, M. R., B. Pérez-García & A. Orozco-Segovia.** 2007. Helechos invasores y la sucesión secundaria post-fuego. *Ciencias* 85:18-25.
- Ramírez Trejo, R., B. Pérez-García, D. R. Pérez-Salicrup & A. D. Orozco-Segovia.** 2010. Effect of fire on the germination of the spores of *Pteridium caudatum*, an invasive fern. *Journal of Tropical Ecology*. 26: 457-465.
- Raynor, G. S., J. V. Hayes & E. C. Ogden.** 1974a. Experimental data on particulate dispersion into and within a forest. Part III. Dispersion from sources within and above the forest, Informal Report BNL 19474, Brookhaven National Laboratory, Upton, N.Y., 48 pp.
- Raynor, G. S., J. V. Hayes & E. C. Ogden.** 1974b. Particulate dispersion into and within a forest *Boundary-Layer Meteorology*. 7: 429-456.
- Raynor, G. S., E. C. Ogden & J. V. Hayes.** 1976. Dispersion of fern spores into and within a forest. *Rhodora* 78: 473-487.
- Rejmánek, M., D. M. Richardson & P. Pisek.** 2005. Plant invasions and invasibility of plant communities. *In*: E. Vad der Maarel (Ed.). *Vegetation Ecology*, pp. 332-355, Blackwell Science, Oxford. Copyright Blackwell Publishing Ltd.

- Rico-Gray, V. & J. G. García-Franco.** 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* 3: 617-624.
- Roberts, J.** 1986. Stomatal conductance and transpiration from a bracken understorey in a pine plantation. *In: Bracken: Ecology, Land Use and Control Technology* (Ed. R. T. Smith & J. A. Taylor), pp. 249-258. Parthenon- Press, Carnforth, Lancashire.
- Robinson, R. C., E. Sheffield & J. Sharpe.** 2010. Problem ferns: their impact and management. *In: Fern Ecology.* K. Mehltreter, L. Walker & J. Sharpe (Eds.). Pp. 255-322. Cambridge University Press.
- Rué, D. J.** 1987. Early agriculture and postclassic occupation in western Honduras. *Nature* 326: 285-286.
- Sakai, A. N., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A.S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson & S. G. Weller.** 2001. The population biology of invasive species. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 32: 305-332.
- Santa Catalina Island Conservancy.** 1997. Management Plan for the Control and Eradication of Wildland Weeds. Ecological Restoration Department. August 28, 56 pp.
- Sato, T.** 1982. Phenology and wintering capacity of sporophytes and gametophytes of ferns native to northern Japan. *Oecologia* 55 :53-61.
- Sawamura, M., A. Kawakita & M. Kato.** 2009. Fern – spore-feeder interaction in temperate forests in Japan: spring phenology and spore-feeding insect community. *American Journal of Botany* 96: 594-604.
- Schneider, L. C.** 2004. Understanding Bracken Fern Invasion in the Southern Yucatan Peninsular Region through Integrated Land Change Science. Doctoral Dissertation, Graduate School of Geography. Clark University.

- Schneider, L. C.** 2006. Invasive species and land use: the effect of land management practices on bracken fern invasion in the region of Calakmul, Mexico. *Journal of Latin American Geography* 5: 91-107.
- Schneider, L. C.** 2008. Plant invasions in an agricultural frontier: linking satellite, ecological and household survey data. Pp. 117–142. *In: Millington, A. & Jepson, W. (eds.). Land change science in the tropics: changing agricultural landscapes.* Springer Science, New York.
- Schneider, L. C. & D. N. Fernando.** 2010. An untidy cover: invasion of bracken fern in the shifting cultivation systems of Southern Yucatán, Mexico. *Biotropica* 42: 41-48.
- Schneller, J. J.** 1988. Spore bank, dark germination and gender determination in *Athyrium* and *Dryopteris*. Results and implications for population biology of Pteridophyta. *Botanica Helvetica*. 98:77-86.
- Schneller, J. J., C. H. Haufler & T. A. Ranker.** 1990. Antheridiogen and natural gametophyte populations. *American Fern Journal* 80:143-152.
- Schraudolf, H.** 1985. Action and phylogeny of antheridiogens. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 86B: 75-80.
- Schultz, G.** 2005. Vascular flora of the El Edén Ecological Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Journal of the Torrey Botanical Society* 132(2): 311-322.
- Schwabe, W. W.** 1951. Physiological studies in plant nutrition. XVI. Mineral nutrition of bracken. *Annals of Botany* 15: 417- 446.
- Schwabe, W.W.** 1953. Physiological studies in plant nutrition, XVI. The mineral nutrition of bracken, Part II. The effects of phosphorus and potassium supply on total dry weights, leaf areas, net assimilation rates, starch and water contents in the sporophyte. *Annals of Botany* 17: 226-262.
- Sharma, G. P., J. S. Singh & A. S. Raghubanshi.** 2005. Plant invasions: emerging trends and future implications. *Current Science* 88: 726-734.

