



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

HISTORIA DE VIDA DE
Schizachyrium scoparium* var. *littoralis
EN DIFERENTES MICROAMBIENTES DE DUNAS COSTERAS.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGÍA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)
P R E S E N T A :
MARIA TERESA VALVERDE VALDES

MEXICO, D. F.

1992

A mis padres y
hermanos, con todo
el amor del mundo

A Bitá y Mayita.
con mucho cariño

Al Horizonte, por que
esto signifique el
comienzo de la aventura
de una vida.

I N D I C E

Agradecimientos	1
Resumen	3
I. Introducción General	5
1. Antecedentes	7
2. La especie en estudio	14
3. Caracterización de la zona de estudio.	16
- Introducción	16
- El Morro de la Mancha	17
- Metodología	19
- Descripción general de las zonas de trabajo	19
- Resultados	23
II. El crecimiento vegetativo como forma de colonización en microambientes con diferente grado de estabilidad.	28
- Introducción	28
- Metodología	34
- Resultados	38
i) Evaluación del crecimiento. Dinámica poblacional	38
ii) Reproducción	56
- Discusión	59
III. Factores que afectan la producción de macollos.	69
- Introducción	69
- Metodología	74
- Resultados	80
i) Transplantes recíprocos	80
ii) Fertilización I	86
iii) Fertilización II	89
iv) Denudación	96
- Discusión	99

IV. Germinación, establecimiento y crecimiento.	108
- Introducción	108
- Metodología	112
- Resultados	119
i) Germinación	119
ii) Establecimiento	123
iii) Crecimiento bajo diferentes regímenes nutritivos . .	125
- Discusión	131
V. Conclusiones Generales	141
Referencias Bibliográficas	147
Apéndices	158

AGRADECIMIENTOS.

Agradezco a la M. en C. Irene Pisanty Baruch, quien dirigió y revisó cuidadosamente esta tesis, todo el apoyo y asesoría brindados durante su realización. Asimismo, le doy las gracias por su gran amistad y compañía a lo largo de estos años en los que nuestras vidas han coincidido.

Agradezco al Dr. Miguel Franco Baqueiro y al Dr. Emmanuel Rincón Saucedo, su asesoría como miembros del comité tutorial durante mis estudios de maestría, por lo que tuve la oportunidad de discutir con ellos, desde su inicio, el presente trabajo. Agradezco también sus valiosos comentarios como miembros del jurado, así como el apoyo que me han brindado en otros aspectos de mi desarrollo académico.

Agradezco a la M. en C. Ana Elena Mendoza Ochoa, a la Dra. Patricia Moreno-Casasola Barceló, a la Dra. Silvia Elena Purata Velarde y a la M. en C. Silvia Castillo Arguero, miembros del jurado, sus comentarios y opiniones durante la revisión del manuscrito.

Al Instituto de Ecología, A.C., por la facilitación de las instalaciones de la Estación de Biología de El Morro de la Mancha, Ver. Asimismo, agradezco a Enrique y Tacho su colaboración, hospitalidad y amabilidad durante el tiempo en el que se desarrolló el trabajo de campo.

Al Laboratorio de Análisis Químicos del Centro de Ecología, UNAM, en particular a Enrique Solís y a José Manuel Maas por la realización de los análisis químicos de las muestras de suelo.

Al personal de las Cámaras de Usos Múltiples de la Facultad de Ciencias por las facilidades de trabajo y la atención brindada durante el desarrollo de los experimentos de germinación.

Al personal y colaboradores del Laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento (Centro de Ecología, UNAM) por el apoyo y las facilidades de trabajo en el invernadero del Centro de Ecología.

A Jesús Serrano e Yvonne Vargas, les doy las gracias por su asesoría y paciencia en lo que se refiere al manejo estadístico de los datos. También les agradezco su amistad y apoyo.

A Marisa Martínez, Yvonne Vargas, Sol Ortiz, Jorge Larson, Araceli Vargas-Mena, Octavio Pérez-Maqueo, Eduardo Martínez, Araceli Díaz, Mariana Salas, Lea Corkidi, Jimena Valverde, Tessa Pinelo, Mireya Imaz, Tere García, Gudelia Salinas, Nérida Pérez Vázquez e Irma Acosta por su valiosa colaboración y apoyo en las salidas de campo y/o durante la realización de los experimentos en la Ciudad de México.

Al grupo de la Biología de Campo sobre "Crecimiento y establecimiento de plantas de dunas costeras" (Jorge, Octavio, Servando, Oscar, Rosa, Irma, Adriana y Sol) por su ayuda durante el montaje de algunos experimentos en el campo.

A todos los miembros de los Laboratorios Especializado de Ecología y Ecología de la Facultad de Ciencias, gracias por su apoyo.

A mis queridos amigos Araceli Vargas-Mena, Miguel Angel Soto, Fuensanta Rodríguez, Silvia Castillo, Jorge Meave, Mireya Imaz, Tere García e Yvonne Vargas, mil gracias por su apoyo y compañía.

A Julia Carabias, por todo lo que he aprendido de ella.

A Aidé Cáseres, por haberme ayudado a descubrir un poco de lo que hay dentro de mí.

A Tessy, gracias por todo.

A mi familia le agradezco todo el apoyo, ayuda y comprensión que me han brindado siempre.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

RESUMEN.

Schizachyrium scoparium es una gramínea perenne de crecimiento amacollado que se distribuye en una gran cantidad de microambientes en los sistemas de dunas del Golfo de México. En el sistema de dunas de El Morro de la Mancha, Ver., se presenta en microambientes que pueden ser caracterizados a lo largo de un gradiente sucesional, como zonas móviles, semimóviles y estabilizadas. Se analizaron diversos parámetros a lo largo del ciclo de vida de esta especie, en zonas con diferente grado de estabilidad, con el objeto de conocer si existe alguna relación entre las características del habitat y algunos aspectos de su historia de vida. Para esto, se trabajó en una zona móvil, una semimóvil y una estabilizada. En cada zona se marcaron macollos adultos de S. scoparium y se siguieron durante dos años para evaluar algunos aspectos de su crecimiento y reproducción. Se cuantificó la producción de macollos hijos como una forma de colonización y explotación del medio y se observó que la producción de macollos hijos es un fenómeno más frecuente conforme la estabilidad del medio es mayor. En la zona móvil se produjeron sólo 9 macollos hijos mientras que en la estabilizada se produjeron 96. Sin embargo, los macollos adultos de la zona móvil alcanzaron tamaños mucho mayores que los de la zona semimóvil y estabilizada. Lo anterior indica que el crecimiento no se encuentra limitado en las zonas móviles con respecto a la estabilizada, sino que la producción de vástagos se da preferentemente en el interior de los macollos adultos y no en forma de macollos hijos.

Se realizaron trasplantes recíprocos de macollos, así como experimentos de fertilización y denudación de la vegetación, con el objeto de conocer los factores que determinan la producción de macollos hijos en cada zona. Los resultados de los trasplantes recíprocos mostraron que las diferencias en la forma de crecimiento de los macollos de cada zona se deben al efecto del ambiente y al parecer no tienen una base genética. Las zonas móviles son las que ofrecen condiciones más favorables para el desempeño individual de los macollos. La formación de macollos hijos en las zonas con mayor estabilidad, parece estar afectada por la disminución en la disponibilidad de nutrimentos y agua que se presenta al aumentar la densidad de la cobertura vegetal. Los experimentos de fertilización y denudación de la vegetación mostraron que, cuando existe una mayor disponibilidad de nutrimentos, la producción de nuevos vástagos ocurre en mayor medida en el interior del macollo parental. La producción de vástagos en forma de macollos hijos en las zonas estabilizadas en donde es de esperarse que las interacciones competitivas sean más intensas, permite la explotación de recursos a mayor distancia sin entrar en competencia con el macollo parental.

Por último, se llevaron a cabo experimentos de germinación, establecimiento y crecimiento en condiciones controladas para evaluar la importancia de la colonización a través de semillas en esta especie. Aunque una proporción de las semillas requiere de luz para germinar, no se encontraron otras limitantes importantes de la germinación aparte de la disponibilidad de agua. Según los resultados de sobrevivencia de las plántulas sembradas en diferentes zonas del sistema de dunas, la fase de establecimiento

representa un fuerte filtro en el que la mortalidad es muy alta. La mayor mortalidad se dio durante el primer mes después de la siembra (90%). Al cabo de diez meses sólo el 1.6% de las plántulas se encontraron vivas. Los experimentos de crecimiento bajo diferentes concentraciones de nutrimentos mostraron que S. scoparium es una especie de crecimiento lento, como ocurre con las plantas que crecen en suelos pobres en nutrimentos, pero que presenta mayores tasas de crecimiento cuando la disponibilidad de recursos es mayor. Esto puede afectar de manera decisiva el desempeño y destino de los juveniles, según el micrositio en el que se encuentren establecidos y los recursos a los que tengan acceso.

El éxito de la germinación, el establecimiento y el crecimiento de S. scoparium en los sistemas de dunas tiene una fuerte determinante de tipo aleatorio, relacionada básicamente con las condiciones físicas del medio entre las que la humedad, la disponibilidad de nutrimentos y las perturbaciones propias de estos ambientes juegan un papel de gran importancia. Una vez alcanzado el estado adulto, la plasticidad en su forma de crecimiento le permite ocupar una gran cantidad de microambientes en los sistemas de dunas, enfrentando con éxito tanto las condiciones de mayor movilidad del sustrato, como los sitios con mayores niveles de competencia. Para analizar y comprender las características de historia de vida de esta especie debe tomarse en cuenta la relación entre todos estos factores, los cuales pueden actuar como fuerzas selectivas durante distintos estadios y sobre diferentes características a lo largo de su ciclo de vida.

I. INTRODUCCION GENERAL.

A lo largo de las costas de la República Mexicana existen una gran cantidad de sistemas de dunas de complejidad topográfica y florística muy diversa (Moreno-Casasola y Espejel, 1986). Esta complejidad está dada, en gran medida, por las diferencias en el movimiento del sustrato que dan lugar a diversos microambientes. Existen especies de amplia distribución en los microambientes de las dunas, otras de distribución restringida a ciertas zonas y por último, aquellas que sin ser características de sistemas costeros, han logrado establecerse en ellos alcanzando coberturas considerables.

Las gramíneas ocupan una gran cantidad de microambientes de dunas, desde las playas y zonas móviles, hasta zonas estabilizadas y de matorrales. Una de las especies más abundantes en los sistemas de dunas de la costa del Golfo de México es Schizachyrium scoparium Michx. var. littoralis (Nash) Hitchc., una gramínea de muy amplia distribución en los sistemas de dunas del centro de Veracruz. Se le encuentra en tipos muy diversos de microambientes, desde zonas móviles hasta estabilizadas, y su distribución geográfica es también muy extensa, presentándose a todo lo largo del Golfo de México, así como en zonas templadas (Ackerman, 1983; Moreno-Casasola y Espejel, 1986).

Su amplia distribución, tanto local como a nivel geográfico, nos lleva a preguntarnos sobre las características de algunos de los parámetros de su historia de vida (como germinación, colonización, establecimiento, crecimiento y reproducción) que le

permiten ocupar esa diversidad de habitats a lo largo de un rango de condiciones ambientales diferentes.

El objetivo de este trabajo es analizar algunos aspectos de la historia de vida de Schizachyrium scoparium en zonas con diferente grado de estabilidad, para conocer si existe alguna relación entre ellos y los microambientes en los que habita a lo largo de un sistema de dunas costeras. El estudio de las formas de crecimiento y colonización de esta especie, así como de otros aspectos de su historia de vida, enriquecerá el conocimiento ecológico que se tiene en la actualidad de los sistemas de dunas costeras del Golfo de México desde el punto de vista de la dinámica de las poblaciones vegetales que los conforman. Por otro lado, el conocimiento de la biología de las especies colonizadoras de dunas costeras puede ser de gran importancia por el uso potencial que puede dársele a estas plantas en proyectos extensivos de fijación de dunas.

1. Antecedentes.

La forma de crecimiento de las plantas ha sido objeto de múltiples estudios en la biología vegetal. Su análisis se ha visto permeado por puntos de vista muy diversos, desde el morfológico y fisiológico hasta el ecológico y evolutivo.

Desde el punto de vista ecológico, la forma de crecimiento de una planta refleja aspectos importantes de su historia de vida, ya que se encuentra relacionada muy estrechamente con su acceso a diferentes tipos de recursos y con su posibilidad de utilizarlos eficientemente (White, 1979, 1984; Cook, 1985). En este sentido, el estudio de los patrones arquitectónicos de crecimiento de las plantas ha tenido una importancia creciente en los últimos años (Hallé, et al., 1978; Bell y Tomlinson, 1980; Bell, 1991).

Otro enfoque se ha basado no tanto en las diferencias entre las formas de crecimiento, sino en sus similitudes a nivel morfológico y en sus consecuencias a nivel de otros aspectos de la biología vegetal. En este sentido, se ha hecho énfasis en la existencia de un patrón de crecimiento común a todas las plantas, que consiste en la producción reiterada de unidades morfológicas similares o módulos (Harper y White, 1974; Harper, 1978, 1980, 1981; White, 1984). El crecimiento modular no es exclusivo del reino vegetal, sino que es muy común entre organismos sésiles (White, 1979, 1980, 1984) que al no tener posibilidades de movimiento, responden ante las condiciones ambientales mediante la producción de módulos en diversas direcciones.

ecológicas importantes en lo que se refiere a la exploración y explotación del medio y determina dos tipos extremos de comportamiento vegetativo:

1) Los organismos de tipo "falange" son aquellos en los que los módulos son producidos muy cercanos entre sí a través de entrenudos cortos, formando manchones compactos. En estos casos, se reduce la probabilidad de que los módulos compitan con individuos de otras especies por los recursos de un sitio determinado, ya que el establecimiento de plantas de otras especies o incluso de la misma especie es improbable.

2) Los organismos de tipo "guerrilla" producen módulos con entrenudos largos, de tal manera que la separación entre ellos es mayor. Esto deja espacios abiertos para la colonización y permite el contacto con individuos de otras especies, pero disminuye la competencia entre módulos del mismo organismo (Lovett-Doust y Lovett-Doust, 1982; Hutchings y Bradbury, 1985).

Esta concepción puede arrojar información importante con respecto a las implicaciones ecológicas de las diferencias entre las formas de crecimiento, sobre todo si se utiliza a nivel comparativo entre organismos de diferentes especies creciendo en un mismo ambiente (Hutchings y Bradbury, 1985).

En ciertos casos, algunos módulos o conjuntos de módulos tienen la capacidad de dar lugar a individuos fisiológicamente independientes, aunque no necesariamente se da una separación física entre ellos. Cuando esta separación ocurre, puede ser causada por algún tipo de perturbación o puede ocurrir de manera

natural. e incluso con cierta regularidad, como parte del programa de crecimiento de la especie (Bell, 1984, 1991).

A la unidad morfológica que tiene la capacidad de separarse de la planta progenitora y establecerse dando lugar a un individuo fisiológico independiente se le da el nombre de "ramet", y este puede estar formado por uno o varios módulos. Esta terminología se ha utilizado para diferenciarlos de los individuos genéticos, surgidos a partir de un cigoto, llamados "genets". Un genet puede dar lugar a un número variable de ramets (Harper y White, 1974; Harper, 1981). En las especies en las que la integración fisiológica no es prolongada existen mayores posibilidades de formación de ramets, lo cual, como se verá más adelante, tiene consecuencias ecológicas importantes (Harper, 1985)

Si uno o varios módulos sufren un daño, no se pone en peligro la sobrevivencia de todo el genet cuando la integración fisiológica entre los módulos es baja. Los recursos son obtenidos y producidos por cada módulo, lo que evita que los módulos improductivos se mantengan a expensas de otros. Es decir, la baja integración fisiológica reduce el riesgo de muerte del genet si los factores de mortalidad actúan preferentemente a nivel de sus módulos (Hutchings y Bradbury, 1985; De Steven, 1989).

Cuando existe una alta integración fisiológica entre los módulos de un organismo, éstos son menos sensibles a las limitaciones de recursos que actúan con diferentes intensidades a nivel de cada módulo. La alta integración fisiológica puede resultar ventajosa en cierto tipo de ambientes, como en aquellos en donde las perturbaciones son poco frecuentes y predecibles

(Hutchings y Bradbury, 1985).

La producción de módulos y, por lo tanto, la formación de ramets, son parte de los procesos de crecimiento de una planta. Sin embargo, en ocasiones se utiliza la expresión "reproducción vegetativa" para hacer referencia a la formación de ramets, i.e. a la clonación, por el hecho de que implica la producción de unidades fisiológicas independientes (Caswell, 1985). Finalmente, el término que se utilice para designar a la propagación vegetativa no tiene una importancia trascendental, mientras sea claro que se está haciendo referencia al proceso de acumulación de biomasa a través de la producción de tejido somático, aunque eventualmente éste sea capaz de mantener una vida fisiológica independiente (Cook, 1985).

Una planta cuenta con un "presupuesto energético" restringido en el sentido de que la cantidad de recursos que asimila y a los que puede tener acceso son limitados (Tilman, 1985). A partir de los recursos disponibles, cada planta debe asignar una cierta proporción a diferentes funciones, entre las que están el mantenimiento, almacenamiento, crecimiento y reproducción. En este sentido, existe una relación entre la cantidad de recursos que un organismo puede asignar a la reproducción sexual, por un lado, y al crecimiento vegetativo, por otro (Silvertown, 1982; Begon et al., 1986). Si se asigna una mayor proporción de energía a una actividad determinada, se hará a expensas de otras actividades (Abrahamson, 1980). El estudio de las historias de vida de las plantas se ha centrado mucho en la consideración de este balance energético entre el crecimiento y la reproducción, el cual, sin embargo, está muy pobremente documentado.

Entre las plantas clonales, en las que el crecimiento puede constituir un mecanismo importante de ocupación y explotación del medio, la asignación energética a esta actividad suele ser alta. La colonización a través de semillas llega a ser muy esporádica (Callaghan, 1976; Peñalosa, 1983; Harper, 1985; Maun, 1985), lo cual puede tener como consecuencia que la variabilidad genética a nivel poblacional sea reducida (ver, sin embargo, Soane y Watkinson, 1979). En ciertos casos solamente sobreviven unos cuantos genotipos que, generalmente, son aquellos que logran establecerse durante las primeras etapas de la colonización, cuando la competencia es baja, y que han probado ser exitosos en un ambiente determinado (Hartnett y Bazzaz, 1985). Los riesgos de muerte para las plántulas son mayores que para los ramets, ya que el "cuidado parental" que recibe un ramet (a través de su contacto con la planta progenitora) durante la formación de las raíces y las hojas que le confieren autosuficiencia asegura, en gran medida, su establecimiento (Hutchings y Bradbury, 1985). Los ramets son competidores eficientes que reducen la disponibilidad de sitios seguros para la germinación, así como de recursos y espacio para las plántulas recién emergidas. Esto contribuye al mantenimiento de una variabilidad genética reducida en poblaciones de plantas clonales (Lovett-Doust, 1981a; Hutchings y Bradbury, 1985).

