



UNIVERSIDAD REGIONAL AMAZÓNICA IKIAM
FACULTAD DE CIENCIAS DE LA TIERRA Y AGUA
CARRERA EN HIDROLOGÍA

Proyecto de investigación previo a la obtención del título de Ingeniero en Hidrología

**RASGOS FUNCIONALES DE LAS HOJAS DE LOS HELECHOS COMO RESPUESTA A
VARIABLES AMBIENTALES**

Autor: Jairo Wilfrido Cabrera Pino

Tutor: Pablo Esteban Meneses Jativa

Tena, Enero 2022

Declaración de derecho de autor, autenticidad y responsabilidad

Tena, 30 de septiembre del 2021

Yo, Jairo Wilfrido Cabrera Pino con documento de identidad N°0302700133, declaro que los resultados obtenidos en la investigación que presento en este documento final, previo a la obtención del título Ingeniero en Ciencias del Agua son absolutamente inéditos, originales, auténticos y personales.

En virtud de lo cual, el contenido, criterios, opiniones, resultados, análisis, interpretaciones, conclusiones, recomendaciones y todos los demás aspectos vertidos en la presente investigación son de mi autoría y de mi absoluta responsabilidad.

Por la favorable atención a la presente, suscribo de usted,

Atentamente,

Firma:



Jairo Wilfrido Cabrera Pino

Certificado de dirección de trabajo de integración curricular

Certifico que el trabajo de integración curricular titulado: “Rasgos funcionales de las hojas de los helechos como respuesta a variables ambientales”, en la modalidad de: artículo original, fue realizado por: Jairo Wilfrido Cabrera Pino, bajo mi dirección.

El mismo ha sido revisado en su totalidad y analizado por la herramienta de verificación de similitud de contenido; por lo tanto, cumple con los requisitos teóricos, científicos, técnicos, metodológicos y legales establecidos por la Universidad Regional Amazónica Ikiam, para su entrega y defensa.

Tena, 1 de octubre del 2021

Firma:



Firmado electrónicamente por:
**PABLO ESTEBAN
MENESES JATIVA**

Pablo Esteban Meneses Jativa

C.I: 1714673603

Agradecimientos

El esfuerzo empleado en esta investigación va por mi familia, especialmente a mi madre y a mi hermana, quienes me han dado apoyo en mis momentos de necesidad. Agradezco a mis tutores por aceptar ser los guías de este trabajo. Un profundo agradecimiento a los profesores, que durante mi estancia en la universidad me han sabido comprender, fortalecer mis habilidades y llenar mis vacíos de conocimiento. Finalmente, no encuentro palabras para expresar mi gratitud con las personas que han tenido una fe ciega, incomprensible e inexplicable en mi capacidad para cumplir mis objetivos. Mis mejores deseos para esas personas que conociéndome o sin conocerme han influido en mi forma de pensar, el buscar siempre el bienestar común.

ÍNDICE GENERAL

Introducción.....	1
Metodología.....	3
Área de estudio	3
Diseño de muestreo.....	4
1. Determinación de los rasgos morfológicos de las hojas de los helechos.	4
2. Cálculo del índice CWM.....	5
3. Obtención de los datos meteorológicos	5
4. Normalización de datos.....	6
5. Creación y selección de modelos de regresión lineal múltiple	7
Resultados.....	7
Discusión	15
Conclusiones	17
Bibliografía	18

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Condiciones climáticas para cada parcela	6
Tabla 2. Desviación Estándar y Valor medio de los rasgos morfológicos	7
Tabla 3. Índice CWM de cada característica morfológica en cada parcela	9
Tabla 4. Modelos finales seleccionados para cada rasgo morfológico	10

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. La ubicación de las parcelas muestreadas.	3
Figura 2. Gráficas de tres dimensiones con el conjunto de datos 1.	12
Figura 3. Gráficas parciales de dos dimensiones con el conjunto de datos 2.	14

Resumen

Los patrones de distribución de los rasgos morfológicos de los helechos se determinan por su relación con factores abióticos. Así, variables climáticas como la temperatura, radiación solar y presión hídrica, influyen de forma directa en la morfología de las hojas de helechos. Esta investigación evalúa la relación de seis variables climáticas con el índice de la comunidad media ponderada (CWM) de los rasgos morfológicos de helechos: área, longitud de hoja, longitud del pecíolo, espinas, excentricidad, textura, tipo, grosor, pelos al inicio del pecíolo, en el pecíolo y en las hojas. Además, se evalúa si los cambios en el clima local causado por la fragmentación del bosque afectan a los rasgos funcionales de las hojas de los helechos. Se recolectó 302 hojas de varias especies de helechos en 22 parcelas de 250m x 2m a lo largo de un gradiente topográfico, que se extiende desde los páramos Andinos hasta las tierras bajas Amazónicas. Mediante el empleo de regresiones lineales, dos conjuntos de datos fueron relacionados al CWM, considerando y sin considerar la fragmentación. Tanto la temperatura como la fragmentación se mostraron como las variables climáticas más influyentes en los rasgos morfológicos de los helechos. Los resultados sugieren que cambios en las variables climáticas y el constante aumento de las zonas fragmentadas en los bosques podrían alterar los rasgos morfológicos en las comunidades de helechos a largo plazo.

Palabras clave: Rasgos morfológicos, fragmentación del suelo, variables meteorológicas, índice de comunidad media ponderada.

Abstract

Fern's morphological traits patterns distribution are determined by its relation with abiotic factors. Climatic variables as temperature, solar radiation and hydric pressure have a direct relation with fern's leaves. This investigation evaluates a relationship between six meteorological variables with morphological traits community weighted mean (CWM) like: area, leaf longitude, petiole longitude, thorns, eccentricity, texture, type, thickness, petiole start hair, petiole hair and leaves hair. Also, there is an evaluation about local climates change due to forest fragmentation which may affect fern's leaves functional traits. 302 leaves from many fern species were collected in 22 250m * 2m plots in a topographic gradient coming from Andina region until low zones in the Amazon. Using lineal regressions, two data sets were related to CWM, considering and not considering fragmentation. Temperature and fragmentation proved to be the most influent variables in the studied fern morphological traits. Results suggest that changes in climatic variables and the fragmented forest constant increase may affect ferns communities in a long term.

Key words: Morphological traits, soil fragmentation, meteorological variables, community weighted mean.

Introducción

Las diferentes especies vegetales se distribuyen en una estructura compleja de interacciones ecológicas, lo que les permite coexistir en el mismo ambiente. Cuando los recursos son limitados, la competencia intraespecífica conlleva a que las especies ocupen diferentes porciones del nicho ecológico (Nagy-Reis et al, 2019). Y por lo tanto las variaciones de la disponibilidad de recursos determinan cuáles especies pueden coexistir en un determinado lugar. Sin embargo, la forma en que se da la relación entre individuos dentro de una comunidad y el medio abiótico (nicho) no es profundamente conocido.

En ciertos sitios la forma de crecimiento de las plantas es restringido por los recursos determinados por las condiciones climáticas (Cody, 1991). Por ejemplo, en ambientes fríos predominan especies de bajo crecimiento y con hojas pequeñas, mientras que ambientes con temperaturas elevadas, especies de hojas largas y gran porte son más comunes (Wright et al, 2017). El efecto de las variaciones ambientales sobre diferentes características de las plantas puede ser investigado con el uso de grupos indicadores, como los helechos (pteridófitas y licófitas), organismos bastante estudiados en la cuenca amazónica y que presentan respuestas ecológicas y fisiológicas tanto al clima como a las condiciones del suelo (Moulatlet et al, 2019; Kluge y Kessler, 2007). La distribución de helechos está relacionada con los cambios en la composición y concentración de nutrientes en los suelos, algunas especies son incapaces de crecer a determinadas concentraciones de nutrientes (Youth y León, 1989; Tuomisto y Poulsen, 1996) y también por cambios en condiciones climáticas, dado que este grupo depende mucho de la humedad en sus épocas reproductivas. Además, la abundancia y facilidad de recolección también hace que funcione como un excelente grupo de estudio (Tuomisto et al 2003), pese a su gran potencial, los helechos son pobremente explorados como indicadores ecológicos (Possamai y Falkenberg, 2018).

