



ESTUDIO DE COMUNIDADES DE HELECHOS Y PLANTAS AFINES ASOCIADAS A FORMACIONES VEGETALES PLUVIALES CUBANAS: SU ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN TAXONÓMICA

Julio Pavel García Lahera

Jardín Botánico de Sancti Spíritus (CSA-CITMA) – Apartado Postal No. 52, C.P. 60200, Sancti Spíritus, Cuba; E-mail: juliopavel@yahoo.com

Carlos Sánchez Villaverde

Jardín Botánico Nacional (Universidad de La Habana) – Carretera “El Rocío” km 3½, Calabazar, Boyeros, C.P. 19230, Ciudad de La Habana, Cuba; email: sanchez_villaverde@yahoo.es

RESUMEN: En este trabajo se analiza, por primera vez en Cuba, la composición taxonómica y estructura, tanto a escala espacial como estacional, de las comunidades de helechos y plantas afines (pteridocenosis) integradas a diferentes unidades de vegetación. Las formaciones escogidas fueron: el matorral pluvial, el bosque pluvial montano y el bosque siempreverde mesófilo húmedo, ubicados en orden altitudinal en la falda norte de “Teta de Juana”, elevación cársica de la provincia Sancti Spíritus. Lo referente a la estructura de las comunidades se estudia a partir del análisis nodal y del espectro biológico, y la composición florística fue evaluada mediante índices descriptores de la riqueza de especies, la heterogeneidad y la equitatividad. Se explica el comportamiento de estos parámetros teniendo en cuenta la influencia principalmente de los factores abióticos como la humedad ambiental, presencia de suelo, pendiente, así como cada formación vegetal.

PALAVRAS-CHAVE: bosques húmedos, comunidades, Cuba, diversidad, Pteridophyta.

ABSTRACT: For the first time in Cuba, the floristic composition and its structures, at space scale or seasonal, of ferns and allied plants communities (pteridocenosis) integrated to different vegetation units were studied and analyzed in this article. The chosen formations were: pluvial thicket, pluvial mountain forest and humid evergreen mesofilic forest, located at altitudinal order in the north slope of “Teta de Juana” carsic elevation of Sancti Spíritus Province. The structure of the communities was studied starting from the nodal analysis and the biological spectrum, and the floristic composition was evaluated by means of indexes that describe the species richness, their heterogeneity and evenness. The behavior of these parameters is explained taking into account mainly the influence of the abiotic factors such as environmental humidity, presence of soil, slope, as well as each vegetable formation.

KEY WORDS: humid forests, communities, Cuba, diversity, Pteridophytes.

INTRODUCCIÓN

La flora pteridológica (helechos y plantas afines) de Cuba posee, de manera conservadora, aproximadamente 650 especies (Sánchez, 2002). Esta riqueza específica, ligada principalmente a la vegetación que se desarrolla en las mayores alturas, con niveles de pluviosidad y humedad relativa consi-derables, no está debidamente estudiada en su dimensión ecológica.

Los pteridófitos constituyen un taxoceno muy interesante, por sus características peculiares podrían representar un grupo indicador para el monitoreo de las condiciones ecológicas generales del hábitat donde se desarrollan.

Varias publicaciones abordan de alguna manera este tema e.g. Crystal & Sánchez (1998), Kessler (2000), Kruckeberg (1964), Márquez et al. (1997), Tuomisto & Poulsen (1996, 2000), Vormisto et al. (2000). Tales potencialidades están pobremente exploradas en Cuba.

En Sancti Spíritus (provincia ubicada hacia el centro del país) se encuentran zonas con una considerable riqueza de helechos, que forman comunidades asociadas a formaciones vegetales donde existe gran cantidad de especies de relevancia florística y económica. Tal es el caso de las pteridocenosis integradas a la vegetación de

“Teta de Juana” en la Reserva Ecológica “Alturas de Banao”.

La flora y vegetación de esta montaña baja, perteneciente al macizo Guamuhaia, están estudiadas de manera integral (Bécquer, 1992, 1999). No obstante, las relaciones que tienen las especies de pteridófitos con cada hábitat, la estructura de las comunidades, su variación en el espacio y el tiempo quedan por descubrir; constituye este el basamento teórico del presente trabajo que tiene como objetivo: estudiar la composición florística y la estructura de las pteridocenosis presentes en tres unidades de vegetación de la ladera norte de “Teta de Juana”, así como describir los cambios estacionales que suceden en estas.

MATERIALES Y METODOS

Se seleccionaron para este estudio - teniendo en cuenta la representatividad de helechos y plantas afines, y su gradación altitudinal - tres tipos de vegetación ubicados en la vertiente norte de “Teta de Juana”, elevación cársica ubicada $21^{\circ}51'35''$ N y $79^{\circ}35'49''$ W que ocupa aproximadamente 12 ha y se alza hasta los 843 m s.n.m. Está localizada en la Reserva Ecológica “Alturas de Banao” y constituye la mayor altura

de las montañas de Sancti Spíritus, pertenecientes al Macizo Guamuhaia (Fig. 1).

Muestreo

En cada una de las unidades de vegetación, matorral pluvial montano, bosque pluvial montano y bosque siempreverde mesófilo húmedo, se llevaron a cabo muestreos en la época de sequía y de lluvias respectivamente (de forma aleatoria y evitando las zonas ecotonales). El tamaño muestral se determinó usando el Cuadrado Mancomunado de Pielou (Magurran, 1988). Tal análisis arrojó que para el matorral pluvial montano era necesario un mínimo de 14 parcelas, 10 para el bosque pluvial y 15 para el bosque siempreverde, sin embargo se establecieron 20 en todos los casos con el fin de aumentar la precisión e igualar el área de muestreo con vistas a las comparaciones de las parcelas fue de 2×3 m, en cada una de ellas se registraron las especies presentes, su número de individuos y tipo biológico según los preceptos generales de Raunkiaer (1934).

ANÁLISIS FLORÍSTICO

De todos los táxones infragenéricos encontrados en los muestreos se colectaron

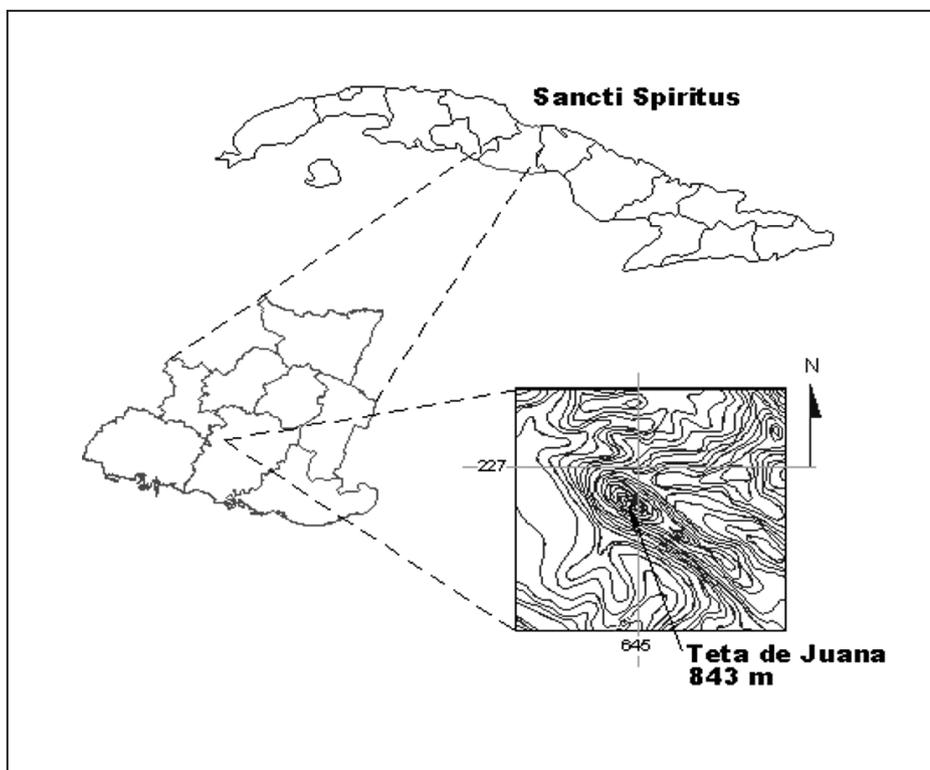


Figura 1 – Esquema de ubicación del área estudiada, en la Reserva Ecológica “Alturas de Banao”, provincia de Sancti Spíritus, Cuba.

ejemplares y se herborizaron siguiendo la metodología tradicional. Estos materiales se encuentran en el HAJB (Herbario "Dr. Prof. Johannes Bisse" del Jardín Botánico Nacional de Cuba) y en el herbario del Instituto Superior Pedagógico "Silverio Blanco" de Sancti Spiritus.

El espectro biológico para cada pteridocenosis se confeccionó aplicando los criterios de Raunkiaer (1934); se distinguieron los casos particulares de *Blechnum fragile* (Liebm.) Morton & Lellinger y *Microgramma* spp. de las lianas por sus características epifíticas, denominándoles: epífitas trepadoras.

ANÁLISIS ECOLÓGICO

Análisis de agrupamiento

Sobre la base de los datos cuantitativos (número de individuos por especie) se realizó el dendrograma correspondiente para conocer las afinidades florísticas entre las pteridocenosis, usando el coeficiente de Morista-Horn por el método de ligamiento promedio simple (WPGA).