- Sharpe , J. M., & J. A. Jernstedt.** 1990. Leaf growth and phenology of the dimorphic herbaceous layer fern *Danaea wendlandii* (Marattiaceae) in a Costa Rican rain forest. *American Journal of Botany* 77: 1040-1049.
- Sheffield, E., P. G. Wolf & C. H. Haufler.** 1989. How big is a bracken plant?. *Weed Research*. 29: 455-460.
- Sheffield, E., P. G. Wolf, F. J. Rumsey, D. J. Robson, T. A. Ranker & S. M. Challinor.** 1993. Spatial distribution and reproductive behaviour of a triploid bracken (*Pteridium aquilinum*) clone in Britain. *Annals of Botany* 72: 231-237.
- Sheffield E.** 1996. From pteridophyte spore to sporophyte in the natural environment. *In: Camus J. M, M. Gibby & R. J. Johns (Eds.). IPteridology in perspective.* Kew: Royal Botanic Gardens, 541-549.
- Simabukuro, E. A., L. M. Esteves & G . M. Felipe.**1998. Analysis of a fern spore bank in Southeast, Brazil. *Hoehnea* 25: 45-57.
- Simabukuro, E.A., A. Begovacz, L. M. Esteves & G. M. Felipe.** 1999. Fern spore bank at Pedregulho (Itirapina, Sao Paulo, Brazil). *Revista Brasileira de Biologia* 59: 131-139.
- Skoglund, J.** 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 3: 357-360.
- Slocum, M. , T. M. Aide, J. K. Zimmerman & L. Navarro.** 2004. Natural regeneration of subtropical montane forest after clearing fern thickets in the Dominican Republic. *Journal of Tropical Ecology* 20: 483-486.
- Smith, R. T.** 1986. Opportunistic behaviour of bracken (*Pteridium aquilinum* L. (Kuhn) in moorland habitats: origins and constraints. *In: Bracken: Ecology, Land Use and Control Technology.* R. T. Smith & J. A. Taylor(Eds.), pp. 215-224. Parthenon Press, Carnforth, Lancashire.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf.** 1987. *Introduction to biostatistic*, 2nd. Ed. Freeman, N.Y., USA.

- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf.** 1995. Biometry. (Third edition). Freeman, New York. 887 pp.
- Stickney, P. F.** 1985. Initial stages of natural forest succession following wildfire in northern Rocky Mountains, a case study. *In*: Lotan, J., B. Kilgore, W. Fischer, R. Mutch; Technical coordinators. Proceedings Symposium and workshop on wilderness fire; 1983 November 15- November 18; Missoula, MT. Gen. Tech. Rep. INT-181. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station. 383-384.
- Stickney, P. F.** 1986. First decade plant succession following the Sundance Forest Fire, northern Idaho. Gen. Tech. Rep. INT-197. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station. 26 pp.
- Suazo, I.** 1998. Aspectos ecológicos de la especie invasora *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn en una selva húmeda de la región de Chajul, Chiapas, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Biología. Morelia, Michoacán, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Sutherst, R. W.** 2000. Climate change and invasive species: A conceptual framework. *In*: Invasive species in a changing world. H. A. Mooney and R. J. Hobbs (Eds.), pp. 425-434. Washington, D.C.
- Taylor, J. A.** 1986. The bracken problem: a local hazard and global issue. *In*: R. T. Smith & J. A. Taylor (Eds.). Bracken: ecology, land use and control technology; 1985 July 1-July 5. Leeds. Lancs: The Parthenon Publishing Group Limited: 21-42.
- Taylor, J. A.** 1989. Bracken toxicity and carcinogenicity as related to animal and human health. International Bracken Group. 44. Institute of Earth Sciences, United Kingdom.
- Taylor, J. A.** 1990. The bracken problem: a global perspective. Pp. 3–19 in Thompson, J. & Smith, R. T. (eds.). Bracken biology and management. Australian Institute of Agricultural Science, Sydney.

