

Ecología funcional de tres especies de helechos en la región alpina de Eslovenia

Javier Delgado Uriondo¹ & José María Gabriel y Galán²

Resumen: Se estudia la variación de dos rasgos foliares funcionales, Área Foliar Específica (SLA) y Contenido de Materia Foliar Seca (LDMC) en los helechos *Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens*, *Asplenium scolopendrium* y *Polypodium vulgare* en poblaciones de montaña y de colina situadas en la región alpina de Eslovenia. Las diferencias observadas entre especies fueron altamente significativas y sugieren que las particularidades ecológicas de cada una, especialmente en relación con el hábito y la amplitud de nicho, determinan la variación del SLA y el LDMC. Por otro lado, aunque se observaron diferencias ligeramente significativas entre poblaciones de montaña y de colina, la baja potencia del análisis hizo que los resultados no fueran concluyentes. En consecuencia, se propone incrementar el número de especies de cada hábito, así como el número de ambos tipos de poblaciones, con el fin de dilucidar la variación de estos rasgos foliares funcionales como adaptación a distintas condiciones ambientales.

Palabras clave: rasgo funcional, hábito, amplitud de nicho, SLA, LDMC, *Asplenium trichomanes*, *Asplenium scolopendrium*, *Polypodium vulgare*.

[en] Functional ecology of three fern species in the alpine region of Slovenia

Abstract: This paper discusses the variation of two foliar functional traits: Specific Leaf Area (SLA) and Leaf Dry Matter Content (LDMC) within three different fern species: *Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens*, *Asplenium scolopendrium* and *Polypodium vulgare* in mountainous and hilly locations placed in the alpine region of Slovenia. The differences observed within species were highly significant and suggest that ecological features, especially habit and niche breadth, influence SLA and LDMC. Furthermore, although there were some slightly significant differences within mountainous and hilly locations, low statistical power makes it difficult to draw conclusions. Thus, we suggest increasing the number of species of each habit, as well as increasing the sample size of mountainous and hilly locations, in order to elucidate how these foliar functional traits vary as an adaptation to different environmental conditions.

Keywords: functional trait, habit, niche breadth, SLA, LDMC, *Asplenium trichomanes*, *Asplenium scolopendrium*, *Polypodium vulgare*

Introducción

La ecología funcional estudia la adaptación funcional de las especies a distintos ambientes. Esta rama de la ecología presenta tres ejes de estudio principales: respuesta a la perturbación, competencia y explotación de recursos (Grime et al. 1997; Wilson et al. 1999). En el presente estudio hemos explorado este último eje mediante la comparación de los rasgos funcionales de tres helechos emplazados en la región alpina de Eslovenia. De manera general, los recursos que limitan la producción primaria en plantas son principalmente tres: temperatura, precipitación y luz. En aquellas regiones donde estos recursos sean abundantes, la estrategia llevada a cabo por las plantas consistirá en maximizar la producción primaria; mientras que en zonas donde los mencionados factores sean limitantes, la estrategia dominante será conservadora y se basará en minimizar la pérdida de recursos (Grime et al. 1997; Larson et al. 2005). De esta forma, sería esperable que en zonas con abundancia de recursos las hojas tengan mayores tasas de crecimiento que en ambientes con recursos más limitados, donde las ho-

jas serán mucho más resistentes y duraderas (Grime et al. 1997; Wilson et al. 1999).

Los rasgos funcionales son características que definen a las especies en relación con sus roles ecológicos y son el principal objeto de estudio de la ecología funcional (Violle et al. 2007). En este estudio se emplearon los siguientes rasgos funcionales foliares: Contenido de Materia Foliar Seca (LDMC) y Área Foliar Específica (SLA). Aunque SLA es un parámetro muy usado en estudios de crecimiento y clave para determinar el uso que hace la planta de los recursos, se ha comprobado que LDMC es una variable más constante y menos influenciada por el grosor foliar (Wilson et al. 1999, Pérez-Harguindeguy et al. 2016). Sin embargo, los resultados combinados de las dos variables serán los que nos aporten una mayor información acerca de las adaptaciones funcionales que presentan estos tres helechos en la región alpina eslovena (Pérez-Harguindeguy et al. 2016).

Se ha visto que las hojas de zonas con abundancia en recursos se corresponden con altos valores de SLA y bajos de LDMC, en comparación con las regiones con recursos limitados, donde las hojas presentan va-

¹ E-mail: javiduriondo@gmail.com
ORCID: 0000-0001-8132-897X

² Unidad de Botánica, Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid. Avda. José Antonio Nováis 12, 28040-Madrid, España.
ORCID: 0000-0003-2786-0062

lores opuestos en estos rasgos ya que utilizan una estrategia más conservadora. (Fig. 1) (Grime et al.

1997; Wilson et al. 1999; Pérez-Harguindeguy et al. 2016).