Para establecer los patrones de agrupamiento entre las especies según su afinidad por los hábitats, se llevó a cabo un análisis nodal de la constancia (*sensu* Boesch, 1977), realizándose los análisis normal e inverso usando el coeficiente cualitativo de Sorensen por el método de ligamiento WPGA.

Índices de diversidad

Se analizaron las variaciones espaciales y temporales de la heterogeneidad, la riqueza de especies y la equitatividad.

La heterogeneidad se calculó mediante el índice a de la serie logarítmica: $a = N(1-x)/x$, donde a = índice de diversidad, N = número total de individuos y x se estima mediante la siguiente ecuación interactiva: $S/N = [(1-x)/x] \{-\ln(1-x)\}$ donde S es el número total de especies y N el número total de individuos.

La riqueza específica de cada comunidad se determinó calculando el índice ponderado R_1 de Margalef (Clifford & Stepheson, 1975), un índice muy usado y sin dificultades de cálculo: $R = (S-1)/\ln N$, donde R = índice de riqueza, S = número de especies y N = número de individuos totales sumando todos los de las S especies.

La equitatividad (regularidad) se calculó a partir del índice de Pielou (1969): $J' = H'/\log_2 S$, derivado de la ecuación de diversidad de Shannon, donde J' = índice de equitatividad, H' = índice de diversidad de Shannon y S = número total de especies.

Análisis estadístico

A los resultados de riqueza de especies, heterogeneidad y equitatividad obtenidos en cada tipo de vegetación se aplicó una prueba Kruskal-Wallis y a continuación se compararon los datos pareados usando el test U de Mann-Witney con el objetivo de aclarar las relaciones particulares entre cada tipo de vegetación.

La comparación de los resultados estacionales (o sea seca vs. lluvias) en cada tipo de vegetación se realizó aplicando el test U de Mann-Witney.

Con vistas a conocer posibles dependencias entre los parámetros descriptores de las comunidades (riqueza, heterogeneidad y equitatividad) se correlacionaron estos datos por estaciones y por formación vegetal usando la correlación por rango de Spearman.

Resultados

PTERIDOFLORA

Componen las comunidades pteridofíticas del matorral pluvial montano, el bosque pluvial montano y el bosque siempreverde mesófilo húmedo de la falda norte de Teta de Juana, un total de 64 táxones infragenéricos que pertenecen a 30 géneros de 17 familias (Tabla 1). Tal cantidad de especies representa el 63.4 % de las registradas por Bécquer (1999) para las tres elevaciones denominadas "Tetas de Juana" y el 26.5 % del total de especies registradas para las Alturas de Sancti Spiritus según Caluff & Shelton (2004).

Las familias mejor representadas en cuanto a diversidad de táxones son, por este orden: Polypodiaceae (cinco géneros, diez especies), Dryopteridaceae (cinco géneros, ocho especies), Thelypteridaceae (un género, siete especies), así como Lomariopsidaceae e Hymenophyllaceae con dos géneros y cinco especies cada una.

Thelypteris se destaca como el género con mayor cantidad de especies con siete, similar a lo reportado por Bécquer (1999); otros cuatro géneros le siguen con cuatro especies cada uno: *Adiantum*, *Blechnum*, *Diplazium* y *Elaphoglossum*.

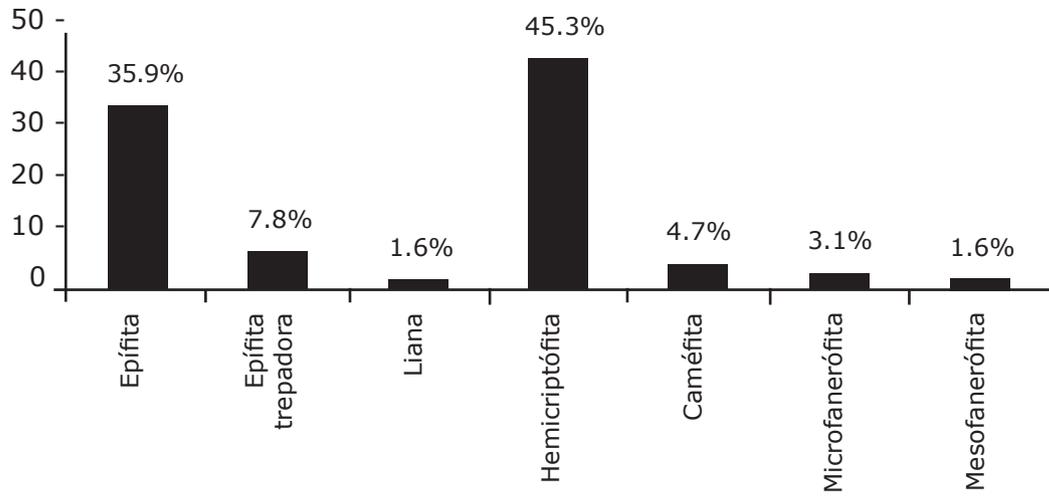


Figura 3 – Espectro biológico general de los pteridófitos que componen las comunidades estudiadas.

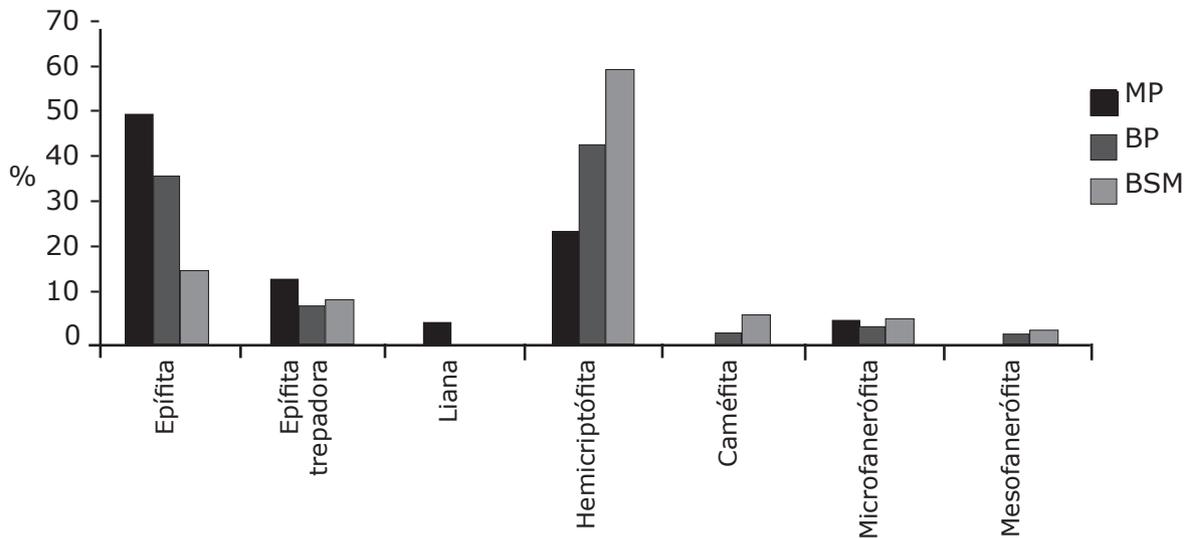


Figura 4 - Comportamiento espacial de los diferentes tipos biológicos (MP = matorral pluvial montano, BP = bosque pluvial montano, BSM = bosque siempreverde mesófilo húmedo).

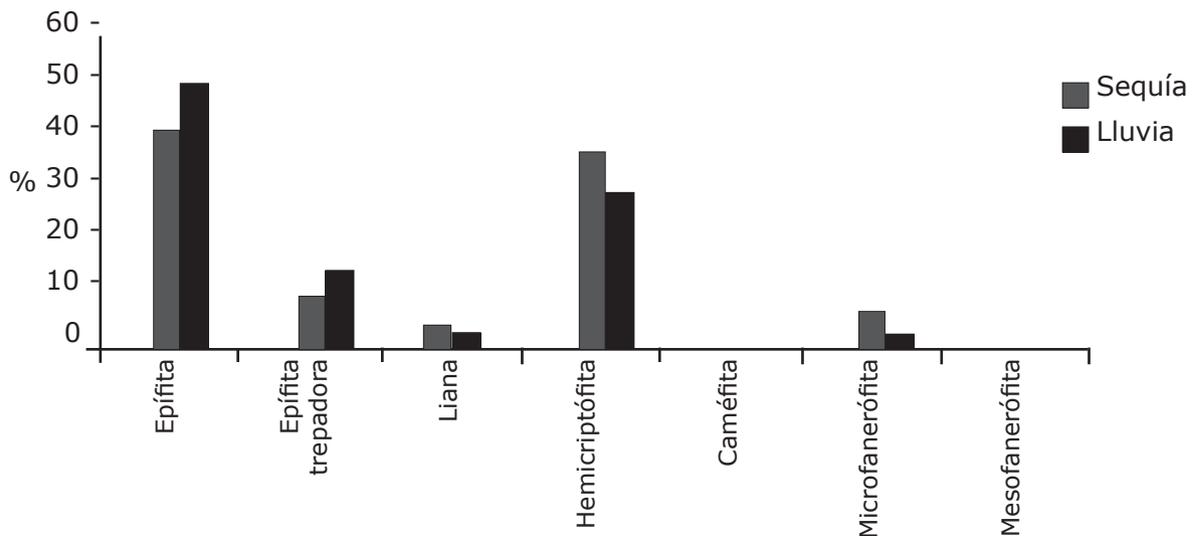


Figura 5 – Comportamiento estacional del espectro biológico en el matorral pluvial.