La investigación sobre la respuesta de los helechos al clima en algunas partes de Ecuador no ha mostrado un amplio desarrollo, especialmente en la región de transición entre los Andes y la Amazonia, una de las zonas con más biodiversidad de especies que pertenecen a este grupo a nivel mundial (Tuomisto et al, 2002). Se conoce que el número de especies de helechos se incrementa desde climas fríos y secos hacia zonas húmedas y calientes (Tuomisto, Zuquim y Cárdenas, 2014). Sin embargo, los factores intrínsecos de la comunidad de helechos que lleva a este patrón ecológico todavía no son claros. Así pues, el estudio comparativo de las características intrínsecas de la comunidad de helechos, como la variabilidad de los rasgos funcionales en las hojas es relevante para la comprensión de los mecanismos estructurales de comunidades vegetales en bosques tropicales. Los rasgos funcionales pueden ser clasificados como morfológicos, bioquímicos, fisiológicos, estructurales y fenológicos (Violle et al, 2007). La morfología es el tipo de rasgo funcional que se explora principalmente en esta investigación, ya que ciertas variables ambientales influyen en el desarrollo de los rasgos morfológicos de la hoja y especialmente en su estructura (Leigh et al, 2017; Kluge y Kessler, 2007; Niinemets et al, 2003; Gates, 1968; McDonald et al, 2003). Estudios sobre rasgos funcionales cuantitativos de hojas de helechos son todavía escasos (Kessler et al, 2007).

La variación morfológica de las hojas de helechos se atribuye parcialmente a factores abióticos, como el clima. La temperatura es uno de los más influyentes en el crecimiento de helechos (Stamps, 1994). La radiación solar es otro factor indispensable para las plantas, ya que aparte de estar relacionado con la temperatura, es limitante para realizar fotosíntesis. También, algunos rasgos morfológicos como la presencia de pelos en las hojas sirven como medidas de protección a la radiación (Riaño y Briones, 2015).

La disponibilidad de agua es esencial para el funcionamiento fisiológico de los helechos. La disponibilidad de agua está relacionada con la morfología de las hojas de helechos (Kluge y Kessler, 2007). Por ejemplo, en ambientes de bajas precipitaciones muchas especies de helechos especialmente los epífitos tienen pelos en las hojas y en los rizomas, que sirve, muy probablemente como mecanismo de captura de agua del aire (Kluge y Kessler, 2007). La relación entre disponibilidad de agua y rasgos funcionales también puede servir como una herramienta para predecir los cambios de una comunidad en dichos rasgos según las variaciones climáticas futuras (Wilcox et al, 2020). En ciertos ambientes, cuando existe estrés hídrico, los helechos necesitan regular la circulación del agua; para ello, controlan el grado de apertura de la estoma, lo cual afecta a las tasas de transpiración de agua de las hojas hacia el medio. La presión de vapor de agua puede modificar la conductancia estomática en los helechos (Czerniak et al, 2014) para que las especies se mantengan en equilibrio termodinámico con el ambiente. Así, se hipotetiza que los rasgos morfológicos de las hojas se adaptan también a las variaciones de la precipitación y temperatura, ya que el uso de agua, intercambio gaseoso y las adaptaciones a condiciones extremas pueden influir en el desarrollo de la forma de las hojas (Kluge y Kessler, 2007).

Tanto la temperatura como la disponibilidad de luz pueden incrementar en áreas de bosque fragmentadas, mientras que el agua disponible en los suelos disminuye. La fragmentación del bosque es la disrupción de la continuidad del hábitat en el bosque (Robinson et al, 1995). Esto ocasiona que los nichos ecológicos, para las especies de bosque, se dividan y a la vez se reduzca el espacio disponible para las especies que lo habitan. En la Amazonía Ecuatoriana, la fragmentación se da principalmente por la construcción de carreteras y parcelas agrícolas (Wade et al, 2003; Peh et al, 2014). Los cambios en el medio, debido a la fragmentación, afectan a reptiles, aves y otras especies animales (Fahrig, 2003) y pueden llevar a pérdida en el número de especies (Santos y Tellería, 2006; Fischer y Lindenmayer, 2007). Estudios indican que las comunidades de helechos son negativamente afectadas por la fragmentación (Silva, Mehltererb y Schmitta, 2018). Sin embargo, se desconoce en gran parte las reacciones de la diversidad funcional de helechos con respecto al impacto humano (Carvajal et al, 2018). Por lo que, las diferentes investigaciones sobre la fragmentación y su relación con los rasgos morfológicos son de gran importancia para comprender sus efectos en la estructura de las comunidades vegetales.

La zona de estudio, localizada entre la cordillera oriental ecuatoriana hasta la región amazónica, cuenta con escasa información sobre la relación entre la morfología de especies vegetales con el clima y la fragmentación de bosques. Esto puede ser un limitante para conocer con precisión los efectos de eventos como la deforestación, o el cambio climático sobre la biota

del lugar. Las condiciones climáticas también pueden ser susceptibles a la fragmentación del bosque. Así, en este estudio, se utilizan los helechos como especies indicadoras para cumplir con los siguientes objetivos: 1) determinar que variable climática es la más influyente en los rasgos morfológicos de las hojas; 2) conocer la variabilidad de los rasgos morfológicos, a lo largo del gradiente climático y los cambios de éstas en función de la fragmentación de bosque.

Metodología

Área de estudio

El área de estudio se encuentra a lo largo de un gradiente altitudinal entre los 3471 m.s.n.m. y los 252 m.s.n.m. (Figura 1), localizado al noreste de Ecuador en las provincias de Napo y Sucumbíos. Las parcelas con una elevación superior a los 2000 m.s.n.m. se caracterizan por sus temperaturas anuales no superiores a los 20° C, por humedades bajas la mayor parte del año y precipitaciones menores a los 2000 mm anuales. Las parcelas localizadas en el piedemonte amazónico ecuatoriano (<2000 m.s.n.m.) se caracterizan por tener climas cuya humedad; es mayor al 80%, temperaturas anuales superiores a los 23° C y precipitaciones anuales superiores a los 3000 mm (Karger et al, 2007).

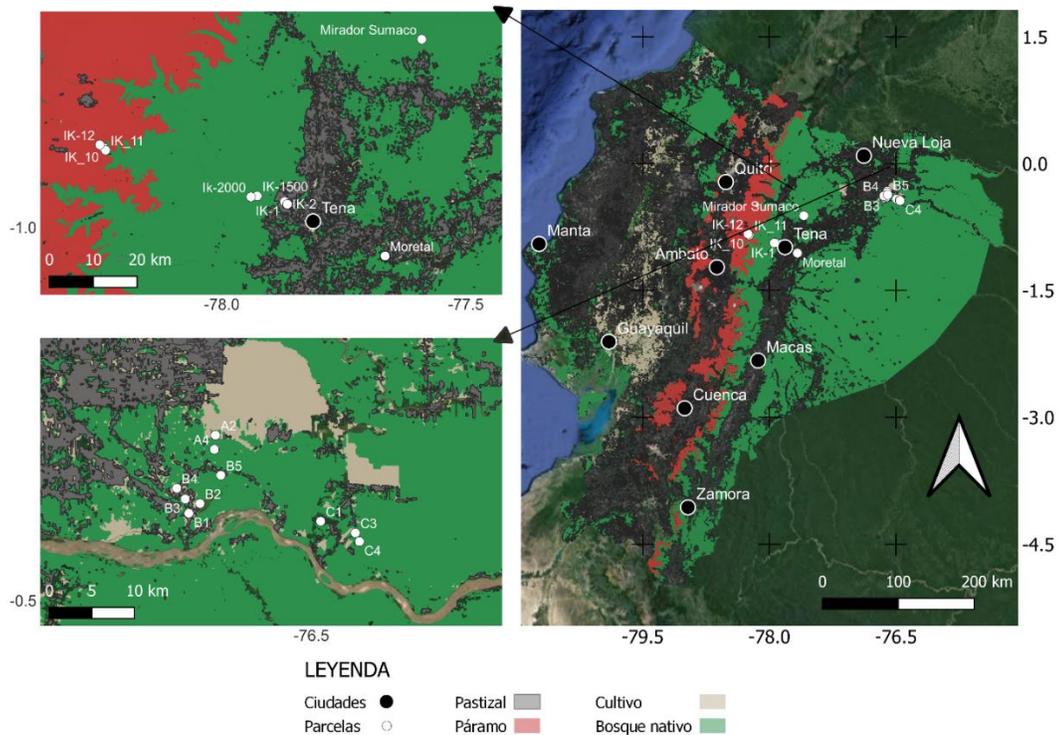


Figura 1. La ubicación de las parcelas muestreadas (puntos blancos). En la parte izquierda superior se muestran parcelas ubicadas en zonas con climas secos, fríos y superiores a los 3000 m.s.n.m. Mientras que en el cuadro izquierdo inferior están parcelas ubicadas en zonas con climas húmedos, calientes y bajo los 400 m.s.n.m.

