
COMPARACIÓN DE LA NUTRICIÓN MINERAL DE LOS HELECHOS

Cyathea aurea, *C. delgadii*, *Dicranopteris flexuosa* Y *Pteridium arachnoideum*

EN LA GRAN SABANA, VENEZUELA

Elizabeth Olivares, Francisco Herrera, Guillermina Aguiar, Eder Peña, Maribel Ramos y Carlos Méndez

RESUMEN

Se investigó la composición de elementos esenciales y no esenciales en órganos aéreos y subterráneos de los helechos arbóreos *Cyathea aurea* y *C. delgadii* del Parque Nacional Canaima, Venezuela, así como en los helechos herbáceos *Dicranopteris flexuosa* y *Pteridium arachnoideum*, dos especies filogenéticamente distantes entre sí. Las concentraciones foliares máximas de Al, P, Mg y Fe fueron mayores en *C. delgadii* que en *C. aurea*; sin embargo, la concentración máxima de Mn, Zn y Cu fue menor en *C. delgadii*. Las especies arbóreas presentaron concentraciones de Ba menores a los herbáceos en los órganos aéreos, así como una relación lineal positiva Ba:Ca significativa y una relación con tendencia negativa Ba:K. Las concentraciones más altas de Pb en órganos aéreos y subte-

rráneos correspondieron a *C. delgadii*. Entre las cuatro especies, el helecho filogenéticamente más antiguo, *D. flexuosa*, presentó las concentraciones más altas de Al, Mn y REE, así como las menores de P y Mg, mientras que el helecho más reciente, *P. arachnoideum*, mostró las concentraciones más bajas de Al. Se concluye que las especies arbóreas acumulan Al y aunque los niveles de un elemento dado pueden ser afectados por una variedad amplia de factores, encontramos algunos patrones en la composición elemental de las cuatro especies, tales como a) una mayor concentración de Al y REE en *D. flexuosa*, b) contraste en el cociente estequiométrico Ca:Ba de las arbóreas y herbáceas y c) una mayor concentración de Pb en *C. delgadii*.

Introducción

Los helechos pueden tolerar circunstancias nutricionales extremas, tales como sustratos arenosos en sabanas, suelos lavados por condiciones de lluvia constante y valores altos de precipitación, sitios quemados, superficies erosionadas, volcanes, minas, basureros, etc. (Page, 2002). En el antropoceno, caracterizado por la degradación del hábitat (Steffen *et al.*, 2011), es importante conocer la nutrición mineral de los helechos porque tendrán gran importancia en el balance de carbono global (Richardson y Walker, 2010). En el Parque Nacional Canaima, Venezuela, los helechos son un componente importante que se debe tomar en

cuenta para el manejo de áreas degradadas (Bilbao *et al.*, 2011), por lo que en este trabajo analizamos los elementos esenciales y no esenciales de los helechos arbóreos *Cyathea aurea* Klotzsch, del bosque de Sierra de Lema, y *C. delgadii* Sternb., de espacios abiertos de Luepa y San Luis-Parupa, así como de los helechos herbáceos *Dicranopteris flexuosa* (Schrad.) Underw. y *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon, de espacios abiertos de Sierra de Lema, Luepa y San Luis-Parupa, en el mencionado Parque Nacional.

La concentración de los elementos minerales en plantas depende de la genética de la planta, del ambiente y de la interacción de los elementos (Baxter, 2009). Es importante

analizar la composición elemental de los órganos de una planta porque de ella dependerá su desarrollo y supervivencia, e igualmente conocer la concentración de varios elementos es lo ideal, en tanto éstos interactúan entre sí. Cuando se estudia la composición mineral de las plantas en su medio natural, como es el caso del presente trabajo, se tiene información sobre la adaptación de esas especies a ese medio particular, debido a que su presencia evidencia rasgos de tolerancia a las condiciones de ese ambiente. La concentración del elemento en la planta depende de la capacidad que tiene la planta para hacerlo disponible cuando es escaso en el ambiente y también la capacidad de

secuestrarlo, de manera que no sea tóxico en condiciones de sobreabundancia. Los niveles de un elemento dado en la planta pueden ser afectados por una variedad amplia de factores, tales como: a) el ambiente químico del suelo causado por la planta, como la acidificación, o por el ambiente, como la lluvia; b) la morfología de la planta, por ejemplo la estructura de la raíz, el estado en el ciclo de vida, vegetativo o reproductivo, o la pilosidad de la planta; c) los cambios en la capacidad de incorporación de los elementos por regulación de canales químicos y transportadores; d) los cambios en la acumulación de compuestos químicos quelantes como ácidos orgánicos y proteínas; y

PALABRAS CLAVE / Aluminio / Bario / Elementos Tierras Raras / Helechos / Metales / Nutrientes / Plomo / REE /

Recibido: 02/09/2014. Modificado: 15/03/2016. Aceptado: 18/03/2016.

Elizabeth Olivares. Ph.Sc. en Biología, mención Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Investigadora, IVIC, Venezuela. Dirección: Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Carretera Panamericana

Km. 11, Sector Altos de Pipe, Estado Miranda, ZP. 1204, Venezuela. e-mail: eolivare@ivic.gob.ve

Francisco Herrera. Ph.D. en Ciencias Biológicas, Universidad de Exeter, RU. Investigador, IVIC, Venezuela. e-mail: herref@ivic.gob.ve

Guillermina Aguiar. M.Sc. en Química, IVIC, Venezuela. Profesional Asociado a la Investigación, IVIC, Venezuela.

Eder Peña. Licenciado en Biología, Universidad Central de Venezuela (UCV). Profesional Asociado a la Investigación, IVIC, Venezuela.

Maribel Ramos. Licenciada en Biología, UCV, Venezuela. Profesional Asociado a la Investigación, IVIC, Venezuela.

Carlos Méndez. Ph.D. en Ciencias Biológicas, Universidad Simón Bolívar, Venezuela. Investigador, IVIC, Venezuela.

COMPARISON OF THE MINERAL NUTRITION OF THE FERNS *Cyathea aurea*, *C. delgadii*, *Dicranopteris flexuosa* AND *Pteridium arachnoideum* IN LA GRAN SABANA, VENEZUELA

Elizabeth Olivares, Francisco Herrera, Guillermina Aguiar, Eder Peña, Maribel Ramos and Carlos Méndez

SUMMARY

Essential and non-essential elements were investigated in aerial and subterranean organs of the tree ferns *Cyathea aurea* and *C. delgadii* in Canaima National Park, Venezuela, as well as in the herbaceous ferns *Dicranopteris flexuosa* and *Pteridium arachnoideum*, two species with different position in the phylogenetic tree. The maximum foliar concentrations of Al, P, Mg and Fe were higher in *C. delgadii* than that in *C. aurea*; however, the maximum concentration of Mn, Zn and Cu was lower in *C. delgadii*. The aerial organs of the tree ferns showed lower Ba concentrations than those in the herbaceous species and a significant positive linear correlation Ba-Ca was found, as well as a relation Ba:K with negative tendency. The highest Pb concentrations in aerial and

subterranean organs correspond to *C. delgadii*. Between the four studied species, the phylogenetically most ancient fern, *D. flexuosa*, showed the highest foliar concentrations of Al, Mn and REE, as well as the lowest concentrations of P and Mg. On the contrary, the more recent fern, *P. arachnoideum* showed the lowest concentrations of Al. It is concluded that the tree ferns show Al accumulation and although the element levels may be affected by several factors, we found patterns in the elemental composition in the four studied species, such as: a) higher concentration of Al and REE in *D. flexuosa*, b) contrast in the molar stoichiometric ratios Ca:Ba in tree ferns and herbaceous ferns and c) the highest Pb concentration in *C. delgadii*.

COMPARAÇÃO DA NUTRIÇÃO MINERAL DAS SAMAMBAIAS *Cyathea aurea*, *C. delgadii*, *Dicranopteris flexuosa* E *Pteridium arachnoideum* EM “LA GRAN SABANA”, VENEZUELA

Elizabeth Olivares, Francisco Herrera, Guillermina Aguiar, Eder Peña, Maribel Ramos e Carlos Méndez

RESUMO

Investigou-se a composição de elementos essenciais e não essenciais em órgãos aéreos e subterrâneos das samambaias arbóreas *Cyathea aurea* e *C. delgadii* do Parque Nacional Canaima, Venezuela, assim como nas samambaias herbáceas *Dicranopteris flexuosa* e *Pteridium arachnoideum*, duas espécies filogeneticamente distantes entre elas. As concentrações foliares máximas de Al, P, Mg e Fe foram mais elevadas em *C. delgadii* do que em *C. Aurea*; no entanto, a concentrações máximas de Mn, Zn e Cu foram menores em *C. delgadii*. As espécies arbóreas apresentaram concentrações de Ba menores às herbáceas nos órgãos aéreos, assim como uma relação linear positiva Ba-Ca significativa e uma relação com tendência negativa Ba:K. As concentrações mais altas de Pb em órgãos

aéreos e subterrâneos corresponderam a *C. delgadii*. Entre as quatro espécies, a samambaia filogeneticamente mais antiga, *D. flexuosa*, apresentou as concentrações mais elevadas de Al, Mn e REE, assim como as menores de P e Mg, enquanto que a samambaia mais recente, *P. arachnoideum*, mostrou as concentrações mais baixas de Al. Conclui-se que as espécies arbóreas acumulam Al e, embora os níveis de um elemento possam ser afetados por uma variedade ampla de fatores, encontramos alguns padrões na composição elemental das quatro espécies, tais como a) uma concentração mais elevada de Al e REE em *D. flexuosa*, b) contraste no coeficiente estequiométrico Ca:Ba das arbóreas e herbáceas e c) uma concentração mais elevada de Pb em *C. delgadii*.

e) los cambios en la cantidad del elemento que está secuestrado en vacuolas, retículo endoplasmático o mitocondria.