RELACIÓN ENTRE LAS COMUNIDADES

El análisis de similitud realizado arrojó grandes semejanzas en la composición de especies y en la abundancia específica de las comunidades pteridofíticas integradas al matorral pluvial y al bosque pluvial, separándose estas de la comunidad presente en el bosque siempreverde mesófilo (Fig. 2).

Este resultado está avalado por la cantidad de especies que comparten estas comunidades: 26 especies comunes entre el matorral pluvial y el bosque pluvial, 20 entre el bosque pluvial y el bosque siempreverde y 14 entre esta última unidad de vegetación y el matorral pluvial de la cima de la elevación estudiada.

RELACIÓN ESPECIES - HÁBITAT

Espectro biológico

El espectro biológico general de las tres comunidades estudiadas (Tabla 2, Fig. 3) está dominado por los hemicriptófitos y epífitos. Ambos tipos biológicos, en conjunto, abarcan el 68.3 % del total de especies; con mucha menor cantidad de especies, siguen a los mencionados, los epífitos trepadores (7.8 %) y caméfitos (4.7 %), después aparecen los microfanerófitos con solo dos especies (3.1 %) y posteriormente las lianas y mesofanerófitos con una especie que representa el 1.6 % del total.

Tabla 1 – Lista de los pteridófitos integrantes de las comunidades asociadas a las unidades de vegetación estudiadas (MP = matorral pluvial montano, BP = bosque pluvial montano, BSM = bosque siempreverde mesófilo húmedo), con su distribución fitogeográfica (DF) y tipo biológico (TB).

No.	Nombres de los táxones	DF	TB	MP	BP	BSM
ASPLENIACEÆ						
1	<i>Asplenium abscissum</i> Willd.	NT	4		X	X
2	<i>Asplenium dentatum</i> L.	NT	4		X	
BLECHNACEÆ						
3	<i>Blechnum fragile</i> (Liebm.) Morton & Lellinger	MA	2	X	X	X
4	<i>Blechnum glandulosum</i> Kaulf.	PC	4			X
5	<i>Blechnum occidentale</i> L.	NT	4			X
6	<i>Blechnum x falciculatum</i> C. Presl	NT	4	X	X	X
CYATHEACEÆ						
7	<i>Alsophila cubensis</i> (Underw. ex Maxon) Caluff & Shelton	MA	6	X	X	X
8	<i>Cyathea arborea</i> (L.) J. Sm.	A	7		X	X
9	<i>Cyathea aspera</i> (L.) Sw.	CUB	6	X	X	X
DRYOPTERIDACEÆ						
10	<i>Arachniodes chaerophylloides</i> (Poir.) Proctor	NT	4		X	X
11	<i>Didymochlaena truncatula</i> (Sw.) J. Sm.	NT	4		X	
12	<i>Diplazium grandifolium</i> (Sw.) Sw.	MA	5		X	
13	<i>Diplazium striatastrum</i> Lellinger	NT	5			X
14	<i>Diplazium striatum</i> (L.) C. Presl	NT	5			X
15	<i>Diplazium unilobum</i> (Poir.) Hieron.	PT	4		X	X
16	<i>Lastreopsis effusa</i> (Sw.) Tindale ssp. <i>confinis</i> (C. Chr.) Tindale	MA	4	X	X	X
17	<i>Tectaria heracleifolia</i> (Wild.) Underw.	NT	4		X	X
GRAMMITIDACEÆ						
18	<i>Cochilidium serrulatum</i> (Sw.) L. E. Bishop	NT	1	X	X	
19	<i>Grammitis delitescens</i> (Maxon) Proctor	NT	1	X		

HYMENOPHYLLACEAE						
20	<i>Hymenophyllum hirsutum</i> (L.) Sw.	PT	1	X		
21	<i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw.	NT	1	X	X	
22	<i>Trichomanes angustatum</i> Carm.	NT	1		X	
23	<i>Trichomanes krausii</i> Hook. & Grev.	NT	1	X		
24	<i>Trichomanes scandens</i> L.	MA	1	X	X	X
LOMARIOPSIDACEAE						
25	<i>Bolbitis pergamentacea</i> (Maxon) Ching	PC	4			X
26	<i>Elaphoglossum apodum</i> (Kaulf.) Schott ex J. Sm.	NT	1		X	
27	<i>Elaphoglossum chartaceum</i> (Baker ex Jenm.) C. Chr.	MA	1	X	X	
28	<i>Elaphoglossum glabellum</i> J. Sm.	NT	1	X	X	
29	<i>Elaphoglossum gramineum</i> (Jenm.) Urb.	NC	1	X	X	
LYCOPODIACEAE						
30	<i>Huperzia dichotoma</i> (Jacq.) Roth.	PT	1	X	X	
31	<i>Huperzia funiformis</i> (Bory) Roth.	PT	1	X		
32	<i>Huperzia taxifolia</i> (Sw.) Trev.	NT	1	X		
MARATTIACEÆ						
33	<i>Danaea eliptica</i> J. Sm.	NT	4			X
34	<i>Danaea jenmanii</i> Proctor	MA	4			X
35	<i>Danaea nodosa</i> (L.) J. Sm.	NT	4			X
NEPHROLEPIDACEAE						
36	<i>Nephrolepis cordifolia</i> (L.) C. Presl	NT	4	X		
37	<i>Nephrolepis multiflora</i> (Robx.) Jarret ex Morton	PT	4	X		X
POLYPODIACEAE						
38	<i>Campyloneurum cubense</i> Fée	NC	1			X
39	<i>Campyloneurum latum</i> (T. Moore) T. Moore ex Sodiro	NT	1	X	X	X
40	<i>Campyloneurum phyllitidis</i> (L.) C. Presl.	NT	1	X	X	X
41	<i>Microgramma heterophylla</i> (L.) Wherry	MA	2	X		
42	<i>Microgramma lycopodioides</i> (L.) Copel	NT	2	X	X	X
43	<i>Microgramma piloselloides</i> (L.) Copel	NT	2	X	X	X
44	<i>Phlebodium aureum</i> (L.) J. Sm.	PC	1	X	X	
45	<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E. Fourn.	MA	2	X		
46	<i>Polypodium dissimile</i> L.	NT	1	X	X	
47	<i>Polypodium triseriale</i> Sw.	NT	1	X	X	
PSILOTACEAE						
48	<i>Psilotum nudum</i> (L.) Beauv.	PT	1			X
PTERIDACEAE						
49	<i>Adiantum cristatum</i> L.	NT	4	X	X	
50	<i>Adiantum fragile</i> Sw.	A	4			X
51	<i>Adiantum pulverulentum</i> L.	MA	4			X
52	<i>Adiantum pyramidale</i> (L.) Willd.	NT	4		X	X
SCHIZAEACEAE						
53	<i>Lygodium cubense</i> Underw.	CUB	3	X		
SELAGINELLACEAE						
54	<i>Selaginella serpens</i> (Desv.) Spring	A	4	X	X	
55	<i>Selaginella wilsonii</i> Hieron.	A	4		X	

56	<i>Thelypteris deltoidea</i> (Sw.) Proctor	PT	4	X	X	X
57	<i>Thelypteris grandis</i> A.R.Smith	NT	4		X	X
58	<i>Thelypteris obliterated</i> (Sw.) Proctor	NT	4		X	
59	<i>Thelypteris reptans</i> (Gmel.) Morton	CUB	4	X	X	X
60	<i>Thelypteris reticulata</i> (L.) Proctor	NT	4			X
61	<i>Thelypteris aff. scalpturoides</i> (Fée) Reed	A	4	X	X	
62	<i>Thelypteris sclerophylla</i> (Poeppig ex Sprengel) Morton	NT	4	X	X	X
VITTARIACEAE						
63	<i>Polytaenium feei</i> (Shaffner) Maxon	NT	1	X		
64	<i>Vittaria lineata</i> (L.) J. Sm.	NT	1	X	X	

Legenda

Distribución fitogeográfica: CUB = Cuba, MA = Macroantillas, A = Antillas, NC = Norcaribe, PC = Pancaribe, NT = Neotropical, PT = Pantropical. **Tipo biológico:** 1 = Epífita, 2 = Epífita trepadora, 3 = Liana, 4 = Hemicriptófito, 5 = Caméfito, 6 = Microfanerófito, 7 = Mesofanerófito. **Unidades de vegetación:** MP = matorral pluvial, BP = bosque pluvial, BSM = bosque siempreverde mesófilo húmedo.