Sin embargo, aún entre los módulos de un mismo genet es posible que exista una cierta variabilidad genética, ya que pueden ocurrir mutaciones somáticas a nivel de las células meristemáticas que dan lugar a cada módulo. En este sentido, la reproducción sexual puede no ser la única fuente de variabilidad

y aún una metapoblación de módulos provenientes de un mismo genotipo podría tener una cierta capacidad de respuesta ante las presiones de selección del medio (Buss, 1985; Caswell, 1985). Sin embargo, la importancia ecológica y evolutiva de esta variabilidad no está documentada.

En los últimos años, el estudio de la demografía modular de plantas clonales ha sido intenso y ha proporcionado un enfoque metodológico y conceptual de gran importancia en lo que se refiere al análisis de las historias de vida de las plantas (Sarukhán y Harper, 1973; Sarukhán y Gadgil, 1974; Callaghan, 1976, 1984; Bazzaz y Harper, 1977; Borchert, 1978; Abul-Fatih y Bazzaz, 1980; Keddy, 1981; McNeilly, 1981; Lovett-Doust, 1981a; Platt, 1981; Garbutt y Bazzaz, 1983; Hartnett y Bazzaz, 1983, 1985; Peñalosa, 1983; Turkington, 1983; Bazzaz, 1984; Jones, 1985; Evans, 1988, 1991).

En este sentido, se ha realizado una gran cantidad de trabajo con especies de dunas costeras. Algunas de las que han recibido mayor atención han sido Carex arenaria (Noble et al., 1979; Tietema, 1981; Noble y Marshall, 1983), Vulpia fasciculata (Mack y Harper, 1977; Watkinson, 1982) y algunas especies del género Ammophila (Greig-Smith et al., 1947; Huiskes y Harper, 1979; Disraeli, 1984; Maun, 1985). Estos estudios se han desarrollado básicamente en zonas templadas.

2. La especie en estudio.

Schizachyrium scoparium Michx. var. littoralis (Nash) Hitchc. es una gramínea perenne de dunas costeras. Su distribución geográfica abarca zonas tropicales y zonas templadas del este de Norteamérica. Su límite meridional se encuentra en las costas del Golfo de México, en los estados de Veracruz, Tabasco y Campeche, y su límite septentrional llega hasta la región de los Grandes Lagos, en Norteamérica (Ackerman, 1983; Ross y Quinn, 1977). Su distribución en los sistemas de dunas de la costa del estado de Veracruz es muy generalizada. Crece en una gran variedad de microambientes, desde las zonas móviles hasta las zonas estabilizadas (Moreno-Casasola, et al., 1982), siendo más abundante en estas últimas.

S. scoparium var. littoralis crece mediante la formación de macollos (o conjuntos de vástagos) erectos, robustos y compactos de tamaño variable. La altura de los macollos adultos varía entre los 40 y 90 cm y su diámetro depende del número de vástagos. Un macollo reproductivo puede medir entre 30 y 100cm (o más) de diámetro. Se ha observado la producción de macollos a través de estolones o tallos postrados de longitud variable (desde 5cm hasta 1m), los cuales juegan un papel importante en la colonización de los microsítios que rodean a los macollos progenitores.

Sus inflorescencias son racimos espigados. Aunque los macollos son perennes, los vástagos son monocárpicos. Cada vástago puede producir una inflorescencia que puede dar lugar a un número

variable de frutos. La floración se da durante el otoño en los sistemas de dunas de la región central del estado de Veracruz, presentando un máximo de floración entre octubre y noviembre y de fructificación en los meses de diciembre y enero (Castillo, 1981). La dispersión de los frutos se lleva a cabo a través del viento, durante la época de nortes.

En la Figura I.1 se muestra la estructura general y la forma de crecimiento de S. scoparium, señalando algunas de las estructuras a las que se hará referencia en los siguientes capítulos.

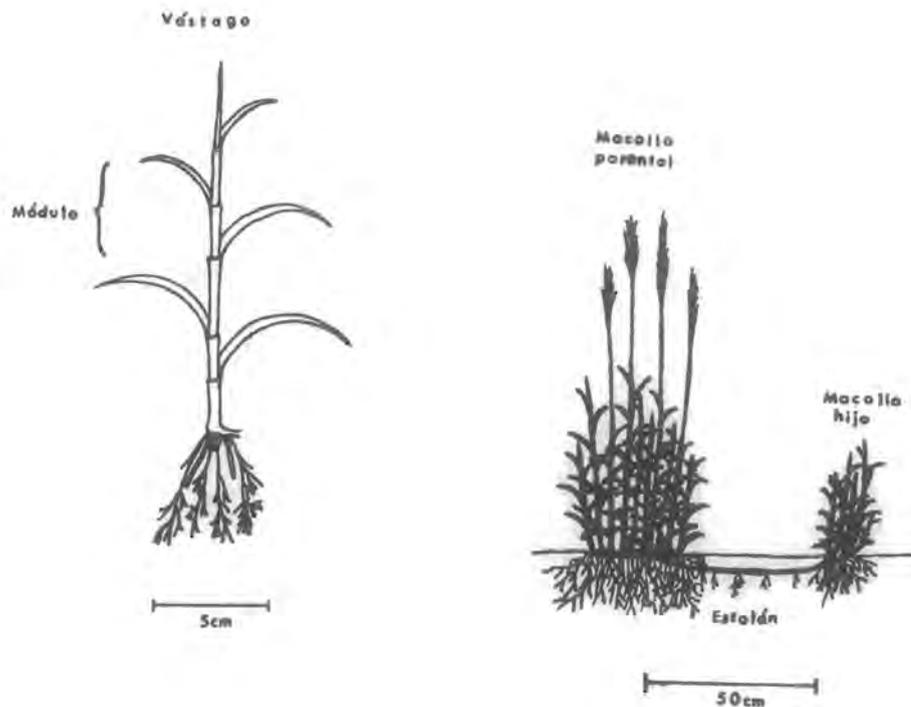


Figura I.1. Estructura general y forma de crecimiento de Schizachyrium scoparium var. littoralis

3. Caracterización de la zona de estudio.

Introducción.

Dentro de la heterogeneidad que caracteriza a los sistemas de dunas costeras, pueden distinguirse diversos microambientes como son los brazos, las cimas, las pendientes de barlovento y sotavento y las hondonadas (Ranwell, 1972; Chapman, 1976; Doing, 1985; Moreno-Casasola, 1982; Moreno-Casasola, 1986). Además, en un sistema de dunas hay grandes diferencias en términos del grado de estabilización dado por la cobertura vegetal. Generalmente se observa un gradiente de menor a mayor grado de estabilización de la playa hacia tierra adentro. Por otro lado, la playa en sí constituye un microambiente específico, ya que las condiciones que predominan en estas zonas son, en algunos aspectos, muy diferentes con respecto al interior de los sistemas de dunas (Moreno-Casasola, et.al., 1982).

El sustrato arenoso de las dunas juega un papel fundamental en la caracterización ecológica de estos ambientes. La humedad es reducida ya que el agua de lluvia, aunque sea abundante durante algunas épocas del año, pasa rápidamente a las capas inferiores del sustrato a causa de la poca capacidad de retención que tiene la arena. Sin embargo, algunos autores (Pavlik, 1984) sostienen que los potenciales de agua no son tan reducidos a poca profundidad bajo la superficie de suelo, lo cual hace de las dunas ambientes más húmedos de lo que se creía. Otros autores opinan que, más que la escasez de agua, la baja disponibilidad de nutrimentos es un factor fuertemente limitante para el

crecimiento de las plantas (Pemadasa y Lovell, 1975; Ernst, 1983; Kachi e Hirose, 1983; Kellman y Roulet, 1991). El rango de fluctuación de la temperatura en la superficie del suelo es muy amplio (Moreno-Casasola, 1982); el sustrato es móvil y tanto la composición del suelo, como la cercanía con el mar, provocan concentraciones salinas elevadas. Estas condiciones son toleradas por un número reducido de especies vegetales, lo que determina el tipo de vegetación característica de estos sistemas.

El Morro de la Mancha.

El presente trabajo se realizó de mayo de 1988 a noviembre de 1990 en El Morro de la Mancha, un sistema de dunas parabólicas que se encuentra en los terrenos de la Estación Biológica del Instituto de Ecología A.C (Figura I.2.a). La estación se localiza aproximadamente a 60 km al norte de la Ciudad José Cardel, en la zona central del estado de Veracruz (19°22'40''longitud oeste y 19°36'latitud norte). En las zonas circundantes existen comunidades de diferentes tipos, como manglares, terrenos de cultivo (cañaverales principalmente), selva mediana y una laguna costera. En este sistema de dunas se encuentran representados una gran cantidad de microambientes.

La región presenta un clima del tipo A_{w_2} , es decir, cálido húmedo con lluvias en verano (García, 1988). Las temperaturas promedio máxima y mínima anuales son de 34 y 16°C respectivamente. La temperatura media anual fluctúa entre los 22 y 26°C. La precipitación oscila entre 1200 y 1500 mm anuales (Gómez-Pompa, et al. 1972). En la Figura I.2.b se presentan algunas de las características climáticas de la región, según los

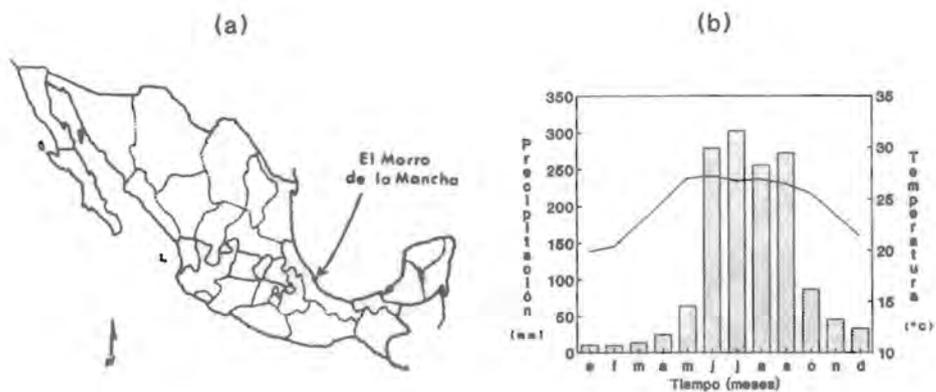


Figura 1.2 Localización (a) y características climáticas (b) de la zona de estudio. Se representan los datos de temperatura y precipitación promedio para los años de 1979 a 1986.

Fuente: Estación climatológica de Laguna Verde.

datos promedio de 1979 a 1986 obtenidos en la estación climatológica de Laguna Verde (a 12 Km de la zona de trabajo).

La distribución anual de la precipitación determina fuertemente las características climáticas de la región. Alrededor del 86% de la precipitación anual se presenta durante el verano. Por otro lado, durante parte del otoño y el invierno son comunes los llamados "nortes", que son fenómenos meteorológicos característicos de las costas del Golfo de México. Estos consisten de masas de aire polar que llegan hasta estas latitudes a gran velocidad y que pueden provocar perturbaciones importantes como mareas altas y gran movimiento de la arena (Moreno-Casasola, 1982). En la región de El Morro de la Mancha sólo aportan entre el 5% y el 10% de la precipitación anual (según los datos de la estación climatológica de Laguna Verde). Por último, el final del invierno y la primavera se caracterizan por ser una temporada muy seca. Es por esto que a lo largo del trabajo se hablará de "temporadas" o "épocas", más que de meses o estaciones, que reflejan las características del clima cuyos efectos son determinantes sobre el comportamiento de las plantas. Estas épocas se han definido de la siguiente manera:

- a) Época de Lluvias: Junio, julio, agosto y septiembre.
- b) Época de Nortes: Octubre, noviembre, diciembre y enero.
- c) Época de Secas: Febrero, marzo, abril y mayo.

El objetivo de esta fase del estudio fue el de describir y cuantificar algunos parámetros del ambiente de las dunas costeras a través del tiempo y en microambientes con diversos grados de estabilidad.

Metodología.

Descripción general de las zonas de trabajo.

Se eligieron tres zonas de trabajo en el sistema de dunas. A continuación se detallan las características de cada una de ellas:

a) Zona Móvil - Presenta una cobertura vegetal muy escasa y poco densa, por lo que la movilidad del sustrato es muy alta. Las perturbaciones más frecuentes en este tipo de microambientes están dadas precisamente por el movimiento de la arena. Este fenómeno se da en mayor medida durante los meses de otoño e invierno, durante los cuales se presentan los "nortes". La zona que se eligió para representar este microambiente es la pendiente interna de una duna parabólica con dirección NNE. Es una pendiente relativamente suave (entre 5 y 10°), que presenta incluso algunas zonas planas. Se localiza aproximadamente a 150m de la línea de mareas hacia tierra adentro.

b) Zona semimóvil - El nivel de cobertura vegetal que presenta es relativamente mayor en comparación con el de la zona móvil, por lo que el movimiento del sustrato es moderado. El número de especies que se establecen en este microambiente es ligeramente mayor que en las zonas móviles, pero la diferencia está dada básicamente por el hecho de que la vegetación es más densa. La zona elegida en este caso es también la pendiente interna (de alrededor de 20°) de una duna parabólica con dirección NNE, que se encuentra aproximadamente a 150m de la línea de mareas y presenta un nivel intermedio de estabilización.

c) Zona estabilizada - La cobertura vegetal que presenta la zona elegida para representar este microambiente es abundante y densa, de tal manera que el porcentaje de arena descubierta es mínimo y la movilidad del sustrato es prácticamente nula. En general, estos microambientes se encuentran representados por pastizales arenosos en los que se establecen un gran número de especies. Para este trabajo, se eligió una hondonada seca, sin pendiente, que colinda con la pendiente de sotavento de una duna estabilizada, aproximadamente a 250m de la línea de mareas hacia tierra adentro.

+ Movimiento de la arena:

Se colocaron ocho varillas de acreción de 1.20m de longitud (60cm bajo la superficie de la arena y 60cm hacia arriba) en puntos al azar a lo largo de cada zona de trabajo. Cada varilla se encontraba marcada, con una escala en centímetros, hacia abajo y hacia arriba de la marca del cero. Las varillas se enterraron en la arena hasta el nivel de la marca del cero y en la siguiente fecha de observación se medía la cantidad de arena que se había depositado o que había sido erosionada en ese punto, según la distancia de la superficie de la arena a la marca del cero. Una vez realizada la medición, cada varilla se volvía a colocar con el nivel de la arena en la marca del cero. Los datos de movimiento de arena se tomaron mensualmente durante dos años (de julio de 1988 a julio de 1990).

+ Composición del suelo:

Con el objeto de evaluar los cambios temporales en las características del suelo, se tomaron muestras de suelo en tres

momentos a lo largo de un año: época de lluvias (julio de 1988), época de nortes (enero de 1989) y época de secas (mayo de 1989). En cada fecha de muestreo se tomaron cuatro muestras de aproximadamente 500g en puntos determinados al azar en cada zona. Se incluyeron muestras de suelo de una zona cercana a la playa en la que se realizaron algunos de los experimentos del presente estudio. Las muestras fueron tomadas desde la superficie hasta una profundidad de 10 cm y colocadas en bolsas de plástico negro para ser pesadas inmediatamente en fresco. Posteriormente fueron secadas en un horno a 100°C durante 48 horas y vueltas a pesar para determinar su peso seco y calcular el porcentaje de humedad. Después se tamizaron en una malla de 2mm de apertura y se enviaron al Laboratorio de Análisis Químicos del Centro de Ecología, UNAM, para su posterior análisis. Las técnicas utilizadas para la determinación de cada una de los parámetros edáficos analizados fueron las siguientes:

- Materia orgánica: Método de Walkley & Black (1947) (Jackson, 1984).
- Cationes: Extracción con solución de Melich. Determinados en absorción atómica con equipo Perkin Elmer 2380 (Jackson, 1984).
- pH: relación 1:2.5 en agua (Jackson, 1984).
- Fósforo asimilable (PO₄): Método industrial 237-72A, Technicon Autoanalyzer II (Jackson, 1984)
- Fósforo total (P.T.) y Nitrógeno total (N.T.): determinados por digestión ácida con ácido sulfúrico por el Método Industrial 334-74 W/B, Technicon Autoanalyzer II (Jackson, 1984).

Los resultados fueron analizados a través de un Análisis de Varianza de una vía con el objeto de detectar si había un efecto

de la fecha de colecta, ya que interesaba saber si cada zona era relativamente estable a través del tiempo con respecto a sus características edáficas. En aquellos parámetros en los que no se detectó variación en el tiempo, se utilizaron los resultados de las 12 muestras tomadas en cada zona (cuatro por fecha de colecta) para realizar otro Análisis de varianza de una vía con el objeto de detectar diferencias entre las zonas de colecta,

Cuando se detectó que existía una variación significativa de cierto parámetro edáfico a través del tiempo, la comparación entre zonas se hizo a través de Análisis de varianza para cada fecha por separado. En todos los casos en los que los análisis de varianza detectaron diferencias significativas ($p < 0.05$), se realizaron pruebas de Scheffe de rango múltiple con el objeto de encontrar grupos homogéneos entre los promedios sometidos al análisis. Se utilizó el paquete estadístico Statgraphics para microcomputadoras PC-IBM.

+ Estructura y composición de la vegetación en las zonas de trabajo:

En cada zona se eligieron dos cuadros de 10x10m, en dos áreas en las que la vegetación se distribuía más o menos homogéneamente y representaba, a grandes rasgos, la fisionomía del microambiente en cuestión. Se muestreó la vegetación incluida en estos dos cuadros, cuantificando el porcentaje de arena descubierta, el número de especies presentes y sus abundancias o coberturas relativas según la escala de Braun-Blanquet modificada por Westhoff y van der Maarel (1978).

Resultados.

En la Figura I.3 se encuentra el resumen de los resultados de las mediciones del movimiento de la arena en cada zona de trabajo. La erosión y la acumulación de arena se cuantificaron por separado. Cada barra en la parte positiva del eje de las ordenadas, representa el total de arena acumulada a partir de los datos de las estacas de esa zona en las que hubo acumulación. Cada barra en la parte negativa del eje de las ordenadas, es el total de arena erosionada a partir de los datos de las varillas de esa zona en las que hubo erosión para un mes determinado. Como se observa en la gráfica, cada una de las zonas de trabajo presenta diferentes niveles de movimiento de arena. Durante los meses de otoño e invierno correspondientes a la época de nortes, se observa que el movimiento de arena es más intenso, sobre todo en la zona móvil.