Los miembros del orden polypodiales constituyen un grupo de helechos que se diversificó en el Cretáceo, cuando ya habían aparecido las Angiospermas, aprovechando los nuevos nichos ecológicos generados por los ambientes donde eran dominantes, y comprenden el 80% de las especies de helechos vivientes (Schneider *et al.*, 2004). El ionoma (composición de elementos químicos y su interrelación) de los helechos es contrastante en especies de diferente filogenia. Esto fue reportado por Amatangelo y Vitousek (2008),

quienes estudiaron 15 especies de helechos polypodiales y cinco no polypodiales, encontrando que los helechos más antiguos (no polypodiales), tales como *Dicranopteris linearis* Und., tenían una menor concentración foliar de la suma de calcio (Ca), magnesio (Mg) y potasio (K) que los helechos más recientes, tales como *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. Amatangelo y Vitousek (2008) reportaron concentraciones de Ca más altas en helechos polypodiales (3,3 a 6,1g·kg⁻¹) que en los no polypodiales (0,9 a 1,1g·kg⁻¹) y en un estudio realizado en un bosque nublado, localizado en el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) y las

sabanas circundantes, Olivares *et al.* (2009) encontraron que hojas de individuos adultos del helecho arbóreo *Cyathea gibbosa* (Klotzch) Domin. y el herbáceo *D. flexuosa* (no polypodiales), tenían concentraciones bajas de Ca: 1,65 ±0,20 y 1,77 ±0,14g·kg⁻¹ respectivamente, y contrastaron con las del polypodial *P. arachnoideum*: 4,47 ±0,34g·kg⁻¹. Para dichas especies las concentraciones de K fueron: 13,66 ±0,98; 4,63 ±0,35 y 9,43 ±0,05g·kg⁻¹ respectivamente. Es decir solo *D. flexuosa* presentó una concentración baja de K.

Algunos helechos pueden presentar acumulación de bario (Ba), alcanzándose valores de hasta 2530 ±90mg·kg⁻¹ en hojas

de *Gleichenia japonica*, en suelos con una concentración de Ba de 260 ±90mg·kg⁻¹ (Kobashi y Tominaga, 1985). El Ba es un metal alcalino que no es esencial en plantas, sin embargo es normal encontrar concentraciones <100mg·kg⁻¹ en hojas (Koyama *et al.*, 1987). En el pasto *Panicum maximum* Jacq., Monteiro *et al.* (2011) observaron una relación antagonística entre el Ca y el Ba. También se reportó en las leguminosas caraota (Llugany *et al.*, 2000) y soya (Suwa *et al.*, 2008), que cuando incrementa la incorporación de Ba disminuye la de K. No obstante, White (2001) encontró que la presencia de Ba no afecta el contenido de Ca en vástagos

de *Arabidopsis thaliana*, e indicó que no había selectividad o interacción entre Ca y Ba.

Bilbao *et al.* (2011) han señalado al fuego como un factor importante en el desarrollo de los helechales en la Gran Sabana, y Nriagu (1989) estimó que las emisiones globales de plomo (Pb) debidas a incendios son altas, por lo que en el presente trabajo se analizó el contenido de Pb. También evaluamos los niveles de elementos tierras raras, mejor conocidos como REE por sus siglas en inglés (*rare earth elements*), porque algunos de las especies acumuladoras de REE reportados en la literatura pertenecen a la familia Gleichenaceae (Koyama *et al.*, 1987). Por ejemplo, en *Dicranopteris linearis* (Ozaki *et al.*, 1997) se encontró una concentración de 12mg·kg⁻¹ de lantano (La) y 3mg·kg⁻¹ de cerio (Ce). Los máximos foliares de concentración normal de La (5mg·kg⁻¹), Ce (1,4mg·kg⁻¹), neodimio (Nd; 0,25mg·kg⁻¹), praseodimio (Pr; 0,06mg·kg⁻¹), e itrio (Y; 0,77mg·kg⁻¹) son superados en helechos. También se han reportado plantas acumuladoras de escandio (Sc) entre las pteridofitas, siendo 0,06mg·kg⁻¹ el valor normal (Olivares *et al.*, 2011 y referencias contenidas).

Nuestra hipótesis es que los helechos arbóreos deben tener características de helechos no polypodiales y por lo tanto deben ser más parecidos a *D. flexuosa* que a *P. arachnoideum* en su nutrición mineral. También se espera encontrar diferencias entre las dos especies arbóreas estudiadas, ya que una está en el bosque de Sierra de Lema y la otra en espacios abiertos de la Gran Sabana y en estos dos sitios la topografía, suelo y vegetación son distintos (Chacón y Dezzeo, 2004).

El objetivo de este trabajo es examinar la nutrición mineral de dos especies de helechos arbóreos y de dos herbáceos presentes en el Parque Nacional Canaima. Para ello se evalúan en órganos aéreos, subterráneos y suelos: a) las concentraciones de Al y metales esenciales, b) la capacidad de acumulación de Ba, analizando la relación Ba:Ca y Ba:K., c) las concentraciones de Pb y otros metales no esenciales y d) los REE.

Materiales y Métodos

Sitios de estudio, especies y colección de muestras en el campo

Los detalles de la recolección de muestras por especie y lugar

se presentan en la Tabla I, y los sitios de estudio se señalan en un mapa del Parque Nacional Canaima (Figura 1). Se recolectaron en el campo 60 plantas completas con sus respectivos suelos. El suelo correspondiente a cada planta fue obtenido con un barreno a una profundidad de 0-10cm, eliminando previamente las hojas y raíces. El muestreo se hizo en época de lluvias, a principios de mayo del 2011. Las muestras botánicas fueron identificadas por Julián Mostacero, Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Herbario Nacional de Venezuela, Universidad Central de Venezuela.

Análisis químicos

En el laboratorio, las plantas fueron lavadas con agua corriente y enjuagadas con agua destilada y desionizada. Los órganos (parte verde, raquis + tallos y órganos subterráneos) fueron separados y secados a 60°C en bolsas de papel en una estufa ventilada. El material vegetal fue molido con un molino Wiley (3383-L10, Thomas Scientific). Las muestras de suelo fueron secadas al aire, disgregadas con un martillo de goma y tamizadas a <2mm. Se realizaron extractos en plantas y suelos

utilizando 0,5g de material seco molido con HNO₃ 65% y HClO₄ 72% (Miller, 1998).

Las concentraciones de Al, fósforo (P), Mg, manganeso (Mn), hierro (Fe), cinc (Zn), cobre (Cu), níquel (Ni), cromo (Cr), K, Ca, Ba, cadmio (Cd), cobalto (Co), Pb, La, Ce, Pr, Nd, disprosio (Dy), gadolinio (Gd), Sc e Y se determinaron utilizando un espectrómetro de emisión atómica con plasma inductivamente acoplado ICP-OES (Perkin Elmer Modelo Optima 2100DV) y se expresaron los valores en base a masa seca. Las condiciones de operación empleadas en las determinaciones con dicho equipo fueron 1300W, 15l·min⁻¹ de flujo de plasma, 2l·min⁻¹ de flujo auxiliar, 0,8l·min⁻¹ de flujo nebulizador y 1,5ml·min⁻¹ de velocidad de incorporación de la muestra. Se utilizaron soluciones patrones multielementales de Inorganic Ventures (New Jersey, EEUU) para la calibración y un patrón certificado biológico de hojas de durazno (ref. 1547 del National Institute of Standard and Technology, Gaithersburg, EEUU).

Análisis estadísticos

A partir de las concentraciones de los elementos de las

TABLA I
SITIOS, ESPECIES ESTUDIADAS Y NÚMERO DE MUESTRAS

Sitio	Coordenadas		Altitud (m)	Especies			
				Espacios abiertos		n	Bosque
1 Sierra de Lema a	5°53'56"N	61°26'41"O	1433	<i>Dicranopteris flexuosa</i> (Schrad.) Underw.	5	<i>Cyathea aurea</i> Klotzsch	5
				<i>Pteridium arachnoideum</i> (Kaulf.) Maxon	5		
2 Sierra de Lema b	5°55'42"N	61°26'13"O	1443	<i>D. flexuosa</i>	2	<i>C. aurea</i>	2
				<i>P. arachnoideum</i>	2		
3 Sierra de Lema c	5°53'36"N	61°26'48"O	1458	<i>D. flexuosa</i>	3	<i>C. aurea</i>	3
				<i>P. arachnoideum</i>	3		
				Total	20	Total	10
4 Luepa a	5°40'14"N	61°24'14"O	1332	<i>Cyathea delgadii</i> Sternb.	2		
				<i>D. flexuosa</i>	2		
				<i>P. arachnoideum</i>	2		
5 Luepa b	5°41'60"N	61°24'00"O	1353	<i>C. delgadii</i>	4		
				<i>D. flexuosa</i>	4		
				<i>P. arachnoideum</i>	4		
				Total	18		
6 San Luis-Parupa	5°45'46"N	61°30'20"O	1322	<i>C. delgadii</i>	4		
				<i>D. flexuosa</i>	4		
				<i>P. arachnoideum</i>	4		
				Total	12		