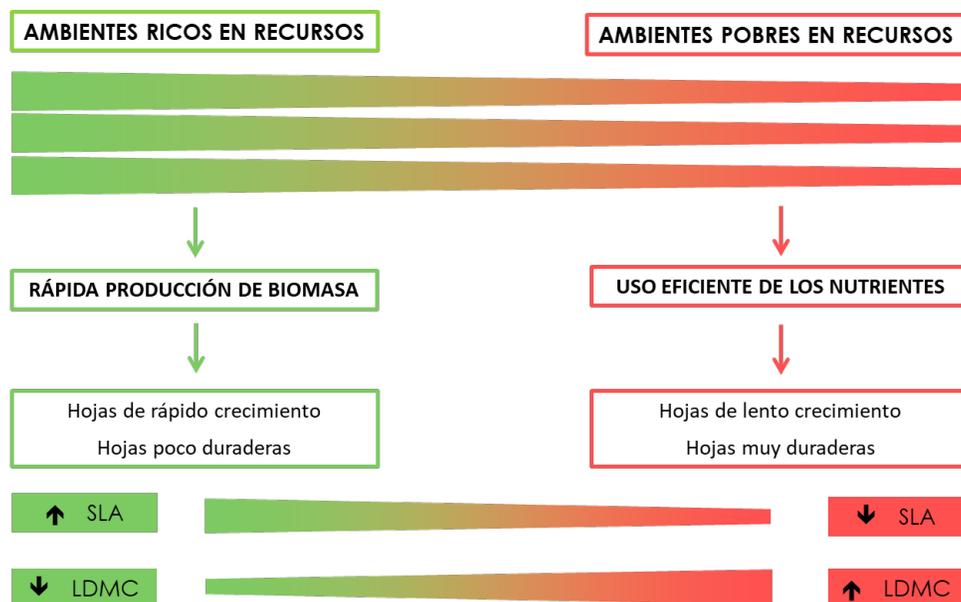


Figura 1. Estrategias relativas al eje de explotación de recursos y variación correspondiente en las variables funcionales seleccionadas (Grime et al. 1997; Wilson et al. 1999).

Los helechos pueden presentar cuatro tipos principales de hábito en función del lugar al que se adhiere el rizoma: terrestre, epífita, acuático, y saxícola o rupícola. Este último probablemente sea un hábito adverso para cualquier planta, ya que, la elevada insolación, junto a la escasez de agua (debida a que la mayor parte de ésta se pierde por escorrentía superficial), hace que la aridez en este ambiente sea elevada en comparación con el medio circundante (Nuzzo 1996; Larson et al. 2005). De forma general, el agua es el principal recurso que limita la producción primaria en plantas terrestres (Terradas 2001). Los pteridófitos, en la mayoría de los casos dependen del agua para garantizar la supervivencia del gametófito y el desplazamiento del gameto masculino (Page 2002). Estas cualidades y la escasez de trabajos de ecología funcional en helechos nos han hecho interesarnos en cómo diferentes especies de este grupo de plantas se adaptan a distintos tipos de ambientes en la región alpina de Eslovenia. Las especies seleccionadas fueron *Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens* D. E. Mey (Aspleniaceae), *Asplenium scolopendrium* L. (Aspleniaceae) y *Polypodium vulgare* L. (Polypodiaceae). Estas tres especies fueron seleccionadas por su abundancia y amplia distribución en la zona de estudio (Jogan et al. 2001), y por los diferentes requerimientos ecológicos que presenta cada una en cuanto al hábito y a su amplitud de nicho: *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* es rupícola y ubiquista, *A. scolopendrium* es terrestre y especialista, y *P. vulgare* es rupícola y especialista (Salvo 1990). Por lo tanto, sería esperable que estas diferencias se reflejasen en los rasgos funcionales y que el SLA y el LDMC sea distinto entre las tres especies.

Dentro de la eco-región alpina de Eslovenia, se recogieron muestras de poblaciones de colina y de poblaciones de montaña. Las temperaturas en montaña son más bajas que las de colina (Nadbath n.d.), por lo que, dado que la temperatura potencia la productividad foliar en plantas (Terradas 2001; Larson et al. 2005), esperamos que las frondes de las localizaciones montañosas tengan mayor SLA y menor LDMC que las de los ambientes colinos de la misma especie.

Los objetivos del trabajo fueron los siguientes:

- Comparar los rasgos foliares funcionales de las tres especies de helechos en cada tipo de población (colina/montaña) para observar cómo distintas especies usan diferentes estrategias para explotar los recursos disponibles.
- Comparar los rasgos foliares funcionales de poblaciones alpinas y colinas de cada especie con el fin de observar la adaptación de las especies a distintos ambientes.

Material y métodos

1. Área de estudio

La zona de estudio se limita a la región alpina de Eslovenia, situada en el centro, norte y noroeste del país (Fig. 2) y cuyo nombre hace referencia a la cordillera de los Alpes Julianos, subsección de los Alpes que se extiende desde el noreste de Italia hasta Eslovenia (Perko & Ciglič 2020). En ella se reconocen tres pisos bioclimáticos: montañoso (con clima alpino o subalpino), colino (con clima

templado colino) y llano (con clima subcontinental) (Vukadin 2008; Kozjek et al. 2017). El clima alpino de Eslovenia presenta una precipitación anual muy elevada, pudiendo alcanzar los 3500 mm anuales en algunas zonas de los Alpes Julianos. Las frecuentes lluvias hacen que el periodo de aridez sea inexistente; sin embargo, las inundaciones y torrentes, comunes en otoño, generan importantes corrimientos de tierra en zonas montañosas que pueden dificultar el asentamiento de la vegetación (Tošić et al. 2016). La región alpina es la más fría del país debido a su

orografía, con temperaturas medias en torno a los 10 °C en llanuras y colinas, inferiores a los 8 °C en los valles, y alrededor de los 0 °C en alta montaña (Nadbath n.d.).

Las localizaciones seleccionadas con emplazamiento alpino-montañoso fueron Velika Planina y tres localidades del valle alto del río Soča: la cascada del Boka, el Gran Cañón del río Soča y las gargantas de Sunik. Los emplazamientos alpino-colinos fueron Škofja Loka, Lubnik y la colina de Šmarna Gora, situada al norte de Liubliana (Fig. 2).