Diseño de muestreo

Se muestrearon en la cuenca del río Napo 19 parcelas, que se instalaron con la metodología RAPELD (Magnusson et al., 2005) que consiste en formar un espacio rectangular con 250 metros de largo, siguiendo la variación topográfica, con un ancho variable según las características ecológicas de las especies de interés. Al muestrear helechos, el ancho se fijó a 2m (Zuquim et al., 2012), con un área neta de 500 m². La distancia mínima entre parcelas fue de 800 metros. Las coordenadas geográficas se tomaron con un GPS en el punto inicial de cada parcela.

En cada parcela se contó a todos los individuos con hojas frontales mayores a 10 cm (datos de abundancia). Se incluyó epifitas y escaladoras si la altura de sus hojas era menor a dos metros del suelo. Para especies que crecen en grupos, i.e. cuando no se puede separar las raíces de cada individuo, entonces cada tallo de enraizamiento se consideró como un individuo. Todas las muestras se documentaron por uno o más comprobantes de especímenes a las especies encontradas. Para identificar la especie, se usó claves especializadas (Zuquim, Tuomisto y Prado, 2017) y con la consulta de expertos en diferentes grupos taxonómicos. Los comprobantes se depositaron en el Herbario Nacional del Ecuador (QCNE) y en el Herbario de Botánica Aplicada de la Universidad Técnica de Cotopaxi (UTCEC). Para obtener información de los rasgos morfológicos de los helechos, se aplicó el siguiente procedimiento:

1. Determinación de los rasgos morfológicos de las hojas de los helechos.

13 rasgos morfológicos de 302 hojas de varias especies de helechos encontradas en las parcelas de muestreo fueron medidas: grosor de hojas (Gh), textura (Te), pelos en las hojas (Ph), al inicio del pecíolo (Ppi), tipo (Ti), espinos (Es), pelos en el pecíolo (Pp), área (Ar), longitud de la hoja (Lh), ancho (An), longitud del pecíolo (Lp), foliolo más largo (Fl) y excentricidad (E). Las primeras 7 características se obtuvieron mediante observación de la muestra. Las siguientes 5 características se midieron con el uso del software ImageJ, una herramienta para determinar las medidas de longitud de cada muestra a partir de fotos y una escala establecida (Schneider, Rasband y Eliceiri, 2012), las unidades de todos estos rasgos están en centímetros (cm), excepto el área (Ar) que está en centímetros cuadrados (cm²). Finalmente, la excentricidad (E) se calculó empleando la fórmula de la elipse (1), donde 0 significa que la superficie del objeto es circular.

$$E = \frac{\sqrt{a^2 - b^2}}{a} \quad (1)$$

En esta ecuación, entre el largo y ancho de la hoja se toma el valor mayor para que la mitad de éste se representa como a, mientras que b es la mitad del valor menor. La unidad de las características cuantitativas es centímetros, mientras que las cualitativas fueron reclasificadas de la siguiente forma:

- Textura: Se le asigna un valor de 1 para hojas lisas y 2 para rugosas.
- Grosor de hojas: Se clasifica en 1 para las delgadas (<0.5 mm), 2 para las gruesas (>=0.5 mm y <0.7mm) y 3 para las muy gruesas (>0.7mm).

- Pelos en las hojas, Pelos al inicio de pecíolo, Espinos, Pelos en el pecíolo: Estas variables se clasifican en 1, 2 y 3; donde 1 significa ausencia, 2 indica ligera presencia y 3 abundancia.
- Tipo: Se otorga el número según la cantidad de divisiones que tenga la hoja. Si es unipinnada, toma el valor de 1; para las bipinnadas, 2; para las n-pinnadas, n.

2. Cálculo del índice CWM

El índice de media ponderada de la comunidad (CWM) es una medida para representar el valor esperado de un rasgo en una muestra (Garnier et ál. 2004). Este índice, calculado para cada uno de los rasgos funcionales fue usado como variable dependiente en los modelos estadísticos indicados abajo. Se calculó el CWM para cada una de las 19 parcelas usando la siguiente ecuación:

$$CWM = \sum_i^S w_i * x_i \quad (2)$$

Donde S es el número total de especies, w_i es la abundancia relativa y x_i es el valor del rasgo o de la característica morfológica medida para la i-ésima especie. La abundancia relativa se obtuvo al dividir la cantidad de veces que una especie está presente en una parcela para el número total de individuos. Para el rasgo morfológico, cuando una especie tiene más de 1 individuo en una misma parcela, los datos se promedian.

3. Obtención de los datos meteorológicos

Los datos meteorológicos (Tabla 1) se obtuvieron del sitio web Worldclim (<https://worldclim.org>), en archivos tipo raster con resolución de aproximadamente 1 km². Las variables obtenidas fueron la temperatura (T), variación anual de la temperatura (ΔT), precipitación (P), coeficiente de variación anual de precipitación (ΔP), radiación solar (S) y presión de vapor de agua (ψ). Todos estos datos representan un valor medio de los datos históricos tomados entre los años 1970 y 2000. Finalmente, la fragmentación del bosque (F) fue obtenida como promedio de tres medidas: porcentaje de área intervenida, cantidad relativa del bosque cuyos bordes están próximos a matrices antropogénicas y la intercalación, que mide el aislamiento o la aglutinación de la superficie ocupada por bosques (Butler et al, 2004). Esta combinación de medidas permite la detección de valores de fragmentación en niveles regionales, facilitando la interpretación de sus características. Este índice va desde 0 hasta 100, donde 0 indica un bosque sin rupturas, mientras que 100 señala zonas sin bosques. Estos datos se obtuvieron de Moulatlet et al (2021). Los valores de cada variable ambiental asignado a cada parcela se pueden observar en la tabla 1. El índice F fue calculado sólo para las parcelas ubicadas en elevaciones menores a 1500 m.s.n.m. Mayores detalles sobre el índice F pueden ser encontrados en <https://github.com/gamamo/FragEcuador>.

Tabla 1. Condiciones climáticas para cada parcela. Temperatura (T), variación de temperatura (ΔT), precipitación (P), variación de precipitación (ΔP), radiación solar (S), presión de vapor de

agua (ψ), altura (A) y fragmentación del bosque (F). Cada valor está en las unidades especificadas en la metodología. ND significa que los datos no están disponibles para dichas parcelas.

Código de parcela	T (°C)	ΔT (Desviación estándar * 100)	P (mm)	ΔP (%)	ψ (kPa)	S (kJ/m ² /d)	F (%)	A (m.s.n.m.)
A2	24.94	50.28	3395	16.89	2.67	13323.75	20.39	260
A4	24.94	49.54	3387	16.72	2.67	13353.00	0	271
B1	24.98	50.29	3353	16.52	2.68	13364.67	19.94	252
B2	24.99	50.28	3342	16.40	2.68	13425.67	6.51	256
B3	24.99	50.59	3354	16.40	2.68	13457.00	25.21	261
B4	24.96	50.10	3392	16.60	2.67	13426.50	34.03	266
B5	25.00	50.43	3346	16.43	2.68	13356.92	19.70	262
C1	25.03	52.29	3321	17.35	2.69	13286.92	13.91	254
C3	25.04	51.56	3321	17.66	2.69	13324.42	8.17	254
C4	25.04	51.97	3313	17.58	2.70	13274.58	12.26	253
IK-1	22.60	39.54	4087	23.16	2.40	13173.83	ND	643
IK-10	8.52	60.01	1203	16.31	0.96	13311.75	ND	3447
IK-11	9.10	58.41	1191	16.57	1.00	13274.83	ND	3308
IK-12	8.33	60.91	1203	15.40	0.94	13265.17	ND	3465
IK-1500	18.80	31.19	3002	26.20	1.83	12463.58	ND	1569
IK-2	22.82	41.47	4166	22.58	2.43	13252.17	ND	611
IK-2000	17.76	31.56	246	29.29	1.68	12273.33	ND	2084
Mirador 1	17.78	32.00	3261	31.26	1.71	12723.67	ND	1752
Moretal 2	23.81	42.42	4313	20.74	2.55	13283.25	ND	418

4. Normalización de datos

Antes de proceder a la formación de modelos predictivos, los datos de los rasgos morfológicos y datos meteorológicos fueron normalizados entre 0 y 1 para obtener escalas comparables. Se aplicó la siguiente fórmula.

$$X_{nor} = \frac{X - X_{min}}{X_{max} - X_{min}} \quad (3)$$

Donde X_{nor} significa el nuevo dato normalizado, X es el dato a normalizar, X_{min} es el valor mínimo del rango de datos y X_{max} el valor máximo de este mismo rango.