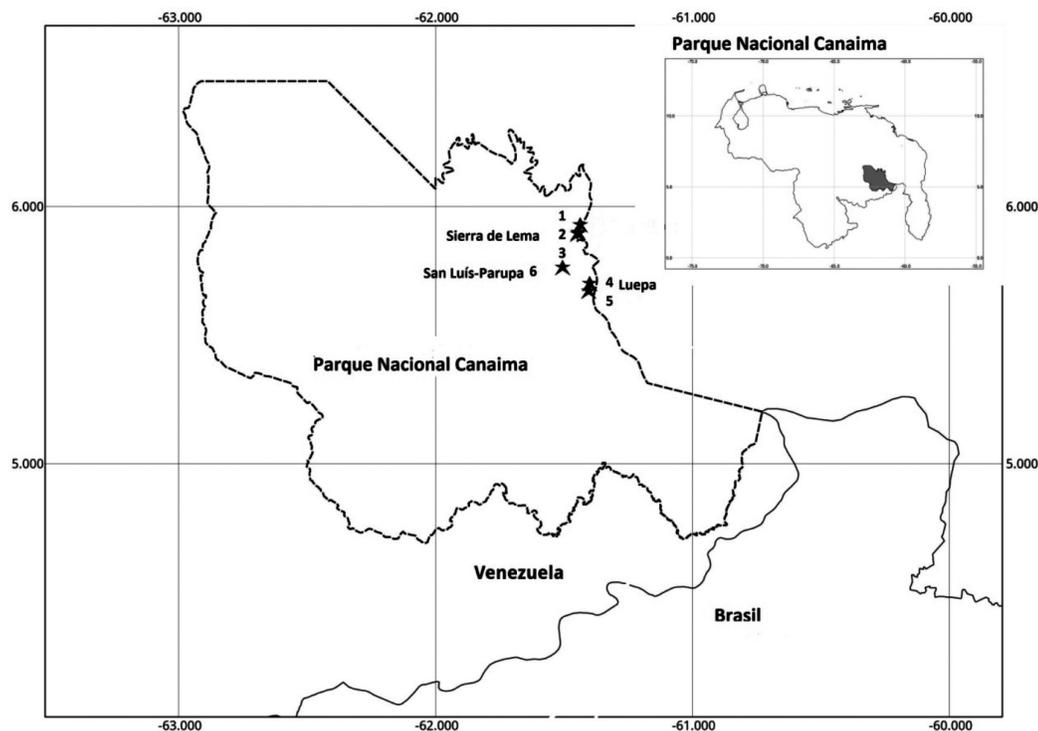


Figura 1. Sitios de estudio mencionados en la Tabla I.

cuatro especies de helechos se calcularon los promedios y errores estándar, se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de una vía para comparar los valores entre especies y posteriormente un análisis de comparación múltiple Holm-Sidak. Se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis y el test de Dunn cuando no se cumplían los requisitos de normalidad y homogeneidad de varianza. Para evaluar la interacción Ca:Ba y K:Ca se hizo un análisis de regresión entre la concentración de estos elementos en cada órgano (hojas, raquis más tallos y órganos subterráneos). La distribución del Ba en los órganos de cada especie se evaluó mediante análisis de regresión entre la parte verde y no verde de la hoja, así como entre la parte verde de la hoja y los órganos subterráneos. Este análisis en órganos también se hizo para el Pb. Los análisis se realizaron con el software SigmaPlot 11.

Resultados

Aluminio y metales esenciales

Las cuatro especies se encontraron en suelos con un

intervalo amplio de concentraciones de Al y nutrientes, extraídos en ácido perclórico y nítrico (Tabla II). Si se comparan las dos especies arbóreas se observa que las concentraciones foliares máximas de Al fueron mayores en *C. delgadii* de San Luis que en *C. aurea* de Sierra de Lema b. El máximo de P entre las cuatro especies se encontró en *C. delgadii* de Luepa a. Entre las cuatro especies, la concentración máxima foliar de Mg se encontró en *C. delgadii* de Luepa b. Las concentraciones foliares máximas de Mn fueron menores en *P. arachnoideum* en Sierra de Lema a y *C. delgadii* en Luepa b que en *C. aurea* en Sierra de Lema c y en *D. flexuosa* en Luepa b. En esa especie y lugar se encontraron las concentraciones foliares más altas de Al, pero las más bajas de P y Mg. La concentración foliar máxima de Fe se encontró en *C. delgadii* de San Luis y la concentración foliar máxima de Zn se encontró en *C. aurea* de Sierra de Lema c. Se obtuvo que las concentraciones foliares de Cu en este helecho arbóreo muestreado en los tres sitios del bosque de

Sierra de Lema fueron mayores a las del helecho herbáceo *D. flexuosa* colectado en sitios expuestos de Sierra de Lema, Luepa y San Luis-Parupa y la mayor concentración foliar de Cu se encontró en *P. arachnoideum* de Sierra de Lema a. Si se comparan las concentraciones foliares máximas de los dos helechos arbóreos, *C. aurea* presentó los valores más altos de Cu en Sierra de Lema c.

Al comparar los promedios de los suelos asociados a cada una de las cuatro especies (Tabla II), los suelos de *C. aurea* del bosque de Sierra de Lema b presentaron las concentraciones promedio más altas de Al, P, Mn, Fe y Zn, aunque estas concentraciones en los suelos no mostraron diferencias significativas con las de suelos de *C. delgadii* para P en espacios abiertos de San Luis, Mn y Zn en Luepa b. Las concentraciones de Mg en suelo más altas se encontraron en *C. delgadii* y *P. arachnoideum* de San Luis. Las concentraciones de Cu también resultaron altas en los suelos de *C. aurea* de Sierra de Lema b y similares a los suelos de *D. flexuosa* de Sierra de Lema b.

Barrio, no esencial, y los elementos esenciales Ca y K

Las concentraciones promedio de K más altas correspondieron a *P. arachnoideum* y las especies herbáceas presentaron una mayor concentración foliar de K y Ba que las arbóreas (Tabla III). Los suelos más pobres en Ba y K fueron los de Luepa y los más ricos en estos dos elementos los de San Luis-Parupa (Tabla IV).

Las concentraciones máximas de Ba fueron mucho menores a las del Ca en hojas (Figura 2a), raquis + tallos (Figura 2b) y órganos subterráneos (Figura 2c), con máximos de Ba de 763, 368 y 178mg·kg⁻¹ respectivamente, mientras que para Ca fueron 6962, 1441 y 5526mg·kg⁻¹ respectivamente. En hojas y en raquis + tallos los máximos de Ba correspondieron a *D. flexuosa*, que es la especie con los valores máximos de Ca más bajos entre las cuatro especies estudiadas. En las hojas se observó una relación lineal Ba-Ca significativa y positiva para *C. delgadii*, $y = 9,37x - 13,84$; $r^2 = 0,85$. La misma tendencia se observó para *C. aurea*, $y = 4,12x - 3,14$; $r^2 = 0,60$, pero esto no ocurrió en las hojas de las otras dos especies, siendo el $r^2 = 0,16$ para *D. flexuosa* y $r^2 = 0,30$ para *P. arachnoideum*. En los raquis + tallos de *D. flexuosa* se encontró $r^2 = 0,37$ y en las otras tres especies se obtuvo $r^2 < 0,06$. Tampoco en los órganos subterráneos se observó una correlación Ba:Ca, donde $r^2 < 0,09$. Por otra parte, en hojas de *C. delgadii* se encontró además una tendencia negativa en la relación Ba-K: $y = -5,28x + 20,34$; $r^2 = 0,52$.

El cociente estequiométrico molar Ca:Ba en hojas, así como el estandarizado con el suelo, fue mucho mayor en las especies arbóreas que en las herbáceas (Tabla V). Se encontró también una diferencia entre grupos para la relación K:Ca, siendo < 1 en arbóreos y > 1 en herbáceos, si se estandarizaba con el valor en el suelo, indicando mayor potasiofilia o afinidad por K en *P. arachnoideum*.

TABLA II
CONCENTRACIÓN DE ELEMENTOS MINERALES (PROMEDIO ±ERROR ESTÁNDAR)
EN SUELOS Y HOJAS PARA LAS ESPECIES Y SITIOS INDICADOS EN LA TABLA I