Figura 2. Mapa de las regiones bioclimáticas de Eslovenia con la región alpina indicada en distintos tonos de amarillo: las zonas montañosas alpinas se representan de color marrón (poblaciones 1, 2, 3 y 4), las colinas alpinas de color amarillo anaranjado (poblaciones 5, 6 y 7) y las llanuras alpinas de color amarillo claro. Los emplazamientos de recolección se encuentran señalados en el mapa con puntos de color rojo, para las poblaciones de *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*, amarillo para las de *P. vulgare* y verde para las localidades de *A. scolopendrium*. Las poblaciones correspondientes fueron las siguientes: 1 – Cascada del Boka (Valle del Soča); 2 – Gran Cañón del río Soča (Valle del Soča); 3 – Gargantas de Sunik (Valle del Soča); 4 – Velika Planina (Kamnik); 5 – Lubnik (Škofja Loka); 6 – Škofja Loka (Škofja Loka); 7 – Šmarna Gora (Liubliana). Modificado de Vukadin et al. (2008).

2. Material biológico

Las frondes de las tres especies fueron recolectadas durante los meses de octubre y noviembre de 2019 en distintas localidades montañosas y de colina pertenecientes a la región alpina eslovena (ver Anexo 1). En total, se recogieron 49 frondes de 15 individuos procedentes de 6 poblaciones de *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*, 29 frondes de 15 individuos respectivos a 5 poblaciones de *P. vulgare*, y 24 frondes de 11 individuos correspondientes a 3 poblaciones de *A. scolopendrium*. Un ejemplar de cada especie y población fue depositado en el herbario MACB.

3. Protocolo de campo y laboratorio

La metodología de muestreo se realizó siguiendo las indicaciones recomendadas para la medida de rasgos funcionales en plantas (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016). En cada una de las poblaciones seleccionadas se recolectaron al menos tres individuos separados por al menos un metro de distancia. Se restringió la recolección a las zonas expuestas, seleccionando las hojas con máxima exposición a la luz solar, dado que esta variable (que no fue medida en el presente estudio) influye considerablemente sobre el SLA (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2016). Siempre que ha sido

posible, se recolectaron 3 frondes de cada individuo fértiles y que no presentaran signos de deterioro.

En cada fronde se midió el peso fresco (mg), el peso seco (mg) y el área foliar (mm^2). Para medir el área foliar se tomaron fotografías de cada fronde y a partir de las imágenes obtenidas se estimó el área de la lámina, excluyendo siempre el raquis. Este cálculo se realizó con ayuda del software informático 'Image J' (Schneider et al. 2012). El peso fresco se midió en el campo siempre que fue posible; en caso contrario, las frondes fueron depositadas en bolsas de plástico herméticas para minimizar las pérdidas de agua y fueron pesadas al llegar al laboratorio. Para llevar a cabo las medidas de peso seco, las hojas se introdujeron en una estufa durante 48 horas a 70 °C. En todo momento se calculó exclusivamente el peso de la lámina, sin tener en cuenta el raquis de la hoja.

La variable LDMC se calculó a partir del cociente de peso seco (mg) entre peso fresco (g) y se tomó $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ como unidad de medida. La variable SLA se obtuvo del cociente entre el área foliar (mm^2) y el peso seco (mg) y se usó $\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ como unidad de medida (Pérez-Harguindeguy et al. 2016).

4. Variables utilizadas y tratamiento estadístico

Las variables dependientes de este trabajo fueron los rasgos foliares funcionales SLA y LDMC. Además, se seleccionaron las siguientes variables cualitativas independientes: "Especie" con tres niveles: *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* (Asp_tri), *P. vulgare* (Pol_vul) y *A. scolopendrium* (Asp_sco); y "Población" con dos niveles: montaña y colina.

En primer lugar, se analizó la normalidad de las variables dependientes con la prueba de Lilliefors (Kolmogorov-Smirnov) y la homocedasticidad con

el test de Bartlett. La variable funcional SLA siguió una distribución normal (p -valor > 0.05), mientras que LDMC no (p -valor < 0.05). Ninguna de las dos variables presentó homogeneidad en sus varianzas (p -valor < 0.05). Por tanto, se utilizaron pruebas no paramétricas: el test de la H de Kruskal-Wallis y, en el análisis post-hoc, el test de la U de Mann-Whitney-Wilcoxon por pares, para comparar el SLA y el LDMC entre las tres especies; y el test de la U de Mann-Whitney-Wilcoxon para comparar las variables funcionales en los dos tipos de población (montaña y colina).

Para realizar los análisis estadísticos se empleó el software 'R' (R Core Team 2020) y los paquetes 'nortest' (Gross & Ligges 2015), 'ggplot2' (Wickham 2016), 'car' (Fox & Weisberg 2019) y 'carData' (Fox et al. 2020).

Resultados

1. Comparación de los rasgos foliares funcionales entre especies

Rasgos foliares funcionales en poblaciones de montaña

En primer lugar, comparamos las medias de las variables funcionales en las poblaciones de tipo montañoso y observamos que *P. vulgare* presenta un SLA significativamente menor que *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* y *A. scolopendrium*, y que el LDMC muestra diferencias muy significativas entre las tres especies, especialmente *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*, que obtuvo valores mucho mayores que las otras dos especies (Tab. 1 y 2; Fig. 3).