En las Tablas I.1 y I.2 se encuentran los resultados de los diversos parámetros edáficos analizados. Los resultados de los análisis estadísticos se encuentran incluidos en las tablas a través de letras. La mayor parte de los parámetros edáficos no variaron significativamente según la fecha de colecta (Tabla I.1). Entre estos parámetros, la variación entre zonas tampoco fue importante: únicamente el contenido de materia orgánica y de magnesio mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$) según la zona de colecta. La materia orgánica resultó ser más abundante en la zona estabilizada que en la zona móvil, y el magnesio más abundante en la playa que en la zona estabilizada.

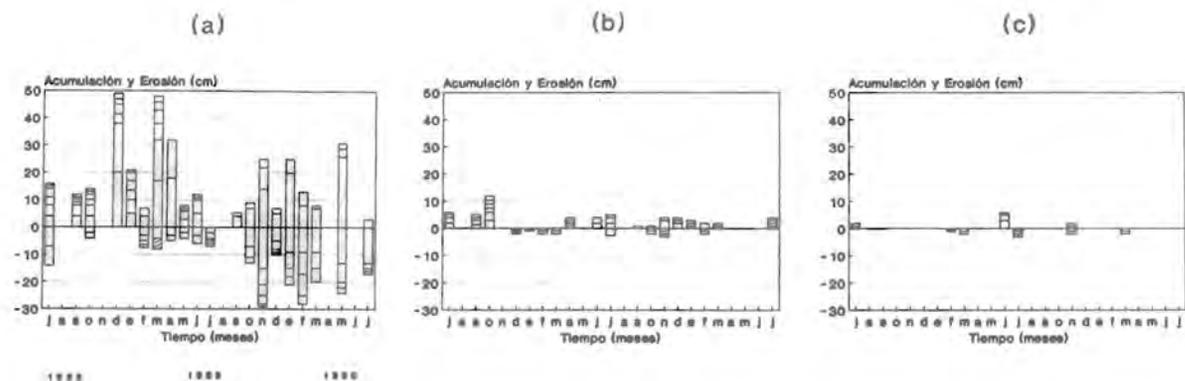


Figura 1.3. Movimiento de la arena durante dos años en las zonas móvil (a), semimóvil (b) y estabilizada (c). Las barras representan la suma de la acumulación y erosión de la arena medida en ocho puntos en cada zona. Cada barra se encuentra dividida indicando el movimiento de arena medido en las diferentes varillas colocadas en las zonas de trabajo.

Los parámetros edáficos que mostraron diferencias significativas según la fecha de colecta se encuentran en la Tabla I.2. Sin embargo, la comparación entre las distintas zonas de colecta mostró que sólo el contenido de humedad fue significativamente mayor ($p < 0.05$) en la zona móvil que en la zona estabilizada, aunque sólo en las muestras tomadas durante la época de secas (mayo de 1989). Los demás parámetros no mostraron diferencias entre zonas. La variación del contenido de potasio, calcio y sodio en el suelo a través del tiempo, resultó ser estadísticamente significativa sólo en algunas zonas. En todas las zonas y épocas el contenido de nutrimentos es muy bajo.

Tabla I.1. Caracterización edáfica de las cuatro zonas de trabajo. Sólo se incluyen los parámetros edáficos que no mostraron variación en el tiempo. Los números entre paréntesis corresponden a la desviación standard. Las diferentes letras en las columnas indican la existencia de diferencias significativas en los promedios obtenidos entre las zonas muestreadas; las columnas en las que no hay letras son aquellas en las que no se observaron diferencias significativas entre zonas (ANOVA, Scheffe, $p < 0.05$).

Zona de Muestreo	pH	Materia Orgánica (%)	Ng (ppm)	PO ₄ (ppm)	P, Y. (ppm)	N.T. (ppm)
Playa	8.21 (0.17)	0.187 (0.09)	54.0 (7.7)	0.46 (0.9)	430.8 (144.3)	99.2 (68.8)
Móvil	8.32 (0.20)	0.106 (0.06)	44.2 (8.9)	0.81 (2.0)	446.1 (73.54)	82.0 (42.5)
Seminóvil	8.27 (0.21)	0.157 (0.11)	43.6 (8.6)	0.51 (0.4)	551.4 (182.6)	65.3 (40.9)
Estabilizada	8.26 (0.17)	0.210 (0.08)	36.5 (12.6)	1.49 (2.0)	464.4 (102.2)	91.3 (40.4)

Tabla I.2. Caracterización edáfica de las cuatro zonas de trabajo. Sólo se incluyen los parámetros edáficos en los que se observó variación en el tiempo. Las diferentes letras en un renglón (a,b) indican la existencia de diferencias significativas en los promedios entre fechas de colecta para el parámetro indicado. Los subíndices (x,y) en una columna indican la existencia de diferencias significativas en los promedios obtenidos entre las zonas muestreadas (ANOVA, Scheffe, $p < 0.05$).

Zona de Muestreo	H ₂ O (%)			K (ppm)			Ca (ppm)			Na (ppm)		
	Jul	Ene	May	Jul	Ene	May	Jul	Ene	May	Jul	Ene	May
Playa	a	b	b									
	4.2	0.56	0.58	154	222	199	3278	3060	3318	142	153	151
			xy									
Móvil	a	b	b				ab	a	b			
	5.2	0.52	0.84	194	266	185	3362	3434	2736	137	130	131
			x									
Seminóvil	a	b	b	a	b	ab						
	5.1	0.47	0.75	144	295	178	3361	3033	3280	124	151	127
			xy									
Estabilizada	a	b	b							a	b	ab
	5.6	0.58	0.46	152	190	276	3352	3388	3274	127	148	136
			y									

En la Tabla I.3 se encuentran una descripción muy general de la fisionomía de cada una de las zonas de trabajo en términos de las especies dominantes, el porcentaje de arena descubierta y el número de especies presentes. Como se observa, el número de especies aumenta y el porcentaje de arena descubierta disminuye al aumentar el grado de estabilidad. S. scoparium es un elemento importante de la vegetación de todas las zonas.

Tabla I.3. Descripción general de la vegetación en cada zona de trabajo a partir de un muestreo realizado con dos cuadros de 10x10 m. Las especies dominantes de cada zona se encuentran listadas en orden descendiente de abundancia.

	Zona Móvil	Zona Semimóvil	Zona Estabilizada
% de arena descubierta	50%	25%	10%
No. especies presentes	6	7	16
Especies dominantes	<u>Chamaecrista chamaecristoides</u> <u>Schizachyrium scoparium</u> <u>Pectis natureioides</u>	<u>Schizachyrium scoparium</u> <u>Chamaecrista chamaecristoides</u> <u>Trachypogon gouvii</u>	<u>Schizachyrium scoparium</u> <u>Aristida adscensionis</u> <u>Pectis natureioides</u>



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

II. EL CRECIMIENTO VEGETATIVO COMO FORMA DE COLONIZACION A LO LARGO DE UN GRADIENTE SUCESIONAL.

Introducción.

Las dunas costeras son ecosistemas que presentan una alta heterogeneidad ambiental (van der Maarel, 1966; Ranwell, 1972; Chapman, 1976; Moreno-Casasola, 1982; Doing, 1985) dada, en gran medida, por las diferencias en la movilidad del sustrato y relacionadas, a su vez, con la cobertura vegetal. Las características topográficas de cada microambiente determinan, en gran medida, las condiciones físicas que prevalecerán en él (Moreno-Casasola, 1982, 1986). Además, en un sistema de dunas existen zonas con diferentes grados de estabilidad: hay zonas móviles en las que una gran proporción de la superficie es arena descubierta y cuentan con una vegetación poco densa; otras zonas, por el contrario, se encuentran prácticamente estabilizadas, ya que presentan una cobertura vegetal mucho más densa y el movimiento del sustrato es mínimo (Moreno-Casasola et al., 1982, 1986). Entre estos dos extremos es posible distinguir zonas con grados intermedios de estabilidad en relación con la movilidad del sustrato y la densidad de su cobertura vegetal.

Los microambientes con diferentes grados de estabilidad representan, en realidad, diferentes etapas o estadios sucesionales que se presentan de manera simultánea en un mismo sistema de dunas. De hecho, el estudio de estas "secuencias espaciales" en sitios adyacentes, ha constituido un enfoque utilizado con frecuencia en el análisis de los procesos

sucesionales para inferir los cambios temporales que se dan en las comunidades naturales (Drury y Nisbet, 1973). El avance de los procesos sucesionales a través del tiempo lleva a la modificación las condiciones tanto físicas como bióticas. De manera análoga, estos cambios se dan también a través de gradientes espaciales, ante los que los organismos responden tanto en una escala de tiempo ecológico como evolutivo (Pickett, 1976).

Los cambios que ocurren conforme avanzan los procesos sucesionales provocan modificaciones en la dinámica de las poblaciones así como en la estructura de las comunidades. El cambio en las condiciones ambientales da lugar a la variación de ciertos procesos poblacionales, como el establecimiento y la mortalidad, lo cual tiene consecuencias a nivel de la estructura y composición específica de la comunidad. Incluso, se ha propuesto que la sucesión puede ser analizada como el resultado de los procesos poblacionales de las especies que conforman a las comunidades de las diferentes etapas serales (Peet y Christensen, 1980).

La posición de una especie a lo largo de un gradiente espacial o temporal estará determinada por diversos aspectos de su biología. Las condiciones físicas y bióticas en cada parte del gradiente pueden llegar a ser muy diferentes unas de otras y la posibilidad de cada organismo para enfrentarlas con éxito estará fuertemente determinada por las características de su historia de vida, como la longevidad, el momento de la reproducción y la proporción de energía asignada a diferentes actividades como la reproducción y el crecimiento (Pickett, 1976).

Entre los principales cambios que ocurren conforme avanza la sucesión y que tienen un efecto decisivo sobre las características de historia de vida que se ven favorecidas por la selección natural, es necesario mencionar el efecto y las consecuencias de las perturbaciones. La capacidad para amortiguar los efectos de las perturbaciones se incrementa durante el curso de la sucesión. El efecto de ciertos factores físicos suele ser más severo en comunidades sucesionales tempranas que en comunidades tardías (Drury y Nisbet, 1973).

Lo anterior tiene como consecuencia que los factores de mortalidad sean de naturaleza distinta en cada etapa del proceso sucesional. El efecto de las perturbaciones puede ser más severo durante las primeras etapas de la sucesión. Estas constituyen factores de mortalidad importantes y generalmente independientes de la densidad. Las características de historia de vida que resultan favorables bajo estas condiciones son, entre otras, la posibilidad de dejar un alto número de descendientes en el menor tiempo posible, de tal manera que aunque los organismos adultos mueran, la población permanezca a través de su progenie (Stearns, 1976).

En fases más avanzadas de la sucesión, las comunidades tienen una mayor capacidad para amortiguar el efecto de las perturbaciones. Sin embargo, la densidad creciente de la cobertura vegetal se transforma gradualmente en un factor de presión (Drury y Nisbet, 1973; Pickett, 1976; Bazzaz, 1979; Peet y Christensen, 1980). Las interacciones entre especies o entre organismos de una misma especie, pueden llegar a constituir un

factor determinante de la dinámica de la vegetación. Las presiones de selección adquieren un carácter densodependiente en el que las relaciones competitivas tienen un papel primordial (Horn, 1976; Boyce, 1984). Las historias de vida que se ven favorecidas en estos ambientes son aquellas con mayor capacidad competitiva.

En el estudio de la evolución de las historias de vida, uno de los enfoques que ha prevalecido por mucho tiempo y que ha arrojado resultados interesantes, ha sido precisamente el análisis de las presiones de selección que operan durante las diferentes fases de la sucesión, moldeando las historias de vida y logrando su adaptación a condiciones ambientales específicas (MacArthur y Wilson, 1967; Solbrig, 1971; McNaughton, 1975; Stearns, 1976). En este sentido, la teoría de selección r y K propuesta por MacArthur y Wilson (1967), fue de los primeros intentos por entender y clasificar la gran variedad de historias de vida que se presentan en la naturaleza.

La teoría de la selección r y K constituye una clasificación de historias de vida contrastantes en términos de las presiones de selección que han llevado a su evolución. Esta teoría propone un modelo de selección natural densodependiente (Boyce, 1984; Patridge y Harvey, 1988) que compara poblaciones colonizadoras con poblaciones establecidas. Este enfoque ha generado polémica en las últimas décadas y ha abierto el camino para la especulación y el estudio de una serie de aspectos que han enriquecido la ecología contemporánea.

Las historias de vida se definen por una serie de rasgos o características poblacionales que han evolucionado como resultado de una respuesta adaptativa ante un conjunto de presiones de selección (Stearns, 1976). Esta evolución se ha dado, en gran parte, en respuesta al impacto de diversos ambientes sobre la sobrevivencia y la fertilidad en clases de edad particulares, es decir, a partir del efecto del ambiente sobre los procesos demográficos (Patridge y Harvey, 1988).

Los estudios sobre historias de vida han sido típicamente comparativos y han tenido dos tipos de enfoques: por un lado, se han comparado rasgos de la historia de vida de diferentes taxa (McNaughton, 1975; Schmid, 1984) y, por otro, se han hecho comparaciones entre poblaciones o subpoblaciones de la misma especie (Solbrig, 1971; Gadgil y Solbrig, 1972). Este último enfoque permite analizar rasgos básicos de la biología de una especie que pueden estar limitando o determinando su conjunto de respuestas ante las presiones de selección. Al comparar diferentes poblaciones de una misma especie, es posible detectar los "refinamientos" en los rasgos de la historia de vida provocados por presiones de selección que llevan a los individuos a adaptarse a diferentes circunstancias (Stearns, 1976, 1977).

Como se ha mencionado, uno de los rasgos de historia de vida que varía en respuesta a diferentes tipos de presiones de selección es la cantidad de recursos y energía que los organismos asignan al crecimiento y a la reproducción (Abrahamson, 1980). En este sentido, pueden darse variaciones intraespecíficas que tendrán consecuencias ecológicas importantes en términos de la dinámica poblacional y de los mecanismos de colonización del

medio. que a su vez afectarán la estructura y composición de la vegetación. La ocupación del espacio y la explotación de nuevos micrositios puede darse por medio del establecimiento de plántulas a partir de semillas, o bien a través de la expansión vegetativa de individuos ya establecidos. La contribución relativa de estos procesos tiene importancia desde el punto de vista evolutivo, ya que juega un papel fundamental en la determinación de la estructura genética de las poblaciones.

En las plantas el crecimiento vegetativo ocurre a través de la producción reiterada de unidades morfológicas similares llamadas módulos (White, 1980; 1984). En las gramíneas, una serie de módulos (la hoja con su respectiva yema axilar y su entrenudo) producen lo que se conoce como vástago. Algunas gramíneas son de crecimiento amacollado, siendo los macollos un conjunto de vástagos. La producción de vástagos puede darse hacia afuera del macollo parental mediante la producción de tallos postrados, generalmente subterráneos (Langer, 1979), a partir de los cuales se producen macollos hijos (ver Figura I.1). Estos constituyen unidades de colonización, formadas por conjuntos de vástagos del mismo genet que ocupan y explotan un micrositio distinto al del macollo progenitor (Lovett-Doust y Lovett-Doust, 1982; Franco, 1986).

Schizachyrium scoparium Michx. var. littoralis (Nash) Hitchc. es una gramínea perenne que se distribuye en diversos microambientes de los sistemas de dunas del Golfo de México, desde las zonas móviles hasta las estabilizadas. Crece a través de la producción de vástagos unidos entre sí por tallos extremadamente cortos. lo que da lugar a la formación de

macollos. Empero, también forma estolones de longitud variable (de 5 a 100cm) que, a su vez, producen nuevos vástagos y eventualmente nuevos macollos, cercanos al macollo parental pero claramente diferenciables de éste. Este fenómeno es una forma importante de ocupación de espacio. En el capítulo anterior se presentó una descripción más detallada de esta especie.

El presente estudio pretende determinar la importancia de la expansión vegetativa como forma de colonización y explotación del medio en S. scoparium a lo largo de un gradiente sucesional, i.e. en microambientes de dunas costeras con diferente grado de estabilidad. El objetivo de este trabajo es determinar si existen diferencias en algunos aspectos del crecimiento y la reproducción, como parte de la historia de vida de esta especie, en relación con el nivel de estabilidad del medio.

Metodología.

El presente trabajo se llevó a cabo en el sistema de dunas de El Morro de la Mancha, Ver., en el que se eligieron tres zonas con diferente grado de estabilidad: una móvil, una semimóvil y una estabilizada. La descripción general del área de estudio así como la caracterización de cada una de estas zonas se detalló en el capítulo anterior.

En las zonas semimóvil y estabilizada se eligieron y se marcaron quince macollos de S. scoparium. En la zona móvil sólo se marcaron ocho, pues aquí la abundancia de esta especie es mucho menor que en las otras zonas y sólo se encontró un número limitado de macollos bajo estas condiciones. Se eligieron

individuos adultos de tamaño similar. No fue posible determinar la edad de los macollos, pero se tomó en cuenta que presentaran estados de desarrollo similares, es decir que fueran macollos adultos aproximadamente del mismo tamaño en altura y cobertura (es posible determinar cuándo un macollo se ha reproducido, pues se mantienen los tallos de las inflorescencias). El estado de desarrollo es un parámetro que, desde muchos puntos de vista, resulta más determinante para las plantas que la edad absoluta (Werner y Caswell, 1977; White, 1979; Harper, 1985; Caswell, 1989).

Los macollos elegidos fueron marcados con cinta plástica y se aislaron cortando los estolones que presentaban al inicio del trabajo, con el objeto de homogenizar las características de todas las unidades de estudio. Así, se partió de un solo macollo adulto en cada caso (que será llamado macollo parental) asumiéndolo como el genet inicial a partir del cual se estimaron y cuantificaron las siguientes variables:

- a) Perímetro del macollo, como una medida indirecta del número de vástagos presentes.
- b) Porcentaje estimado de tejido verde, i.e. fotosintéticamente activo (ya que una proporción de los macollos está formada por vástagos secos).
- c) Porcentaje estimado de cobertura interna, como una medida indirecta de la densidad de vástagos de un macollo (es decir, el área del macollo ocupada por vástagos).
- d) Producción de estolones y nuevos macollos
- e) Longitud y dirección de los estolones producidos.
- f) Presencia de raíces en los macollos hijos.

Los macollos nuevos se marcaron conforme fueron apareciendo y se les tomaron los mismos datos que a los macollos parentales. El registro de estos parámetros se realizó mensualmente desde mayo de 1988 hasta mayo de 1990. Además, se contaron el número de inflorescencias e infrutescencias de cada macollo, tomando en cuenta su estado fenológico. La idea de este aspecto del trabajo fue la de conocer, a grandes rasgos, el esfuerzo reproductivo (medido a través de la proporción de vástagos reproductivos por genet) de los individuos de cada microambiente.

Se realizó una regresión a partir de los valores de área, cobertura interna y número de vástagos tomados directamente en el campo para este efecto, con el objeto de estimar el número de vástagos por macollo utilizando los datos mensuales de perímetro y cobertura interna. Las regresiones se realizaron de manera independiente para cada una de las zonas de trabajo, ya que algunas características de los macollos, como su grosor y densidad de vástagos, variaron ligeramente entre zonas.