Sitio	<i>P. arachnoideum</i>		<i>D. flexuosa</i>		<i>C. delgadii</i>		<i>C. aurea</i>	
	Suelo	Hoja	Suelo	Hoja	Suelo	Hoja	Suelo	Hoja
Aluminio (g·kg ⁻¹)								
Sierra Lema a	26 ±9	0,09 ±0,02	78 ±13	3,07 ±0,58			25 ±10	0,62 ±0,16
Sierra Lema b	14 ±12	0,07 ±0	113 ±0	2,73 ±0,31			117 ±0	1,30 ±0,03
Sierra Lema c	7 ±1	0,10 ±0,02	43 ±10	2,90 ±0,76			30 ±2	0,86 ±0,44
Luepa a	0,46 ±0,17	0,09 ±0	18 ±16	2,67 ±0,34	0,45 ±0,13	0,21 ±0,07		
Luepa b	21 ±6	0,06 ±0,02	10 ±1	3,96 ±0,44	58 ±12	1,88 ±0,38		
San Luis	72 ±9	0,10 ±0,02	55 ±6	3,88 ±0,29	77 ±9	2,95 ±0,36		
Fósforo (mg·kg ⁻¹)								
Sierra Lema a	208 ±69	1,29 ±0,07	301 ±66	0,48 ±0,04			284 ±0	0,84 ±0,04
Sierra Lema b	106 ±2	1,78 ±0,26	236 ±60	0,46 ±0,05			596 ±1	0,83 ±0,07
Sierra Lema c	37 ±12	0,83 ±0,22	190 ±56	0,43 ±0,04			168 ±0	0,89 ±0,10
Luepa a	13 ±5	0,77 ±0,19	107 ±31	0,39 ±0,09	18 ±0	2,03 ±0,70		
Luepa b	206 ±44	0,97 ±0,18	40 ±7	0,37 ±0,04	376 ±39	0,77 ±0,02		
San Luis	523 ±77	0,60 ±0,03	563 ±35	0,50 ±0,08	580 ±8	0,80 ±0,11		
Magnesio (mg·kg ⁻¹)								
Sierra Lema a	286 ±79	1,78 ±0,15	451 ±57	0,82 ±0,09			207 ±28	1,37 ±0,12
Sierra Lema b	113 ±0	1,67 ±0,08	199 ±110	0,96 ±0,34			223 ±59	1,76 ±0,02
Sierra Lema c	175 ±42	1,57 ±0,27	325 ±21	0,97 ±0,11			343 ±86	1,77 ±0,37
Luepa a	97 ±14	1,41 ±0,65	210 ±35	0,85 ±0,03	67 ±1	1,68 ±0,02		
Luepa b	584 ±158	1,40 ±0,29	283 ±37	0,79 ±0,10	779 ±88	2,52 ±0,20		
San Luis	1017 ±161	1,37 ±0,15	771 ±112	1,11 ±0,14	1114 ±166	2,08 ±0,22		
Manganeso (mg·kg ⁻¹)								
Sierra Lema a	40 ±15	44 ±22	38 ±10	183 ±24			39 ±10	131 ±31
Sierra Lema b	55 ±11	39 ±4	46 ±4	228 ±65			230 ±40	137 ±48
Sierra Lema c	12 ±4	43 ±29	29 ±9	158 ±62			82 ±30	139 ±11
Luepa a	2 ±2	26 ±7	19 ±13	233 ±77	bld*	31 ±4		
Luepa b	16 ±3	11 ±3	13 ±2	310 ±52	171 ±54	48 ±13		
San Luis	51 ±5	19 ±6	63 ±20	143 ±9	61 ±4	13 ±1		
Hierro (g·kg ⁻¹)								
Sierra Lema a	25 ±7	130 ±18	33 ±7	88 ±6			31 ±10	83 ±8
Sierra Lema b	17 ±3	157 ±34	46 ±0	119 ±14			60 ±0	127 ±14
Sierra Lema c	1,75 ±0,80	164 ±44	4 ±0	130 ±37			7 ±1	122 ±20
Luepa a	0,18 ±0,14	90 ±0	11 ±9	72 ±5	0,34 ±0,10	124 ±17		
Luepa b	5 ±1	49 ±3	3 ±1	97 ±23	48 ±9	126 ±13		
San Luis	20 ±3	70 ±12	19 ±1	108 ±32	27 ±3	222 ±24		
Cinc (mg·kg ⁻¹)								
Sierra Lema a	27 ±7	21 ±1	30 ±5	16 ±2			25 ±2	24 ±3
Sierra Lema b	14 ±4	34 ±3	24 ±0	15 ±4			62 ±27	30 ±10
Sierra Lema c	11 ±0	17 ±3	35 ±6	23 ±6			32 ±5	37 ±1
Luepa a	11 ±0	26 ±3	24 ±5	16 ±2	18 ±1	26 ±13		
Luepa b	29 ±9	12 ±3	8 ±2	15 ±2	44 ±10	27 ±2		
San Luis	38 ±4	9 ±1	28 ±3	12 ±1	25 ±3	18 ±3		
Cobre (mg·kg ⁻¹)								
Sierra Lema a	12 ±4	22 ±8	29 ±6	3 ±1			12 ±4	15 ±2
Sierra Lema b	6 ±6	15 ±1	58 ±0	6 ±6			56 ±24	13 ±1
Sierra Lema c	6 ±1	9 ±3	25 ±3	13 ±12			17 ±1	17 ±2
Luepa a	bld	7 ±4	15 ±1	2 ±1	bld	11 ±11		
Luepa b	5 ±3	7 ±4	3 ±3	6 ±3	25 ±4	6 ±2		
San Luis	9 ±2	7 ±4	12 ±2	1 ±1	13 ±6	5 ±0		

* bld: bajo el límite de detección.

Se encontró una relación lineal entre la concentración de Ba en raquis + tallos vs hojas (parte verde) en *C. aurea*, $y = 0,75x - 2,01$; $r^2 = 0,64$; *D. flexuosa*, $y = 0,33x + 21,49$; $r^2 = 0,62$; y *P. arachnoideum*, $y = 0,49x - 3,54$; $r^2 = 0,74$. Esta relación lineal no se encontró para *C. delgadii* con $r^2 = 0,12$, ni tampoco entre

órganos subterráneos y hojas (parte verde) en *D. flexuosa*, $r^2 = 0,42$ y las otras tres especies, $r^2 < 0,08$ (Figura 3).

Plomo y otros metales no esenciales

El Ni estuvo por debajo de los límites de detección en

plantas, pero fue detectado en suelos (Tabla IV). Las concentraciones de Cd y Co en hojas y suelos estuvieron por debajo del límite de detección. Lo mismo ocurrió con las concentraciones de Cr en hojas; sin embargo, en el suelo las concentraciones de Cr se encontraron en un intervalo entre 17

$\pm 1 \text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ en San Luis y $39 \pm 9 \text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ en el bosque de Sierra de Lema (Tabla IV).

En suelos, el intervalo para Pb fue amplio y las concentraciones de Pb en San Luis-Parupa fueron más altas que en los otros sitios estudiados (Tabla VI). En *C. delgadii* la concentración foliar de Pb en

TABLA III
COMPARACIÓN DE LA CONCENTRACIÓN FOLIAR DE ELEMENTOS MINERALES DE LAS ESPECIES MEDIANTE ANOVA

Especie*	P.a. n=20	D.f. n=20	C.d. n=10	C.a. n=10	P
Al (g·kg ⁻¹)	0,09 ±0,01 c	3,31 ±0,23 a	1,87 ±0,39 ab	0,83 ±0,11 bc	<0,001
P (g·kg ⁻¹)	1,02 ±0,10 a	0,44 ±0,02 b	1,03 ±0,20 a	0,85 ±0,03 a	<0,001
Mg (g·kg ⁻¹)	1,54 ±0,10 b	0,91 ±0,05 c	2,18 ±0,15 a	1,57 ±0,13 b	<0,001
Mn (mg·kg ⁻¹)	29,96 ±7,12 b	206,07 ±20,50 a	30,62 ±7,03 b	134,45 ±16,69 a	<0,001
Fe (mg·kg ⁻¹)	104,70 ±12,70 b	101,37 ±9,95 b	164,06 ±18,73 a	103,60 ±9,60 b	0,015
Zn (mg·kg ⁻¹)	17,96 ±1,86 a	15,81 ±1,35 a	23,50 ±2,74 a	29,11 ±2,87 a	<0,001
Cu (mg·kg ⁻¹)	11,98 ±2,58 b	4,97 ±1,90 c	6,81 ±1,92 ac	15,21 ±1,04 a	<0,001
K (mg·kg ⁻¹)	85,21 ±9,16 a	34,84 ±2,33 b	25,83 ±2,95 c	23,42 ±2,63 c	<0,001
Ca (g·kg ⁻¹)	2,81 ±0,38 a	1,60 ±0,14 b	2,25 ±0,21 ab	2,65 ±0,30 ab	0,003
Ba (mg·kg ⁻¹)	85,77 ±15,59 a	157,62 ±46,68 a	7,23 ±2,07 b	7,80 ±1,67 b	<0,001
Pb (mg·kg ⁻¹)	2,16 ±0,66 a	3,46 ±0,97 a	6,04 ±2,95 a	0,97 ±0,53 a	0,460

* *P. arachnoideum* (P.a.), *D.flexuosa* (D.f.), *C. delgadii* (C.d.), *C. aurea* (C.a.)
Letras iguales en una fila indican que no hay diferencias estadísticamente significativas.
La concentración de Ni, Cr, Cd y Co estuvieron por debajo de los límites de detección.

TABLA IV
COMPARACIÓN DE LA CONCENTRACIÓN DE LOS ELEMENTOS MINERALES EN LOS SUELOS MEDIANTE ANOVA

Especie*	Sierra de Lema				P
	Espacios abiertos n=20	Bosque n=10	Luepa n=18	San Luis n=12	
Al (g·kg ⁻¹)	49 ±8 ab	45 ±13 ab	22 ±6 b	68 ±5 a	0,002
P (mg·kg ⁻¹)	195 ±31 b	254 ±39 b	154 ±36 b	555 ±27 a	<0,001
Mg (mg·kg ⁻¹)	290 ± 35 b	251 ±34 b	407 ±74 b	967 ±89 a	<0,001
Mn (mg·kg ⁻¹)	36 ±5 b	90 ±26 a	47 ±19 b	58 ±7 b	0,007
Fe (g·kg ⁻¹)	22 ±4 a	29 ±8 a	14 ±5 a	22 ±2 a	0,045
Zn (mg·kg ⁻¹)	26 ±3 a	35 ±6 a	24 ±4 a	30 ±2 a	0,094
Cu (mg·kg ⁻¹)	22 ±4 a	22 ±7 ab	9 ±3 b	12 ±2 ab	0,015
Ni (mg·kg ⁻¹)	28 ±8 a	11 ±5 ab	3 ±1 b	6 ±3 ab	0,003
Cr (mg·kg ⁻¹)	23 ±3 ab	39 ±9 a	29 ±15 b	17 ±1 ab	0,017
K (mg·kg ⁻¹)	2889 ±580 a	2912 ±955 a	1992 ±352 a	6708 ±960 a	0,307
Ca (mg·kg ⁻¹)	410 ±114 a	311 ±79 a	337 ±53 a	387 ±90 a	0,307
Ba (mg·kg ⁻¹)	49 ±10 b	59 ±15 ab	30 ±6 b	106 ±10 a	0,002
Pb (mg·kg ⁻¹)	26 ±6 b	24 ±5 b	12 ±2 b	59 ±4 a	<0,001

Letras iguales en una fila indican que no hay diferencias estadísticamente significativas.