Montaña	<i>Asp_tri</i> (N = 27)	<i>Pol_vul</i> (N = 8)	<i>Asp_sco</i> (N = 6)	P-valor
SLA ($\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)	26.4 ± 1.32	14.47 ± 1.38	25.16 ± 0.59	0.0003908***
LDMC ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	366.7 ± 11.60	30.67 ± 0.72	23.04 ± 0.42	7.635e-07***

Tabla 1. Valores medios y error estándar de cada rasgo funcional: SLA y LDMC para cada especie en las localizaciones de montaña. 'N' hace referencia al número de frondes recogidas de cada especie en emplazamientos montañosos. Se muestra el p-valor de las diferencias en las medias de cada rasgo funcional entre especies. Los niveles de significación han sido determinados con el test H Kruskal-Wallis. P-valor < 0.05 (*); P-valor < 0.01 (**); P-valor < 0.001 (***)

SLA	<i>Asp_sco</i>	<i>Asp_tri</i>	LDMC	<i>Asp_sco</i>	<i>Asp_tri</i>
<i>Asp_tri</i>	0.6326	-	<i>Asp_tri</i>	3.6e-06***	-
<i>Pol_vul</i>	0.0013**	6.6e-05***	<i>Pol_vul</i>	0.00067***	2.5e-07***

Tabla 2. P-valores resultantes de la comparación por pares de las medias de SLA y LDMC de las tres especies en montaña. Los niveles de significación han sido determinados con el test de la U de Mann-Whitney-Wilcoxon por pares con ajuste "holm". P-valor < 0.05 (*); P-valor < 0.01 (**); P-valor < 0.001 (***)

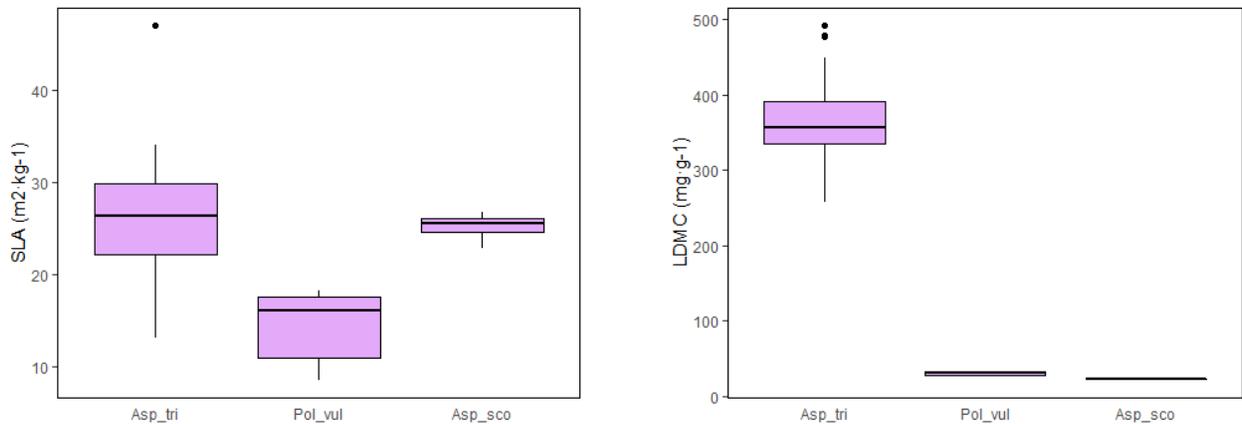


Figura 3. Diagramas de caja de las dos variables funcionales: SLA, expresado en $m^2 \cdot kg^{-1}$ (izquierda) y LDMC, expresado en $mg \cdot g^{-1}$ (derecha); para cada especie en montaña.

2. Rasgos foliares funcionales en poblaciones de colina

En las poblaciones de colina, *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* mostró un SLA significativamente mayor que las otras dos especies, que no presentaron

diferencias significativas entre ellas; en los datos del LDMC observamos un patrón similar al obtenido en poblaciones de montaña, donde *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* presenta valores muy superiores a las otras dos especies (Tab. 3 y 4; Fig. 4).

Colina	<i>Asp_tri</i> (N = 22)	<i>Pol_vul</i> (N = 21)	<i>Asp_sco</i> (N = 18)	P-valor
SLA ($m^2 \cdot kg^{-1}$)	26.76 ± 1.14	16.33 ± 0.49	19.11 ± 1.43	$3.44e-07^{***}$
LDMC ($mg \cdot g^{-1}$)	335.2 ± 5.79	27.43 ± 0.73	23.92 ± 0.72	$1.239e-10^{***}$

Tabla 3. Valores medios y error estándar de cada rasgo funcional: SLA y LDMC para cada especie en las localizaciones de colina. ‘N’ hace referencia al número de frondes recogidas de cada especie en emplazamientos de colina. Se muestra el p-valor de las diferencias en las medias de cada rasgo funcional entre especies. Los niveles de significación han sido determinados con el test H Kruskal-Wallis. P-valor < 0.05 (*); P-valor < 0.01(**); P-valor < 0.001(***)

SLA	<i>Asp_sco</i>	<i>Asp_tri</i>	LDMC	<i>Asp_sco</i>	<i>Asp_tri</i>
<i>Asp_tri</i>	0.00087^{***}	-	<i>Asp_tri</i>	$1.6e-07^{***}$	-
<i>Pol_vul</i>	0.30758	$6.8e-11^{***}$	<i>Pol_vul</i>	0.0012^{**}	$6.4e-08^{***}$

Tabla 4. P-valores resultantes de la comparación por pares de las medias de SLA y LDMC de las tres especies en colina. Los niveles de significación han sido determinados con el test de la U de Mann-Whitney-Wilcoxon por pares con ajuste ‘holm’. P-valor < 0.05 (*); P-valor < 0.01(**); P-valor < 0.001(***)