5. Creación y selección de modelos de regresión lineal múltiple

Los rasgos morfológicos de los helechos se analizaron en función de dos o más factores meteorológicos. Para ello se construyeron un total de 382 modelos de regresión múltiple distintos para cada una de los 13 rasgos morfológicos representados por el CWM. Todas las ecuaciones son lineales siguiendo la forma $y = m_1 * X_1 + m_2 * X_2 + \dots + m_n * X_n + b$. Después, usando el coeficiente de Pearson (R), se descartaron variables correlacionadas de un mismo modelo cuando $r > 0.7$ o $r < -0.7$. En estos casos, solo una de las variables fue usada.

Debido a la falta de información sobre la fragmentación en parcelas localizadas en las zonas altas (>1500 m.s.n.m.), se realizó análisis con dos conjuntos de datos, el conjunto 1 incluyendo las parcelas sin datos de fragmentación y el conjunto 2 para las parcelas con datos de fragmentación. Para los 127 primeros modelos del conjunto 1, las variables correlacionadas fueron: la T y P (R = 0.884), T y A (R = -0.996), T y ψ (R = 0.992); ΔT y ΔP (R = -0.920), ΔT y S (R = 0.782); P y ψ (R = 0.866); ΔP y S (R = -0.874) y ψ con A (R = -0.997). Para los 255 modelos del conjunto 2, las variables correlacionadas fueron: T y ΔT (R = 0.875), T y P (R = -0.959) T y ψ (R = 0.958); ΔT y P (R = -0.835), ΔT y ψ (R = 0.900), ΔT y ΔP (R = 0.798), ΔT y A (R = -0.704); P y A (0.762), P y ψ (R = -0.949); ΔP y ψ (R = 0.712), ΔP y S (R = -0.802) y la A con ψ (R = -0.788).

Para el conjunto 1, 19 modelos fueron escogidos; mientras que, para el conjunto 2, 37 modelos fueron seleccionados para cada característica morfológica. Posteriormente, se optó el modelo que tiene el índice R^2 más alto, para ambos conjuntos de datos; es decir, dos modelos para cada característica.

Resultados

La distribución de los rasgos morfológicos de las comunidades de helechos se encuentra en la Tabla 2. Se encontró que el área (Ar) tiene mayor variación de todos los rasgos morfológicos, mientras que la excentricidad (E) tiene desviaciones estándar cercanas a cero. Se observó una mayor dispersión de datos (media mayor a la desviación estándar), en las características como la longitud de la hoja (Lh), área (Ar), ancho de la hoja (An), así como en la longitud del pecíolo (Lp).

Tabla 2. La desviación estándar (DE) y valor medio (M) de las muestras para los rasgos morfológicos para cada parcela.

Parcela	Tipo	Gh	Te	Ph	Ppi	Ti	Es	Pp	Ar	Lh	An	Lp	Fl	E
A2	M	1.69	1.62	1.00	1.62	1.38	1.00	1.77	170.55	24.03	18.92	18.84	13.94	0.85
	DE	0.67	0.24	0.00	0.54	0.39	0.00	0.33	10755.50	92.30	109.54	212.12	107.49	0.22
A4	M	1.67	1.83	1.00	1.67	1.83	1.00	1.50	301.86	47.95	24.97	17.73	16.56	0.84

	DE	0.56	0.14	0.00	0.56	0.47	0.00	0.58	52404.62	665.17	194.81	105.59	98.05	0.02
B1	M	1.80	1.60	1.00	1.40	1.60	1.40	1.00	273.90	38.27	25.07	27.20	16.57	0.82
	DE	0.56	0.24	0.00	0.24	0.24	0.24	0.00	27848.78	263.41	7.83	44.55	57.51	0.06
B2	M	1.50	1.50	1.00	1.75	1.00	1.00	1.25	245.94	33.76	20.04	23.40	20.63	0.77
	DE	0.25	0.25	0.00	0.69	0.00	0.00	0.19	16188.96	109.89	100.86	169.72	13.52	0.02
B3	M	2.00	2.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	991.32	92.98	29.03	5.41	14.92	0.95
	DE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B4	M	2.00	1.40	1.00	1.80	1.20	1.00	1.20	179.51	27.38	11.04	13.75	24.68	0.85
	DE	0.40	0.24	0.00	0.56	0.16	0.00	0.16	26916.47	259.19	61.95	154.49	446.75	0.04
B5	M	1.50	1.50	1.00	1.20	1.60	1.00	1.40	151.26	25.62	16.02	18.37	10.16	0.78
	DE	0.45	0.25	0.00	0.36	0.44	0.00	0.44	19289.74	174.01	126.60	203.43	50.47	0.03
C1	M	1.82	1.55	1.09	2.09	1.45	1.00	1.18	151.20	24.39	15.33	15.83	15.64	0.79
	DE	0.51	0.25	0.08	0.45	0.61	0.00	0.15	18557.91	88.73	133.98	182.93	68.60	0.04
C3	M	2.00	2.00	1.00	2.00	3.00	1.00	2.00	1022.36	72.50	51.42	1.95	27.82	0.71
	DE	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
C4	M	2.00	1.25	1.04	1.29	1.38	1.04	1.25	197.58	28.59	17.28	18.85	14.67	0.79
	DE	0.25	0.19	0.04	0.29	0.32	0.04	0.19	40057.39	311.75	145.77	438.26	83.38	0.05
IK-1	M	2.19	1.31	1.16	1.66	1.28	1.13	1.19	197.55	30.16	18.39	23.73	15.47	0.78
	DE	0.53	0.21	0.26	0.60	0.20	0.17	0.21	52818.92	476.14	180.85	379.62	58.10	0.14
IK-10	M	2.59	1.59	1.29	1.59	1.47	1.06	1.24	53.04	20.35	6.30	11.76	11.67	0.87
	DE	0.36	0.36	0.44	0.48	0.37	0.06	0.18	3389.71	116.51	43.24	73.68	150.92	0.05
IK-11	M	2.75	1.38	1.63	1.75	1.63	1.00	1.63	155.17	45.89	8.48	16.11	16.53	0.97

	DE	0.19	0.23	0.73	0.69	0.23	0.00	0.48	24995.78	428.20	57.92	126.15	365.39	0.00
IK-12	M	2.50	1.25	1.75	1.50	1.50	1.00	1.25	15.11	12.17	2.95	4.65	4.86	0.93
	DE	0.25	0.19	0.69	0.75	0.25	0.00	0.19	299.38	65.19	13.02	5.09	29.36	0.00
IK-1500	M	1.92	1.36	1.16	1.48	1.60	1.04	1.32	230.64	28.89	20.57	26.50	13.12	0.92
	DE	0.55	0.23	0.29	0.41	0.40	0.04	0.22	58673.32	281.59	301.33	517.46	104.15	0.30
IK-2	M	1.97	1.53	1.09	1.41	1.18	1.00	1.18	162.72	26.57	14.04	17.31	18.28	0.83
	DE	0.50	0.25	0.14	0.42	0.15	0.00	0.15	26604.17	171.50	112.01	272.97	172.79	0.05
IK-2000	M	2.06	1.48	1.45	1.68	1.39	1.06	1.52	61.00	17.60	7.12	8.57	9.85	0.87
	DE	0.71	0.25	0.51	0.41	0.37	0.06	0.51	15316.33	182.14	119.72	110.89	103.97	0.04
Mirador 1	M	1.74	1.51	1.08	1.33	1.54	1.08	1.31	217.46	30.84	15.97	23.53	13.15	0.79
	DE	0.40	0.25	0.12	0.32	0.71	0.07	0.37	52164.33	385.08	104.69	471.19	75.05	0.04
Moretal 2	M	2.10	1.45	1.16	1.45	1.13	1.06	1.13	170.14	27.67	12.62	14.28	12.77	0.89
	DE	0.60	0.25	0.20	0.38	0.11	0.06	0.11	56176.02	599.82	122.42	141.23	194.40	0.05

Se evidenció que la correlación entre el índice CWM, calculado para cada uno de los 13 rasgos morfológicos en cada parcela (Tabla 3), fue alta (>0.8). Las parcelas A4 y C3 (ambas ubicadas bajo 400 m s.n.m) cuentan con 3 índices máximos entre todas las parcelas de los 13 calculados, cada una. Mientras que IK-12 (ubicada a 600 m s.n.m) cuenta con 7 índices CWM mínimos de los rasgos morfológicos.

Tabla 3. Índices CWM para cada característica morfológica medida de las muestras presentes en cada parcela. Los valores indicados representan medias ponderadas por la abundancia de cada especie en cada parcela. Se tiene: grosor de hojas (Gh), textura (Te), pelos en las hojas (Ph), al inicio del pecíolo (Ppi), tipo (Ti), espinos (Es), pelos en el pecíolo (Pp), área (Ar), longitud de la hoja (Lh), ancho (An), longitud del pecíolo (Lp), ancho (An), foliolo más largo (Fl) y excentricidad (E).