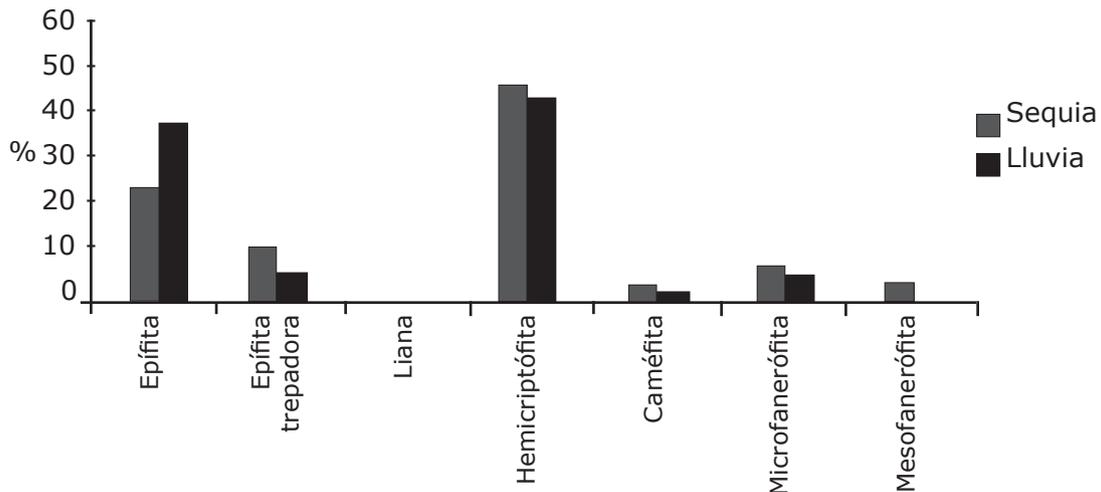


Figura 6 – Comportamiento estacional del espectro biológico en el bosque pluvial.

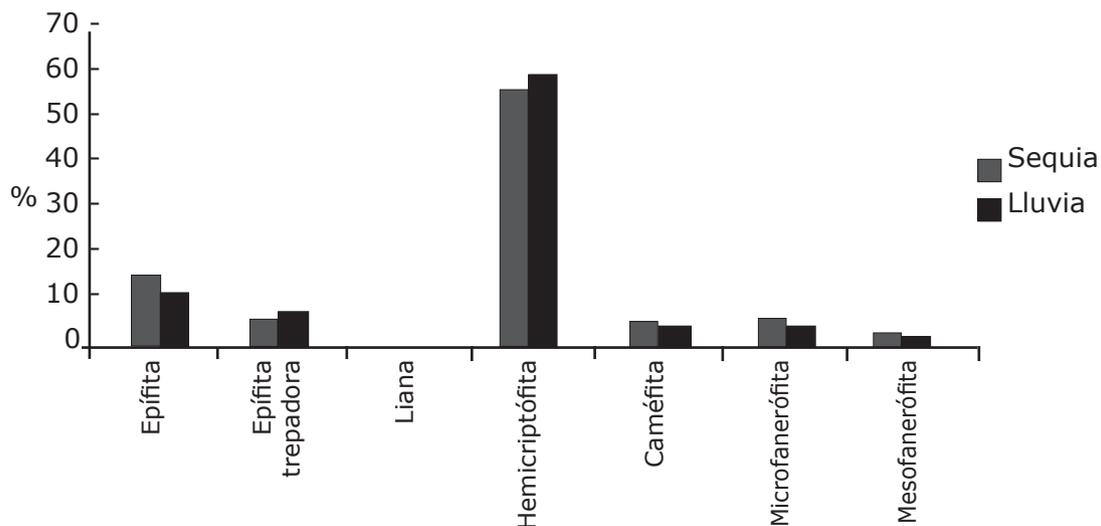


Figura 7 – Comportamiento estacional del espectro biológico en el bosque siempreverde mesófilo húmedo.

Variación espacial

La importancia numérica de las formas de vida expresadas en las comunidades analizadas siguen, en los tres casos, la generalidad mencionada, o sea, el dominio de los hemcriptófitos y epífitos, aunque las proporciones cambian (Tabla 2).

En el matorral pluvial dominan los epífitos con el 51.3 % del número total de especies de esa unidad de vegetación, le siguen los hemcriptófitos (27.0 %), aparecen después los epífitos trepadores (13.5 %), microfanerófitos (5.4 %) y lianas (2.7 %). En esta unidad no se presentan caméfitos ni mesofanerófitos (Tabla 2, Fig. 4).

Los hemcriptófitos se hacen dominantes en el bosque pluvial, con el 45 % del total de especies registradas en esta formación vegetal (Fig. 4), aunque también existe gran cantidad de epífitos, tipo biológico que pasa al segundo lugar en importancia con el 37.5 %. Las epífitas trepadoras (7.5 %) y microfanerófitas (5.0 %) se encuentran en el tercer y cuarto lugares al igual que en el matorral pluvial. No se observó aquí la especie *Lygodium cubense* Underw. única liana presente en las comunidades estudiadas (Tabla 2).

Ya en el bosque siempreverde existe una amplia dominancia de los hemcriptófitos con el 61.8 % del total de especies encontradas en esta zona (Fig. 4), los epífitos, que le suceden en orden de importancia, solamente alcanzan el 14.7 %. Es en esta comunidad donde se manifiesta la mayor cantidad de caméfitas, este tipo biológico representa, en esta formación, el 5.9 % del total de especies.

Variación estacional

La composición del espectro biológico cambia estacionalmente pero en proporciones insignificantes (véase los valores totales para la estación seca y lluviosa en la Tabla 2).

Algunas diferencias que se pueden destacar se encuentran en los epífitos del matorral pluvial (42.8 % del total de especies en sequía y 52.9 % en lluvia, ver Fig. 5); esta misma forma de vida varía un tanto más perceptiblemente en el espectro biológico de una estación a la otra en el bosque pluvial (26.7 % en sequía y pasa al 40.5 % en lluvias, ver Fig. 6).

También puede hacerse referencia a los hemcriptófitos pertenecientes a la comunidad

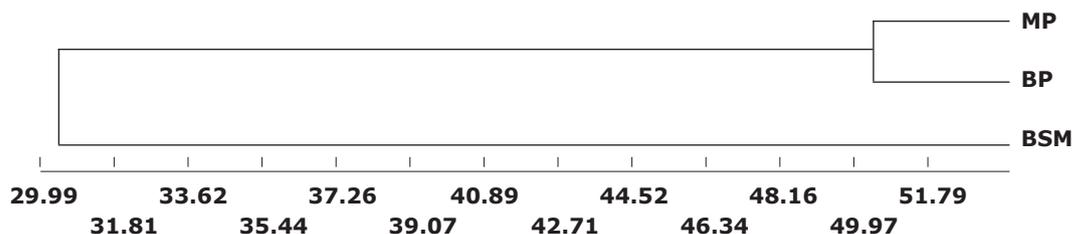


Figura 2 – Dendrograma que muestra las relaciones entre las comunidades pteridofíticas analizadas a partir de los datos cuantitativos (especies presentes en cada una de las formaciones vegetales y el número de individuos por cada especie). MP = matorral pluvial montano, BP = bosque pluvial montano, BSM = bosque siempreverde mesófilo húmedo.

Tabla 2 – Comportamiento espacial y temporal del espectro biológico expresado en el % que representa cada tipo biológico en el total de especies (MP = matorral pluvial montano, BP = bosque pluvial montano, BSM = bosque siempreverde mesófilo húmedo, S = sequía, L = lluvias, T = total).

Tipos Biol.	MP			BP			BSM			Totales		
	S	L	T	S	L	T	S	L	T	S	L	Integral
Epíf.	42.8	52.9	51.3	26.7	40.5	37.5	15.4	12.1	14.7	31.4	34.9	35.9
Epíf. T.	10.7	14.7	13.5	10.0	5.4	7.5	7.7	9.1	8.8	7.8	7.9	7.8
Liana	3.6	2.9	2.7	0	0	0	0	0	0	1.9	1.6	1.6
Hemic.	35.7	26.4	27.0	50.0	45.9	45.0	57.7	63.7	61.8	47.0	46.0	45.3
Caméf.	0	0	0	3.3	2.7	2.5	7.7	6.1	5.9	5.9	4.8	4.7
Microf.	7.1	2.9	5.4	6.7	5.4	5.0	7.7	6.1	5.9	3.9	3.2	3.1
Mesof.	0	0	0	3.3	0	2.5	3.8	3.0	2.9	1.9	1.6	1.6
Total de especies	28	34	37	30	37	40	26	33	34	51	63	64

que se desarrolla en el bosque siempreverde (Fig. 7), este tipo biológico representa en sequía el 57.7 % del espectro biológico en esa etapa y llega al 63.6 % en época de lluvias.

Estas variaciones del espectro biológico no se producen en detrimento de la importancia de los demás tipos biológicos, que normalmente mantienen una presencia estable en ambas estaciones.

Análisis nodal

Como resultado de la relación entre el análisis normal e inverso se obtuvieron 12 nodos representantes de las relaciones de 4 grupos de especies y tres localidades (Fig. 8).

Los grupos resultantes del análisis de agrupamiento entre las especies son los siguientes:

Grupo I.

Asplenium abscissum, *Blechnum fragile*, *B. x falciculatum*, *Cyathea arborea*, *C. aspera*, *Alsophila cubensis*, *Arachniodes chaero-phyloides*, *Diplazium unilobum*, *Lastreopsis effusa*, *Tectaria heracleifolia*, *Trichomanes scandens*, *Campyloneurum latum*, *C. phyllitidis*, *Microgramma lycopodioides*, *M. piloselloides*, *Adiantum pyramidale*, *Thelypteris grandis*, *T. deltoidea*, *T. reptans*, *T. sclerophylla*.