- Taylor, J. E. & J. A. Thompson.** 1998. Bracken litter as a mulch: glasshouse evaluation of phytotoxicity. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 38: 161-169.
- Thomson, J. A.** 2004. Towards a taxonomic revision of *Pteridium* (Dennstaedtiaceae). *Telopea* 10: 793-803.
- Tolhurst, K. G.** 1990. Response of bracken to low intensity prescribed fire in open eucalypt forest in west-central Victoria. *In: Bracken Biology and Management.* J. A. Thomson & R. T. Smith. Occasional Publication, Australian Institute of Agricultural Science 40: 53 - 62.
- Tryon, R. M.** 1941. Revision of the genus *Pteridium*. *Rhodora* 43 (134): 1-70.
- Tryon, R. M.** 1970. Development and evolution of fern floras of oceanic islands. *Biotropica* 2: 76-84.
- Tryon, A. F. & B. Lugardon.** 1991. Surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies. Springer-Verlag. Pp. 280-281.
- Tulazyck, S.** 1993. Karst geomorphology and hydrogeology of the northeastern Yucatán Peninsula, Mexico. Master's thesis. Department of Geology, Northern Illinois University, DeKalb, Illinois.
- Turner, B. L., W. C. Clark, R. W. Kates, J. F. Richards, J. T. Mathews & B. W. Meyer.** 1990. The earth as transformed by the human action: global and regional changes in the biosphere over 300 years. Cambridge University Press., UK.
- Turner, B., P. Klepeis & L. Schneider.** 2003. Three millennia in the Southern Yucatán Peninsula: Implications for occupancy, use and carrying capacity. *In: Gómez-Pompa, A., M. F. Allen, S. L. Fedick & J. J. Jiménez-Osornio (Eds.). The Lowland Maya Area. Three millenia at the human-wildland interface.* The Haworth Press, Inc. New York. 659 pp.
- Vargas R., M. F. Allen & E. B. Allen.** 2008. Biomass and carbon accumulation in a fire chronosequence of a seasonally dry tropical forest. *Global Change Biology* 14: 109-124.

- Varvarigos, P. & J. H. Lawton.** 1991. Farmer's perceptions of the scale of bracken problem on farms in less favoured areas in England and Wales. *Journal of Applied Ecology* 28: 988-1003.
- Vié, J. C., C. Hilton-Taylor & S. N. Stuart.** 2009. Wildlife in a changing world-An analysis of the 2008 IUCN red list of threatened species. IUCN. Gland, Switzerland.
- Vitkay, K. & D. Pérez-Salicrup.** 2001. Effect of *Sabal mexicana* palms on *Pteridium aquilinum* invaded fields in the Southern Yucatan. In: M. J. Wade (ed.), *Evolution 2000*, Bloomington, IN. CD on Indiana University Conferences.
- Vitousek, P. M.** 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology* 75: 1861-1876.
- Vitousek, P. M., J. Aber, R. W. Howarth, G. E. Likens, P. A. Matson, D. W. Schindler, W. H. Schlesinger & G. D. Tilman.** 1997. Human Alteration of the Global Nitrogen Cycle: Causes and Consequences, *Issues in Ecology* No. 1.
- Voeller, B. R.** 1964. Gibberellins: their effects on antheridium formation in fern gametophytes. *Science* 143: 373-375.
- Vogl, R. J.** 1964. The effects of fire on the vegetational composition of bracken-grassland. *Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters* 53: 67-82.
- Walch, M., J. R. Rowley & N. J. Norton.** 1970. Displacement of pollen grains by earthworms. *Pollen et Spores*: 39-44.
- Walker, L. R. & W. Boneta.** 1995. Plant and soil responses to fire on fern covered landslide in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 11: 473-479.
- Walker, L. R. , D. J. Zarin, N. Fetcher, R. W. Myster & A. H. Jhonson.** 1996. Ecosystem development and plant sucession on landslides in the Caribbean. *Biotropica* 28: 566-576.