Código de parcela	Gh	Te	Ph	Ppi	Ti	Es	Pp	Ar	Lh	An	Lp	Fl	E
A2	1.69	1.62	1	1.62	1.38	1	1.77	170.55	24.03	18.92	18.84	13.94	0.85
A4	1.67	1.83	1	1.67	1.83	1	1.5	301.86	47.95	24.97	17.73	16.56	0.84

B1	1.8	1.6	1	1.4	1.6	1.4	1	273.9	38.27	25.07	27.2	16.57	0.82
B2	1.5	1.5	1	1.75	1	1	1.25	245.94	33.76	20.04	23.4	20.64	0.77
B3	2	2	1	1	2	1	1	991.32	92.98	29.03	5.41	14.92	0.95
B4	2	1.4	1	1.8	1.2	1	1.2	179.51	27.38	11.04	13.75	24.68	0.85
B5	1.5	1.5	1	1.2	1.6	1	1.4	151.26	25.62	16.02	18.37	10.16	0.78
C1	1.82	1.55	1.09	2.09	1.45	1	1.18	151.2	24.39	15.33	15.83	15.64	0.79
C3	2	2	1	2	3	1	2	1022.36	72.5	51.42	1.95	27.82	0.71
C4	2	1.25	1.04	1.29	1.38	1.04	1.25	197.58	28.59	17.28	18.85	14.67	0.79
IK-1	2.19	1.31	1.16	1.66	1.28	1.13	1.19	197.55	29.22	17.82	23.73	14.98	0.75
IK-10	2.59	1.59	1.29	1.59	1.47	1.06	1.24	53.04	20.35	6.3	11.76	11.67	0.87
IK-11	2.75	1.38	1.63	1.75	1.63	1	1.63	155.17	45.89	8.48	16.11	16.53	0.97
IK-12	2.5	1.25	1.75	1.5	1.5	1	1.25	15.11	12.17	2.95	4.65	4.86	0.93
IK-1500	1.92	1.36	1.16	1.48	1.6	1.04	1.32	230.64	28.89	20.57	26.5	13.12	0.92
IK-2	1.97	1.53	1.09	1.41	1.18	1	1.18	162.72	26.57	14.04	16.8	18.28	0.83
IK-2000	2.06	1.48	1.45	1.68	1.39	1.06	1.52	61	17.6	7.12	8.57	9.85	0.87
Mirador 1	1.74	1.51	1.08	1.33	1.54	1.08	1.31	217.46	30.84	15.97	22.92	13.15	0.79
Moretal 2	2.1	1.45	1.16	1.45	1.13	1.06	1.1	170.14	27.67	12.62	13.82	12.77	0.89

Para los modelos del conjunto 1 (sin datos de fragmentación), se encontraron índices de covarianza (R^2) entre 2.6% y 78.1%, siendo los mayores valores para los modelos de presencia de pelos (78.1%) y el grosor de la hoja (67.6%); mientras que, los modelos para los espinos y presencia de pelos al inicio del pecíolo tuvieron índices de 2.6% y 2.7% respectivamente (Tabla 4).

Tabla 4. Modelos finales seleccionados para cada una de las 13 variables morfológicas medidas, indicando el intercepto (a) y la inclinación (b). Los modelos indicados con el número 2 fueron generados al incluir la variable fragmentación (F). Debajo de cada modelo se encuentran los valores de R^2 . La descripción de las variables se encuentra en la sección de los métodos.

Variable	Modelos conjunto 1	Modelos conjunto 2
Gh	$0.722398*T - 0.63861*S + 0.191529$	$0.107583*\Delta P - 0.19537*T + 0.740454*A + 0.187402*F + 0.848275$
	0.676	0.581
Te	$0.0205676*T + 0.324498*\Delta T + 0.197089$	$0.401565*T + 0.107928*A + 0.130409*S + 0.413843*F - 0.41919$
	0.171	0.206
Ph	$0.04067*\Delta P - 0.0575*A + 0.717039$	$0.692078*S - 0.07756*\Delta T - 0.18868*F + 0.02181$
	0.781	0.648

Ppi	$0.490508*\Delta T + 0.099989*P - 0.05193$	$0.33341*P + 0.302249*\Delta P + 0.473404*F - 0.24928$
	0.027	0.313
Ti	$0.144869*T + 0.061605*\Delta T + 0.136734$	$0.054618*T + 0.279533*\Delta P + 0.21048*A + 0.262464*F - 0.09989$
	0.039	0.255
Es	$0.135096*\Delta T - 0.09169*P + 0.050149$	$0.717491 * T - 0.43939*\Delta P - 0.21356*A - 0.85255*F + 0.010509$
	0.026	0.463
Pp	$0.508564*P - 0.16415*\Delta T - 0.10293$	$0.086438*P + 0.496687*\Delta P + 0.569555*F - 0.37514$
	0.054	0.506
Ar	$0.321484*\Delta T - 0.08039*T + 0.144345$	$0.600895*S - 0.24457*\psi + 0.723067*F - 0.24836$
	0.178	0.344
Lh	$0.159043*S - 0.00653*T + 0.208503$	$0.409075*S - 0.13258*\psi + 0.732526*F - 0.29948$
	0.148	0.375
An	$0.361327*\Delta T - 0.01236*T + 0.07383$	$0.21261*\psi + 0.322707*S + 0.27344*F - 0.41077$
	0.338	0.286
Lp	$0.773058*\Delta T - 0.31988*A - 0.14206$	$1.310738*T - 0.51692*\Delta P - 0.29592*A - 0.64071*F - 0.30671$
	0.169	0.462
Fl	$0.100852*T + 0.271027*S + 0.191529$	$0.150943*\psi + 0.332882*S + 0.398044*F - 0.14679$
	0.299	0.177
E	$0.858636*\Delta P - 0.17835*\psi - 0.42196$	$0.321634*T - 0.26345*A + 0.087975*S + 0.152972*F + 0.328821$
	0.336	0.534

Para los modelos del conjunto 1, el grosor de las hojas (Gh) está relacionado positivamente con la temperatura y negativamente con la radiación solar, mientras que la textura de las hojas (Te) tiende a ser lisa en zonas relativamente más calientes y con más variación anual de temperatura. Por otro lado, existe mayor cantidad de pelos en las hojas (Ph) en lugares de bajas altitudes y con más variación anual en la precipitación; para la longitud de las hojas (Lh) y longitud máxima de los foliolos (Fl), se encontró que en zonas relativamente más calientes hay hojas más cortas (parcelas bajo 400 m.s.n.m. Tabla 1). En lugares donde la radiación solar es alta, las hojas fueron más largas. Mientras que, para el ancho (An), hay una relación positiva de la variación anual de la temperatura y negativa con la temperatura, al igual que con el área de la hoja (Ar), lo que indica que en lugares más fríos la superficie de la hoja es mayor. Finalmente, la longitud del pecíolo (Lp) se relacionó directamente con la variación anual de la temperatura e inversamente con la elevación (Figura 2).