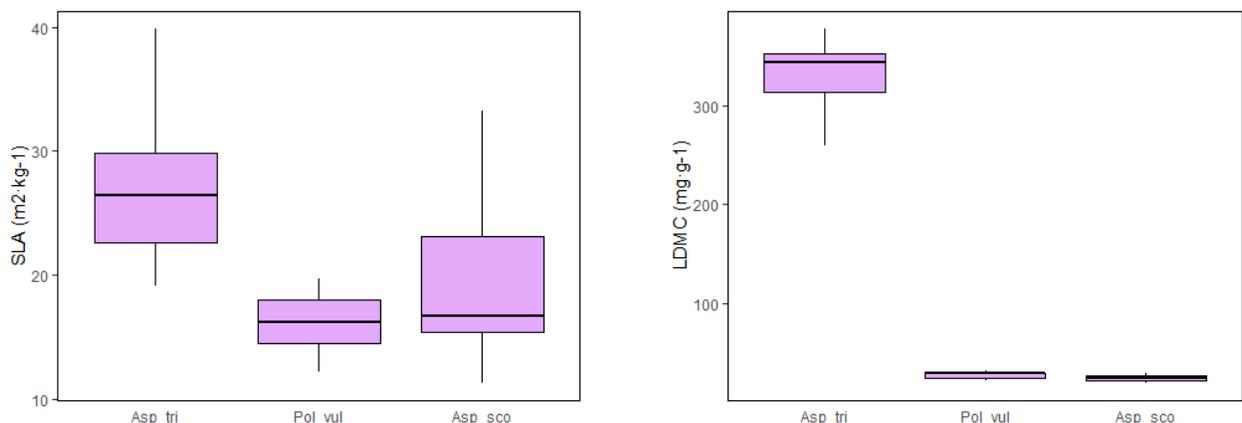


Figura 4. Diagramas de caja de las dos variables funcionales: SLA, expresado en $m^2 \cdot kg^{-1}$ (izquierda) y LDMC, expresado en $mg \cdot g^{-1}$ (derecha); para cada especie en colina.

Comparación de los rasgos foliares funcionales entre tipos de población

1. Rasgos foliares funcionales en *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*

El helecho *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* mostró un SLA similar en cada tipo de población, mientras que las poblaciones de montaña presentaron valores

de LDMC significativamente superiores a las poblaciones de colina de la misma especie (Tab. 5; Fig. 5).

<i>A. trichomanes</i>	Montaña (N = 27)	Colina (N = 22)	P-valor
SLA (m ² ·kg ⁻¹)	26.4 ± 1.32	26.76 ± 1.14	0.8813
LDMC (mg·g ⁻¹)	366.7 ± 11.60	335.2 ± 5.79	0.02501*

Tabla 5. Valores medios y error estándar de cada rasgo funcional: SLA y LDMC, en montaña y colina para la especie *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*. 'N' hace referencia al número de frondes recogidas de cada especie. Se muestra el p-valor de las diferencias en las medias de cada rasgo funcional entre los dos tipos de población: montañosa y colina. Los niveles de significación han sido determinados con el test U Mann-Whitney-Wilcoxon. P-valor < 0.05 (*); P-valor < 0.01(**); P-valor < 0.001(***)

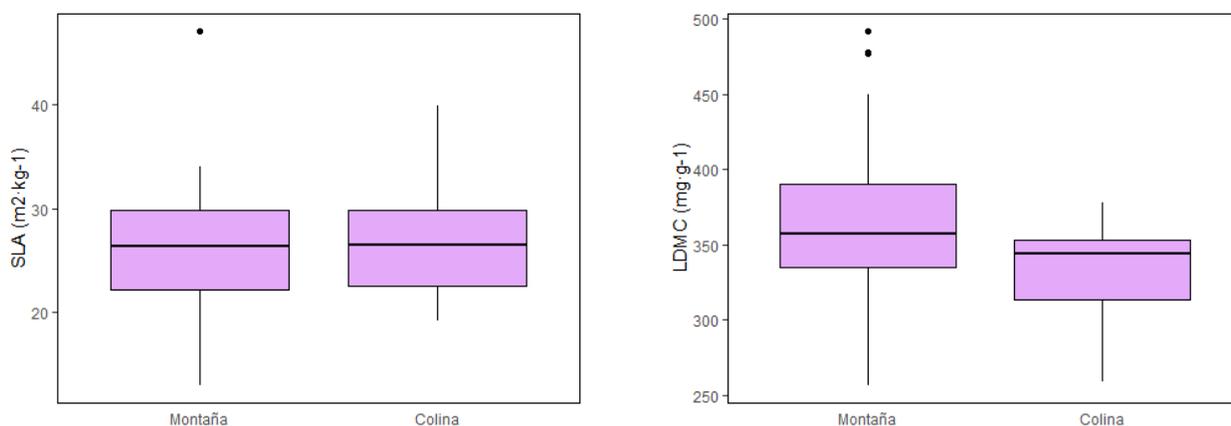


Figura 5. Diagramas de caja de las dos variables funcionales: SLA, expresado en m²·kg⁻¹ (izquierda) y LDMC, expresado en mg·g⁻¹ (derecha); para cada tipo de población: montañosa y colina, para la especie *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*.

2. Rasgos foliares funcionales en *P. vulgare*

El helecho *P. vulgare* reflejó un patrón similar a la especie anterior: mientras que el SLA no mostró di-

ferencias significativas, las poblaciones de montaña tuvieron valores de LDMC significativamente superiores (Tab. 6; Fig. 6).

<i>P. vulgare</i>	Montaña (N = 8)	Colina (N = 21)	P-valor
SLA (m ² ·kg ⁻¹)	14.47 ± 1.38	16.33 ± 0.49	0.4286
LDMC (mg·g ⁻¹)	30.67 ± 0.72	27.43 ± 0.73	0.02772*

Tabla 6. Valores medios y error estándar de cada rasgo funcional: SLA y LDMC, en montaña y colina para la especie *P. vulgare*. 'N' hace referencia al número de frondes recogidas de cada especie. Se muestra el p-valor de las diferencias en las medias de cada rasgo funcional entre los dos tipos de población: montañosa y colina. Los niveles de significación han sido determinados con el test U Mann-Whitney-Wilcoxon. P-valor < 0.05 (*); P-valor < 0.01(**); P-valor < 0.001(***)