TABLA V
COCIENTE MOLAR Ca:Ba Y K:Ca EN HOJAS Y SUELOS

Cociente (mol·mol ⁻¹)	<i>C. aurea</i>	<i>C. delgadii</i>	<i>D. flexuosa</i>	<i>P. arachnoideum</i>
Ca:Ba hoja= A	1310 ±121 a	945 ±83 a	43 ±6 c	205 ±33 b
Ca:Ba suelo= B	25 ±5 ab	25 ±6 ab	19 ±4 b	63 ±17 a
Ca:Ba estandarizado= A/B	52,40	37,80	2,26	3,25
K:Ca hoja= A	10 ±1 b	13 ±2 b	26 ±2 a	44 ±7 a
K:Ca suelo= B	11 ±3 a	16 ±6 ab	18 ±3 a	9 ±2 b
K:Ca estandarizado= A/B	0,91	0,81	1,44	4,89
n	10	10	20	20

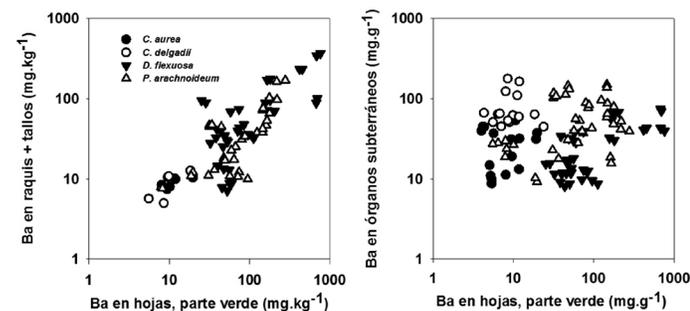


Figura 3. Relación de la concentración de Ba en las hojas (parte verde) con la concentración de bario en los raquis + tallos y los órganos subterráneos, en las cuatro especies.

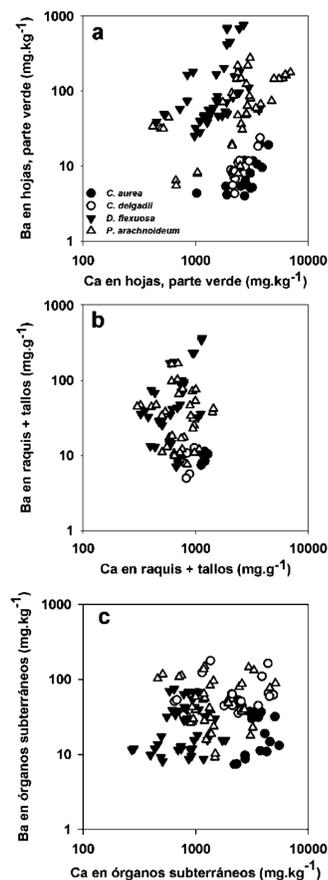


Figura 2. Relación entre la concentración de Ba y Ca en a) las hojas (parte verde), b) los raquis + tallos y c) los órganos subterráneos (rizomas + raíces), en cuatro especies de helechos del Parque Nacional Canaima.

San Luis-Parupa alcanzó 15,10 ±4,42mg·kg⁻¹, mientras que en ese lugar *P. arachnoideum* y *D. flexuosa* presentaron valores más bajos. Las hojas de *D. flexuosa* tuvieron una concentración de Pb de 5,03 ±1,73mg·kg⁻¹ en Sierra de Lema.

Los órganos aéreos no verdes de *C. delgadii* en San Luis-Parupa alcanzaron una concentración de Pb de 25 ±6mg·kg⁻¹ y los órganos subterráneos 31

±6mg·kg⁻¹. Estos valores contrastaron con lo encontrado en Luepa, donde el Pb estuvo por debajo de los límites de detección en hojas y troncos, mientras que fue 2 ±1mg·kg⁻¹ en órganos subterráneos. En esa especie se encontró una correlación entre la concentración de Pb de raquis + tronco y las hojas ($y = 1,45x + 1,08$; $r^2 = 0,91$), así como entre los órganos subterráneos y las hojas ($y = 1,52x + 4,88$; $r^2 = 0,73$). En *P. arachnoideum* y *D. flexuosa* presentaron valores más bajos. Las hojas de *D. flexuosa* tuvieron una concentración de Pb de 5,03 ±1,73mg·kg⁻¹ en Sierra de Lema. Sin embargo en las otras especies no se encontró una correlación entre la concentración de Pb en las hojas (parte verde) y su concentración en las partes no verdes de los órganos aéreos, ni con los órganos subterráneos.

TABLA VI
CONCENTRACIÓN DE Pb (mg·kg⁻¹) EN SUELOS Y ÓRGANOS (PROMEDIO ±ERROR ESTÁNDAR)
PARA LAS ESPECIES Y SITIOS INDICADOS EN LA TABLA I

Sitio	<i>P. arachnoideum</i>		<i>D. flexuosa</i>		<i>C. delgadii</i>		<i>C. aurea</i>			
	Suelo	Hoja	Suelo	Hoja	Suelo	Hoja	Suelo	Hoja		
Hojas, parte verde										
	n		n		n		n			
Sierra Lema a	13,50 ±4,51	5	0,49 ±0,49	37,60 ±5,84	5	7,16 ±2,37	14,83 ±3,90	2	0,54 ±0,54	
Sierra Lema b	10,43 ±2,03	2	2,09 ±0,38	52,77 ±30,31	2	bld	53,42 ±1,26	4	1,15 ±1,15	
Sierra Lema c	1,70 ±1,70	3	bld	45,49 ±19,44	3	4,85 ±3,76	19,80 ±2,45	4	1,56 ±1,56	
Luepa a	bld*	2	3,3 ±0,13	11,51 ±5,17	2	0,94 ±0,94	bld	5	bld	
Luepa b	15,78 ±3,66	4	1,62 ±1,07	5,70 ±0,59	4	1,22 ±0,71	24,59 ±4,32	2	bld	
San Luis	55,90 ±5,50	4	5,86 ±2,28	52,00 ±6,80	4	3,02 ±1,30	69,10 ±4,00	3	15,10 ±4,42	
Raquis + tallos										
Sierra Lema a		5	bld		5	9,55 ±4,35			2	0,06 ±0,86
Sierra Lema b		2	bld		2	bld			4	5,15 ±0,22
Sierra Lema c		3	1,82 ±1,82		3	bld			4	0,68 ±0,68
Luepa a		2	bld		2	bld	5	bld		
Luepa b		4	bld		4	bld	2	bld		
San Luis		4	16,27 ±7,03		4	6,99 ±1,28	3	24,59±5,77		
Órganos subterráneos										
Sierra Lema a		5	10,11 ±8,19		5	2,75 ±1,87			2	4,07 ±1,77
Sierra Lema b		2	bld		2	2,40 ±2,40			4	11,28 ±5,40
Sierra Lema c		3	3,89 ±2,02		3	3,83 ±2,10			4	4,40 ±2,20
Luepa a		2	bld		2	4,05 ±4,05	5	bld		
Luepa b		4	7,28 ±3,14		4	3,86 ±2,26	2	2,80 ±0,99		
San Luis		4	24,88 ±4,74		4	5,30 ±3,41	3	31,22 ±6,15		

* bld: bajo el límite de detección.

Elementos tierras raras

El Nd fue el REE en mayor concentración en los suelos y los valores más altos se encontraron en el bosque de Sierra de Lema, donde también se hallaron las concentraciones más altas de La y Gd (TablaVII). Las concentraciones de Sc resultaron <2,5mg·kg⁻¹ en Luepa y San Luis-Parupa. En los suelos de San Luis-Parupa se encontraron las concentraciones más altas de Ce, Pr e Y. Por lo general, en suelos, el cociente molar La:Ce fue >1, exceptuando en San Luis. Sin embargo, en los helechos el Ce fue el REE más abundante y los niveles de Sc estuvieron por debajo del límite de detección, así como los de otros lantánidos e Y, con la excepción de *D. flexuosa* de Sierra de Lema y San Luis-Parupa. Entre las cuatro especies estudiadas, *D. flexuosa* mostró las concentraciones más altas de Ce, La, Pr y Nd, observándose las concentraciones más bajas en Luepa y las más altas en San Luis-Parupa.

Los raquis presentaron concentraciones de REE, Y y Sc por debajo del límite de detección, con la excepción de *D.*

flexuosa de San Luis-Parupa, con un cociente hoja:raquis+tallos= 17 (mg·kg⁻¹:mg·kg⁻¹). Los órganos subterráneos de *C. delgadii* y *P. arachnoideum* presentaron concentraciones menores que las hojas y el cociente hojas:órganos subterráneos fue de 0,75 y 0,25 respectivamente. Por el contrario, en *C. aurea* y *D. flexuosa* fue 2 y 15, respectivamente.

Discusión

Aluminio y metales esenciales

Basándose en un estudio estadístico donde se consideran 815 especies de angiospermas y 229 especies que no florecen, Metali *et al.* (2012) estimaron un umbral de Al de 1,53 y 0,91g·kg⁻¹ respectivamente para el grupo de angiospermas o el grupo de plantas sin flores (helechos, musgos) que separaba las especies con baja o alta concentración de Al. Dicho umbral es mayor para plantas tropicales (2,68g·kg⁻¹, n=442) que para plantas de zonas templadas (1,05g·kg⁻¹, n=602). Se puede decir entonces que en el presente trabajo solo *P. arachnoideum* se comportó como no

acumulador de Al (Tabla II), mientras que entre las tres acumuladoras de Al se destacó *D. flexuosa* por sus mayores concentraciones de Al. Las dos especies arbóreas presentaron valores intermedios a los encontrados en las dos especies herbáceas y en *C. delgadii* la concentración de Al resultó más alta que en *C. aurea*.