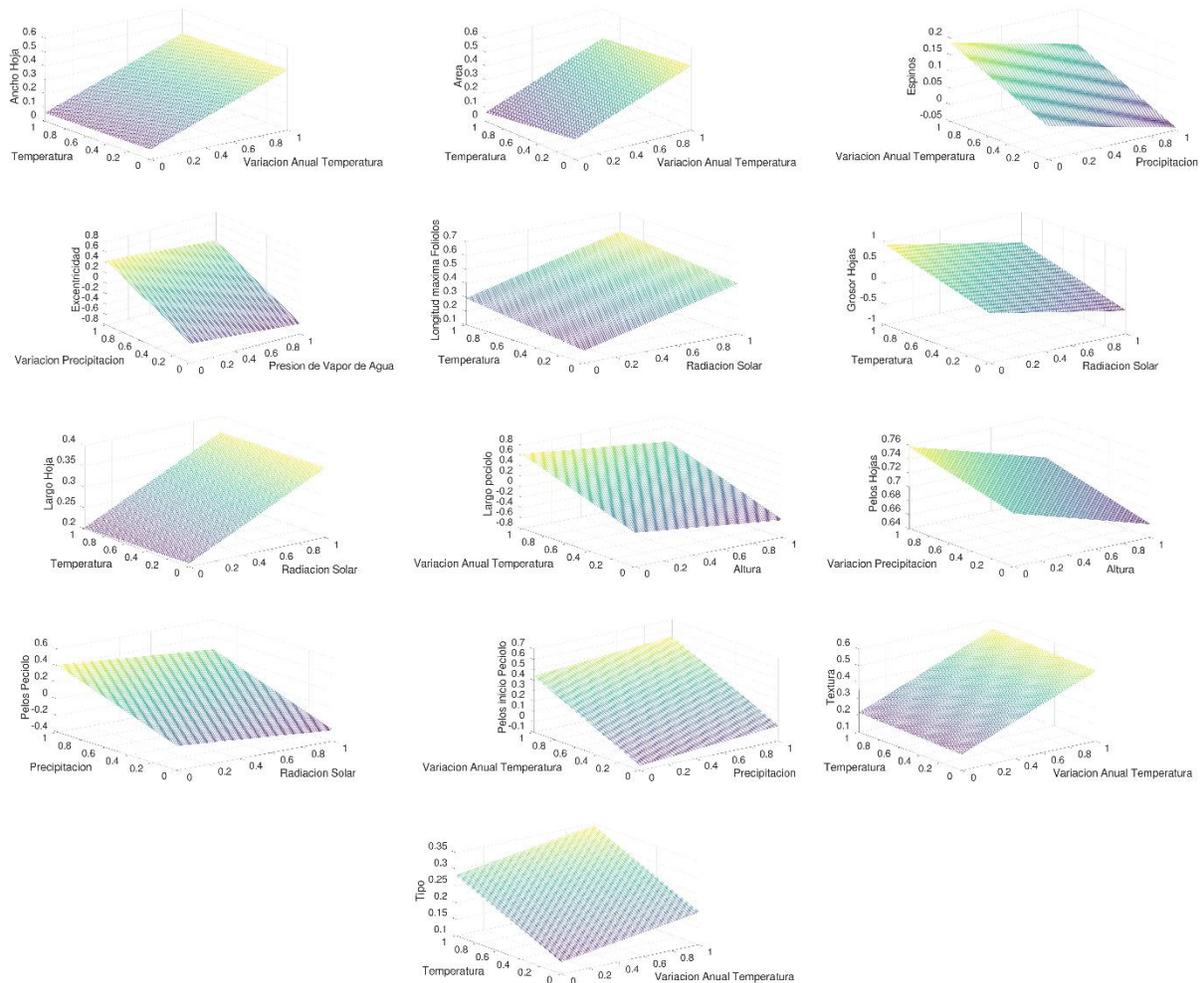


Figura 2. Las gráficas de tres dimensiones representan a los modelos creados con el conjunto de datos 1. El eje vertical (z) representa la variable dependiente o rasgo morfológico de los modelos mostrados en la tabla 4, los ejes horizontales son las variables climáticas. Todos los datos fueron previamente normalizados para elaborar las gráficas. En el gradiente de colores, el azul indica el valor más bajo del eje vertical, mientras que el color amarillo indica los valores más altos.

La fragmentación se presenta como variable relevante para explicar los rasgos morfológicos en el conjunto de modelos 2. En este conjunto los índices de covarianza oscilaron entre 20.6% y 64.8%. La presencia de espinos (Es) y pelos al inicio del peciolo (Pp) obtuvieron R^2 altos, 46.3% y 50.6% respectivamente. Adicionalmente, el alta pendiente ($b > 0.6$) de la fragmentación en los modelos de espinos (Es), área (Ar), longitud de hoja (Lh) y peciolo (Lp) indica que tiene más influencia que las variables climáticas.

Se encontró que en zonas más fragmentadas las hojas son gruesas y más lisas (Tabla 4). A su vez, la fragmentación influyó negativamente en la cantidad de pelos en las hojas, mientras que incrementa estos pelos al inicio del peciolo. Las hojas de helechos en zonas de alta fragmentación presentaron una mayor división en foliolos y reducción de espinos (Tabla 3). Se observó también que la fragmentación influyó de forma positiva, en el área de la hoja (Ar) y también se encontró el

mismo patrón para la longitud (Lh) y ancho de la hoja (An). Se determinó que en zonas más fragmentadas hay pecíolos más pequeños, mientras que los folíolos incrementan su longitud y finalmente, se encontró que la excentricidad está positivamente relacionada a la fragmentación, ya que ésta también aumenta el largo de la hoja aproximadamente 3 veces más que el ancho (Figura 3).

De las variables climáticas seleccionadas se vio que la temperatura es la más influyente en los modelos de ambos conjuntos. La temperatura influye, en el área, ancho, largo, grosor, textura y tipo de hoja; está presente en el 50% de todos los modelos planteados tanto en los que incluye como en los que omite la fragmentación (Tabla 4). La radiación solar está presente en el 38% de los modelos, siendo estos el grosor, longitud de hoja y folíolos más largos, ancho, área, y pelos en las hojas. Posteriormente, la altura, variación anual de la temperatura y de la precipitación fueron seleccionadas como variables relevantes en 8 modelos cada una, siendo ΔT influyente solamente para el conjunto 1 de cada rasgo morfológico; la presión de vapor de agua y precipitación que fueron seleccionadas como relevantes en 5 modelos de ambos conjuntos. Estas variables no tuvieron pendientes mayores a 0.35 en el modelo, excepto en el caso de la precipitación para la presencia de pelos en el pecíolo, donde se notó una clara influencia. Se encontró que la precipitación está relacionada únicamente con la presencia de pelos en el pecíolo.

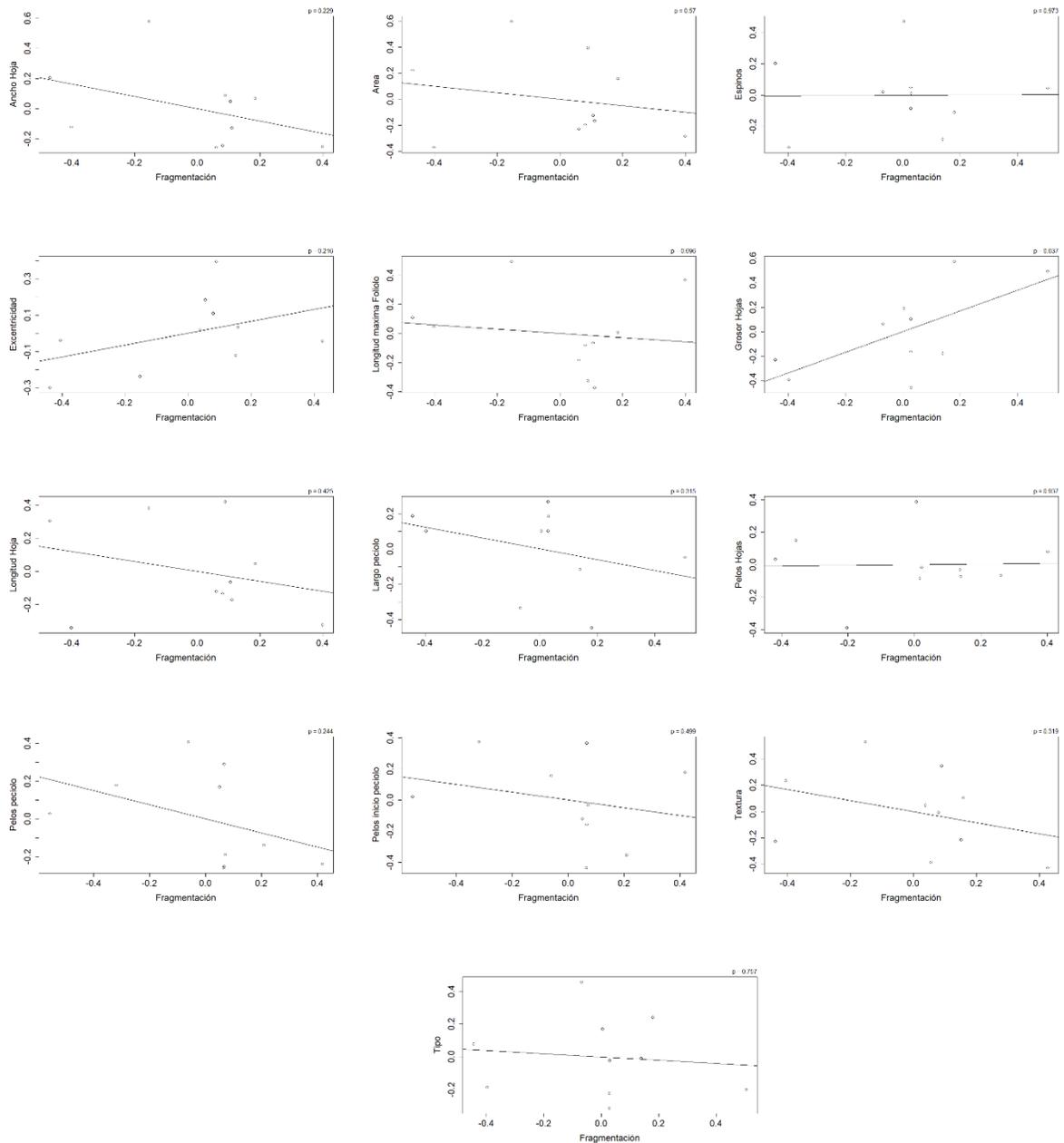


Figura 3. Gráficas parciales de dos dimensiones representan a los modelos creados con el conjunto de datos 2. El eje vertical representa la variable dependiente o rasgo morfológico de los modelos mostrados en la tabla 3, el eje horizontal muestra únicamente a la fragmentación. Todos los datos fueron previamente normalizados antes de elaborar las gráficas por lo que se encuentran valores negativos.