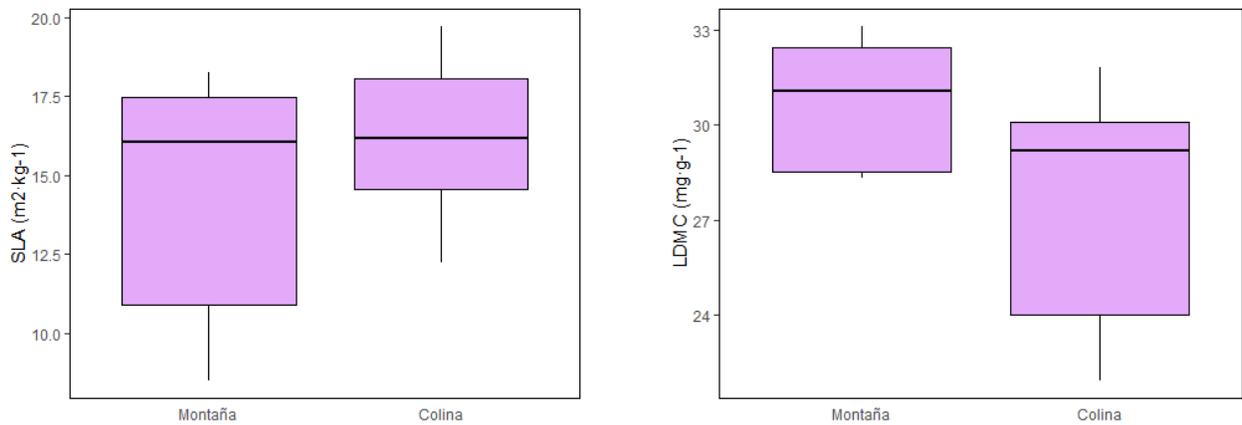


Figura 6. Diagramas de caja de las dos variables funcionales: SLA, expresado en m²·kg⁻¹ (izquierda) y LDMC, expresado en mg·g⁻¹ (derecha); para cada tipo de población: montañosa y colina, para la especie *P. vulgare*.

3. Rasgos foliares funcionales en *A. scolopendrium*

El helecho *A. scolopendrium* obtuvo valores de SLA significativamente superiores en las poblaciones de

montaña que en las de colina, mientras que para el LDMC no se apreciaron diferencias entre los dos tipos de emplazamientos (Tab. 7; Fig. 7).

<i>A. scolopendrium</i>	Montaña (N = 6)	Colina (N = 18)	P-valor
SLA (m ² ·kg ⁻¹)	25.16 ± 0.59	19.11 ± 1.43	0.0273*
LDMC (mg·g ⁻¹)	23.04 ± 0.42	23.92 ± 0.72	0.9225

Tabla 7. Valores medios y error estándar de cada rasgo funcional: SLA y LDMC, en montaña y colina para la especie *A. scolopendrium*. ‘N’ hace referencia al número de frondes recogidas de cada especie. Se muestra el p-valor de las diferencias en las medias de cada rasgo funcional entre los dos tipos de población: montañosa y colina. Los niveles de significación han sido determinados con el test U Mann-Whitney-Wilcoxon. P-valor < 0.05 (*); P-valor < 0.01 (**); P-valor < 0.001 (***)

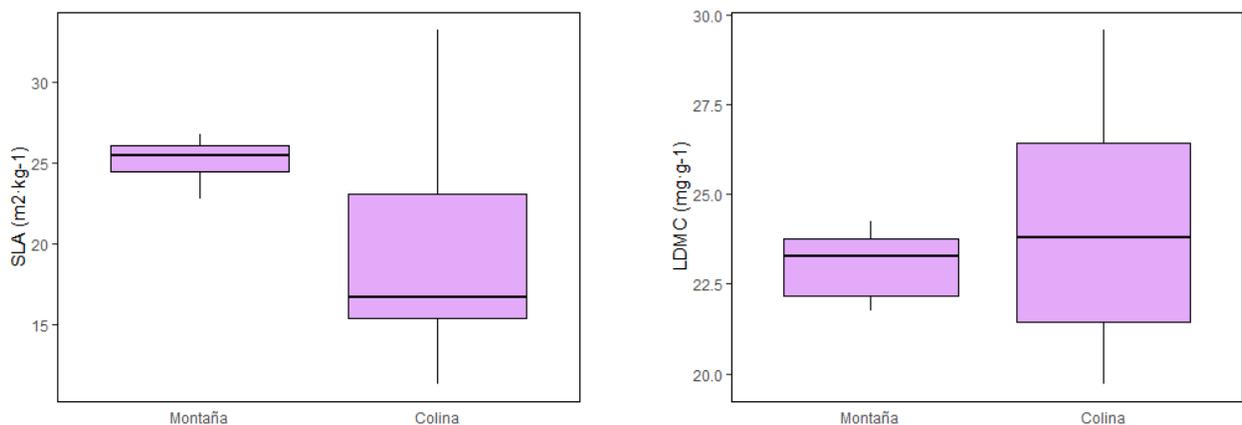


Figura 7. Diagramas de caja de las dos variables funcionales: SLA, expresado en m²·kg⁻¹ (izquierda) y LDMC, expresado en mg·g⁻¹ (derecha); para cada tipo de población: montañosa y colina, para la especie *A. scolopendrium*.

Discusión

Los rasgos funcionales varían en función de las condiciones ambientales con el fin de optimizar los recursos que tiene el organismo a su disposición. Así, en ambientes desfavorables, las plantas mostrarán una estrategia conservadora, mientras que en ambientes

ricos en recursos se optará por maximizar la producción primaria (Grime et al. 1997; Larson et al. 2005). En primer lugar, esperábamos que las tres especies de estudio, debido a sus distintos requerimientos ecológicos, mostrasen diferencias en sus rasgos funcionales. Además, nuestra segunda hipótesis sostenía que las poblaciones de montaña, al estar sometidas a

temperaturas más bajas (condiciones más adversas), presentarían menores valores de SLA y mayores de LDMC que las poblaciones de colina de las mismas especies.