Las concentraciones de Al encontradas en las dos especies arbóreas fueron menores a las reportadas por Olivares *et al.* (2009) en una especie del mismo género (*C. gibbosa*) en un estudio realizado en el bosque nublado localizado en el IVIC y las sabanas circundantes. Olivares *et al.* (2009) reportaron acumulación de Al en el helecho arbóreo *C. gibbosa* (3,82g·kg⁻¹) y en *D. flexuosa* (1,01 y 3,66g·kg⁻¹), a diferencia de *P. arachnoideum* (0,08g·kg⁻¹), no acumulador de Al. Amatangelo y Vitousek (2008) reportaron una concentración de Al de 2,59 a 4,65g·kg⁻¹ en hojas del helecho herbáceo no polypodial *D. linearis* y la concentración de Al en cinco especies polypodiales fueron desde no detectable hasta 0,11g·kg⁻¹. Sin embargo, en los helechos arbóreos *Cibotium*

glaucum (Sm.) Hook. & Arn., encontraron concentraciones de Al entre 0,10 y 0,12g·kg⁻¹ y en *C. menziesii* Hook. entre 0,03 y 0,04g·kg⁻¹.

La concentración máxima de P de *C. delgadii* fue la más alta entre las cuatro especies de helechos estudiados. En la zona del IVIC se reportó en helechos adultos una concentración de P de 0,28 ±0,02g·kg⁻¹ en *D. flexuosa*, 0,62 ±0,02g·kg⁻¹ en *P. arachnoideum* y 1,21 ±0,19g·kg⁻¹ en *C. gibbosa* (Olivares *et al.*, 2009). Amatangelo y Vitousek (2008) encontraron una mayor respuesta a la fertilización con P en polypodiales que en no polypodiales y en un estudio realizado en China se encontró una concentración de P de 0,48 ±0,03g·kg⁻¹ en *D. dichotoma*, mientras que *P. aquilinum* mostró 1,39±0, 33g·kg⁻¹ (recalcado de Han *et al.*, 2005).

En hojas las concentraciones de Zn y Cu estuvieron por debajo del nivel crítico de toxicidad en plantas, que es 100-300mg·kg⁻¹ para Zn y 20-30mg·kg⁻¹ para Cu (Kramer, 2010). Las concentraciones foliares de Zn encontradas en el presente estudio (9-37mg·kg⁻¹) fueron menores a las

TABLA VII
CONCENTRACIÓN DE REE (mg·kg⁻¹) EN SUELOS Y HOJAS (PROMEDIO ±ERROR ESTÁNDAR)
PARA LAS ESPECIES Y SITIOS INDICADOS EN LA TABLA I

Sitio	<i>P. arachnoideum</i>		<i>D. flexuosa</i>		<i>C. delgadii</i>		<i>C. aurea</i>	
	Suelo	Hoja	Suelo	Hoja	Suelo	Hoja	Suelo	Hoja
Lantano								
Sierra Lema a	46,93 ±13,94	bld**	65,12 ±13,35	13,62 ±5,14			59,24 ±19,43	bld
Sierra Lema b	34,10 ±6,98	bld	90,19 ±3,68	5,97 ±5,97			225,25 ±24,53	1,17 ±1,17
Sierra Lema c	3,52 ±1,77	2,00 ±2,00	34,16 ±10,65	7,00 ±5,00			23,13 ±9,80	bld
Luepa a		bld	20,54 ±17,81	2,15 ±0,04	bld	bld		
Luepa b	10,99 ±1,97	bld	6,41 ±1,42	4,34 ±1,02	188,34 ±69,47	bld		
San Luis	40,86 ±4,85	3,14 ±0,64	37,74 ±3,43	49,20 ±4,93	50,10 ±4,48	9,74 ±1,70		
Cerio								
Sierra Lema a	6,03 ±2,55	bld	13,68 ±2,83	21,73 ±9,33			15,08 ±5,65	bld
Sierra Lema b	1,64 ±1,64	bld	bld	11,33 ±11,33			12,95 ±3,31	12,56 ±8,51
Sierra Lema c	5,06 ±1,91	4,00 ±4,00	58,98 ±18,01	10,00 ±7,00			41,28 ±19,54	bld
Luepa a	bld	bld	4,31 ±0,89	3,39 ±0,15	bld	bld		
Luepa b	15,51 ±4,14	bld	4,89 ±1,17	5,50 ±1,66	17,70 ±1,99	bld		
San Luis	68,01 ±7,46	3,40 ±1,27	63,55 ±5,53	65,64 ±6,38	84,60 ±6,00	14,22 ±2,37		
Praseodimio								
Sierra Lema a	1,09 ±0,67	bld	2,58 ±1,11	5,27 ±1,96			3,52 ±1,65	
Sierra Lema b	bld	bld	bld	2,38 ±2,38			1,56 ±1,56	1,57 ±1,57
Sierra Lema c	bld	2,02 ±0,00	13,4 ±4,03	2,37 ±2,37			9,42 ±4,44	bld
Luepa a	bld	bld	bld	bld	bld	bld		
Luepa b	2,41 ±1,40	bld	bld	bld	4,01 ±0,44	bld		
San Luis	14,53 ±1,24	1,76 ±0,60	13,09 ±1,13	12,62 ±1,15	17,27 ±1,28	2,25 ±0,77		
Neodimio								
Sierra Lema a	66,64 ±19,10	bld	89,26 ±16,72	5,91 ±2,71			86,47 ±28,31	bld
Sierra Lema b	44,31 ±7,81	bld	114,31 ±2,60	3,20 ±3,20			274,83 ±33,4	1,07 ±1,07
Sierra Lema c	7,01 ±2,19	1,00 ±1,00	28,24 ±5,83	2,00 ±2,00			30,62 ±8,51	bld
Luepa a	bld	bld	30,3 ±24,70	bld	bld	bld		
Luepa b	18,00 ±3,33	bld	11,16 ±2,07	1,13 ±0,66	229,03 ±77,44	bld		
San Luis	68,40 ±7,36	1,72 ±0,58	64,58 ±4,50	10,48 ±0,93	83,83 ±7,53	3,08 ±0,30		
Gadolinio								
Sierra Lema a	7,06 ±2,30	bld	9,86 ±1,86	bld			9,21 ±3,24	bld
Sierra Lema b	4,87 ±0,98	bld	13,40 ±0,01	bld			32,19 ±2,49	bld
Sierra Lema c	bld	bld	3,26 ±1,63	bld			2,95 ±1,60	bld
Luepa a	bld	bld	3,03 ±3,03	bld	bld	bld		
Luepa b	bld	bld	bld	bld	26,51 ±9,11	bld		
San Luis	6,31 ±0,58	bld	5,95 ±0,44	bld	8,37 ±0,87	bld		
Itrio								
Sierra Lema a	2,27 ±1,01	bld	5,26 ±1,01	2,22 ±1,38			1,21 ±0,74	bld
Sierra Lema b	bld	bld	bld	2,37 ±2,37			1,26 ±1,26	bld
Sierra Lema c	bld	bld	9,86 ±2,07	2,06 ±2,06			7,89 ±1,35	bld
Luepa a	bld	bld	bld	bld	bld	bld		
Luepa b	bld	bld	bld	bld	bld	bld		
San Luis	6,34 ±0,55	bld	6,26 ±0,69	8,79 ±0,93	8,08 ±0,38	bld		
Escandio								
Sierra Lema a	2,68 ±1,12	bld	6,46 ±1,27	bld			3,62 ±1,99	bld
Sierra Lema b	8,91 ±2,52	bld	18,69 ±3,05	bld			44,01 ±7,07	bld
Sierra Lema c	bld	bld	3,34 ±0,53	bld			4,14 ±0,24	bld
Luepa a	bld	bld	1,80 ±1,80	bld	bld	bld		
Luepa b	bld	bld	bld	bld	7,60 ±2,84	bld		
San Luis	2,59 ±0,89	bld	0,69 ±0,69	bld	2,67 ±0,89	bld		

El suelo asociado a *D. flexuosa* en Sierra de Lema c presentó una concentración de Dy=1,76 ±0,88mg·kg⁻¹, en otros suelos y todas las plantas estuvo bld.

reportadas en IVIC para *D. flexuosa* (49 ±11mg·kg⁻¹), *C. gibbosa* (53 ±4mg·kg⁻¹) y *P. arachnoideum* (79 ±3mg·kg⁻¹). En *D. flexuosa* del IVIC se encontró una concentración de Cu (5 ±1mg·kg⁻¹) en el intervalo encontrado en la misma especie en el presente estudio (2-13mg·kg⁻¹), pero en *P. arachnoideum* del IVIC la

concentración de Cu (4 ±1mg·kg⁻¹) fue menor que en Canaima (7-22mg·kg⁻¹), mientras que *C. gibbosa* (25 ±3mg·kg⁻¹) en el IVIC mostró mayor concentración de Cu que *C. aurea* (14-17mg·kg⁻¹) y *C. delgadii* (5-11mg·kg⁻¹). Esta variabilidad podría estar asociada a la heterogeneidad de los suelos en los ecosistemas

bajo estudio. Concentraciones bajas de Zn y Cu también fueron reportadas en hojas de cuatro especies leñosas dominantes en arenas podzólicas de la región del Amazonas en Venezuela por Sobrado (2013), quien sugiere una homeostasis en la composición elemental de esas especies y que su distribución local esta moldeada por la

habilidad de las mismas en mantener un balance entre los niveles críticos de Zn, Cu y boro (B) y la de excluir Mn, Fe y Al.

Bario, no esencial y los elementos esenciales Ca y K

En la especie arbórea *C. delgadii* se encontró que hojas

con mayor concentración de Ca tenían también mayor concentración de Ba (Figura 2), así como una tendencia antagonística entre el Ba y el K. Se obtuvo que la relación Ca:Ba es mayor en las especies arbóreas que en las herbáceas (Tabla V), mientras que por el contrario la relación K:Ca es mayor en las herbáceas y el contraste entre estos dos grupos es mayor para la relación Ca:Ba que para K:Ca.