Discusión

En este estudio se demostró las variaciones de los rasgos morfológicos a lo largo del gradiente ambiental de la zona de estudio se pueden atribuir a las diferencias climáticas, tanto en áreas sin fragmentación como fragmentadas. Se encontró que los valores del índice CWM difieren notablemente entre parcelas. Esto sugiere que el índice CWM es un componente que se puede usar para cuantificar los rasgos morfológicos de los helechos a nivel de comunidad y relacionarlos con variables ambientales.

Para los modelos creados del conjunto 1, se encontró que el grosor de las hojas es mayor en sitios donde hay temperaturas relativamente más altas, posiblemente para reducir la entrada y salida de calor, ya que según Gates (1968) este rasgo regula la velocidad de intercambio de calor con el medio exterior. Por otra parte, se observó también una relación directa entre el grosor y la radiación solar, esto debido a que el grosor de hojas influye en la transmitancia y distribución de cloroplastos, que son los que ayudan a controlar la eficiencia en el manejo de la luz solar que recibe (Parkhurst y Loucks, 1972); es decir, que mientras más gruesas son las hojas, menor es su transmitancia, por lo que en lugares con más radiación solar hay una tendencia a disminuir su grosor para que la luz atraviese con más facilidad. Adicionalmente, este rasgo morfológico se relaciona de forma directa con el potencial hídrico (Búrquez, 1987). Lo que sugiere que en lugares de más temperatura existe una mayor tasa de transpiración y a su vez, donde existe más radiación solar se reduce la transpiración. Esto también implica que el grosor de la hoja está relacionado a la tasa fotosintética (Loretta et al, 2017).

Dado que en zonas relativamente más calientes las hojas tienden a ser más lisas, es probable que la textura puede ser usada como mecanismo de protección para conservar su calor interno y protegerse de las temperaturas extremas durante el año. Las hojas lisas tienen una mayor energía libre de superficie y también más capacidad de adhesión de las gotas de agua (Wang et al, 2014). Esto implica también que, las rugosas, más comunes en sitios con temperaturas más bajas, presentan menor resistencia a las rupturas, ya que su energía libre de superficie es mucho menor.

La relación entre presencia de pelos en las hojas (Ph) y la variación anual de precipitación se explica posiblemente por la carencia de agua del suelo en ciertas zonas durante algunos meses del año, por lo que los pelos en las hojas lo compensan mediante la captura de agua del medio, aunque este mecanismo sea poco estudiado en helechos. Además, también ayuda a reducir la cantidad de agua que se pierde por transpiración. Cabe recalcar que este rasgo morfológico también se usa como protección contra la radiación solar (Kluge y Kessler, 2007), ya que la presencia de pelos reduce la absorción de las hojas, disminuyendo su temperatura interna y tasas de transpiración (Ehleringer y Mooney, 1978).

El área (Ar) y ancho de la hoja (An) son mayores en zonas más frías, puesto que mientras mayor sea el área de las hojas, más gruesas serán sus capas protectoras, que reducen la velocidad de intercambio de calor sensible con el medio (Leigh et al, 2017). Esto permite conservar su temperatura interna durante los meses muy fríos o calientes, lo que sugiere que pueden estar relacionadas a un mecanismo que de tolerancia a mayores variaciones de temperatura durante el año. Por otro lado, Wright et al, (2017) afirman que las diferencias de calor entre hoja y aire durante

el día y la noche son procesos fundamentales para entender el tamaño de hoja en gradientes geográficos, lo cual permite hipotetizar que existe influencia de la variación de la temperatura, tanto diaria como anual, sobre esta característica morfológica.

Tanto la longitud de las hojas (Lh) como la longitud máxima de foliolos (Fl), se encontró una relación negativa con la temperatura; mientras que, en lugares con más radiación las hojas son más largas, lo que indica la posibilidad de capturar una mayor cantidad de luz. Es importante recalcar que hay una relación proporcional entre la longitud y grosor de la hoja (Gh), que afectan las tasas de transpiración, intercambio de calor sensible y transmitancia. La transmitancia es un factor clave en foliolos más largos, que evitan recibir una cantidad excesiva de luz solar para realizar la fotosíntesis.

Se evidenció una relación directa entre la longitud del pecíolo (Lp) con la variación anual de la temperatura e inversamente con la elevación. La variación en la longitud determina el ángulo de las hojas (Niinemets et al, 2003), el cual es un factor determinante para la captura de luz y tasas de fotosíntesis. Se demostró en el modelo del conjunto 1 que el área de la hoja (Ar) disminuye en función de la variación anual de la temperatura, lo que indica que el pecíolo puede ser más largo, puesto que su capacidad de soporte es mucho mayor. Por otro lado, en las zonas altas los pecíolos por lo general soportan un área mayor, por lo que son más pequeños para evitar rupturas.

El modelo del conjunto 1 para la excentricidad (E) demostró que mientras mayor sea la variación anual de precipitación, entonces las hojas tienden a adaptarse en formas alargadas. También, en lugares donde hay más presión de vapor de agua, es más común encontrar hojas de que toman formas circulares; esto debido a la menor excentricidad existente. Aún existen escasas exploraciones sobre la influencia del ambiente sobre la relación largo (Lh) – ancho de la hoja (An), pese a que las variables climáticas que influyen en la excentricidad no tienen relación con el largo o ancho de la hoja.

Se conoce que la fragmentación reduce la riqueza de helechos (Rodríguez, Amezaga y Onaindia, 2012). La relación de la fragmentación con los rasgos morfológicos a nivel de comunidad, por otro lado, es poco estudiada. Al incluir la fragmentación de bosques como variable en los modelos, se encontró que incrementa casi todos los rasgos morfológicos de las hojas de helechos. Se tiene como ejemplo al grosor de hojas, que al incrementar puede disminuir las tasas de intercambio de calor, así como aumentar la transmitancia de la hoja, que tiene efectos directos en la fotosíntesis. Por otro lado, el aumento o decaimiento de los rasgos morfológicos causados por la fragmentación afecta directamente a ciertas especies; puesto que, usando el ejemplo anterior del grosor de hojas, si este valor aumenta dentro de la comunidad, entonces las especies con hojas más delgadas pueden verse amenazadas. La fragmentación es un proxy de las características ambientales locales. Los resultados de este estudio indican que hay cambios significativos de los rasgos morfológicos en zonas más fragmentadas, y que, estos efectos ya se notan en las comunidades de los helechos. Especies con poca tolerancia a las condiciones climáticas de áreas fragmentadas tienden a ser localmente extintas. Al evaluar los efectos de la fragmentación sobre los rasgos morfológicos se puede saber cuáles características van a determinar el grado de sobrevivencia de especies a los desafíos impuestos por la fragmentación.

Conclusiones

La temperatura es la variable climática más influyente, de las mencionadas en este estudio, sobre los rasgos morfológicos de las hojas al considerar ambos conjuntos de datos. Para los modelos creados con el segundo conjunto de datos, se encontró a la fragmentación como variable más influyente.

El clima tiene efectos notorios en casi todos los rasgos morfológicos que se mencionaron en este estudio, se puede observar que las variaciones de las variables climáticas pueden contribuir a cambios en las características de las hojas a nivel de comunidad.

La fragmentación del bosque contribuye de forma positiva para todos los rasgos morfológicos excepto para la presencia de pelos en las hojas, espinos y longitud del pecíolo. Los modelos de estas 3 características indican que existe una reducción de éstas en zonas más fragmentadas. Lo que demuestra susceptibilidad de los rasgos morfológicos en lugares fragmentados.

La metodología aplicada se puede emplear para la cuantificación de otros rasgos morfológicos de los helechos u otras especies vegetales. Esto permitirá conocer cómo influye el clima y fragmentación de bosque en la morfología del reino vegetal.