- Watkins J. E., M. C. Mack, T. R. Sinclair & S. S. Mulkey.** 2007. Ecological and evolutionary consequences of desiccation tolerance in tropical fern gametophytes. *New Phytologist* 176: 708-717.
- Watt, A. S.** 1940. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*) I. The rhizome. *New Phytologist* 39: 401-422.
- Watt, A. S.** 1943. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). II. The frond and the plant. *New Phytologist* 42: 103-126.
- Watt, A.S.** 1947. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). IV. The structure of the community. *New Phytologist* 46: 97-121.
- Watt, A. S.** 1956. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*). VII. Bracken and litter. 1. The origin of rings. *New Phytologist* 55: 369-381.
- Watt, A.S.** 1964. Some factors affecting bracken in Breckland. *Journal of Ecology* 52: 63-77.
- Watt, A.S.** 1969. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*) VII. Bracken and litter. 2 – Crown form. *New Phytologist* 68: 841-859.
- Watt, A.S.** 1970. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*) VII. Bracken and litter. 3 – The cycle of change. *New Phytologist* 69: 431-449.
- Watt, A.S.** 1976. The ecological status of bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society* 73: 217-239.
- Weinberg, E. S. & B. R. Voeller.** 1969. External factors inducing germination of fern spores. *American Fern Journal* 59: 153-167.
- Wert, C. & M. I. Cousens.** 1990. Summary: the contributions of population studies of ferns. *American Fern Journal* 80(4): 126-142.
- Whigham, D. F., I. Olmsted, E. Cabrera & A. B. Curtis.** 2003. Impact of hurricanes on the forests of Quintana Roo, Yucatan Peninsula, Mexico.

Pags. 193-213. *In*: A. Gómez-Pompa, M. F. Allen, S. L. Fedick & J. Jimenez-Osornio (Eds.) The lowland Maya area: three millennia at the human-wildland interface. Haworth Press, Binghamton, NewYork.

Williams, G. H. & A. Foley. 1976. Seasonal variations in the carbohydrate content of bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society* 73: 87-93.

Williams, P. R., R. A. Congdon, A. C. Grice & P. Clarke. 2004. Soil temperature and depth of legume germination during early and late dry season fires in a tropical eucalypt savanna of north-eastern Australia. *Austral Ecology* 29: 258-263.

Wolf, P. G., E. Sheffield & C. H. Haufler. 1991. Estimates of gene flow, genetic substructure and population heterogeneity in bracken (*Pteridium aquilinum*). *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 407- 423.

Wolf, P. G., K. M. Pryer, A. R. Smith & M. Hasebe. 1998. Phylogenetic studies of extant pteridophytes, p. 541–556. *In*: D. E. Soltis, P. S. Soltis, and J. J. Doyle (eds.), *Molecular Systematics of Plants II: DNA Sequencing*. Kluwer Academic Publishers, Boston.

Woolley, J. T. & E. Stoller. 1978. Light penetration and light-induced seed germination in soil. *Plant Physiology* 61: 597-600.

Zabkiewicz, J. A. & R. E. Gaskin. 1978. Effects of fire on gorse seeds. Pp. 47–52. *In*: Hartley, M. J. (ed.). *Proceedings of the 31st New Zealand Weed & Pest Control Conference*. The New Zealand Weed and Pest Control Society Inc., Palmerston North, New Zealand. YA



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

Acto 0007

Maticula 2011/22767

FACTORES QUE PROMUEVEN EL ESTABLECIMIENTO, PERSISTENCIA Y DISTRIBUCION DE *Preridium caudatum* (L.) KUHN EN LA RESERVA ECOLOGICA EL EDEN, QUINTANA ROO.

En México, D.F., se presentaron a las 10:00 horas del día 11 del mes de julio del año 2012 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

- DRA. BLANCA PEREZ GARCIA
- DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA
- DR. KLAUS VOLKER MEHLTRETER
- DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
- DR. MANUEL ARNOLDO CASTILLO RIVERA

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretario el último, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DE: MARIA DEL ROSARIO RAMIREZ TREJO

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobar

Acto continuo, la presidenta del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA



MARIA DEL ROSARIO RAMIREZ TREJO

ALUMNA

REVISÓ

LIC JULIO CESAR DE LARA ISASSI
DIRECTOR DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. RUBEN ROMAN RAMOS

PRESIDENTA

DRA. BLANCA PEREZ GARCIA

VOCAL

DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO
SEGOVIA

VOCAL

DR. KLAUS VOLKER MEHLTRETER

VOCAL

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

SECRETARIO

DR. MANUEL ARNOLDO CASTILLO RIVERA