En *P. arachnoideum* se encontraron concentraciones altas de K (Tabla II). En *P. caudatum* (L.) Maxon se encontró que la concentración de K soluble fue mucho mayor a la de Ca soluble (Olivares *et al.*, 2007), comportamiento que se ha encontrado también en especies de Poaceae y Ciperaceae, a las que se han denominado 'plantas potasio' (White, 2005).

En suelos con concentraciones relativamente bajas de Ba (<119 mg·kg⁻¹ en Tabla IV), *D. flexuosa* presentó en hojas concentraciones altas de ese elemento (Tabla III), cuyas concentraciones en suelo resultaron bajas comparadas con los valores de Ba en suelos naturales del mundo, que van de 100 a 3000mg·kg⁻¹ (Rodrigues-Nogueira *et al.*, 2010). Recientemente, las actividades del ser humano han hecho incrementar la concentración de Ba en el suelo dado su uso industrial: jabón, goma, cemento, vidrio, electrónica, cosméticos, insecticidas, productos farmacéuticos, pinturas, etc. (Rodrigues-Nogueira *et al.*, 2010). Además, el Ba se encuentra en el carbón y petróleo. Se han reportado problemas de toxicidad por Ba en plantas y animales, por lo que es importante conocer los niveles de Ba en sitios poco contaminados, como es el Parque Nacional Canaima, de manera que se pueda distinguir si las concentraciones altas son producto de la contaminación o de la capacidad de ciertas especies de acumular Ba, lo que puede tener alguna relación con el Ca y K. Las especies definidas como acumuladoras de metales se caracterizan por tener mayor concentración de

éstos en la parte aérea comparado con los órganos subterráneos y en *D. flexuosa* (Figura 3) las concentraciones en hojas fueron superiores a las de órganos subterráneos, por lo que se podría definir a la especie como acumuladora de Ba. Sin embargo, ello se debería verificar con experimentos en condiciones controladas, ya que se observó gran variabilidad en las muestras de campo.

Plomo y otros metales no esenciales

El nivel crítico tóxico de Pb en plantas es de 0,6 a 28mg·kg⁻¹ (Kramer, 2010) y, por ejemplo, en África se ha reportado una concentración de Pb de 8,7mg·kg⁻¹ en hojas lavadas de *Amaranthus dubius* Mart. Ex Thell en un sitio con una densidad de tráfico de 24000 vehículos/día (Nabulo *et al.*, 2006), por lo que se concluye que los niveles de Pb máximos encontrados en el presente estudio son altos, aunque los sitios estaban alejados de fuentes contaminantes (industrias, minas, ciudades, campos agrícolas, autopistas, etc.).

En *C. delgadii* el material no verde de los órganos aéreos, así como los órganos subterráneos, presentaron una concentración mayor de Pb que las hojas (material verde), lo que indica que la planta incorporaba el Pb principalmente desde el suelo y no por el aire (Tabla VI). Las especies *C. delgadii* y *P. arachnoideum* presentaron concentraciones más altas de Pb en San Luis-Parupa que en Luepa. Ambos sitios contrastan en el promedio de Pb en el suelo (Tabla IV) y sugerimos que las quemaduras recurrentes en San Luis-Parupa pudieron influir en este resultado, ya que es una idea sustentada en la literatura que la combustión de la materia orgánica libera metales traza secuestrados en sedimentos, suelo orgánico y vegetación; el género *Pteridium* es pionero en hábitats quemados (Page, 2002) y esto se ha reportado en la Gran Sabana para *P. arachnoideum* (Bilbao

et al., 2011). Aunque *D. flexuosa* se encontraba en el mismo sitio que *C. delgadii* y *P. arachnoideum*, sus concentraciones de Pb fueron menores. La morfología y fisiología de las diferentes especies puede influir en los resultados ya que, por ejemplo, las plantas pueden incorporar PbSO₄, PbO y PbCO₃ por sus estomas y pueden atrapar metales en las ceras cuticulares y tricomas (Schreck *et al.*, 2012). También puede ser diferente la incorporación por las raíces y la capacidad de trasladar los metales desde éstas a las hojas.

En la mayor parte de los suelos estudiados en este trabajo los niveles de Pb fueron mayores a la línea base pre-industrial de Pb, que según Odigie y Flegal (2011) es 12,5mg·kg⁻¹. Estos autores argumentan que aunque se ha regulado el uso de gasolina con Pb, toma décadas, si no siglos, eliminar de los sedimentos el Pb de la gasolina, el cual se moviliza con el fuego, por lo que sugerimos que las quemaduras recurrentes en San Luis-Parupa pudieron influir en las concentraciones altas de Pb encontradas en algunos suelos.

En suelos de la Gran Sabana, que forma parte del Parque Nacional Canaima, Davies *et al.* (1999) reportaron variabilidad en la concentración de plomo (Pb) en muestreos realizados en 1993, cuando la densidad de tráfico era baja (<2 vehículos/h), alcanzando concentraciones en el intervalo 1-51mg·kg⁻¹ (33 muestras), mientras que paralelamente en la ciudad industrial San Félix encontraron una concentración de Pb de 7-69 mg·kg⁻¹, correspondiendo el máximo a una autopista con un tráfico de 260 vehículos livianos y 70 vehículos pesados por hora. El reporte de concentraciones altas de Pb (51mg·kg⁻¹) en sitios con poco tráfico automotor y comparables a las encontradas en una ciudad industrial permite suponer que el fuego puede ser un factor importante que influye en los niveles altos de Pb en el ambiente en La Gran Sabana. Kristensen y Taylor

(2012) advierten que el riesgo de incendios incrementa con el calentamiento global, así como las emisiones de Pb y Hg por actividades pirogénicas, siendo importante monitorear estos metales, que son un riesgo potencial para la salud humana y ambiental. El fuego altera características del suelo como contenido de materia orgánica, capacidad de intercambio catiónico, pH, carga, etc., por lo que tiene impacto en la concentración de los metales del suelo y el efecto es diferente según la especie vegetal que cubre el suelo (Jovanovic *et al.*, 2011).

Elementos tierras raras

Se encontraron diferencias en las concentraciones de REE entre los sitios estudiados. Los suelos de Sierra de Lema fueron los más ricos en La y Nd, mientras que los más pobres en REE fueron los de Luepa. En hojas, las concentraciones más bajas se observaron en Luepa y las más altas en San Luis-Parupa (Tabla VII). La estequiometría La:Ce, Nd:La del suelo fue diferente a la de las plantas. Esto sugiere que las concentraciones de los elementos son características intrínsecas de las especies, moduladas por los suelos (Metali *et al.*, 2015).

Las concentraciones estuvieron dentro de lo normal para helechos, exceptuando a *D. flexuosa* que se comportó como acumuladora de La y Ce en San Luis-Parupa. En *D. linearis*, Wei *et al.* (2001) reportaron una concentración foliar de La de 84-685mg·kg⁻¹ y de Ce 71-890mg·kg⁻¹. En raíces encontraron una concentración de La de 9-472mg·kg⁻¹ y de Ce de 66-354mg·kg⁻¹ y reportaron también concentraciones de Pr, Nd, Gd, Yb e Y en hojas y raíces. Varios estudios reportan hiperacumulación de REE en *D. dichotoma*, sinónimo de *D. linearis* (Ichihashi *et al.*, 1992; Liang *et al.*, 2014).

Con la excepción de *D. flexuosa*, las concentraciones foliares de REE estuvieron en muchos casos por debajo del límite de detección (Tabla VII).

En el helecho arbóreo *Alsophila sternalbergii* se reportaron concentraciones promedio y desviaciones típicas de La ($13,8 \pm 15,8 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$), Ce ($40,7 \pm 57,1 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) y Sc ($0,20 \pm 0,45 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) en 45 muestras colectadas en Brasil, que se correspondieron con las siguientes concentraciones en el suelo: La $28,1 \pm 17,5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, Ce $64,8 \pm 38,4 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ y Sc $12,5 \pm 6,4 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (Lima *et al.*, 2012). Cuatro especies de magnoliófitas colectadas en el mismo sitio presentaron valores menores que el helecho. Los autores sugirieron que la presencia de micorrizas y esporas pudieron influir en los resultados de REE y dedujeron, de la alta variabilidad de los resultados, que el helecho tenía baja selectividad por los REE.

Conclusiones

Los suelos de los espacios abiertos y el bosque de Sierra de Lema, Luepa y San Luis difieren en la concentración de sus elementos. En el bosque se encuentra la concentración más alta de Mn y Nd, mientras que en San Luis encontramos las concentraciones más altas de P, Mg y Pb. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre los sitios en las concentraciones promedio por lugar de Fe, Zn, K y Ca.

Los suelos asociados a cada especie en una misma localidad presentaron concentraciones muy diferentes de nutrientes y metales no biológicos, lo que sugiere que las plantas están produciendo cambios en el suelo que son particulares para cada especie y que afectarán su capacidad de incorporación de los elementos, así como la relación entre los mismos, aunque estén próximas entre sí.

Las especies arbóreas no las encontramos coexistiendo en el mismo sitio. *C.aurea* solo fue hallada en el bosque de Sierra de Lema, por lo que está adaptada a las condiciones de ese lugar. Por otra parte, *C. delgadii* estaba presente en Luepa y San Luis, pero no en Sierra de Lema. Estas especies arbóreas, de sitios diferentes, tenían en común lo siguiente: presentaron

características de helechos no polypodiales, tales como acumulación de Al, y ambas se distinguieron de las especies herbáceas *D. flexuosa*, (más antiguo filogenéticamente) y *P. arachnoideum* (más reciente) por sus menores concentraciones de Ba, así como un mayor valor del cociente estequiométrico Ca:Ba y menor K:Ca. El máximo de Pb obtenido en *C. delgadii* resultó alto en comparación con especies expuestas a contaminación reportadas en la literatura, lo que puede estar asociado al fuego y a características específicas de la especie.