Finalmente, aunque han existido varias exploraciones sobre cómo el ambiente influye físicamente en el desarrollo de algunos rasgos morfológicos de las hojas de helechos, se requiere de más investigación para describir los factores que influyen sobre las comunidades de helechos en diferentes regiones. Al conocer estos factores, se podría elaborar mejores planes de conservación para ciertos bosques, con un enfoque más especializado en especies vegetales.

Bibliografía

1. Alonso SI, Monterubbianesi MG. Phenotypic variability in leaf length, width and area and their relationships in clones of two subspecies of *Paspalum dilatatum* during summer and autumn. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 2006;49: 25-33. <https://doi.org/10.1080/00288233.2006.9513690>
2. Butler BJ, Swenson JJ, Alig RJ. Forest fragmentation in the Pacific Northwest: quantification and correlations. *Forest Ecology and Management*. 2004;189: 363–373.
3. Búrquez A. Leaf thickness and water deficit in plants: A tool for field studies. *Journal of Experimental Botany*. 1987;38: 109–114. <https://doi.org/10.1093/jxb/38.1.109>
4. Carvajal C, Gómez J, Kessler M, Kromer T. Influence of elevation and habitat disturbance on the functional diversity of ferns and lycophytes. 2018.
5. Czerniak C, Oberbauer S, Rundel P, Sack L. Are fern stomatal responses to different stimuli coordinated? Testing responses to light, vapor pressure deficit, and CO₂ for diverse species grown under contrasting irradiances. *New Phytologist*. 2014;204. <https://doi.org/10.1111/nph.12922>
6. Della A, Falkenberg D. Pteridophytes as ecological indicators: an overview. *Hoehnea*. 2019;46.
7. Dong N, Diaz S, Maire V, Gallagher R. Global climatic drivers of leaf size. *Science*. 2017;357: 917 – 921.
8. Ehleringer JR, Mooney HA. Leaf hairs. *Quantum*. 1978;200: 183–200.
9. Fahrig L. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2003;34: 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
10. Fick S, Hijmans R. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 2017;37: 4302-4315.
11. Fischer J, Lindenmayer D. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*. 2007;16: 265 – 280.
12. Fu Y, Zhao H, Piao S, Peaucelle M, et al. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature*. 2015;526: 104–107.
13. Garnier E, Cortez J, Bille's G, Navas ML, et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*. 85;2004: 2630-2637.
14. Gratani L, Varone L, Crescente MF, Catoni R, Ricotta C, Puglielli G. Leaf thickness and density drive the responsiveness of photosynthesis to air temperature in Mediterranean species according to their leaf habitus. *Journal of Arid Environments*. 2018;150: 9–14. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.12.007>
15. Hedrick SM, Nielsen EA, Kavalier J, Cohen DI, Davis MM, et al. HyHEL-10: E. A. Padlan et al. *National Institutes of Health*. 1984;308: 1365.
16. Karger D, Conrad O, Böhrner J, Kawohl T, Kreft H, Soria R, ... & Kessler M. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific data*. 4(2017): 1-20.
17. Kessler M, Siorak Y, Wunderlich M, Wegner C. Patterns of morphological leaf traits among pteridophytes along humidity and temperature gradients in the Bolivian Andes. 2007;34: 963 – 971.

18. Kluge J, Kessler M. Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: Patterns and causes. *Ecotropica*. 2007: 27–43.
19. Leigh A, Sevanto S, Close JD, Nicotra AB. The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: does theory hold up under natural conditions? *Plant Cell and Environment*. 2017;40: 237–248. <https://doi.org/10.1111/pce.12857>
20. Lev-Yadun S, Halpern M. External and internal spines in plants insert pathogenic microorganisms into herbivore's tissues for defense. *Microbial Ecology Research Trends*. 2008: 155–168.
21. Magnusson W, Lima A, Luizão R, Luizão F, Costa F, Volkmer de Castilho C, Kinupp V. RAPELD: A Modification of the Gentry Method for Biodiversity Surveys in Long-Term Ecological Research Sites. *Biota Neotropica*. 2005; 5: 19-24.
22. McDonald PG, Fonseca CR, Overton JMC, Westoby M. Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: Is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology*. 2003;17: 50–57. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00698.x>
23. Moulatlet G, Ambriz E, Guevara J, López K, Rodes M, Guerra N, Ortega M, Meneses P. Multi-taxa ecological responses to habitat loss and fragmentation in western Amazonia as revealed by RAPELD biodiversity surveys. *ACTA AMAZONICA*. 2021; 51: 234 – 243.
24. Moulatlet G, Zuquim G, Tuomisto H. The role of soils for Pteridophyte distribution in Tropical American forests. *The Fern Gazette*. 2019;21: 1-20.
25. Nagy-Reis M, Iwakami V, Estevo C. et al. Temporal and dietary segregation in a neotropical small-felid assemblage and its relation to prey activity. *Mamm Biol*. 2019; **95**: 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.12.005>
26. Niinemets Ü, Al Afas N, Cescatti A, Pellis A, Ceulemans R. Petiole length and biomass investment in support modify light-interception efficiency in dense poplar plantations. *Tree Physiology*. 2004;24: 141–154. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.2.141>
27. Parkhurst DF, Loucks OL. Optimal Leaf Size in Relation to Environment. *The Journal of Ecology*. 1972;60: 505. <https://doi.org/10.2307/2258359>
28. Peh KSH, Lin Y, Luke SH, Foster WA, Turner EC. Forest fragmentation and ecosystem function. *Global Forest Fragmentation*. 2014: 96–114. <https://doi.org/10.1079/9781780642031.0096>
29. Restrepo L, González J. De Pearson a Spearman. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*. 2007;20: 183 – 192.
30. Rodríguez G, Amezaga I, Onaindia M. Does forest fragmentation affect the same way all growth-forms?. *Journal of Environmental Management*. 2012;94: 125 – 131.
31. Sánchez A, Álvarez E, López L. Diversity and distribution patterns of ferns and lycophytes in a cloud forest in Mexico. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 2016;23: 235-253.
32. Santos T, Telleria J. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*. 2006;2: 3-12.
33. Schneider C, Rasband W, Eliceiri K. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods*. 2012;9: 671-675.
34. Silva V, Mehlreter K, Schmitt J. Ferns as potential ecological indicators of edge effects in two types of Mexican forests. *Ecological Indicators*. 2018;93: 669 – 676.

35. Stamps R, Nell T, Barrett J. Production Temperatures Influence Growth and Physiology of Leatherleaf Fern. *HortScience*. 1994;29: 67 – 70.
36. Kami C, Lorrain S, Hornitschek P, Fankhauser C. Chapter Two - Light-Regulated Plant Growth and Development. In: Timmermans M, editor. *Plant Development*, 2010.
37. Tuomisto H, Poulsen A. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forests. *Journal of Biogeography*. 1996;23: 283 – 293.
38. Tuomisto H, Ruokolainen K, Poulsen AD, Moran RC, Quintana C, et al. Distribution and diversity of pteridophytes and melastomataceae along edaphic gradients in Yasuní National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica*, 2002;34: 516-533.
39. Tuomisto H, Zuquim G, Cárdenas G. Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography*. 2014;37: 1034-1046.
40. Violle C, Navas M, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*. 2007;116: 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
41. Wade TG, Riitters KH, Wickham JD, Jones KB. Distribution and causes of global forest fragmentation. *Ecology and Society*. 2003;7: 7. <https://doi.org/10.5751/es-00530-070207>
42. Wang H, Shi H, Li Y, Wang Y. The Effects of Leaf Roughness, Surface Free Energy and Work of Adhesion on Leaf Water Drop Adhesion. *Journal List*. 2014;9: 1 – 10.
43. Wilcox K, Blumenthal D, Kray J, Mueller K, Derner J, Ocheltree T, Porensky L. Plant traits related to precipitation sensitivity of species and communities in semiarid shortgrass prairie. *New Phytologist*. 2020: 1 – 13.
44. Wright IJ, Dong N, Maire V, Prentice IC, Westoby M, et al. Global climatic drivers of leaf size. *Science*. 2017;357: 917–921. <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>
45. Young K, León B. Pteridophyte species diversity in the central Peruvian Amazon: Importance of edaphic specialization. *Brittonia*. 1989;41: 388 – 395.
46. Zuquim G, Tuomisto H, Flávia R, Prado J, Magnusson W, Pimentel T, Braga-Neto R, Figueiredo F. Broad Scale Distribution of Ferns and Lycophytes along Environmental Gradients in Central and Northern Amazonia, Brazil. *Biotropica*. 2012;44: 752–62. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00880.x>.
47. Zuquim G, Tuomisto H, Prado J. A Free-Access Online Key to Identify Amazonian Ferns. *PhytoKeys*. 2017;78: 1–15. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.78.11370>