El análisis de los componentes residuales indicó que la función que más adecuadamente describe la relación es una logarítmica del tipo:

$$\begin{aligned} \log y &= m \log x + b \\ \log x &= (\log y - b) / m \\ x &= \text{antilog} ((\log y - b) / m) \end{aligned}$$

donde x = No. de vástagos

$$y = (\text{área} * \text{cobertura interna}) / 100.$$

Se eligió que la variable dependiente, y , fuera (área \times cobertura interna)/100, puesto que al ser una estimación, es en la que existe mayor fuente de error. Las medidas mensuales del perímetro de los macollos se transformaron a unidades de área; el porcentaje del área ocupado por vástagos se calculó con los datos de cobertura interna. Así, fue posible estimar el número de vástagos por macollo cada mes y , utilizando los datos de número de inflorescencias por macollo, la proporción de vástagos reproductivos en cada macollo.

Los índices obtenidos en las regresiones fueron los siguientes:

Zona Móvil	Zona Semimóvil	Zona Estabilizada
$m = 1.3473$	$m = 1.4413$	$m = 1.2554$
$b = 0.2455$	$b = 0.1312$	$b = 0.4066$
$r = 0.9530$	$r = 0.9545$	$r = 0.9621$
S.E.(m) = 0.07	S.E.(m) = 0.08	S.E.(m) = 0.12
S.E.(b) = 0.56	S.E.(b) = 0.36	S.E.(b) = 0.59
$n = 20$	$n = 20$	$n = 20$

donde m = pendiente de la recta

b = ordenada al origen

r = coeficiente de correlación

S.E. = error standard de la pendiente (m) y de la ordenada al origen (b).

n = número de observaciones

Resultados.

1) Evaluación del crecimiento. Dinámica poblacional.

En la Figura II.1 se encuentran los resultados de la producción de macollos a lo largo de dos años en las tres zonas experimentales. Los datos están expresados en términos de porcentaje de incremento de la población de macollos a partir de la población inicial, ya que el número de macollos marcados en cada zona fue diferente. Como se observa, la producción de macollos a través del crecimiento vegetativo fue mucho más activa en la zona estabilizada en comparación con las zonas móvil y semimóvil. Incluso después de dos años, la tendencia al aumento se mantuvo en la zona estabilizada.

Con respecto a la zona semimóvil, se observa un incremento en la producción de macollos, sobre todo durante los primeros siete meses. Posteriormente el número total de macollos disminuyó ligeramente y después tendió a mantenerse más o menos constante, con algunas fluctuaciones. Cabe mencionar que la disminución en el tamaño de la población de macollos no se debió únicamente a la muerte de los mismos. En muchos casos los macollos hijos fueron producidos muy cerca del macollo parental y al cabo de un tiempo se dió la producción de vástagos a lo largo del estolón, de tal manera que ambos macollos se integraron en uno solo. Este fenómeno se cuantificó por separado para diferenciarlo de los macollos que murieron. Sin embargo, en la Figura II.1 se graficó el porcentaje de incremento de la población de macollos con respecto a la población inicial tomando en cuenta el total de

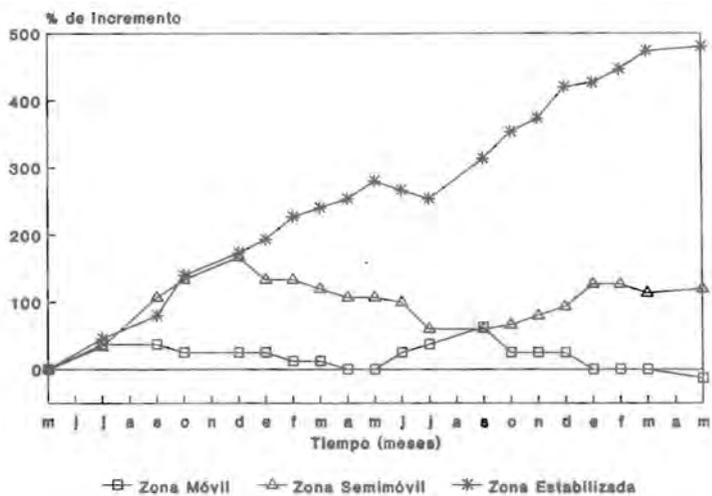


Figura II.1. Porcentaje de incremento de la población de macollos, a partir de la población inicial, en las tres zonas experimentales en el período comprendido entre mayo de 1988 y mayo de 1990.

macollos que existían en cada momento, independientemente de si los que habían desaparecido se murieron o se reintegraron. En contraste con lo que se ha observado en otras especies en las que la producción de ramets se da de manera dirigida y con una tendencia a alejarse del organismo progenitor (Bell, 1991), en S. scoparium el crecimiento de vástagos puede darse también en dirección hacia el macollo parental.

En la zona móvil se observa una tasa muy baja de producción de macollos. La población total de macollos al final del período de muestreo disminuyó con respecto al tamaño de la población inicial debido a que el movimiento de la arena en ciertas épocas del año fue un factor de mortalidad muy importante.

En la Figura II.2 se representan los nacimientos y muertes acumuladas de macollos hijos en las tres zonas experimentales, así como las fluctuaciones en el número total de macollos hijos por zona durante los dos años de muestreo. En este caso la desaparición de macollos hijos, al ser reintegrados a los macollos parentales, se ha representado por separado y se encuentra indicada bajo el título de "macollos integrados".

En la Figura II.2 puede verse que el número total de macollos hijos, aunque relativamente estable a través del tiempo, fue el resultado de un proceso dinámico de producción y muerte de macollos. En la zona estabilizada se observó una tendencia creciente en el número total de macollos hijos, ya que hubo un número muy reducido de muertes mientras que los nacimientos fueron abundantes.

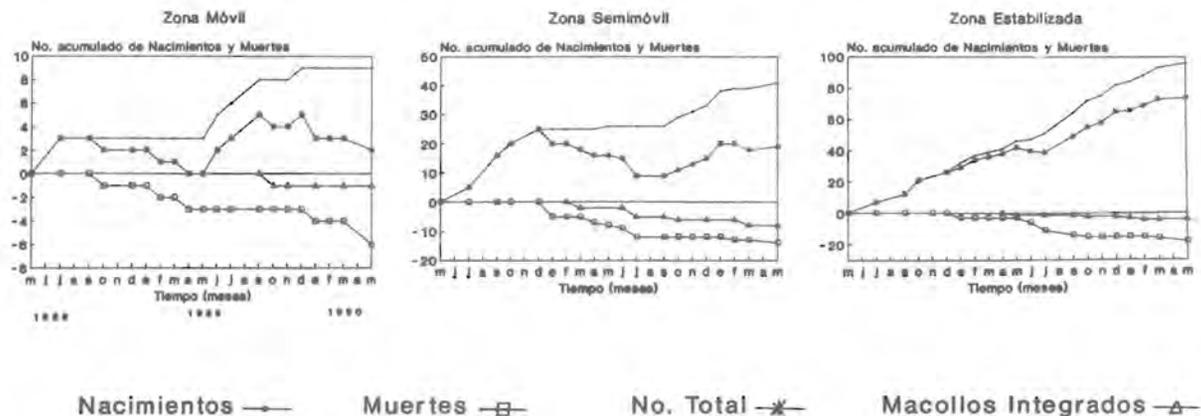


Figura II.2. Dinámica de la producción y desaparición de macollos en las zonas móvil, semimóvil y estabilizada. Nótese la diferencia en la escala del eje de las ordenadas entre las gráficas.

En la Figura II.3 se presentan, de manera relativa, los nacimientos y muertes de macollos a través del tiempo, es decir, el cambio en el número total de macollos presentes con respecto al número de macollos en el período anterior. En este caso los macollos integrados se consideraron como muertes, dado que desaparecieron como unidades de colonización diferenciables de los macollos parentales. Como el número inicial de macollos no fue el mismo en las tres zonas, los datos se presentaron como proporciones calculadas de la siguiente manera:

$$PR = (n_t - n_{t-1}) / n_t$$

donde PR = proporción relativa de incremento en el número de macollos hijos (con respecto al mes anterior)

n_t = número de macollos hijos presentes en el tiempo t

y n_{t-1} = número de macollos hijos presentes el mes anterior

En las tres zonas experimentales se presentó un máximo de producción de macollos hijos durante la primera época de lluvias (julio-agosto-septiembre de 1988), y los valores que alcanzó en las tres zonas son relativamente parecidos. La tasa relativa de crecimiento se mantuvo dentro de límites similares en las tres zonas y fue la frecuencia de valores positivos en relación a los negativos lo que marcó la diferencia entre ellas.

Todos los macollos producidos en la zona móvil durante los primeros dos meses del muestreo murieron durante las siguientes épocas de nortes y de secas. En la época de lluvias de 1989 se produjeron nuevos macollos hijos que tampoco fueron capaces de sobrevivir a las épocas de nortes y de secas del siguiente año. En contraste, la producción de macollos en la zona semimóvil, se dio de manera continua desde la primera época de lluvias (1988)

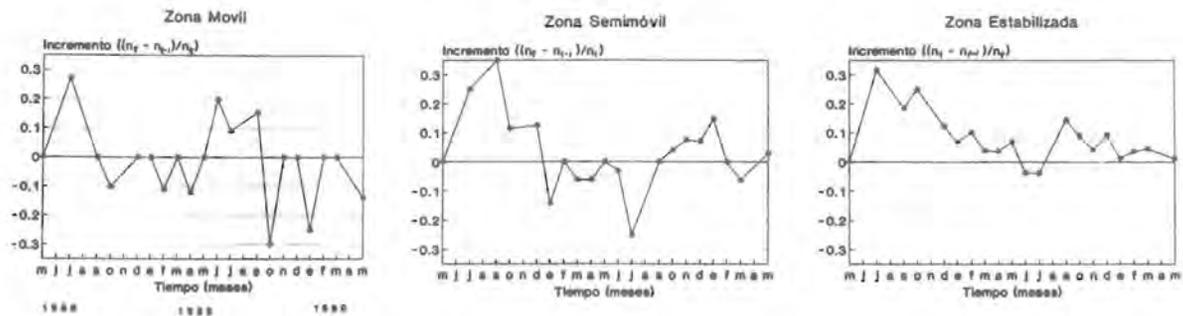


Figura 11.3. Incremento relativo en el número de macollos en las tres zonas experimentales durante dos años (cambio en el número total de macollos presentes con respecto al número de macollos en el período anterior). Las fechas de registro están representadas por asteriscos en las gráficas.

hasta la de nortes (1988/89), al final de la cual se dio la mayor mortalidad, durante la época de secas y de lluvias de 1989. Posteriormente, durante la época de nortes de 1989/90 se dio una nueva fase de producción de macollos. Por último, en la zona estabilizada la población de macollos hijos tendió siempre a aumentar, a excepción de los meses de junio y julio de 1989 en donde se observó un pequeño decremento. Sin embargo, después del máximo inicial en julio de 1988, la producción relativa de macollos disminuyó gradualmente hasta el final de la segunda época de lluvias (septiembre de 1989), cuando se presentó un nuevo incremento que siguió la misma tendencia que el año anterior.

En la Figura II.4 se presenta la sobrevivencia de las cohortes de macollos aparecidas durante las diferentes épocas a lo largo de los dos años de seguimiento (lluvias, nortes y secas). También se presentan los datos absolutos del tamaño y destino de cada una de las cohortes. Las curvas de sobrevivencia se compararon a través del análisis de Peto y Peto (en Pyke y Thompson, 1986), que consiste en una prueba de X^2 que toma en cuenta las siguientes variables:

$$LR = \frac{(d_1 - E_1)^2}{E_1} + \frac{(d_2 - E_2)^2}{E_2}$$

donde LR (logrank) = valor de X^2

d_j = suma de todas las muertes observadas en la cohorte j

E_j = número esperado de muertes en la cohorte j , basado en la mortalidad de cada intervalo y en la proporción de sobrevivientes.



Figura II.4. Curvas de supervivencia de las cohortes aparecidas durante diferentes épocas en el período de mayo de 1988 a mayo de 1990. Las curvas de supervivencia que son estadísticamente similares se encuentran señaladas con letras en las tablas de datos.

E_j se calcula como la sumatoria de $D_j(p_{j1})$.

donde D_i = suma de las muertes de las dos cohortes en el intervalo de tiempo i

p_{j1} = sobrevivencia proporcional de los individuos de la cohorte j en el intervalo i

A su vez, p_{j1} se calcula como la proporción s_{j1}/S_1 .

donde s_{j1} = número de individuos vivos en la cohorte j al principio del intervalo i

S_1 = suma de los individuos vivos en ambas cohortes al principio del intervalo i

Las comparaciones entre las curvas de sobrevivencia se realizaron independientemente, primero entre todas las cohortes correspondientes a diferentes épocas en una misma zona, y posteriormente entre las cohortes de diferentes zonas correspondientes a la misma época. Los resultados indican que existen diferencias significativas ($p < 0.05$) entre la mayor parte de las curvas (ver apéndice 1). Las únicas curvas entre las que no se encontraron diferencia significativas se encuentran señaladas con letras en la Figura II.4 y fueron las siguientes:

En la zona semimóvil: cohorte de lluvias de 1988 vs. cohorte de nortes de 1988/89.

En la zona estabilizada:

cohorte de lluvias de 1988 vs. cohorte de secas de 1989

cohorte de lluvias de 1989 vs. cohorte de nortes de 1989/90

Las cohortes aparecidas durante la misma época en las distintas zonas de trabajo resultaron ser estadísticamente diferentes ($p < 0.05$ - ver apéndice 1).

Como se explicó anteriormente, se estimó el número de vástagos por macollo y el número total de vástagos marcados por zona durante cada mes del período de seguimiento. Estos datos se presentan en la Figura II.5. Como las gráficas lo muestran, a pesar de que existen diferencias entre el número de macollos producidos en cada zona (Figura II.1), el número total de vástagos fue similar, en particular entre las zonas móvil y semimóvil. En ambos casos se mantuvo con una ligera tendencia creciente a través de los dos años de muestreo, aunque al final del seguimiento existía prácticamente el mismo número de vástagos que al inicio (Figura II.5.a). La tendencia al aumento en el número total de vástagos fue mucho más clara en la zona estabilizada y al cabo de dos años se contaba con más del doble del número de vástagos que con los que se inició.

En la Figura II.5.b se muestra el número total estimado de vástagos que se encontraron formando parte de los macollos parentales durante los dos años de seguimiento. La diferencia con la gráfica anterior, es que en este caso no se incluyeron los vástagos de los macollos hijos. En la zona estabilizada el número de vástagos en los macollos parentales se mantuvo prácticamente constante, con ligeras fluctuaciones. En la zona semimóvil se observó esta misma tendencia, aunque las fluctuaciones son mucho mayores. En el caso de la zona móvil, se dieron también grandes fluctuaciones, pero con una mayor tendencia al aumento. De hecho, este fue el único caso en el que el número final de vástagos en

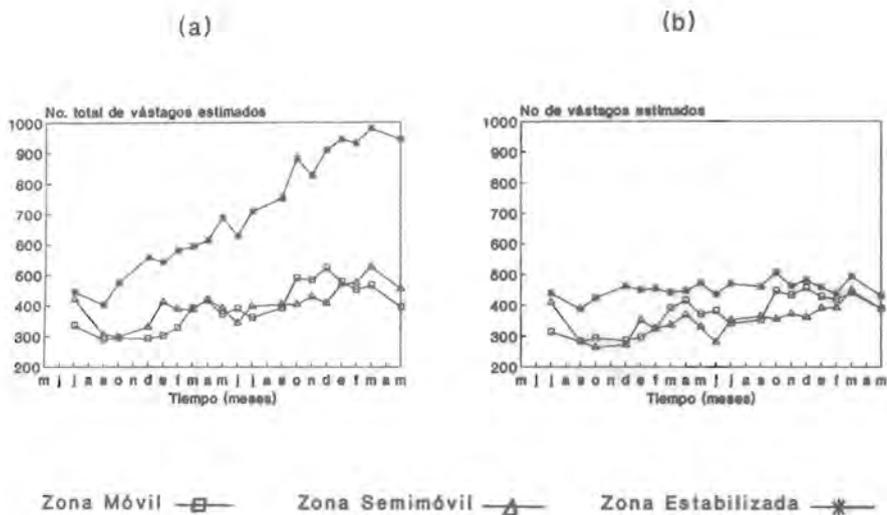


Figura II.5. Número estimado de vástagos registrados de mayo de 1988 a mayo de 1990.

(a) Número total estimado de vástagos en cada zona a través del tiempo.

(b) Número total estimado de vástagos que formaban parte de los macollos parentales.

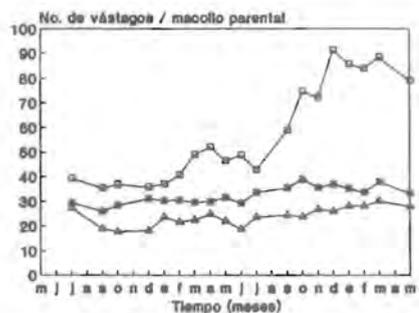
los macollos parentales fue mayor que al inicio, es decir, los macollos parentales aumentaron de tamaño.

La diferencia entre las dos gráficas, II.5.a y II.5.b, es que en el segundo caso no se incluyeron los vástagos que formaban parte de los macollos hijos. Así, al comparar las dos gráficas puede observarse que en el caso de la zona estabilizada, la producción de nuevos vástagos se dio preferentemente hacia afuera de los macollos parentales, mientras que en la zona móvil éstos aumentaron de tamaño sin que se diera una gran producción de vástagos en forma de macollos hijos.

En la Figura II.6.a se encuentra representado el número promedio de vástagos que conforman un macollo parental en cada una de las zonas de trabajo a través del tiempo. El tamaño de los macollos parentales de la zona móvil se incrementó de manera notable a través del tiempo, mientras que en la zona semimóvil y estabilizada se mantuvo prácticamente constante. En contraste, la proporción de vástagos producidos hacia afuera de los macollos parentales (Figura II.6.b) aumentó drásticamente en la zona estabilizada, mientras que esta tendencia fue más moderada en la zona semimóvil y aún menor en la zona móvil. Esta última gráfica es un reflejo de la producción de macollos hijos a través del tiempo, que se presentó en la Figura II.1.

Los macollos hijos fueron producidos a través de estolones de longitudes variables. Con el objeto de comparar la longitud promedio de los estolones por zona se realizó un Análisis de varianza de una vía. El análisis detectó diferencias significativas entre zonas ($F=6.23$, $p= 0.0025$). Se realizó

(a)



(b)



Zona Móvil —□—

Zona Semimóvil —△—

Zona Estabilizada —*—

Figura II.6. Distribución de los vástagos dentro y fuera de los macollos parentales de mayo de 1988 a mayo de 1990.

(a) Número promedio de vástagos que conforman los macollos parentales de cada zona.