Las especies herbáceas estaban presentes en los espacios abiertos de Sierra de Lema, Luepa y San Luis y en cada lugar el helecho filogenéticamente más antiguo, *D. flexuosa*, presentó las concentraciones más altas de Al, Mn y REE, así como las menores de P y Mg, mientras que el más reciente, *P. arachnoideum*, mostró las concentraciones más bajas de Al.

Las concentraciones más altas de REE se encontraron en *D. flexuosa* y se sugiere continuar estudios sobre la acumulación de REE en esta especie. Se encontraron además diferencias en las concentraciones de REE entre los sitios estudiados, así como entre la estequiometría La:Ce y La:Nd del suelo, comparada con la de la planta.

Aún cuando los niveles de un elemento dado pueden ser afectados por una variedad amplia de factores, los cuales han sido resumidos por Baxter (2009), en este trabajo encontramos algunos patrones en la composición elemental: a) acumulación de Al en las especies arbóreas, b) una mayor concentración de Al y REE en el helecho más antiguo, c) contraste en el cociente estequiométrico Ca:Ba de las arbóreas y herbáceas y d) una mayor concentración de Pb en *C. delgadii*, especie en la que se encontró una correlación entre la concentración de Pb de sus órganos.

Con relación a la hipótesis planteada en este estudio se

encontró que, si bien existen diferencias asociadas al origen filogenético de las especies que determinan su nutrición mineral, igualmente resultaron importantes los factores ambientales y la estrecha relación de los individuos con el suelo como moduladores de la distribución y el ionoma de las especies.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Bibiana Bilbao por su contribución en la realización de este proyecto, a Julián Mostacero por la identificación taxonómica de los helechos, a Dámaso Cabrera por la asistencia en el campo, a María Eugenia Deza, Coordinadora del Programa de Conservación de la Corporación Venezolana de Guayana y al personal de la estación Científica Parupa por el apoyo logístico.

REFERENCIAS

- Amatangelo KL, Vitousek PM (2008) Stoichiometry of ferns in Hawaii: implications for nutrient cycling. *Oecologia* 157: 619-627.
- Baxter I (2009) Ionomics: studying the social network of mineral nutrients. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12: 381-386.
- Bilbao B, Leal A, Méndez C, Osío A, Hasmy Z (2011) Significado ecológico de las sabanas y zonas de transición sabana-bosque en el mosaico de vegetación de la Gran Sabana. Recomendaciones para el manejo y la recuperación de áreas degradadas por el fuego. En Herrera F, Herrera I (Eds.) *La Restauración Ecológica en Venezuela: Fundamentos y Experiencias*. Ediciones IVIC. Caracas, Venezuela. pp. 97-122.
- Chacón N, Dezzeo N (2004) Phosphorus fractions and sorption processes in soil samples taken in a forest-savanna sequence of the Gran Sabana in southern Venezuela. *Biol. Fertil. Soils* 40: 14-19.
- Davies BE, Bifano C, Phillips KM, Mogollón JL, Torres M (1999) Aqua regia extractable trace elements in surface soils of Venezuela. *Environ. Geochem. Health* 21: 227-256.
- Han W, Fang J, Guo D, Zhang Y (2005) Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytol.* 168: 377-385.

Ichihashi H, Morita H, Tatsukawa R (1992) Rare earth elements (REEs) in naturally grown plants in relation to their variation in soils. *Environ. Pollut.* 76: 157-162.

Jovanovic VPS, Ilic MD, Markovic MS, Mitic VD, Mandik SDN, Stojanovic GS (2011) Wild fire impact on copper, zinc, lead and cadmium distribution in soil and relation with abundance in selected plants of Lamiaceae family from Vidlic Mountain (Serbia). *Chemosphere* 84: 1584-1591.

Kobashi A, Tominaga T (1985) ^{228}Ra - ^{228}Th dating of plant samples. *Int. J. Appl. Radiat. Isot.* 36: 547-553.

Koyama M, Shirakawa M, Takada J, Katayama Y, Matsubara T (1987) Trace elements in land plants: Concentration ranges and accumulators of rare earths, Ba, Ra, Mn, Fe, Co and heavy halogens. *J. Radioanal. Nucl. Chem.* 112: 489-506.

Kramer U (2010) Metal hyperaccumulation in plants. *Ann. Rev. Plant Biol.* 61: 517-534.

Kristensen LJ, Taylor MP (2012) Fields and forests in flames: Lead and mercury emissions from wildfire pyrogenic activity. *Environ. Health Persp.* 120: A56-57.

Liang T, Li K, Wang L (2014) State of rare earth elements in different environmental components in mining areas of China. *Environ. Monit. Assess.* 186: 1499-1513.

Lima de Araújo AL, De Nadai Fernandes EA, Arruda Bacci M, De França EJ (2012) Bioaccumulation pattern of lanthanides in pteridophytes and magnoliophytes species from Atlantic Forest. *J. Radioanal. Chem.* 291: 187-192.

Llugany M, Poschenrieder C, Barceló J (2000) Assessment of barium toxicity in bush beans. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 39: 440-444.

Metali F, Salim KA, Burslem DFRP (2012) Evidence of foliar aluminium accumulation in local, regional and global datasets of wild plants. *New Phytol.* 193: 637-649.

Metali F, Salim KA, Tennakoon K, Burslem FRP (2015) Control on foliar nutrient and aluminium concentrations in a tropical tree flora: phylogeny, soil chemistry and interactions among elements. *New Phytol.* 205: 280-292.

Miller RO (1998) Nitric-perchloric acid wet digestion in an open vessel. En Kalra YP (Ed.) *Handbook of Reference Methods for Plant Analysis*. CRC. Boca Raton, FL, EEUU. pp. 57-61.

- Monteiro FA, Correa Nogueiro R, Azevedo Melo LC, Guirado Artur A, da Rocha F (2011) Effect of barium on growth and macronutrient nutrition in Tanzania guineagrass grown in nutrient solution. *Comm. Soil Sci. Plant Anal.* 42: 1510-1521.
- Nabulo G, Oryem-Origa H, Diamond M (2006) Assessment of lead, cadmium, and zinc contamination of roadside soils, surface films, and vegetables in Kampala City, Uganda. *Environ. Res.* 101: 42-52.
- Nriagu JO (1989) A global assessment of natural sources of atmospheric trace metals. *Nature* 338: 47-49.
- Odigie KO, Flegal AR (2011) Pyrogenic remobilization of historic industrial lead depositions. *Environ. Sci. Tech.* 45: 6290-6295.
- Olivares E, Aguiar G, Colonnello G. (2011) Elementos tierras raras en plantas vasculares. Una revisión. *Interciencia* 36: 331-340.
- Olivares E, Peña E, Benítez M (2007) *Pteridium caudatum* (L.) Maxon behaves as a potassium plant and accumulates aluminum in the subterranean organs. *Am. Fern J.* 97: 81-94.
- Olivares E, Peña E, Marcano E, Mostacero J, Aguiar G, Benítez M, Rengifo E. (2009). Aluminum accumulation and its relationship with mineral plant nutrients in 12 pteridophytes from Venezuela. *Environ. Exp. Bot.* 65: 132-141.
- Ozaki T, Enomoto S, Minai Y, Ambe S, Makide Y (2000) A survey of trace elements in pteridophytes. *Biol. Trace Elem. Res.* 74: 259-273.
- Page CN (2002) Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Rev. Paleobot. Palynol.* 119: 1-33.
- Richardson SJ, Walker LR (2010) Nutrient ecology of fern. En Mehltreter K, Walker LR, Sharpe JM (Eds.) *Fern Ecology*. Cambridge, RU. pp. 111-139.
- Rodrigues-Nogueira TA, de Melo Wj, Machado Fonseca I, Marques MO, He Z (2010) Barium uptake by maize plants as affected by sewage sludge in a long-term field study. *J. Hazard. Mat.* 181: 1148-1157.
- Schneider H, Schuettpelz E, Pryer KM, Cranfill R, Magallón S, Lupia S (2004) Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature* 428: 553-557.
- Schreck E, Foucault Y, Sarret G, Sobanska S, Cécillon L, Castrec-Rouelle M, Uzu G, Dumat C (2012) Metal and metalloid foliar uptake by various plant species exposed to atmospheric industrial fallout: Mechanisms involved for lead. *Sci. Total Environ.* 427-428: 253-262.
- Sobrado (2013) Soil and leaf micronutrient composition in contrasting habitats in podzolized sands of the Amazon region. *Am. J. Plant Sci.* 4: 1918-1923.
- Steffen W, Persson A, Deutsch L, Zalasiewicz J, Williams M, Richardson K, Crumley C, Crutzen P, Folke C, Gordon L, Molina M, Ramanathan V, Rockström J, Scheffer M, Hans Schellnhuber HJ, Svedin U (2011) The Anthropocene: From global change to planetary stewardship. *AMBIO* 40: 739-761.
- Suwa R, Jayachandran K, Nguyen NT, Boulenouar A, Fujita K, Saneoka H (2008) Barium toxicity effects in soybean plants. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 55: 397-403.
- Wei Z, Yin M, Zhang X, Hong F, Li B, Tao Y, Zhao G, Yan C (2001) Rare earth elements on naturally grown fern *Dicranopteris linearis* in relation to their variation in soils in South-Jiangxi region (Southern China). *Environ. Pollut.* 114: 345-355.
- White PJ (2001) The pathways of calcium movement to the xylem. *J. Exp. Bot.* 52: 891-899.
- White PJ (2005) Calcium. En Broadley MR, White JP (Eds.) *Plant Nutritional Genomics* Blackwell. Oxford, RU. pp. 66-86.