La hipótesis inicial parece apoyada por los resultados obtenidos, en donde observamos diferencias muy significativas en las variables funcionales, tanto en montaña como en colina. Los valores de LDMC fueron significativamente distintos entre las tres especies en ambos casos, mientras que el SLA de *P. vulgare* en montaña fue significativamente inferior al resto y el de *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* en colina fue significativamente superior a las otras dos especies.

El helecho *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* presentó valores superiores de SLA y LDMC en montaña y en colina. Altos niveles de SLA se corresponden con ambientes favorables, mientras que altos niveles de LDMC se asocian a una estrategia conservadora, propia de entornos desfavorables (Grime et al. 1997; Wilson et al. 1999; Pérez-Harguindeguy et al. 2016). Por tanto, los resultados observados quizá se deban al carácter ubiquista propio de esta especie (Salvo 1990) que le permite adaptarse a entornos más favorables, donde se maximizará la producción primaria, y a ambientes más adversos, en los que se usarán eficientemente los recursos disponibles. El helecho *P. vulgare* mostró valores inferiores de SLA, lo que se corresponde con una estrategia más conservadora, propia de entornos desfavorables como es el hábito saxícola en el que crece normalmente esta especie (Salvo 1990). Por último, *A. scolopendrium* obtuvo valores de LDMC significativamente inferiores en los dos tipos de poblaciones, lo que se asocia a entornos favorables. Esta especie es de hábito terrestre y crece exclusivamente en suelos muy húmedos (Salvo 1990), ambientes mucho más favorables que los entornos rupícolas donde crecen las otras dos especies.

La segunda hipótesis, en cambio, no parece del todo apoyada en los resultados. Mientras que *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* y *P. vulgare* presentaron valores de LDMC superiores en montaña (tal y como esperábamos), la especie *A. scolopendrium* mostró un SLA superior en las poblaciones de montaña e inferior en las de colina. Es probable que debido a la heterogeneidad del hábitat rupícola estén influyendo variables de tipo microclimático que no se tuvieron en cuenta en este estudio. No obstante, el p-valor en ningún caso fue inferior a 0.025, por lo que ninguna de las diferencias observadas entre tipos de población fue fuertemente significativa.

En definitiva, los distintos requerimientos ecológicos de cada especie estudiada probablemente expliquen las diferencias observadas en los rasgos foliares funcionales SLA y LDMC. Con el fin de establecer estas relaciones y construir un modelo para cada variable funcional, creemos que sería de gran interés ampliar el número de especies de helechos de hábito saxícola y terrestre, y de carácter ubiquista y especialista. Asimismo, sería conveniente ampliar el tamaño

de muestra de las poblaciones de montaña y de colina para aumentar la potencia de los análisis y conseguir dilucidar el efecto, en el caso de haberlo, de estos dos tipos de ambientes sobre los rasgos funcionales. Además, en ambos casos sería de gran utilidad realizar un estudio de las variables macro y microclimáticas que puedan influir sobre las estrategias funcionales de estos helechos. Por último, la intensidad lumínica, aunque fue estandarizada en la medida de lo posible, no fue medida y, por tanto, quizá no fue suficientemente controlada. La influencia que tiene esta variable sobre el SLA es determinante (Pérez-Harguindeguy et al. 2016), por lo que un riguroso control de la misma en estudios futuros quizá pueda darnos resultados más relevantes acerca de las adaptaciones funcionales que presentan estas tres especies de helechos a distintos ambientes.

Conclusiones

- La variación observada en los rasgos foliares funcionales SLA y LDMC depende en gran medida de la especie.
- Los resultados obtenidos de SLA y LDMC para cada especie sugieren que las particularidades ecológicas de cada una determinan la estrategia funcional y, en consecuencia, los rasgos foliares funcionales.
- Aunque se encontraron diferencias en los rasgos funcionales entre las poblaciones de montaña/colina éstas fueron solo ligeramente significativas.

Agradecimientos

En primer lugar, quiero dar las gracias a José María Gabriel y Galán por su entusiasmo, serenidad y sentido del humor, por haberme animado y apoyado en los momentos más difíciles y por transmitirme en todo momento su pasión por los helechos y por la divulgación científica.

En segundo lugar, me gustaría agradecer a Andrea Seral Puyoles y Santiago Pajarón Sotomayor por tomar el relevo de José María y saber guiarme durante las adversas circunstancias que se nos presentaron.

Por último, quería dar las gracias a Carmen Prada y a Antonio Murciano por su ayuda y apoyo en la publicación del presente artículo.

Referencias bibliográficas

- Fox, J. & Weisberg, S. 2019. An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. < <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>>. [Consulta: 12-06-2020].
- Fox, J., Weisberg, S. & Price, B. 2020. carData: Companion to Applied Regression Data Sets. R package ver-