(b) Proporción promedio de vástagos fuera de los macollos parentales en cada zona durante dos años.

posteriormente una prueba de rango múltiple de Scheffé (intervalo de confianza de 95%) que indicó que los estolones de la zona semimóvil son más cortos que los de la zona estabilizada (Tabla II.1). Los estolones de la zona móvil, con valores intermedios, no difieren en longitud de los de las otras dos zonas. El hecho de que la proporción de macollos hijos reintegrados a los macollos parentales haya sido mayor en la zona semimóvil, puede ser una consecuencia de que los estolones a partir de los cuales se formaron eran, en promedio, más cortos. Como se verá más adelante, esto implica formas contrastantes de explorar y explotar el medio ambiente.

Tabla II.1. Longitud promedio de los estolones de cada una de las zonas. El número entre paréntesis indica la desviación standard: N = tamaño de la muestra. Las diferentes letras (a,b) representan la existencia de diferencias significativas entre los promedios.

Zona	N	Longitud del Estolón (cm)
Móvil	9	27.33 (19.3) ab
Semimóvil	42	18.05 (17.9) b
Estabilizada	96	32.01 (22.9) a



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGÍA

En la Figura II.7 se muestra la frecuencia de producción de macollos hacia ocho diferentes direcciones. En las tablas se encuentran los valores absolutos de frecuencia y los porcentajes sobre el total de macollos producidos hacia cada dirección. Los esquemas debajo de cada gráfica se refieren a esta última variable. Se realizaron análisis estadísticos de distribuciones circulares con el objeto de probar si los macollos hijos se produjeron de manera uniforme hacia todas las direcciones. El resultado de estos análisis, según una prueba de χ^2 , indica que

la producción de macollos hijos no se dio de manera homogénea en ninguna de las tres zonas ($p < 0.01$ - ver apéndice 2).

Los ángulos promedio en cada zona, así como la medida de dispersión de la producción de macollos alrededor del círculo (r) se encuentran en la Figura II.7. Sin embargo, la prueba de Rayleigh (Zar, 1984) indicó que r es significativamente diferente de cero ($p < 0.05$ - ver apéndice 2) únicamente en las zonas móvil y semimóvil, es decir, que la magnitud del ángulo promedio es suficientemente grande como para considerar que existe una dirección promedio de producción de macollos. A través de la prueba de Watson-Williams (Zar, 1984) se compararon estos ángulos entre las zonas móvil y semimóvil para probar si eran equivalentes. Los resultados indican que el ángulo de producción de macollos hijos es significativamente diferente en ambas zonas ($p < 0.0005$ - ver apéndice 2).

En la zona móvil la producción de macollos hijos se dio preferentemente hacia el este (ángulo promedio = 94°). El 55% de los macollos fueron producidos hacia esta dirección. En la zona semimóvil, el ángulo promedio fue hacia el noreste (44°); el 66.7% de los macollos fueron producidos en la región comprendida entre el norte y el sureste. En la zona estabilizada, la producción promedio de macollos se dio también hacia el noreste (41°); en este caso, el 40.6% de los macollos se produjo entre el norte y el noreste.

El tiempo que dura la dependencia fisiológica de los macollos hijos sobre los parentales parece ser variable y quizá esté relacionada con el nivel de desarrollo de los primeros. Aunque

Zona Móvil		
Dir.	Frec.	%
N	0	0
NE	1	11.1
E	5	55.5
SE	0	0
S	1	11.1
SW	1	11.1
W	0	0
NW	1	11.1
Total	9	

Angulo Promedio = 94°
 Dirección = Este
 $r = 0.49$
 ($r = 0, p < 0.001$)

Zona Semimóvil		
Dir.	Frec.	%
N	9	21.4
NE	8	19.1
E	3	7.1
SE	6	14.3
S	4	9.5
SW	2	4.8
W	1	2.4
NW	7	16.6
Total	42	

Angulo Promedio = 44°
 Dirección = Noreste
 $r = 0.29$
 ($r = 0, p < 0.001$)

Zona Estabilizada		
Dir.	Frec.	%
N	15	15.6
NE	24	24.5
E	10	10.4
SE	7	7.3
S	13	13.5
SW	10	10.4
W	10	10.4
NW	7	7.3
Total	96	

Angulo Promedio = 41°
 Dirección = Noreste
 $r = 0.16$
 (r no difiere significativamente de 0)

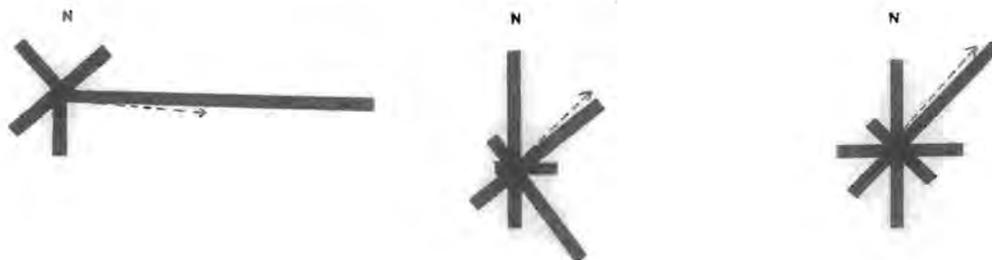
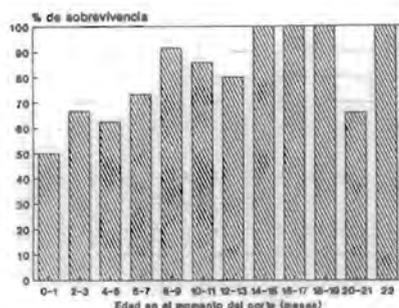


Figura II.7. Frecuencia de macollos producidos hacia diferentes direcciones en cada zona. Sobre cada diagrama se muestran los valores graficados. Los diagramas se refieren al porcentaje de macollos producidos hacia cada dirección.
 ----> = ángulo promedio

los estolones no desaparecen físicamente en mucho tiempo, es posible que la integración fisiológica cese una vez que el macollo hijo ha alcanzado un cierto desarrollo, i.e. cuente con raíces y hojas suficientes para mantener su propio metabolismo (Callaghan, 1984).

En mayo de 1990, una vez terminado el seguimiento, se cortaron los estolones que unían a los macollos hijos con sus macollos progenitores en las tres zonas experimentales. Se evaluó la sobrevivencia de los macollos hijos dos meses después. Los resultados se encuentran en la Figura II.8, en donde, además, se presentan los valores absolutos del número de macollos hijos que se encontraban en cada clase de edad. Los porcentajes de la gráfica fueron obtenidos a partir del total de macollos hijos que estaban vivos al final del período de muestreo en las tres zonas de trabajo.

La gráfica de la Figura II.8 muestra el porcentaje de macollos de diferentes edades (para clases de edad de dos meses) que sobrevivieron después de cortar el estolón. La mayor parte de los macollos que tenían más de 12 meses de edad sobrevivieron al corte del estolón, es decir, no dependían fisiológicamente del macollo parental para su sobrevivencia. Entre los macollos más jóvenes existe una tendencia general hacia una mayor mortalidad entre los macollos de menor edad. Se realizó una regresión lineal para el \log_{10} de la sobrevivencia contra la edad en el momento del corte, y se detectó una relación significativa entre las variables ($r = 0.696$, $p = 0.01$). El coeficiente de determinación múltiple indica que el modelo explica casi la mitad de la varianza ($r^2 = 48.45$).



Edad al momento del corte (meses)	Frec.	No. de macollos vivos después de tres meses
0-1	4	2
2-3	9	6
4-5	16	10
6-7	15	11
8-9	12	11
10-11	7	6
12-13	5	4
14-15	4	4
16-17	7	7
18-19	11	11
20-21	3	2
22	3	3

Figura II.8. Porcentaje de macollos hijos que sobrevivieron tres meses después de cortado el estolón que los unía con el macolli parental.

En la tabla a la derecha de la gráfica se presentan los valores de frecuencia y sobrevivencia por clase de edad.

ii) Reproducción.

Durante los dos años de seguimiento se contabilizó la producción de inflorescencias e infrutescencias en los genets de cada zona y se calculó, mensualmente, la proporción de vástagos reproductivos por genet. Dichas proporciones se promediaron por zona y por mes y se presentan en la Figura II.9. La floración se presentó de septiembre a diciembre, y la fructificación de octubre a marzo, aproximadamente. En el primer año (1988) la reproducción se inició dos meses antes en la zona móvil que en las zonas semimóvil y estabilizada, aunque la proporción de vástagos reproductivos fue similar a la de las otras dos zonas. En el segundo año (1989) el inicio de la temporada reproductiva fue sincrónica en las tres zonas experimentales, pero en la zona móvil la proporción de vástagos reproductivos fue mucho más alta que en las otras dos zonas.

En la Tabla II.2 se presenta la proporción promedio de vástagos reproductivos en cada zona, como una medida del esfuerzo reproductivo, para las dos épocas reproductivas analizadas. Estos datos se calcularon a partir del total de estructuras reproductivas (inflorescencias) producidas por genet entre el promedio de vástagos que presentó el genet durante la época reproductiva. El promedio de estas proporciones, por zona, se presenta en la Tabla II.2. Se realizaron dos análisis de varianza, uno para cada época reproductiva. Los análisis detectaron diferencias significativas entre zonas para ambas temporadas ($F=4.19$, $p=0.02$ en 1988/89 y $F=37.98$, $p<0.0001$ en 1989/90). Posteriormente se realizaron pruebas de rango múltiple

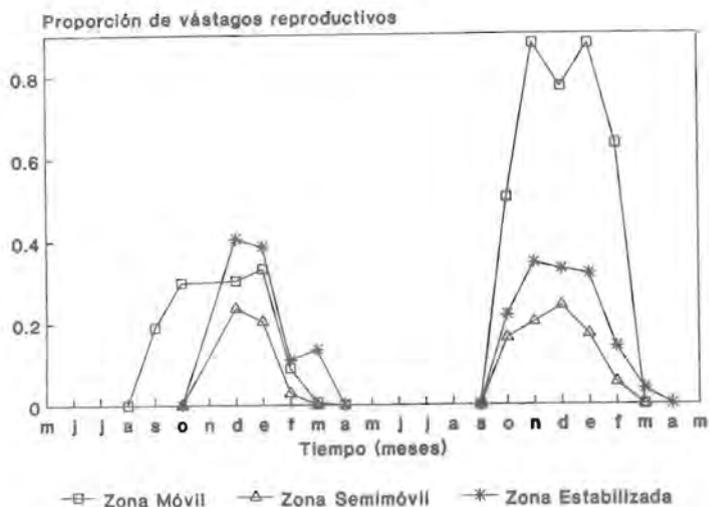


Figura II.9. Proporción de vástagos reproductivos durante dos años en las tres zonas de trabajo.

	88/89	89/90
Zona Móvil	0.380 (ab)	0.954 (a)
Zona Semimóvil	0.257 (b)	0.220 (b)
Zona Estabilizada	0.426 (a)	0.344 (b)

Tabla II.2. Proporción de vástagos reproductivos en cada una de las zonas (ver texto). Las distintas letras entre paréntesis indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los promedios de una columna según una prueba de Scheffé de rango múltiple.

de Scheffé (intervalo de confianza de 95%); los grupos homogéneos entre los promedios se encuentran expresados a través de letras junto a los datos de la Tabla II.2.

En el primer año el esfuerzo reproductivo realizado por los genets de la zona estabilizada fue mayor que el de los de la zona semimóvil. En la zona móvil los genets mostraron valores intermedios entre las dos zonas anteriores. En el segundo año los genets de las zonas semimóvil y estabilizada mostraron esfuerzos reproductivos equivalentes y significativamente menores que los de la zona móvil. Estos últimos alcanzaron valores muy cercanos a 1, lo que implica que casi todos los vástagos de la muestra produjeron estructuras reproductivas.

Durante la segunda época de fructificación, en enero de 1990, se tomaron muestras de frutos de cada una de las zonas con el objeto de estimar la proporción de frutos con semilla. Se calculó el porcentaje promedio de frutos con semilla a partir de cinco muestras de 150 frutos de cada zona. Los resultados se muestran en la Tabla II.3. Se incluyeron, además, muestras de la zona de la playa, en la que se encuentra una única área pequeña homogéneamente cubierta por S. scoparium. Se realizó un análisis de varianza de una vía, que detectó diferencias significativas ($F= 96.77$, $p<0.0001$). La prueba de rango múltiple de Scheffé separó los cuatro valores promedio, indicando que existen diferencias significativas entre ellos.

Como se observa en la Tabla II.3, es en la zona estabilizada en la que se producen un mayor número de frutos con semilla. El valor va decreciendo hacia las zonas semimóvil y móvil. Por

último. el porcentaje de frutos con semilla que se produce en la playa es mucho menor que en las otras tres zonas.

Tabla 11.3. Porcentaje de frutos con semilla en cada una de las zonas experimentales (ver texto). Los números entre paréntesis son las desviaciones standard. Las diferentes letras indican diferencias significativas entre los promedios según la prueba de rango múltiple de Scheffé ($p < 0.05$).

Zona	% de frutos c/semilla
Playa	1.13 (0.23) d
Nóvil	26.97 (5.34) c
Seminóvil	41.43 (8.17) b
Estabilizada	55.52 (4.07) a

Discusión.

La producción de macollos hijos es un fenómeno común entre los genets de S. scoparium. Sin embargo, no se presenta de manera uniforme en todos los microambientes que ocupa esta especie en el sistema de dunas costeras de El Morro de la Mancha: es más frecuente en la zona estabilizada y es menos común conforme disminuye la estabilidad del sustrato.

Las diferencias en la forma de crecimiento de S. scoparium entre las tres zonas elegidas para el estudio no parecen estar relacionadas con los parámetros edáficos globales de cada zona, ya que las diferencias que se detectaron entre zonas son mínimas (ver Tablas I.1 y I.2) y no corresponden a los nutrimentos que en mayor medida pueden afectar el crecimiento de las plantas, como son el nitrógeno, el fósforo y el potasio (Pemadasa y Lovell, 1974a; Noble et al., 1979; Ernst, 1983; Kachi & Hirose, 1983; Pemadasa, 1983).

Las gráficas de producción y muerte de macollos hijos en las tres zonas de trabajo revelan que, detrás del número total de macollos hijos presentes a través del tiempo, existe una dinámica poblacional en la que se da un alto número de nacimientos y muertes de macollos (Sarukhán & Harper, 1973; Bazzaz y Harper, 1977). Sin embargo, la producción total de macollos hijos sigue distintos patrones debido a que existen diferencias tanto en el número de macollos que nacen, como en las probabilidades de sobrevivencia que tienen en cada zona. En la zona móvil se mueren todos los macollos producidos durante el primer año, mientras que en la zona estabilizada las probabilidades de sobrevivencia son mucho mayores. Las bajadas bruscas en la gráfica de la zona móvil corresponden, en general, a las épocas de nortes. En este caso, el enterramiento de los macollos fue un factor de mortalidad importante.

Por otro lado, las épocas de producción y muerte de macollos hijos también difieren entre zonas. En la zona móvil los nacimientos se concentraron durante los meses del verano, en la época de lluvias, mientras que las muertes se dan principalmente durante la época de nortes. Como ya se dijo, el principal factor de mortalidad en este caso fue el movimiento de la arena durante los nortes, que provocó el enterramiento o desenterramiento de los macollos. En la zona semimóvil, el nacimiento de macollos se dio durante las épocas de lluvias y nortes y las muertes se concentraron en la época de secas. Algo muy similar ocurre en la zona estabilizada, aunque en este caso la época de secas afectó básicamente la tasa de producción de macollos y la mortalidad fue muy baja. En estos dos

microambientes. lo que pudo haber determinado más fuertemente en un caso la mortalidad y en otro caso la tasa de producción de macollos fue la disponibilidad de agua, que disminuyó marcadamente durante la época de secas y resultó ser significativamente menor en los microambientes con mayor cobertura vegetal (ver Tabla 1.2).

Al parecer, existen diferencias con respecto a los factores de mortalidad que ejercen un mayor efecto en cada zona: en la zona móvil el efecto de las perturbaciones naturales de tipo abiótico, en este caso el movimiento de la arena, parecen tener un papel fundamental. En contraste, en las zonas semimóvil y estabilizada la densidad de la cobertura vegetal puede jugar un papel muy importante en la disminución de la disponibilidad de agua y posiblemente de nutrimentos. Esto coincide con lo que muchos autores han propuesto (MacArthur y Wilson, 1967; Stearns, 1976; Boyce, 1984) en el sentido de que en ambientes sucesionales tempranos la mortalidad se ve más afectada por factores de tipo abiótico y conforme la sucesión avanza, los factores densodependientes empiezan a adquirir una importancia mayor.

Los factores de mortalidad tienen un efecto directo sobre la adecuación, por lo que pueden determinar la dirección de la selección natural. Los organismos con una mayor capacidad competitiva serán favorecidos en aquellos ambientes en los que la disponibilidad de recursos esté limitada por la densidad creciente de la cobertura vegetal (Wilson y MacArthur, 1967; McNaughton, 1975; McNeilly, 1981; Schmid, 1984). En este trabajo se ha visto que S. scoparium produce un mayor número de macollos en los microambientes más estables. Esta forma de crecimiento

permite la explotación del medio y la obtención de recursos disminuyendo la competencia entre los vástagos de un mismo genet (Barkham. 1980; Cook, 1983; Hutchings y Bradbury 1985), ya que los nuevos vástagos son dispersados hacia un micrositio distinto del que ocupa el macollo parental. La competencia intraclonal en muchas ocasiones puede ser igual o más intensa que la competencia interclonal (Lovett-Doust, 1981a). Esto se ve apoyado, además, por el hecho de que conforme aumentó la densidad de la cobertura vegetal de la zona semimóvil a la estabilizada, la longitud de los estolones fue mayor.

El crecimiento de tipo "falange" no se da en este caso en el ambiente con mayor densidad vegetal, sino en áreas prácticamente descubiertas. En zonas con una cobertura más densa ocurriría una especie de combinación entre las formas extremas de producción de módulos (guerrilla y falange) en S. scoparium, ya que produce macollos cerrados y además hay vástagos que son dispersados, a través de estolones, hacia afuera de los macollos parentales. El establecimiento de relaciones intensas de competencia intraclonal puede estar jugando un papel fundamental en la determinación de este comportamiento. Según de Kroon y Schieving (1990) existen tres formas generales de respuesta ante la escasez de nutrientes en términos de las formas de crecimiento clonal que se observan en la naturaleza: hay especies "conservadoras" que no modifican su patrón de crecimiento ante las condiciones nutritivas del medio; otras especies "consolidan" el espacio colonizado, disminuyendo la longitud de los estolones ante la escasez de nutrientes. Por último, algunas especies, como S. scoparium, presentan un comportamiento de tipo "forrajero", en donde la longitud de los estolones es mayor a bajas disponibilidades de

recursos. Este comportamiento se ha interpretado como una búsqueda de los recursos limitantes hacia afuera del micrositio que está ocupando el macollo parental.