Grupo II.

Asplenium dentatum, *Didymochlaena truncatula*, *Diplazium grandifolium*, *Cochlidium serrulatum*, *Hymenophyllum polyanthos*, *Trichomanes angustatum*, *Elaphoglossum apodum*, *E. chartaceum*, *E. glabellum*, *E. gramineum*, *Huperzia dichotoma*, *Phlebodium aureum*, *Polypodium dissimile*, *P. triseriale*, *Adiantum cristatum*, *Selaginella serpens*, *Selaginella wilsonii*, *Thelypteris oblitterata*, *Thelypteris aff. sculpturoides*, *Vittaria lineata*.

Grupo III.

Blechnum glandulosum, *B. occidentale*, *Diplazium striatastrum*, *D. striatum*, *Bolbitis pergamentacea*, *Danaea elliptica*, *D. nodosa*, *D. jenmanii*, *Nephrolepis multiflora*, *Campyloneurum cubense*, *Psilotum nudum*, *Adiantum fragile*, *A. pulverulentum*, *Thelypteris reticulata*.

Grupo IV.

Grammitis delitescens, *Hymenophyllum hirsutum*, *Trichomanes krausii*, *Huperzia funiformis*, *H. taxifolia*, *Nephrolepis cordifolia*, *Microgramma heterophylla*, *Pleopeltis astrolepis*, *Lygodium cubense*, *Polytaenium feei*.

Las especies del grupo I son generalistas pues se aprecian valores altos de constancia (0.65 – 1) en los tres hábitats, y las del grupo II lo son menos, pues se presentan con valores de constancia entre 0.65 – 1 sólo en el matorral pluvial y en el bosque pluvial. Es de destacar que son estos los grupos con mayor cantidad de especies (20 cada uno).

Las especies del grupo III tipifican al bosque siempreverde, para el que están especializadas, pues allí alcanzan el valor máximo de constancia, mientras que en los demás hábitats no existen o son insignificantes: sólo una especie *Nephrolepis multiflora* (Robx.) Jarret ex Morton, de este grupo, está representada también en el matorral pluvial.

Las especies del grupo IV son tipificadoras estrictas del matorral pluvial, donde aparecen con valor máximo de constancia, sin que se detecten en otros hábitats. Es este el grupo con menor cantidad de especies.

Por otra parte, interpretando verticalmente la tabla de análisis nodal (Fig. 8) se puede aseverar que las especies de los grupos I y II parecen pertenecer a una misma asociación, pues

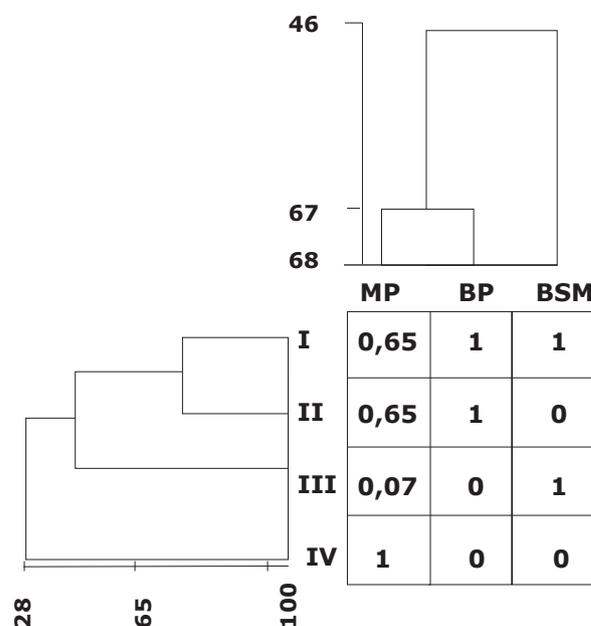


Figura 8 – Análisis de constancia nodal, teniendo en cuenta los grupos de especies (I, II, III y IV) y hábitats (MP = matorral pluvial montano, BP = bosque pluvial montano, BSM = bosque siempreverde mesófilo húmedo).

ambos alcanzan valores de constancia máxima en el bosque pluvial. Del mismo modo los grupos I y III en el bosque siempreverde mesófilo.

Comportamiento espacial de la diversidad

Los valores totales de los índices de diversidad por formación vegetal y estación se dan en la Tabla 3. El bosque pluvial es el ecosistema con mayor diversidad pteri-dofítica, pero difiere poco de los otros. No obstante, el análisis general de estos índices de diversidad, comparando las tres forma-ciones vegetales, señala diferencias estadísticamente significativas para todos ellos (Tabla 4).

En cuanto a la riqueza específica se destaca el bosque pluvial con $R = 5.36$, la más alta, le siguen el bosque siempreverde ($R = 4.86$) y por último el matorral pluvial con $R = 4.85$ (Tabla 3). Al comparar las series de datos por medio del test de Mann-Witney (Tabla 5) se comprobó la existencia de diferencias altamente significativas entre el matorral pluvial y el bosque pluvial, así como también entre este último con respecto al bosque siempreverde, pero no se aprecian diferencias entre este y el matorral pluvial.

La heterogeneidad, índice general-mente utilizado como un potente descriptor de la diversidad, muestra el valor más elevado (7.64) para la comunidad pteri-dofítica integrada al bosque pluvial (Tabla 3), después aparece el

bosque siempreverde con 7.01, y la más baja heterogeneidad se manifiesta en el matorral pluvial (6.69). El análisis estadístico (Tabla 5) indica, a partir de la comparación de las series de datos obtenidos en cada uno de los tipos de vegetación, diferencias significativas entre el matorral pluvial y el bosque pluvial, sin embargo no arroja diferencias entre este último y el bosque siempreverde, ni entre el bosque siempreverde y el matorral pluvial.

La equitatividad, por su parte, muestra su valor más elevado en la comunidad establecida en el matorral pluvial (0.69), después, en orden descendente se presenta el bosque pluvial con 0.64 y por último el bosque siempreverde (0.62). La comparación estadís-tica para este índice en su comportamiento espacial (Tabla 5) muestra que entre el matorral pluvial y el bosque pluvial no existen diferencias, pero sí las hay entre el bosque pluvial y el bosque siempreverde, así como entre este último y el matorral pluvial.

Los patrones generales resultantes de las pruebas estadísticas aplicadas (Tabla 5) se expresan a continuación.

El matorral pluvial y el bosque pluvial se diferencian significativamente en cuanto a la composición de especies (riqueza de especies) y heterogeneidad de sus comuni-dades pteridofíticas asociadas, pero tienen igual distribución de individuos por especie (equitatividad).

Tabla 3 – Valores totales de los índices ecológicos por unidades de vegetación y estaciones: riqueza, heterogeneidad, equitatividad (MP = matorral pluvial montano, BP = bosque pluvial montano, BSM = bosque siempreverde mesófilo húmedo, S = sequía, LI = lluvias).

	MP			BP			BSM		
	S	LI	Total	S	LI	Total	S	LI	Total
No. individuos	703	976	1679	738	688	1431	484	404	888
No. especies	28	34	37	30	37	40	26	33	34
Riqueza	4.12	4.80	4.85	4.39	5.51	5.36	4.04	5.33	4.86
Heterogeneidad	5.83	6.84	6.69	6.28	8.37	7.64	5.88	8.50	7.01
Equitatividad	0.72	0.65	0.69	0.61	0.72	0.64	0.55	0.72	0.62

Tabla 4 – Comparación general de los resultados espaciales de riqueza, heterogeneidad y equitatividad (H = índice de Kruskal-Wallis). *** ($P < 0.001$), ** ($P < 0.01$), * ($P < 0.05$).

Descriptor	H	Significación
Riqueza	15.240	0.0000 ***
Heterogeneidad	11.8554	0.0027 **
Equitatividad	7.0299	0.0297 *

Las pteridocenosis del bosque pluvial y el bosque siempreverde difieren tanto en su composición de especies como en la regularidad de la distribución de individuos por especie, sin embargo no se encontraron diferencias significativas en su heterogeneidad.

La comunidad de helechos y plantas afines que se presenta en el matorral pluvial posee semejante composición de especies y heterogeneidad respecto a la del bosque siempreverde mesófilo, no obstante difieren en la distribución de individuos por especie.

Correlación entre las variables ecológicas

La Tabla 6 muestra los resultados del análisis de correlación entre la heterogeneidad y los demás descriptores ecológicos comunitarios evaluados

(riqueza de especies y equitatividad), en la columna "Datos totales" se aprecia el análisis espacial, o sea la correlación de las diferentes variables ecológicas para cada formación vegetal sin tener en cuenta la estacionalidad.

La aplicación de este test arrojó que tanto la riqueza de especies como la equitatividad están significativamente correlacionadas con la heterogeneidad en todos los casos. No obstante los mayores valores del coeficiente de correlación de Spearman se encuentran entre a y R, es decir, entre la heterogeneidad y la riqueza de especies y este patrón es consistente en las tres formaciones vegetales.

Se destaca, con la mayor diferencia, el bosque pluvial en cuya pteridocenosis la correlación a - R es de 0.987 mientras que a - J' es de 0.586.

Tabla 5 – Comparación de los resultados espaciales de riqueza, heterogeneidad y equitatividad. *** (P < 0.001), ** (P < 0.01), * (P < 0.05), NS (no significativa) (MP = matorral pluvial montano, BP = bosque pluvial montano, BSM = bosque siempreverde mesófilo húmedo, U = índice de Mann-Witney, P = probabilidad).