- sion 3.0-4. < <https://CRAN.R-project.org/package=carData> >. [Consulta: 12-06-2020].
- Grime, J. P., Thompson, K., Hodgson, J. G., Cornelissen, J. G., Rorison, I. H., Hendry, G. A. F., Ashenden, T. W. & Askew, A. P. 1997. Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants. *Nordic Society Oikos* 79: 259-281. < <https://doi.org/10.2307/3546011> >
- Gross, J. & Ligges, U. 2015. nortest: Tests for Normality. R package version 1.0-4. < <https://CRAN.R-project.org/package=nortest> >. [Consulta: 12-06-2020].
- Jogan, N., Bačič, T., Frajman, B., Leskovar, I., Naglič, D., Podobnik, A., Rozman, B., Strgulc-Krajšek, S., Trčak, B., Jogan, N. 2001. Gradivo za atlas flore Slovenije [Materials for the atlas of flora of Slovenia]. 443 págs. Center za kartografijo favne in flore, Miklavž na Dravskem polju.
- Kozjek, K., Dolinar, M. & Skok, G. 2017. Objective climate classification of Slovenia. *International Journal of Climatology*, 37 (1): 848-860. < <https://doi.org/10.1002/joc.5042> >
- Larson, D. W., Matthes, U. & Kelly, P. E. 2005. Cliff Ecology. Pattern and Process in Cliff Ecosystems. Birks, H.J.B. & Wiens, J.A (Eds.). Cambridge University Press, New York.
- Nadbath, M. n.d.. Air Temperature. In: Slovenian Environmental Agency (ARSO). Climate of Slovenia 1971-2000 [en línea] < <https://www.arso.gov.si/en/Weather/climate/Temperature.pdf> >. Consulta [12-06-2020].
- Nuzzo, V. 1996. Structure of cliff vegetation on exposed cliffs and the effect of rock climbing. *Canadian Journal of Botany* 74: 607-617. < <https://doi.org/10.1139/b96-077> >
- Page, C. N. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119: 1-33. < [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(01\)00127-0](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(01)00127-0) >
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M. S.; Cornvekk, W. K.; Craine, J. M.; Gurvich, D. E.; Urcelay, C.; Veneklaas, E. J.; Reich, P. B.; Poorter, L.; Wright, I. J.; Ray, P.; Enrico, L.; Pausas J. G.; de Vos A. C.; Buchmann, N.; Funes, G.; Quétier, F.; Hodgson, J. G.; Thompson, K.; Morgan, H. D.; ter Steege, H.; Sack, L.; Blonder, B.; Poschlod, P.; Vaieretti, M. V.; Conti, G.; Staver, A. C.; Aquino, S. & Cornelissen, J. H. C. 2016. *Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide*. *Australian Journal of botany* 64 (8): 715-716. < https://doi.org/10.1071/BT12225_CO >
- Perko, D. & Ciglič, R. 2020. Slovenian's Landscapes. In: Perko, D., Ciglič, R. & Zorn, M. (eds.) *The Geography of Slovenia. Small but diverse*. 349 págs. Springer, Cham. < https://doi.org/10.1007/978-3-030-14066-3_14 >
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org> [Consulta: 12-06-2020].
- Salvo, E. 1990. Guía de helechos de la Península Ibérica y Baleares. 384 págs. Ediciones Pirámide. Madrid.
- Schneider, C. A.; Rasband, W. S. & Eliceiri, K. W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods* 9(7): 671-675. < <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089> >
- Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación: de la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes. Terradas, J. (Ed). Ediciones Omega, Barcelona.
- Tošič, I.; Zorn, M; Ortar, J; Unkašević, M; Gavrilov, M. B. & Marković, S. B. 2016. Annual and seasonal variability of precipitation and temperatures in Slovenia from 1961 to 2011. *Atmospheric Research* 168: 220-233. < <https://doi.org/10.1016/j.atmosres.2015.09.014> >
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let concept of trait be functional!. *Oikos* 116: 882-892. < <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x> >
- Vukadin, B. B. 2008. Environment in the palm of your hand: Slovenia. 112 págs. Ministry of the Environment and Spatial Planning, Environmental Agency of the Republic of Slovenia (ARSO).
- Wickham, H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag, New York. < <https://ggplot2.tidyverse.org> >. [Consulta: 12-06-2020].
- Wilson, P. J., Thompson, K. E. N. & Hodgson, J. G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143:155-162. < <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x> >

Anexo I. Localidades correspondientes a las poblaciones seleccionadas

Asplenium trichomanes subsp. *quadrivalens*

Montaña

Valle Alto del río Soča (Gorizia, Eslovenia): Cascada del Boka, *Delgado Uriondo* 12/10/2019 (MACB 113911); Gran Cañón del Soča, *Delgado Uriondo* 12/10/2019 (MACB 113910); Gargantas de Sunik, *Delgado Uriondo* 12/10/2019 (MACB 113909).

Kamnik (Eslovenia Central, Eslovenia): Velika Planina, *Delgado Uriondo* 09/11/2019 (MACB 113918).

Colina

Ljubljana (Eslovenia Central, Eslovenia): Šmarna Gora, *Delgado Uriondo* 20/10/2019 (MACB 113913).

Škofja Loka (Alta Carniola, Eslovenia): Škofja Loka, *Delgado Uriondo* 02/11/2019 (MACB 113914).

Polypodium vulgare

Montaña

Valle Alto del río Soča (Gorizia, Eslovenia): Gran Cañón del río Soča, *Delgado Uriondo* 12/10/2019 (MACB 113925, MACB 113908).

Kamnik (Eslovenia Central, Eslovenia): Velika Planina,
Delgado Uriondo 09/11/2019.

Colina

Ljubljana (Eslovenia Central, Eslovenia): Šmarna Gora,
Delgado Uriondo 20/10/2019 (MACB 113912)

Škofja Loka (Alta Carniola, Eslovenia): Škofja Loka, *Delgado Uriondo* 02/11/2019 (MACB 113915); Lubnik,
Delgado Uriondo 26/11/2019 (MACB 113923).

Asplenium scolopendrium

Montaña

Kamnik (Eslovenia Central, Eslovenia): Velika Planina,
Delgado Uriondo 09/11/2019 (MACB 113919).

Colina

Škofja Loka (Alta Carniola, Eslovenia): Škofja Loka, *Delgado Uriondo* 02/11/2019 (MACB 113917); Lubnik,
Delgado Uriondo 26/11/2019 (MACB 113924).