La disponibilidad de nutrimentos y agua debe ser mayor en las zonas móviles con respecto a las estabilizadas, ya que son menos los organismos que están haciendo uso de una cantidad equivalente de recursos (Huiskes y Harper, 1979). La producción de un número mayor de estolones largos en las zonas estabilizadas puede ser una respuesta ante la baja disponibilidad de recursos. De esta forma, el crecimiento se presenta, en alguna medida, a través de la producción de unidades de explotación fuera del macollo parental, lo que permite la obtención de una mayor cantidad de recursos (Harper, 1985) que pueden asignarse a su vez al crecimiento. En un trabajo realizado con otra variedad de esta misma especie (Schizachyrium scoparium var. frequens), se demostró que existe un regulación densodependiente de la población de vástagos hacia dentro y hacia afuera de cada macollo, lo cual se encuentra relacionado con la disponibilidad de recursos como un efecto de la competencia (Briske y Butler, 1989). En otras especies como Cerastium atrovirens, Mibora minima, Phleum arenarium, Vulpia fasciculata (Mack y Harper, 1977), Ammophila arenaria (Huiskes y Harper, 1979) y Poa annua (McNeilly, 1981) se han encontrado resultados similares.

Tomando en cuenta que las dunas costeras son, en general, ambientes con altos niveles de perturbación, se podría esperar que dominara la selección de tipo r (sensu MacArthur y Wilson, 1967). Sin embargo, muchas de las características de historia de vida de S. scoparium no coinciden completamente con lo que se

esperaría en ambientes en los que predomina este tipo de selección, sino que se ajustan más a las predicciones de Sackville et al. (1987) para las especies clonales, en el sentido de que la presión de selección de tipo r puede favorecer el crecimiento clonal y ciclos de vida largos con una gran asignación energética al crecimiento vegetativo.

La integración fisiológica entre los macollos de un mismo genet no se mantiene por mucho tiempo en S. scoparium, como ocurre en muchas otras gramíneas (Langer, 1979; Callaghan, 1984; Tuomi y Vuorisalo, 1989). Los macollos que no alcanzan un nivel de desarrollo determinado mueren al cabo de un tiempo, es decir, no son mantenidos a expensas de otras partes del genet. En ambientes en los que los recursos nutritivos son escasos y se encuentran distribuidos discontinuamente, como es el caso de las dunas costeras, la independencia fisiológica entre los macollos de un genet puede incrementar sus probabilidades de sobrevivencia, ya que únicamente permanecen las partes autosuficientes (Hutchings y Bradbury, 1985; De Steven, 1989).

Como lo mostraron los resultados, la dirección a la que se establecen los macollos hijos con respecto al macollo progenitor no es aleatoria, por lo menos en las zonas móvil y semimóvil. Sin embargo, no es posible interpretarla en términos de su respuesta ante la disponibilidad de nutrimentos, pues no se tiene información sobre la composición del suelo en los microsítios que rodean a los macollos que se muestrearon.

Según lo que se observó, es posible que la dirección de la pendiente en la que se encuentran creciendo los macollos parentales afecte de manera determinante el sentido de establecimiento de los macollos hijos. Cuando la pendiente es relativamente inclinada, los estolones que se producen hacia las partes bajas de la misma rara vez se establecen en forma de macollos hijos. De hecho, las zonas móvil y semimóvil, en donde los macollos se produjeron preferentemente hacia el este y noreste respectivamente, presentan pendientes de entre 10 y 20° y precisamente con direcciones entre el este y el norte (dependiendo de cada micrositio en particular).

Con respecto al comportamiento reproductivo, también se observaron diferencias entre los organismos de microambientes con diferente grado de estabilidad. El esfuerzo reproductivo (medido en términos de la proporción de vástagos reproductivos) de organismos de la zona móvil fue mayor, especialmente durante la segunda temporada reproductiva cuando casi todos los vástagos produjeron estructuras reproductivas. Esto coincide también con lo sugerido por numerosos autores con respecto a las características de historia de vida que se ven favorecidas en ambientes sucesionales tempranos, sujetos a perturbaciones intensas y frecuentes y en donde los factores de mortalidad son de tipo abiótico (MacArthur y Wilson, 1969; Solbrig, 1971; Schmid, 1984; Stearns, 1976, 1977). Por otro lado, en la zona estabilizada, en donde puede suponerse que existen mayores restricciones en la disponibilidad de agua y nutrimentos a causa de una cobertura vegetal más densa, la asignación de recursos al crecimiento fue mayor. En otras especies se ha observado también que la asignación de recursos a tejido vegetativo es mayor en el

caso de los módulos que se encuentran en condiciones deficientes de luz, agua y/o nutrimentos, y que se realiza a expensas de la reproducción sexual (Abrahamson, 1980; Evans, 1991).

Sin embargo, es necesario tomar con reserva la medida de esfuerzo reproductivo a la que se ha estado haciendo referencia en el presente capítulo, pues al analizar los datos del número promedio de frutos con semilla producidos en cada zona, puede verse que fue significativamente mayor en la zona estabilizada y que decreció al disminuir el grado de estabilidad. Esto puede estar relacionado en alguna medida con el éxito de la polinización (Langer, 1979).

En S. scoparium, al igual que en la mayoría de las gramíneas, la polinización se produce a través del viento. En una inflorescencia primero maduran las estructuras reproductivas masculinas y posteriormente las femeninas. Esto impide en alguna medida la autopolinización y la fertilización ocurre preferentemente entre diferentes genotipos. La cantidad de frutos con semilla que producen los individuos de esta especie puede estar determinada, en alguna medida, por el éxito de la fertilización cruzada, es decir, por la cantidad de polen proveniente de otros genotipos que fertilice a los ovulos de un genet (aunque no existe información sobre la posible auto-incompatibilidad de la especie). Esto podría depender de la dirección de los vientos dominantes y de la cantidad de genotipos distintos que se encuentren en un microambiente determinado. El hecho de que en la zona estabilizada se produzca un mayor número de frutos con semilla puede ser el resultado de que la densidad de S. scoparium, y quizá también el número de genets, sea mayor

historia de vida de S. scoparium se deben a su plasticidad, o responden a diferencias de tipo genético. En el siguiente capítulo se presenta un experimento que intenta responder esta pregunta.

En el sistema de dunas de El Morro de la Mancha se han observado muy pocas plántulas o juveniles de S. scoparium. Al igual que en otras plantas clonales (Sarukhán y Gadgil, 1974; Callaghan, 1976; Peñalosa, 1983; Maun, 1985, Ehrenfeld, 1990), la ocupación del espacio a través del crecimiento vegetativo parece ser más importante en esta especie que la colonización a través de la reproducción sexual. Es posible que el establecimiento masivo de plántulas ocurra de manera esporádica en años especialmente benéficos (Barkham, 1980; Hartnett y Bazzaz, 1985; Moloney, 1988) y/o que un bajo reclutamiento de nuevos genotipos sea suficiente para mantener la variabilidad genética de la población (Soane y Watkinson, 1979). De cualquier forma, la expansión vegetativa a través de la producción de macollos hijos puede estar determinando la gran cobertura de S. scoparium en los sistemas de dunas costeras del centro de Veracruz. La variabilidad que presenta en algunos aspectos de su historia de vida le permite ser una de las primeras colonizadoras de espacios abiertos en las dunas y mantenerse como una especie dominante a lo largo del proceso sucesional.

III. FACTORES QUE AFECTAN LA PRODUCCION DE RAMETS.

Introducción.

Las plantas son organismos modulares cuyo crecimiento ocurre a través de la producción reiterada de unidades morfológicas similares (Harper, 1978; 1980; 1981; Harper y White, 1974; White, 1979; 1980). Los módulos, formados por un entrenudo con su respectiva hoja y yema axilar, constituyen su unidad estructural básica (Harper, 1968). Según las características de cada planta y las condiciones ambientales en las que se encuentre, algunos módulos podrán dar lugar a ramificaciones, inflorescencias u otras estructuras como raíces adventicias. La forma de producción de módulos, así como la capacidad de cada uno de ellos para producir diversas estructuras es lo que determina, en gran medida, el patrón arquitectónico de cada especie (White, 1979).

La forma de crecimiento de cada planta constituye un aspecto importante de su historia de vida (Watkinson y White, 1985), ya que afecta de manera importante su acceso a diversos tipos de recursos (Cody, 1973). En este sentido, el crecimiento puede ser entendido como una manera de explorar y explotar el medio ambiente (Cook, 1983; Noble y Marshall, 1983; Harper, 1985). Si la producción de módulos ocurre de manera horizontal sobre la superficie del suelo a través de estolones o rizomas, el crecimiento vegetativo puede ser, además, un mecanismo importante de establecimiento, colonización y ocupación del espacio, ya que la producción de raíces a lo largo de estas estructuras posibilita la formación de ramets que ocupan micrositios diferentes a los de la planta progenitora.

Un ramet es una parte de un organismo genético (o genet), proveniente de un cigoto, que puede estar formada por uno o varios módulos capaces de llevar una vida independiente de la planta progenitora (Harper, 1981). La formación de ramets entre las gramíneas, por su constitución morfológica, es un fenómeno muy común (Langer, 1979; Callaghan, 1984; Tuomi y Vuorisalo, 1989), ya que el crecimiento ocurre básicamente a través de la producción horizontal de vástagos, formados por un número variable de módulos.

La distancia a la que se producen los vástagos, es decir, la longitud de los entrenudos que separan a un vástago de otro, varía mucho entre los organismos de una misma especie (Bradbury y Hofstra, 1976; Lovett-Doust, 1981a y b; Schmid, 1984; Hutchings y Bradbury, 1985; Sutherland y Stillman, 1988), e incluso en un mismo genotipo si crece bajo diferentes condiciones (Hutchings y Bradbury, 1985). El nivel de agregación de los vástagos está determinado por la frecuencia de ramificación y por la longitud de los entrenudos (Sutherland y Stillman, 1990). La variación en estos parámetros puede deberse a la expresión fenotípica diferencial de las plantas como parte de su respuesta plástica ante condiciones ambientales específicas, o bien, puede ser el resultado de presiones de selección que operen de formas diversas en habitats diferentes (Lovett-Doust, 1981b).

En algunas especies la longitud de los entrenudos es una característica rígida y no se modifica cuando las plantas se encuentran sometidas a diferentes condiciones ambientales (Evans, 1988; de Kroon y Knops, 1990; de Kroon y Schieving, 1990).

La longitud y el número de estolones (y ramets) que una planta produce puede verse afectada por una serie de factores, entre los que la disponibilidad de nutrimentos juega un papel determinante (Langer, 1979; Noble, et al., 1979; Hutchings y Bradbury, 1985; Lovell y Lovell, 1985; de Kroon y Knops, 1990). Kershaw (1962) y Salzman (1985) han sugerido que algunas plantas detectan gradientes de disponibilidad de nutrimentos en el suelo y producen ramets en los micrositos que presentan mayores concentraciones. Se ha visto que también la disminución en la disponibilidad de nutrimentos, dada por el aumento de la densidad de la cobertura vegetal -como un efecto de la competencia- es un factor que puede determinar ciertos cambios en la forma y dirección del crecimiento de algunas plantas (Pemadasa y Lovell, 1974b; Barkham, 1980; McNeilly, 1981; Briske y Butler, 1989).

Schizachyrium scoparium Michx. var. littoralis (Nash) Hitchc., la especie que nos ocupa en el presente estudio, muestra una gran variabilidad en su comportamiento vegetativo con respecto a algunas de las características morfológicas mencionadas anteriormente. Es una gramínea que crece a través de la formación de macollos o conjuntos compactos de vástagos. Ocasionalmente se producen estolones de longitud variable a partir de los cuales se forman nuevos macollos (ver Figura I.1). Aunque potencialmente cada vástago puede considerarse como un ramet (Watson y Casper, 1984) en el sentido de que puede llevar una vida independiente del macollo progenitor, en condiciones naturales los vástagos no crecen aislados, sino en conjunto, dando lugar a macollos que parecen funcionar como unidades de colonización, exploración y explotación del medio ambiente.

La colonización a través de la expansión vegetativa, es decir, la formación de macollos hijos, no se presenta de manera homogénea en todos los microambientes en los que se distribuye esta especie. En el sistema de dunas costeras de El Morro de la Mancha, en la costa del Golfo de México, se ha visto que los macollos de S. scoparium producen un mayor número de macollos hijos en microambientes que cuentan con un alto grado de estabilidad, es decir, aquellos que presentan poco movimiento de arena y una cobertura vegetal densa. Sin embargo, en las zonas móviles la producción de nuevos vástagos se da preferentemente dentro de los macollos parentales y sólo de manera esporádica en forma de macollos hijos (ver Capítulo II). En estos microambientes predomina el crecimiento modular de tipo "falange" (sensu Lovett-Doust y Lovett-Doust, 1982), en el que la distancia entre los vástagos de un genet es muy reducida. En las zonas estabilizadas, por el contrario, la producción de vástagos hacia afuera del macollo parental en forma de macollos hijos, corresponde más cercanamente a la forma de crecimiento de tipo "guerrilla" (Lovett-Doust y Lovett-Doust, 1982), en la que existe una mayor separación entre los vástagos de un genet.

Se ha sugerido que el crecimiento tipo "falange" puede ser ventajoso en ambientes con una cobertura vegetal densa, ya que constituye una forma de evitar la competencia con organismos de la misma y de otras especies al impedir su entrada al micrositio que está ocupando el organismo en cuestión. En este caso, las plantas no exploran el medio ambiente, sino que explotan el micrositio ya ocupado. En el otro extremo se encuentra el crecimiento de tipo "guerrilla", que puede resultar ventajoso

entre aquellas especies que colonizan y exploran ambientes abiertos, en donde los vecinos son escasos y la competencia intra e interespecífica no juega un papel determinante (Lovet-Doust, 1981a; Franco, 1986; Hutchings y Bradbury, 1986; Ehrenfeld, 1990; De Kroon y Schieving, 1991). Por otro lado, esta forma de crecimiento disminuye el efecto de la competencia intragenet al dispersar a los módulos hacia diferentes micrositios. Sin embargo, en S. scoparium se observa el fenómeno contrario, ya que el crecimiento de tipo "falange" predomina en los hábitats abiertos, como también otros autores lo han reportado (Daubenmire, 1960; Bradbury y Hofstra, 1976; Sutherland y Stillman, 1988).

De Kroon y Schieving (1990) propusieron una clasificación de las formas de crecimiento de las plantas clonales en la que se habla de tres tipos de "estrategia" (de forrajeo, conservadora y de consolidación) en términos de la plasticidad que presenta la respuesta de crecimiento clonal ante diversas condiciones ambientales, entre las que la disponibilidad de recursos se considera primordial. Según estos autores, las especies "forrajeras" tienden a presentar entrenudos más largos conforme disminuye la disponibilidad de nutrimentos. Como sucede en S. scoparium, los módulos son dispersados hacia micrositios distintos a los del progenitor, lo cual constituye una manera de explorar el medio en busca de nuevos recursos.

El objetivo de este trabajo es determinar la naturaleza de los factores que causan las diferencias que se han observado en el crecimiento vegetativo de S. scoparium, en términos de la producción de macollos hijos, en microambientes de dunas con

diferente grado de estabilidad. Asimismo, se pretende evaluar el efecto de la competencia y de la disponibilidad de nutrimentos sobre la producción de macollos hijos.

Metodología.

El presente estudio se realizó en el sistema de dunas costeras de El Morro de la Mancha, en el centro del estado de Veracruz. Se eligieron tres zonas de trabajo (móvil, semimóvil y estabilizada) según los criterios planteados en el primer capítulo. Se llevaron a cabo los siguientes experimentos:

1) Transplantes recíprocos.

Con el objeto de determinar el origen de las diferencias en el comportamiento de los organismos de zonas móviles, semimóviles y estabilizadas, se realizaron transplantes recíprocos de ramets (Lovett-Doust, 1981b; Ashmun y Pitelka, 1985) de la siguiente forma:

Se eligió un macollo adulto y de gran tamaño en cada una de las tres zonas de trabajo. Se extrajo del suelo teniendo el cuidado de no dañar las raíces. Se utilizó un solo macollo proveniente de cada microambiente para realizar los transplantes en cada zona con el objeto de trabajar con un solo genotipo, de tal manera que las posibles diferencias en las respuestas observadas no fueran el resultado de la expresión de distintos genotipos. Los macollos elegidos en cada una de las zonas tenían características similares en lo que se refiere a su tamaño, vigor y estado de desarrollo.

Cada macollo se separó en conjuntos de dos o tres vástagos, manteniendo sus raíces completas. Estos "pequeños macollos" (o ramets) se sembraron en arena, en bolsas de plástico negras de 3 lt de capacidad. Todos los trasplantes se mantuvieron en condiciones uniformes en la Estación de Biología de El Morro de la Mancha durante dos meses, con el objeto de disminuir el efecto de la manipulación experimental y de homogenizar el impacto del cambio de ambiente. Después de sembrar los vástagos en las bolsas de plástico, se les aplicó de manera homogénea un fertilizante (NPK granulado comercial, 30 gr/lt) disuelto en agua para favorecer su establecimiento y hacer posible su posterior trasplante. Durante este período de dos meses, fueron regados cada tercer día con agua corriente.

Al cabo de dos meses, en septiembre de 1989 se plantaron cuatro ramets en su misma zona de origen, fungiendo como testigos. En cada una de las zonas restantes se transplantaron cuatro ramets originarios de las otras zonas de tal manera que en cada zona había 12 ramets transplantados: cuatro nativos y cuatro de cada una de las otras dos zonas. En esta fase del trabajo se incluyó un microambiente más: se introdujeron trasplantes en un sitio cercano a la playa, con el objeto de evaluar su desempeño en esta zona. S. scoparium no se distribuye regularmente en áreas cercanas a la playa (Moreno-Casasola, et al., 1982) por lo que se decidió investigar si esta limitación en su distribución estaba relacionada en alguna medida con su desempeño durante esta fase del ciclo de vida.

Se evaluó mensualmente el estado de los ramets transplantados a través de medidas como el número de vástagos, altura y porcentaje estimado de tejido verde (ya que no todas las hojas y/o vástagos de un macollo se mantienen verdes) durante un año. Se incluyó además, una medida subjetiva del desempeño, basada en una estimación del vigor de cada transplante, que consistió en la asignación de una "calificación" en una escala del 0 al 10.

ii) Fertilización I.

Este experimento se llevó a cabo con el objeto de evaluar el efecto del aumento en la disponibilidad de nutrimentos sobre la forma de crecimiento de los macollos.

Se eligió una sola zona de trabajo, ya que las limitaciones de tiempo y mano de obra imposibilitaron la experimentación a mayor escala. Así, en una zona semimóvil (que presenta características intermedias entre las dos condiciones extremas que se han manejado anteriormente) se eligieron cuatro macollos adultos de tamaño similar que se aislaron a través del corte de sus estolones, con el objeto de iniciar con macollos parentales en condiciones equivalentes. Esto se llevó a cabo en noviembre de 1989.