Descriptor	Form. Veg.	U	P
Riqueza	MP	89.0	0.002 **
	BP	49.5	0.000 ***
	BSM	115.0	0.021 *
Heterogeneidad	MP	101.0	0.0074 **
	BP	44.5	0.000 ***
	BSM	116.5	0.0239 *
Equitatividad	MP	189.0	0.7658 NS
	BP	134.0	0.0740 NS
	BSM	127.5	0.0496 *

Tabla 6 – Correlación entre las variables ecológicas (heterogeneidad: a; riqueza: R y equitatividad: J') por estaciones en las tres formaciones vegetales: *** (P < 0.001), ** (P < 0.01), * (P < 0.05) (MP = matorral pluvial montano, BP = bosque pluvial montano, BSM = bosque siempreverde mesófilo húmedo).

Formación vegetal	Variables	Sequía	Lluvia	Datos totales
MP	a - R	0.861 ***	0.911 ***	0.946 ***
	a - J'	0.525 *	0.765 ***	0.592 ***
BP	a - R	0.995 ***	0.950 ***	0.987 ***
	a - J'	0.621 **	0.505 *	0.586 ***
BSM	a - R	0.910 ***	0.985 ***	0.961 ***
	a - J'	0.599 **	0.512 *	0.587 ***

Comportamiento estacional de la diversidad

La diversidad en términos de riqueza de especies y heterogeneidad aumenta en todos los casos de la estación seca a la lluviosa. Así pasa también con la equitatividad, excepto en el matorral pluvial (obsérvese los valores medios en la Tabla 7).

Los cambios más notables, en las proporciones totales, de estos parámetros se apreciaron en el bosque siempreverde mesófilo, donde la riqueza específica que arrojó el muestreo en la época favorable contó con siete especies que no se encontraron en sequía (sin cambios sustanciales en cuanto al número de individuos totales). Así la heterogeneidad creció de una estación a la otra de 5.88 a 8.50 (Tabla 3).

Para la riqueza de especies, el mayor aumento ocurre en el bosque pluvial (0.93), los aumentos en el matorral pluvial y el bosque siempreverde mesófilo fueron similares (Tabla 7).

Para la heterogeneidad y equitatividad, los aumentos notables y casi idénticos se dan para el bosque pluvial y el bosque siempreverde.

En un análisis global a los resultados expuestos en la Tabla 8 se puede constatar que la variación estacional en cada uno de los parámetros descriptores usados es significativa, excepto la equitatividad que exhiben las pteridocenos del matorral pluvial y el bosque pluvial. Las diferencias más notables se presentaron en la riqueza de especies y heterogeneidad del bosque pluvial.

CORRELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES ECOLÓGICAS

Al correlacionar la heterogeneidad con la riqueza de especies y la equitatividad, teniendo en cuenta los resultados del periodo seco y el lluvioso por separado (Tabla 6), se comprobó que, al igual que en el análisis espacial, la heterogeneidad depende tanto de la equitatividad como de la riqueza específica y que la asociación heterogeneidad – riqueza de especies tiende a ser más fuerte que la heterogeneidad – equitatividad.

Tabla 7 – Valores medios (\bar{X}) y su aumento de una estación a la otra de los resultados obtenidos de riqueza, heterogeneidad y equitatividad (MP = matorral pluvial montano, BP = bosque pluvial montano, BSM = bosque siempreverde mesófilo húmedo).

Descriptor	Form. Veg.	Estación	X	Aumento
Riqueza	MP	Sequía	1.28	0.55
		Lluvias	1.83	
	BP	Sequía	1.73	0.93
		Lluvias	2.66	
	BSM	Sequía	1.39	0.60
		Lluvias	1.99	
Heterogeneidad	MP	Sequía	2.08	1.14
		Lluvias	3.22	
	BP	Sequía	2.81	2.99
		Lluvias	5.80	
	BSM	Sequía	2.41	2.08
		Lluvias	4.49	
Equitatividad	MP	Sequía	0.70	0.02
		Lluvias	0.72	
	BP	Sequía	0.68	0.09
		Lluvias	0.77	
	BSM	Sequía	0.74	0.09
		Lluvias	0.83	

Tabla 8 - Comparación de los resultados estacionales de riqueza, heterogeneidad y equitatividad para cada formación vegetal. *** (P< 0. 001), ** (P< 0. 01), * (P< 0. 05), NS (no significativa) (MP = matorral pluvial montano, BP = bosque pluvial montano, BSM = bosque siempreverde mesófilo húmedo, U = índice de Mann-Witney, P = probabilidad).

Descriptor	Form. Veg.	U	P
Riqueza	MP	89.0	0.002 **
	BP	49.5	0.000 ***
	BSM	115.0	0.021 *
Heterogeneidad	MP	101.0	0.0074 **
	BP	44.5	0.000 ***
	BSM	116.5	0.0239 *
Equitatividad	MP	189.0	0.7658 NS
	BP	134.0	0.0740 NS
	BSM	127.5	0.0496 *

DISCUSIÓN

ANÁLISIS DEL ESPECTRO BIOLÓGICO

Variación espacial

Puesto que en el área analizada se presentan muy buenas condiciones para el desarrollo de comunidades pteridofíticas, hecho ya reconocido por Bécquer (1999), aparecen aquí la mayoría de las formas de vida que exhibe el taxoceno en su totalidad. Entonces el dominio de especies hemicriptófitas y epífitas, que se observó en este estudio (Fig. 3), puede considerarse óptimo para una comunidad pteridofítica en ecosistemas húmedos de montaña de Cuba. En otras palabras: cuando las condiciones ambientales son favorables para el desarrollo de comunidades de helechos, en estas habrá indudablemente un dominio de las formas hemicriptófitas y epífitas.

Puede explicarse que el epifitismo domine el espectro biológico del matorral pluvial (Tabla 2, Fig. 4) dadas las condiciones de humedad ambiental estables que provoca la compactación de las copas de las especies representantes de los estratos más altos de la vegetación y la poca separación entre los elementos vegetales que caracterizan al matorral pluvial. La ausencia de suelo y las pendientes fuertes, que dificultan la expansión de gran cantidad de especies terrestres en esta zona, son otras características que deben señalarse.

Los epífitos pasan al segundo y tercer lugares de la organización jerárquica del

espectro biológico en el bosque pluvial y el bosque siempreverde, respectivamente, pues las condiciones ambientales mencionadas en el párrafo anterior tienen una gradación negativa desde el matorral pluvial hasta el bosque siempreverde (Tabla 2 y Fig. 4).

En sentido contrario, se observa una presencia dominante de los hemicriptófitos y caméfitos en el bosque siempreverde, disminuyendo su influencia en el bosque pluvial hasta tener sus menores proporciones en el matorral pluvial, todo ello causado por el gradiente que en esta dirección espacial posee el suelo y la pendiente, factores que propician fundamentalmente el desarrollo de estos tipos biológicos.

A la manifestación de pendientes suaves y a la existencia de suelo es atribuible, también, la presencia de *Cyathea arborea* (L.) Smith – única especie de las pteridocenos estudiadas que posee envergadura meso-fanerofítica – en el bosque pluvial y en el bosque siempreverde (2.5 y 2.9 % del total de especies, Tabla 2), respectivamente. Para el caso particular del bosque siempreverde debe apuntarse que, además de los factores mencionados, influye la presencia de zonas medianamente antropizadas (Bécquer, 1999), donde se manifiesta *C. arborea* en su función recupe-radora, formando grupos o agregados cuyos individuos toman gran altura. Pro-bablemente este hecho cause la mayor abundancia de esta especie en el bosque siempreverde.

Variación estacional

La importancia porcentual de cada tipo biológico en cada comunidad varía muy poco en el sentido estacional. Por otra parte, las pteridocenosis no cambian de forma significativa su estructura biotípica en tanto cambia la humedad ambiental (Tabla 2, Figs. 5, 6 y 7).

Por ejemplo, en el matorral pluvial la estructura jerárquica de dominancia no muta estacionalmente, se mantienen como dominantes las especies epífitas, en segundo lugar las hemicriptófitas y en tercero las epífitas trepadoras (Fig. 5). De la misma forma se comporta la estructura biotípica de las restantes pteridocenosis (Figs. 6 y 7).

Este hecho es de esperar, pues la estructura de las comunidades viene dada por varios factores, donde el mayor peso lo sostiene el sustrato. En todo caso la posición de las yemas de remplazo con respecto al sustrato es el criterio biológico de agrupación de los vegetales en las categorías biotípicas de Raunkiaer, categorías estas que se usaron para el análisis de la estructura de las comunidades. Entonces los cambios estacionales introducen variaciones en la composición de especies, pero dentro de la misma estructura general de las comunidades.

En la época adversa (sequía) se presenta la oportunidad óptima para que algunas especies con mayores posibilidades para abordar ambientes severos se establezcan con mayor número de individuos; piénsese en: *Adiantum cristatum* L., *Blechnum x falciculatum* C. Presl, *Lastreopsis efusa* (Sw.) Tindale, *Nephrolepis multiflora* o *Thelypteris deltoidea* (Sw.) Proctor, que son especies más abundantes en sequía que en lluvia. Estos táxones pueden en alguna medida ganar espacio a otras especies con menores adaptaciones de éxito reproductivo en esa época, puesto que necesitan mejores condiciones de humedad, cobertura, insolación y otras.

La composición taxonómica varía, de hecho la diversidad calculada tiende a la fluctuación significativa pero, no obstante, estas variaciones no afectan de modo trascendente la estructura. Es decir, se mantiene inamovible la gradación de dominancia de los diferentes tipos biológicos, por lo que se infiere que el grueso de las interacciones del sistema y el flujo de energía, desde y hacia el taxoceno analizado, se mantienen estables.

RELACIONES ESPECIES HÁBITAT Y AFINIDAD ENTRE LAS COMUNIDADES

Del análisis horizontal de la tabla de constancia nodal (Fig. 8) se infiere que de los cuatro grupos de

especies formados (I – IV), dos poseen tendencia generalista, más acentuada en el grupo I que en el II. Estos son conjuntos de especies bastante heterogéneos y es quizá esta diversidad en su composición una de las causas por las que sus representantes aparezcan en todos los hábitats o en dos de ellos (como sucede con el grupo II).

En la composición del grupo I existe una mayoría de especies con requerimientos menos específicos que las que componen otros grupos, por lo que no tienen gran afinidad por un micro-hábitat determinado ni por condiciones ambientales muy particulares como pasa con la mayoría de las especies que conforman otros grupos.

Estas especies, por supuesto dentro del ámbito de las comunidades de pteridófitos, en general comparten una serie de características como son: elevado nivel de dispersión, alta capacidad reproductiva, poblaciones numerosas en ambientes más severos, colonizadoras de hábitats transitorios o efímeros, poco especializadas, con respuestas amplias ante las fluctuaciones ambientales. Tales caracteres de comportamiento ecológico que se manifiestan en la mayoría de las especies del grupo I pueden explicar la tendencia generalista que muestra el mismo con respecto a los tres hábitats estudiados.

En la composición del grupo II, comprendido como medianamente generalista, pues aparece con amplios valores de constancia nodal en dos de los hábitats y ausente en el restante, aparecen especies con cierto grado de afinidad por ambientes un poco más favorables, necesidades que, como la humedad relativa, le son cubiertas en el matorral pluvial y el bosque pluvial, no así en el bosque siempreverde, ecosistema que posee una arquitectura más desfavorable.

Obsérvese la presencia en este grupo II de una buena cantidad de especies epífitas, generalmente reportadas para los bosques húmedos de montaña. Ejemplos clásicos son los géneros: *Grammitis*, *Hymenophyllum*, *Trichomanes* y *Elaphoglossum*.

Los grupos III y IV, con una cantidad mucho menor de especies, se presentan como tipificadores o especialistas del bosque siempreverde y el matorral pluvial respectivamente.

Al analizar la composición del grupo III se evidencia una mayoría de especies terrestres. Este hecho demuestra una clara correspondencia con el factor abiótico que en este hábitat aporta mayores recursos para el desarrollo de los helechos y es el caso del suelo, que en el bosque siempreverde es más profundo, también la pendiente que es más suave, y en general el

dosel del bosque no es tan compacto como en los restantes tipos de vegetación estudiados. Esto trae consigo que se presenten mayor número de especies con hábito terrestre.

Algo bien diferente sucede en el grupo IV, tipificador del matorral pluvial, en el que se hallan especies mayormente epífitas, causado por las condiciones ambientales que se presentan en este ecosistema, que son muy diferentes a los que reinan en el bosque siempreverde mesófilo húmedo de la base de la elevación: poco suelo, restringido a hoyos o grietas en las rocas; pendientes muy bruscas, de 45° o mayores; dosel cerrado conformando una bóveda que constituye una barrera importante a la radiación solar y a la incidencia del viento, por lo que se mantienen valores de humedad considerables. En estas condiciones las especies de hábito terrestre y con porte mediano a grande poseen menores probabilidades de adaptación que las epífitas y otras de pequeño porte.

RELACIÓN ENTRE LAS COMUNIDADES

Bécquer (1999) basado en una comparación de la composición florística general de las comunidades vegetales presentes en las tres elevaciones denominadas "Tetas de Juana" descubrió mayores relaciones de afinidad entre el bosque siempreverde mesófilo y el bosque pluvial, mientras que el matorral pluvial se separa de este grupo.

Contrariamente a ello, tomando como puntos de comparación los datos cuantitativos, se encontró en este trabajo que las pteridocenosis presentes en el matorral pluvial y en el bosque pluvial tienen alto grado de similitud y que este grupo se separa significativamente de la comunidad intergrada al bosque siempreverde (Fig. 2).

No podrán esperarse similares resultados si se comparan comunidades vegetales completas que cuando se comparan partes de ellas, o sea, el hecho de que el bosque siempreverde y el bosque pluvial formen un grupo por sus similitudes en la composición vegetal integral y fisionomía no significa que los taxocenosis que componen a estas unidades de vegetación posean el mismo patrón de agrupamiento que el conjunto comunitario. Considérese además que los pteridófitos constituyen un grupo vegetal con rangos de tolerancia ambiental mucho más estrechos que otros y que por tanto son más susceptibles a cambios en las condiciones bióticas y abióticas

del sistema donde viven. El hecho de que las diversidades de diferentes grupos de organismos dentro de un hábitat no estén necesariamente correlacionadas ha sido abordado por Magurran (1988) citando ejemplos.

Las comunidades vegetales denominadas bosque pluvial y matorral pluvial forman un continuo, es decir, tienen zonas limítrofes comunes (ecotonos), mientras que el bosque siempreverde está un tanto separado de los anteriores por un farallón calcáreo de grandes dimensiones.

VARIACIONES ESPACIOTEMPORALES DE LA DIVERSIDAD

Comportamiento espacial

Los resultados del índice de heterogeneidad están altamente correlacionados, tanto con los de riqueza de especies, como con los de distribución de los individuos en las especies o equitatividad (Tabla 6), pero existe una asociación más fuerte entre a y R y, por ende, se asume que la heterogeneidad depende más de la composición de especies (riqueza específica) que de la equitatividad; este patrón es consistente independientemente de la formación vegetal. Lo refrendado por Magurran (1988) acerca de la influencia que tiene la riqueza de especies sobre la diversidad, en términos del índice a de la serie logarítmica, se aprecia claramente en los tres hábitats estudiados.

En el bosque pluvial, aunque se encontró un valor de equitatividad intermedio ($J' = 0.64$), la heterogeneidad es la más alta ($a = 7.64$), porque se manifiesta la mayor riqueza de especies ($R = 5.36$), véase la Tabla 3.

Existen condiciones diferentes en cada hábitat que definen la riqueza específica que se manifiesta en ellos. La mayor riqueza pteridológica se aprecia en el bosque pluvial, puesto que allí se desarrolla una vegetación cerrada cuyo estrato dominante es el arbóreo (1115 m) con una cobertura aproximada del 6075 %. Estas características permiten la moderada incidencia de radiación solar y del viento, y a la vez mantienen valores de humedad considerables, por lo que se presenta un ambiente óptimo para el desarrollo del epifitismo, forma de vida que representa más del 40 % del total de especies.

Todo lo anterior, unido a que en una parte de la zona existe suelo, hecho que favorece el desarrollo de muchas especies terrestres,

parecen ser las causas de que aparezca en este tipo de vegetación la mayor riqueza de especies.

El bosque pluvial montano posee características intermedias en cuanto a los factores bióticos y abióticos que influyen de manera determinante en el desarrollo de las pteridocenos. Téngase en cuenta las consideraciones que a continuación se exponen:

1. Existe una gradación en la altura del estrato dominante de la vegetación en general: mucho más bajo en el matorral de la cima (estrato arbustivo), intermedio en el bosque pluvial (con dos estratos arbóreos) y mayor en el bosque siempreverde (con tres estratos arbóreos).

2. El bosque pluvial posee partes donde el sustrato es esquelético pero también existe suelo acumulado en forma de bolsas en la roca. Los casos extremos se presentan en el matorral pluvial, que crece sobre un sustrato esquelético casi en su totalidad, y en el bosque siempreverde, que se desarrolla sobre abundante suelo.

3. El matorral pluvial se desarrolla sobre pendientes muy fuertes, este factor es intermedio en el bosque pluvial y ya en el bosque siempreverde las pendientes son relativamente suaves.

4. Teniendo en cuenta su posición altitudinal y la arquitectura de la formación vegetal inferimos que la humedad relativa del aire y de las capas exteriores del sustrato tiende a ser alta tanto en el matorral pluvial como en el bosque pluvial y más baja en el bosque siempreverde.

Combinando los puntos anteriormente tratados se infiere que la cantidad y calidad de los recursos en el bosque pluvial son más favorables para el desarrollo de comunidades pteridofíticas.

En el bosque siempreverde se aglutinan una serie de caracteres que determinan que sea allí donde se encuentre la menor cantidad de especies:

1. La presencia de suelo como tal es una característica exclusiva del bosque siempreverde mesófilo; en el matorral pluvial y en el bosque pluvial el sustrato es esquelético con afloramientos constantes de roca desnuda (Bécquer, 1999), más evidente en la zona donde aparece el matorral pluvial, como ya se

mencionó.