Alrededor de los macollos se añadió fertilizante en el suelo. Se utilizó un fertilizante granulado comercial (N-P-K, 20% de cada elemento) soluble en agua. Se colocaron 50gr de fertilizante en un paquete de tela de organdí (poro de aproximadamente 0.2mm) y se enterraron a 10cm de profundidad en cuatro puntos al rededor de cada uno de los cuatro macollos. Las distancias a las que se enterró el fertilizante fueron 25, 50, 75 y 100cm para cada

macollo, respectivamente. Estas distancias se determinaron con base en la distribución del tejido radicular de los macollos, que presenta mayor densidad en el área comprendida en un círculo de aproximadamente 50cm de radio alrededor de los macollos, y con respecto a la longitud máxima que alcanzan los estolones de esta especie (alrededor de 1m). Se eligió un macollo más que fungió como testigo, al cual no se le aplicó tratamiento alguno.

La producción de macollos a partir de cada uno de los macollos parentales se cuantificó mensualmente. Además, se evaluó cada mes el desempeño de cada macollo (parentales e hijos) durante un año a través de las siguientes medidas:

- Perímetro del macollo, como una medida indirecta del número de vástagos.
- Porcentaje estimado de tejido verde (fotosintéticamente activo)
- Porcentaje estimado de cobertura interna, como una medida indirecta de la densidad de vástagos por macollo (proporción del área del macollo ocupada por vástagos).
- Longitud y dirección de los estolones producidos.

Se realizó una regresión a partir de los valores de área, cobertura interna y número de vástagos tomados directamente en el campo para este efecto, con el objeto de estimar el número de vástagos por macollo utilizando los datos mensuales de perímetro y cobertura interna.

El análisis de los componentes residuales indicó que la función que más adecuadamente describe la relación es una logarítmica del tipo:

$$\log y = m \log x + b$$

$$\log x = (\log y - b) / m$$

$$x = \text{antilog} ((\log y - b) / m)$$

donde x = No. de vástagos

$$y = (\text{área} * \text{cobertura interna}) / 100.$$

Se eligió que la variable dependiente fuera (área * cobertura interna)/100, puesto que al ser una estimación, es en la que existe mayor fuente de error. Las medidas mensuales del perímetro de los macollos se transformaron a unidades de área; el porcentaje del área ocupado por vástagos se calculó con los valores de cobertura interna. Así, fue posible estimar el número de vástagos por macollo cada mes.

Los índices obtenidos en la regresión fueron los siguientes:

$m = 1.4413$	$b = 0.1312$
$S.E.(m) = 0.08$	$S.E.(b) = 0.36$
$n = 20$	$r = 0.9545$

donde m = pendiente de la recta

b = ordenada al origen

r = coeficiente de correlación

$S.E.$ = error standard de la pendiente (m) y de la ordenada a

origen (b).

n = número de observaciones

iii) Fertilización II.

A partir de los resultados obtenidos en el experimento anterior y que se detallan posteriormente, se diseñó un nuevo experimento con el objeto de determinar si la producción de macollos se presentaba de manera dirigida hacia micrositios de mayor disponibilidad de nutrimentos.

Se eligieron y se aislaron 15 macollos de tamaño similar en varios sitios semimóviles del sistema de dunas de El Morro de la Mancha. Cinco macollos, a los que no se les aplicó ningún tratamiento, fungieron como testigos. A los otros diez macollos se les aplicó fertilizante siguiendo el mismo procedimiento que en el experimento anterior, pero en un sólo punto, a una distancia de 80cm (5 macollos) y de 50cm (5 macollos). Las distancias fueron elegidas según las respuestas observadas en el experimento anterior. La dirección de aplicación del fertilizante fue hacia el sur en todos los casos. Esto se llevó a cabo en mayo de 1990. Se siguió mensualmente el desempeño de estos macollos durante seis meses, siguiendo el procedimiento que se detalló en la sección ii.

iv) Denudación.

Con el objeto de estimar el efecto de la competencia sobre la forma de crecimiento de S. scoparium, se realizó un experimento en el que se eliminó parte de la cobertura vegetal alrededor de los macollos. En una zona estabilizada, en donde la cobertura vegetal es relativamente densa y por lo tanto se presume mayor competencia intra e interespecífica, se escogieron y se aislaron

cuatro macollos adultos de tamaño similar. Se denudó completamente el área comprendida en un semicírculo de 1 m de radio alrededor de cada uno de ellos. Al eliminar parte de la vegetación alrededor de los macollos, puede suponerse que hay un incremento en la disponibilidad de recursos dado por la disminución de la interferencia con otros individuos (Briske y Butler, 1989).

La denudación se realizó sólo en un semicírculo con el objeto de detectar simultáneamente si la producción de ramets se daba preferentemente hacia las zonas de mayor disponibilidad de recursos (Williams, 1964; Kershaw, 1962), i.e. hacia las zonas denudadas. Se cuantificó mensualmente el desempeño de estos macollos, así como su producción de macollos hijos durante un año a través del procedimiento descrito en la sección ii. Los resultados se compararon contra un solo macollo que fungió como testigo, que fue el mismo que el elegido para el experimento de Fertilización I.

Resultados.

i) Transplantes Recíprocos.

Los resultados de los transplantes recíprocos se ordenaron en matrices de datos de diversos parámetros que permiten evaluar el desempeño de los transplantes al cabo de un año, tanto con respecto a su zona de origen como a la zona a la que fueron transplantados. Dichos resultados se encuentran en las Tablas III.1, III.2, III.3 y III.4 y en la Figura III.1.

En la Tabla III.1 se muestra el promedio del número de vástagos por transplante al cabo de un año. Estos datos se promediaron a su vez por columnas (por zonas de origen) y por renglones (por zona de transplante). Se realizó una prueba de independencia que mostró que la zona de origen y la zona de transplante se encuentran asociadas ($X^2=13.6$, $p=0.03$, V de Cramer=0.18 - ver apéndice 3).

Con respecto a las comparaciones entre los promedios por zona de origen y zona de transplante, puede verse que no existen diferencias en el número de vástagos de los trasplantes originarios de diferentes zonas. Sin embargo, el número promedio de vástagos producidos por los macollos trasplantados en la zona cercana a la playa y en la zona móvil fue significativamente mayor ($p<0.05$) que en los trasplantados a las zonas semimóvil y estabilizada (ver apéndice 3).

En la Tabla III.2 se muestran los promedios de una medida subjetiva del desempeño de los trasplantes. Como puede observarse, los resultados fueron prácticamente los mismos que en el caso del número promedio de vástagos por macollo de la tabla anterior. Los factores (zona de origen y zona de transplante) se encuentran significativamente asociados ($X^2=350.2$, $p<0.00001$, V de Cramer=0.16).

En la Tabla III.3 se encuentran los resultados del porcentaje de sobrevivencia de los trasplantes. La tabla de contingencia se sometió a un análisis de independencia que mostró de nuevo que la zona de origen y la zona de transplante son factores asociados ($X^2= 57.7$, $p<0.0001$, V de Cramer=0.18 - ver apéndice 3).

Tabla III.1. Número promedio de vástagos por macollo al cabo de un año del transplante. Se sometió la tabla de contingencia a una prueba de independencia que mostró que existe una asociación significativa entre la zona de origen y la zona de transplante ($X^2= 13.6$, $p=0.03$, V de Cramer=0.18). Las letras junto a los promedios por zona de origen y por zona de transplante indican la existencia de diferencias significativas entre ellos a partir de pruebas de rango múltiple de Scheffé ($p<0.05$) (ver apéndice 3).

Zona de origen→ Z. de transplante↓	Móvil	Semi- móvil	Estabi- lizada	Promedio por zona de transplante ↓
Playa	18.0	40.5	20.5	26.33 a
Móvil	26.7	40.0	17.5	28.06 a
Semimóvil	4.7	7.3	13.0	8.33 b
Estabilizada	5.0	6.7	1.0	4.23 b
Promedio por zona de origen →	13.60 a	23.62 a	13.00 a	

Tabla III.2. Desempeño promedio de los trasplantes al cabo de un año. Los valores son el producto del porcentaje de tejido verde por una apreciación subjetiva del desempeño. Se sometió la tabla de contingencia a una prueba de independencia que mostró que existe una asociación significativa entre la zona de origen y la zona de transplante ($X^2= 350.2$, $p<0.00001$, V de Cramer=0.16). Las letras junto a los promedios por zona de origen y por zona de transplante indican la existencia de diferencias significativas entre ellos a partir de pruebas de rango múltiple de Scheffé ($p<0.05$) (ver apéndice 3).

Zona de origen→ Z. de transplante↓	Móvil	Semi- móvil	Estabi- lizada	Promedio por zona de transplante ↓
Playa	573	900	603	692 a
Móvil	640	807	765	737 a
Semimóvil	228	452	570	416 b
Estabilizada	318	548	104	323 b
Promedio por zona de origen →	439 a	677 a	646 a	

Tabla III.3. Porcentaje de sobrevivencia de los trasplantes al cabo de un año. Se sometió la tabla de contingencia a una prueba de independencia que mostró que existe una asociación significativa entre la zona de origen y la zona de trasplante ($X^2= 57.7$, $p<0.0001$, V de Cramer= 0.18). Las letras junto a los promedios por zona de origen y por zona de trasplante indican la existencia de diferencias significativas entre ellos a partir de pruebas de rango múltiple de Scheffé ($p<0.05$) (ver apéndice 3).

Zona de origen → Z. de trasplante ↓	Móvil	Semi- móvil	Estabi- lizada	Promedio por zona de trasplante ↓
Playa	1.0	1.0	0.5	0.83 a
Móvil	1.0	0.25	0.5	0.58 a
Semimóvil	1.0	0.75	0.5	0.75 a
Estabilizada	0.75	1.0	0.25	0.66 a
Promedio por zona de origen →	0.94 a	0.75 ab	0.44 b	

Tabla III.4. Número promedio de macollos hijos producidos por trasplante al cabo de un año. Se sometió la tabla de contingencia a una prueba de independencia que mostró que existe una asociación significativa entre la zona de origen y la zona de trasplante ($X^2= 123.2$, $p<0.00001$, V de Cramer= 0.26). Las letras junto a los promedios por zona de origen y por zona de trasplante indican la existencia de diferencias significativas entre ellos a partir de pruebas de rango múltiple de Scheffé ($p<0.05$) (ver apéndice 3).

Zona de origen → Z. de trasplante ↓	Móvil	Semi- móvil	Estabi- lizada	Promedio por zona de trasplante ↓
Playa	2.0	0.75	1.5	1.41 ab
Móvil	2.0	1.0	1.5	1.50 a
Semimóvil	0.0	0.66	1.5	0.72 b
Estabilizada	0.33	0.25	0.0	0.19 b
Promedio por zona de origen →	1.08 a	0.67 a	1.12 a	

Con respecto a los promedios de sobrevivencia de los ramets por zona de origen y por zona de trasplante, se observa que no existen diferencias entre la sobrevivencia de los ramets que fueron trasplantados a las diferentes zonas. Sin embargo, los ramets provenientes de la zona móvil mostraron una sobrevivencia significativamente mayor que los provenientes de la zona estabilizada ($p < 0.05$). Los trasplantes provenientes de la zona semimóvil mostraron un valor intermedio de sobrevivencia entre los dos anteriores.

El número promedio de macollos hijos producidos por trasplante se encuentra en la Tabla III.4. Al igual que en los casos anteriores, la prueba de independencia mostró que existe una asociación significativa entre los dos factores de la tabla de contingencia ($\chi^2 = 123.2$, $p < 0.00001$, V de Cramer = 0.26). En esta variable no se observaron diferencias entre los promedios según la zona de origen de los trasplantes. Sin embargo, los macollos trasplantados a la zona cercana a la playa y a la zona móvil produjeron un número significativamente mayor de macollos que los trasplantados en las zonas semimóvil y estabilizada ($p < 0.05$).

En la Figura III.1 los puntos unidos por líneas rectas en cada gráfica se refieren a las distintas zonas de trasplante, según la zona de origen. En cada gráfica se observa que las curvas que se refieren a la zona de trasplante no son paralelas, lo cual indica que, como lo mostraron las pruebas de independencia, ambos factores tuvieron un efecto sobre los parámetros analizados en esta fase del trabajo. Sin embargo, es difícil encontrar un patrón en el comportamiento de las curvas.

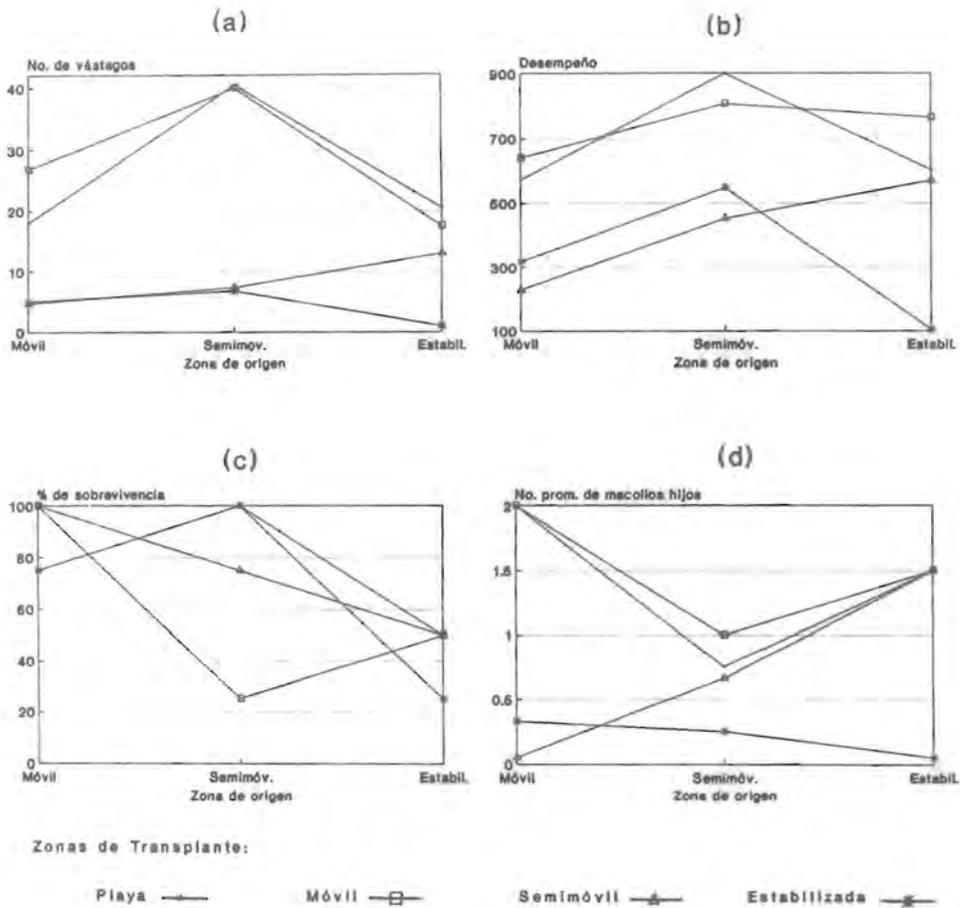


Figura III.1. Resultados de los trasplantes recíprocos según su zona de origen y su zona de transplante.

- a) Número promedio de vástagos en cada zona de transplante.
- b) Desempeño de los ramets transplantados a cada zona.
- c) Porcentaje de sobrevivencia de los ramets en cada zona.
- d) Número promedio de macollos hijos producidos por los ramets transplantados a diferentes zonas, según su zona de origen.

pues no siguen una tendencia con respecto al aumento en el nivel de estabilidad del medio e incluso los distintos parámetros evaluados se comportan de formas diferentes en una misma zona de transplante.

ii) Fertilización I.

Este experimento pretendió determinar algunos aspectos de las respuestas de crecimiento de los macollos de S. scoparium ante un aumento en la disponibilidad de nutrimentos. El comportamiento de los macollos fertilizados a diferentes distancias y del macollo testigo se encuentra expresado en la Figura III.2.

La Figura III.2.a muestra el porcentaje de incremento del número estimado de vástagos por genet a lo largo del año de seguimiento. Puede observarse que la adición del fertilizante provocó un aumento en el número de vástagos por genet con respecto a la tendencia que se observa en el macollo testigo, sobre todo en aquellos en los que el fertilizante se agregó más cerca del macollo parental. (a 0.5 y a 0.25 m).

El porcentaje de incremento del número estimado de vástagos únicamente dentro de los macollos parentales (Figura III.2.b) siguió también una tendencia distinta entre los macollos fertilizados y el macollo testigo. En éste último, el número de vástagos dentro del macollo parental se mantuvo prácticamente constante, lo que indica que la mayor parte de los vástagos nuevos fueron producidos en forma de macollos hijos.

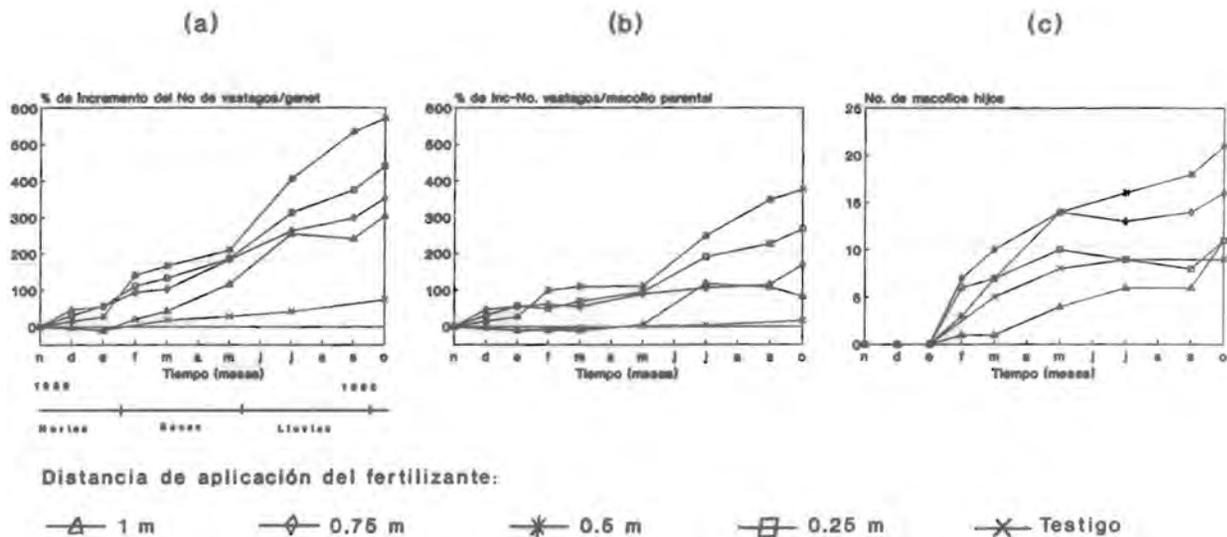


Figura III.2. Crecimiento de los macollos sometidos a un fertilizante colocado a diferentes distancias de la planta durante un año.