A pesar de que se presentan tres estratos arbóreos en el bosque siem-preverde (Bécquer, 1999), la cobertura del dosel es poco compacta, esto permite una incidencia mayor de la acción secante del viento y la radiación solar que en las restantes unidades analizadas.

2. Las pendientes de la zona donde se desarrolla el bosque siempreverde son, en su gran mayoría, ostensiblemente más suaves que en el bosque pluvial y el matorral de la cima. Bécquer (1999) apunta 30°40° para el primero, 40°45° para el segundo y más de 65° en muchas de las zonas donde se establece el matorral pluvial.

3. Dada su ubicación altitudinal, tanto el matorral pluvial como el bosque pluvial se encuentran más expuestos a la acción humectante de las nubes, que casi permanentemente hacen contacto con dichas formaciones vegetales. Tal fenómeno influye en menor escala en el bosque siempreverde, que crece hacia la base de la elevación.

No obstante, la combinación del número de especies y el número de individuos totales en la ecuación de riqueza específica de Margalef asigna un valor de riqueza de especies superior al que posee el matorral pluvial (Tabla 3).

El bosque siempreverde posee mayor heterogeneidad que el matorral pluvial ($a = 7.01$ para el primero y $a = 6.69$ para el último), resultado que se explica teniendo en cuenta que el bosque siempreverde posee, así mismo, mayor riqueza de especies ($R = 4.86$) que el matorral pluvial ($R = 4.85$).

Es probable que en este resultado hayan incidido, de forma determinante, los altos valores de heterogeneidad y equitatividad registrados en el periodo lluvioso para el bosque siempreverde, los cuales son superiores a los calculados para el matorral pluvial en ambas estaciones, así como son los valores más altos de todos los registrados (Tabla 3).

En el matorral pluvial se presentan 37 especies, este hábitat posee condiciones bióticas y abióticas muy favorables para el desarrollo de la sinusia de epífitas, pero no así para la propagación de especies terrestres. A lo expuesto es atribuible que se manifieste aquí una considerable cantidad de especies, pero menor a la de la comunidad asociada al bosque pluvial.

Las comparaciones estadísticas avalan diferencias significativas en los resultados de riqueza específica entre el matorral pluvial

y el bosque pluvial, este hecho causa las diferencias que se comprobaron entre estas dos comunidades en cuanto a su heterogeneidad. La alta correlación, ya abordada, entre la riqueza de especies y la heterogeneidad se manifiesta fehacientemente aquí, pues estas diferencias se dan contrariamente a los resultados de equitatividad.

Así mismo la igualdad estadística en la composición de especies entre el matorral pluvial y el bosque siempreverde es el basamento de que no existan diferencias en la heterogeneidad de las comunidades pteridofíticas asociadas a estos dos eco-sistemas, aunque la equitatividad difiera.

COMPORTAMIENTO ESTACIONAL

Los muestreos realizados en la estación favorable (lluvias) resultaron siempre los más diversos. Los valores de heterogeneidad que se muestran en la Tabla 3 demuestran este planteamiento; obsérvese también, en la Tabla 7, cómo los valores medios poseen esta tendencia.

No es difícil reconocer empíricamente en el campo las diferencias, que este trabajo corroboró cuantitativamente, en la exuberancia de una y otra estación; y es que los pteridófitos despliegan en la época pluviosa una gran parte de sus actividades vitales, incluida la reproducción.

En este periodo aumentan los recursos disponibles para que la comunidad se desarrolle y, por ende, se exprese de forma más diversa en los muestreos, teniendo la mayor influencia sobre esto el aumento de la humedad ambiental, que es decisiva para este tipo de plantas.

El hecho de que el mayor aumento de la heterogeneidad, de una estación a otra, se da en el bosque pluvial está claramente en correspondencia con el mayor aumento de la riqueza específica, que se presenta en esta misma formación vegetal.

El patrón espacial fundamental de correlación entre las variables ecológicas se mantiene idéntico en el análisis estacional. Dicha correlación denota que la riqueza de especies es mayoritariamente influyente en el resultado del índice de heterogeneidad (Tabla 6).

Este resultado de la alta correlación a R, tanto en el espacio como en el tiempo, indica que la riqueza de especies puede ser un buen indicador de la diversidad total de las comunidades de helechos y plantas afines en diferentes formaciones vegetales, sin tener que

recurrir a otros índices que de hecho pueden ser complejos al calcularlos e interpretarlos.

CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados obtenidos, podemos llegar a las siguientes conclusiones:

En los tres tipos de vegetación estudiados se presenta una considerable riqueza pteridológica, pues se registraron 64 táxones infragenéricos, pertenecientes a 30 géneros de 17 familias.

En la comunidad de helechos y plantas afines del bosque pluvial montano se presentaron los valores más elevados de heterogeneidad y riqueza, por una estructuración favorable del hábitat.

La composición taxonómica de las pteridocenosis estudiadas varía significativamente en el espacio y el tiempo (estacionalmente), debido a las diferencias en la cantidad y calidad de los recursos del nicho que aparecen en cada formación vegetal y estación temporal analizadas.

La heterogeneidad está altamente correlacionada tanto con la de riqueza de especies como con la equitatividad, no obstante depende más de la composición de especies que de la distribución de los individuos en las especies. Este patrón es consistente independientemente de la formación vegetal y de la estacionalidad, hecho que denota que la riqueza de especies puede ser un buen medidor de la diversidad en comunidades pteridofíticas, por lo que se puede prescindir de otros índices en estudios de este tipo.

Los hemicriptófitos en primer lugar, y los epífitos, dominan el espectro biológico de las pteridocenosis estudiadas, lo que es normal que ocurra en ecosistemas montañosos húmedos.

La estructura varía espacialmente en correspondencia con la gradación de las condiciones ecológicas que se establecen en los ecosistemas estudiados. No obstante, los cambios temporales son intrascendentes para la composición general del espectro biológico en cada pteridocenosis.

Del análisis nodal se obtuvo que los pteridófitos, en sus relaciones con los tres hábitats, se distribuyen en cuatro grupos de especies, dos de ellos con tendencia generalista, y dos que tipifican a una formación vegetal determinada.

Existe gran similitud en la composición de especies y en la abundancia específica entre las pteridocenosis intergradadas al matorral pluvial y el bosque pluvial, separándose este grupo de la comunidad que se desarrolla en el bosque siempreverde.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los colegas M. Sc. Blas Pérez, Dr. Vicente Verobides, M. Sc. Ángel Quirós, M. Sc. Alberto Orozco, M. Sc. Maikel Cañizares y M. Sc. Carlos Sebrango por la ayuda prestada en diversos aspectos de la realización de este trabajo. A la Profa. Dra. Iva Carneiro Leão Barros y al Dr. Michael Kessler por sus comentarios acerca del manuscrito original, así como a la Dra. Hanna Tuomisto por la facilitación de literatura sobre el tema tratado.

REFERENCIAS

- Bécquer, E. R.** 1992. Fitorrecursos de los mogotes "Tetas de Juana", Área Protegida "El Naranjal", Montañas de Sancti Spíritus. Tesis en opción al título de Licenciado en Ciencias Biológicas. Univ. Oriente (Inédito).
- Bécquer, E. R.** 1999. Flora y vegetación de las alturas cársicas Tetas de Juana, Alturas de Banao, Cuba Central. Tesis en opción del título de Maestro en Ciencias (Botánica), mención Sistemática de Plantas Superiores. Jard. Bot. Nac. La Habana (inédito).
- Boesch, D. F.** 1977. Applications of numerical classification in ecological investigations of water pollution. Ecol. Res. Ser. EPA 600/377033.
- Caluff, M. G. & G. Shelton.** 2004. Helechos y plantas afines (Pteridophyta) de las Alturas de Sancti Spíritus, Cuba Central. Brenesia 62: 1530.
- Clifford, H. T. & W. Stepheson.** 1975. An introduction to numerical classification. Academic Press.
- Crystal, N. & P. Sánchez.** 1998. Distribution of tree ferns (Cyatheaaceae) across the successional mosaic in an Andean cloud forest, Nariño, Colombia. Amer. Fern J. 88 (2): 6071.
- Kessler, M.** 2000. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. Plant Ecol. 149: 181193.
- Kruckeberg, A.** 1964. Ferns associated with ultramafic rocks in the Pacific Northwest. Am. Fern J. 54 (3): 113125.
- Magurran, A.** 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Márquez, A. L., R. Real, J. M. Vargas & E. Salvo.** 1997. On identifying common distribution patterns and their causal factors: a probabilistic method applied to pteridophytes in the Iberian Peninsula. J. Biogeogr. 24: 613631.
- Pielou, E. C.** 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley. New York, NY.
- Raunkiaer, C.** 1934. Life forms of plants and statistical plant Geography. Oxford at the Clarendon press.
- Sánchez, C.** 2002. Consideraciones sobre la fitogeografía y la ecología de los helechos himenofiláceos cubanos. Rev. Jard. Bot. Nac. 13 (1): 137.
- Tuomisto, H. & A. D. Poulsen.** 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neo-tropical rain forest. J. Biogeogr. 23: 283293.
- Tuomisto, H. & A. D. Poulsen.** 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. J. Veg. Sci. 11: 383396.
- Vormisto, J., O. L. Phillips, K. Ruokolainen, H. Tuomisto & R. Vásquez.** 2000. A comparison of finescale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. Ecography 23: 349-359.