- a) Porcentaje de incremento del número de vástagos por genet,
- b) Porcentaje de incremento del número de vástagos en los macollos parentales.
- c) Número acumulado de macollos producidos por los macollos parentales.

En ambas gráficas (Figuras III.2.a y III.2.b) se observa que el porcentaje de incremento en el número de vástagos fue mayor a partir del comienzo de la época de lluvias, una vez que aumentó tanto la disponibilidad de agua como la del fertilizante.

El número acumulado de macollos hijos producidos por cada macollo parental se encuentra expresado en la Figura III.2.c. Los macollos que produjeron un número mayor de macollos hijos fueron los fertilizados a 0.5m y a 0.75m. Los macollos fertilizados a 1.0m y a 0.25m produjeron el mismo número de macollos hijos, ligeramente por encima de los producidos por el macollo testigo. Únicamente en los macollos fertilizados a 0.25m y a 0.75m se observó un decremento en el número de macollos hijos a partir del mes de mayo de 1990.

Las diferencias entre las trayectorias de las curvas de las Figuras III.2.a y III.2.b, corresponden a los vástagos que se produjeron en forma de macollos hijos. En la Tabla III.5 se presentan los porcentajes finales de vástagos nuevos producidos en el interior de los macollos parentales y en forma de macollos hijos. Se presentan los porcentajes con el objeto de que los resultados sean comparativos entre tratamientos. Como se observa, conforme el fertilizante se agregó más lejos del macollo parental, el porcentaje de vástagos producidos en forma de macollos hijos fue mayor. La proporción de vástagos producidos dentro del macollo parental fue menor en el macollo testigo y mayor en el macollo fertilizado a 0.5m.

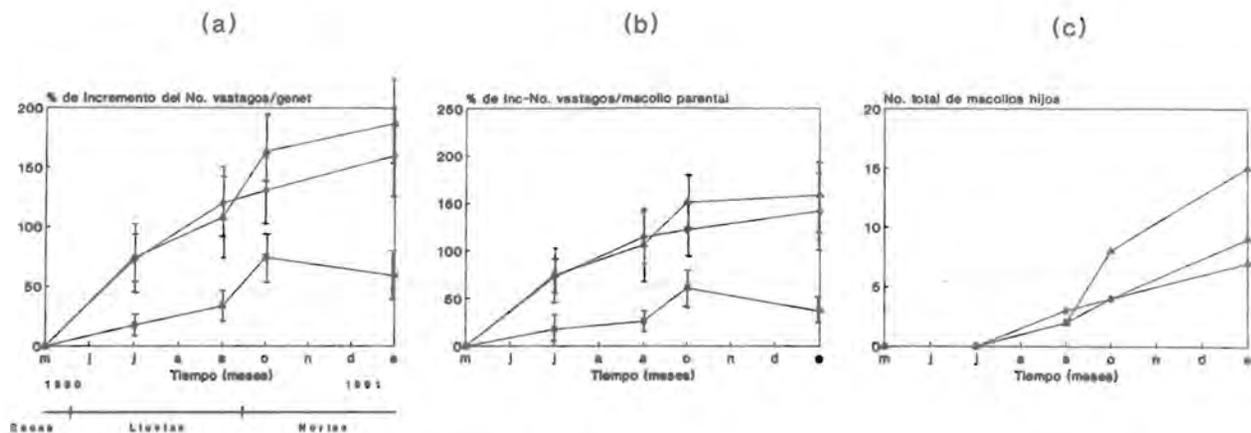
Tabla III.5. Porcentaje de vástagos nuevos producidos dentro del macollo parental y en forma de macollos hijos por cada uno de los macollos sujetos al tratamiento de fertilización al cabo de un año.

Tratamiento →	↓ Testigo	Distancia de aplicación del fertilizante			
		1.0m	0.75m	0.50m	0.25m
en el macollo parental	21.7	27.3	47.8	65.9	60.8
en forma de macollos hijos	78.3	72.7	52.1	34.1	39.2

iii) Fertilización II.

A partir de los resultados del experimento anterior en el que los macollos mostraron una respuesta clara ante el aumento en la disponibilidad de nutrimentos, se planteó este experimento en el que se trabajó con cinco repeticiones para cada tratamiento. En la Figura III.3 se encuentran los resultados de los porcentajes promedio de incremento del número de vástagos por genet y del número de vástagos por macollo parental a través del tiempo. así como el número total acumulado de macollos hijos producidos por los genets sometidos a cada uno de los tratamientos.

Se realizó una regresión lineal para cada una de las curvas que se presentan en las Figuras III.3.a y III.3.b. de tal manera que se obtuvo la pendiente de la recta que describe la relación entre ambas variables (% de incremento del número de vástagos a través del tiempo). Las regresiones lineal fueron significativas en todos los casos ($p < 0.05$ - ver apéndice 4). Posteriormente se realizaron pruebas pareadas de comparación de pendientes con el objeto de saber si los tratamientos habían tenido algún efecto sobre la tasa de producción de vástagos, medida a través de la



Distancia de la fertilización en una sola dirección:

—△— 0.5 m

—◇— 0.8 m

—*— Testigo

Figura III.3. Crecimiento de los macollos fertilizados en un solo punto a diferentes distancias a lo largo de seis meses.

a) Porcentaje de incremento del número promedio de vástagos por genet.

b) Porcentaje de incremento del número promedio de vástagos en los macollos parentales.

c) Número total acumulado de macollos hijos producidos por los macollos parentales.

⊥ = E.S.

pendiente de la recta estimada. Estas pruebas consisten en una modificación de la prueba de "t" de Student (Zar, 1984).

No existen diferencias significativas entre las pendientes de las rectas correspondientes a los dos tratamientos de fertilización (a 0.5m y a 0.8m). Sin embargo, las pendientes de ambos tratamientos son significativamente diferentes de la pendiente correspondiente a los macollos testigos ($p < 0.05$ - ver apéndice 4). Esto ocurre tanto para el caso del porcentaje de incremento del número de vástagos por genet (Figura III.3.a) como para el porcentaje de incremento del número de vástagos por macollo parental (Figura III.3.b).

Los genets a los que se les aplicó fertilizante mostraron una mayor producción total de vástagos con respecto a los gentes testigos (Figura III.3.a). Incluso en los testigos se observa un decremento en el número de vástagos durante los últimos tres meses del experimento. La diferencia entre las dos gráficas (III.3.a y III.3.b) es que en la segunda no se incluyeron los vástagos que se encontraban formando parte de los macollos hijos en cada muestreo.

En la Figura III.3.c se expresa el número total acumulado de macollos hijos producidos por los macollos parentales testigos y por los sujetos a los diversos tratamientos. En este caso se tomaron en cuenta únicamente los datos finales (al cabo de 8 meses) del número de macollos producidos por cada macollo inicial para analizar el efecto de los tratamientos. En la Tabla III.6 se presenta el número promedio de macollos hijos producidos por los macollos sujetos a los tratamientos de fertilización y por los

testigos. Se realizó un análisis de varianza de una vía para detectar si los tratamientos tuvieron algún efecto sobre esta variable. El análisis no detectó diferencias significativas entre los tratamientos, incluyendo a los testigos ($F=0.56$, $p=0.58$).

Tabla III.6. Número promedio de macollos hijos producidos, después de 8 meses, por los macollos testigos y por los sujetos a los tratamientos de fertilización. Los números entre parentesis indican la desviación standard.

	Testigo	Distancia de aplicación del fertilizante	
		0.8m	0.5m
No. promedio de macollos hijos	1.8 (±2.48)	3.0 (±3.08)	1.5 (±1.91)

En la Tabla III.7 se encuentran los porcentajes promedio, obtenidos a partir del número total de vástagos nuevos cuantificados durante el experimento, de aquellos vástagos que fueron producidos dentro de los macollos parentales. Se realizó un análisis de varianza de una vía para determinar si había algún efecto de los tratamientos. Según los resultados de dicho análisis no existen diferencias entre los tratamientos para esta variable (utilizando la transformación $\arcsen \sqrt{x}$, $F=1.16$, $p=0.349$), incluyendo a los testigos. Sin embargo, existe la tendencia a la producción de una mayor proporción de vástagos dentro de los macollos parentales cuando fueron fertilizados.

Tabla III.7. Porcentajes promedio de vástagos nuevos producidos dentro del macollo parental en los tratamientos de fertilización puntual dirigida al cabo de seis meses. Los números entre paréntesis son las desviaciones standard.

	Testigo	Distancia de aplicación del fertilizante	
		0.8m	0.5m
% de vástagos en el macollo parental	65.13 (33.34)	88.85 (14.82)	78.59 (16.61)



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

En la Figura III.4 se muestran los datos y las gráficas de producción de macollos hijos hacia diferentes direcciones. Los datos se refieren a la suma de los resultados para los cinco macollos sometidos a cada tratamiento.

Se realizó un análisis de distribuciones circulares, que consiste de una prueba de X^2 , para determinar si la frecuencia de producción de macollos es uniforme al rededor del círculo (Zar, 1984). Dicho análisis mostró que no se presentó una distribución uniforme de los macollos hijos en ninguno de los tratamientos (Testigo: $X^2=126.9$, $p<0.001$; fertilización a 0.5m: $X^2=24.5$, $p<0.01$; fertilización a 0.8m: $X^2=79.7$, $p<0.001$ - ver apéndice 5). Entonces se calculó el ángulo promedio de producción de macollos hijos y el valor de r , que es una medida de la dispersión de los datos al rededor del círculo. Ambos valores se encuentran en las tablas de la Figura III.4.

Posteriormente se realizó una prueba de Rayleigh (Zar, 1984) para probar si los valores estimados de r son significativos, es decir, si la magnitud del vector resultante es suficientemente grande como para considerarla diferente de cero. Tanto en los testigos, como en los macollos sujetos a los tratamientos de

fertilización, se obtuvo que r es significativamente diferente de cero ($p < 0.05$ - testigo: $z = 16.4$, fertilización a 0.5m: $z = 5.9$, fertilización a 0.8m: $z = 16.81$). lo que indica que el ángulo promedio estimado es la dirección a la que preferentemente se producen los macollos hijos en cada caso (ver apéndice 5).

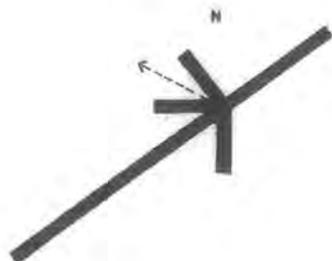
Se realizó una prueba de comparación múltiple de Watson-Williams (Zar, 1984) para probar si existen diferencias en los ángulos de producción de macollos entre los tratamientos (incluyendo a los testigos). El análisis detectó diferencias significativas entre ellos ($F = 119.98$, $p < 0.05$). Posteriormente se realizaron pruebas pareadas de Watson-Williams para comparación de dos muestras (Zar, 1984) y se obtuvo que el ángulo promedio de producción de macollos hijos es diferente entre los tres tratamientos (incluyendo al testigo - ver apéndice 5).

Es importante hacer notar que la dirección promedio de producción de macollos hijos no coincide con la dirección a la que fue aplicado el fertilizante (sur), sobre todo en el caso de los macollos fertilizados a 0.5m, cuya dirección promedio de producción de macollos hijos fue hacia el NNE. Entre los macollos fertilizados a 0.8m se presenta un ángulo promedio (SSE) cercano a la dirección de aplicación del fertilizante, aunque el 57.1% de los macollos fueron producidos hacia direcciones diferentes e incluso opuestas al punto fertilizado.

Testigo		
Dir.	Frec.	%
N	0	0
NE	2	22.2
E	0	0
SE	0	0
S	1	11.1
SW	4	44.4
W	1	11.1
NW	1	11.1

Total	9	

Angulo Promedio: 298°
 Dirección: WNW
 $r = 0.405$



Fertilización a 0.5m		
Dir.	Frec.	%
N	3	20
NE	2	13.3
E	2	13.3
SE	2	13.3
S	2	13.3
SW	0	0
W	1	6.6
NW	3	20

Total	15	

Angulo Promedio: 31°
 Dirección: NNE
 $r = 0.243$



Fertilización a 0.8m		
Dir.	Frec.	%
N	1	14.3
NE	0	0
E	2	28.6
SE	2	28.6
S	1	14.3
SW	0	0
W	1	14.3
NW	0	0

Total	7	

Angulo Promedio: 119°
 Dirección: SSE
 $r = 0.410$

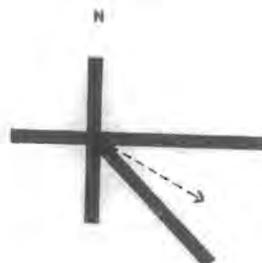


Figura III.4. Frecuencia de producción de macollos hacia diversas direcciones en el experimento de Fertilización II. En las tablas se presentan los datos totales de los cinco macollos parentales bajo cada condición. Los esquemas representan el porcentaje total de macollos hijos producidos hacia cada dirección. r es significativamente diferente de cero en los tres casos.

-----> = ángulo promedio

iv) Denudación.

En la Figura III.5.a se presenta el porcentaje de incremento del número promedio de vástagos por genet durante un año, a partir de los cuatro macollos en los que se denudó la vegetación en el área comprendida en un semicírculo alrededor de ellos. Con el objeto de establecer una comparación general, se presenta también el comportamiento de un macollo testigo al que no se le aplicó ningún tratamiento. No fue posible cuantificar el comportamiento de un número mayor de macollos testigos por limitaciones de tiempo, por lo que no se presentan análisis estadísticos en esta sección. Sin embargo, a partir de las gráficas es posible observar ciertas tendencias, que muestran que el incremento en el número de vástagos por genet fue mayor entre los genets sujetos al tratamiento en comparación con el genet testigo.

En la Figura III.5.b se presenta el porcentaje de incremento en el número de vástagos en los macollos parentales. El número de vástagos en el macollo parental testigo se mantuvo prácticamente constante y la mayor parte de los vástagos nuevos fueron producidos en forma de macollos hijos. Esto se observa más claramente en la Tabla III.8, en la que se muestran los porcentajes de vástagos, sobre el total de vástagos nuevos observados durante el experimento, producidos dentro de los macollos parentales y en forma de macollos hijos. La proporción de vástagos producidos dentro de los macollos parentales fue mayor entre los genets denudados que en el genet testigo.

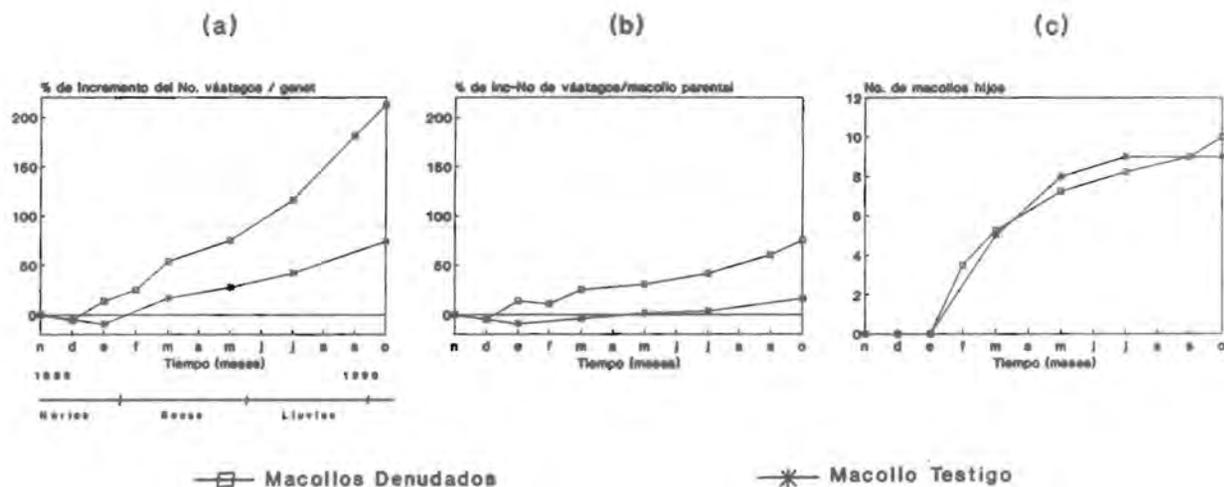


Figura III.5. Crecimiento de los macollos sujetos al tratamiento de denudación. Se presentan los promedios a partir de cuatro macollos. Un macollo al que no se le aplicó ningún tratamiento fungió como testigo. Las barras representan la desviación standard.

a) Porcentaje de incremento del número de vástagos por genet

b) Porcentaje de incremento del número de vástagos en los macollos parentales.

c) Número acumulado de macollos producidos por los macollos parentales.

Tabla III.8. Porcentaje de vástagos producidos dentro del macollo parental y en forma de macollos hijos en los genets sujetos al tratamiento de denudación al cabo de un año.

Tratamiento→ % de vástagos ↓	Testigo	Macollos denudados
en el macollo parental	21.7	33.7
en forma de macollos hijos	78.3	66.3

En la Figura III.5.c se presenta el número promedio acumulado de macollos hijos producidos por los macollos denudados y por el macollo testigo a lo largo de un año. Tanto la trayectoria de la curva como el resultado final son muy similares, es decir, el tratamiento de denudación no tuvo un efecto apreciable con respecto a la producción de macollos. Estos no fueron producidos preferentemente hacia el semicírculo denudado, sino en proporciones muy similares hacia ambos semicírculos, como se observa en la Tabla III.9 ($t=0.14$, $p=0.89$).

Tabla III.9. Macollos producidos hacia las zonas denudadas de vegetación y hacia las zonas intactas a partir de cuatro macollos parentales de *S. scoparium* después de un año. Se presenta el número total y el promedio del porcentaje (a partir de los cuatro macollos parentales). Los números entre paréntesis son las desviaciones standard.

	Macollos en el área denudada	Macollos en el área no denudada
No. total	18	22
% promedio	48.92 (± 21.51)	51.08 (± 21.47)

Discusión.

Los genets de S. scoparium muestran una forma de crecimiento distinta en microambientes de dunas con diferente grado de estabilidad. Sin embargo, como se observa en los resultados obtenidos a partir de los trasplantes recíprocos, las diferencias en la forma de crecimiento aparentemente no tienen una base genética, sino que parecen deberse a la plasticidad en la respuesta de los organismos ante diferentes condiciones ambientales. En otras especies de dunas costeras también se ha visto que las diferencias en el comportamiento de los individuos de la misma especie en distintos microambientes responde a su plasticidad fenotípica (Ehrenfeld, 1990). La zona a la que los macollos fueron trasplantados afectó significativamente su desempeño (medido en términos de su vigor, número de vástagos, porcentaje de tejido verde), siendo siempre mejor en la zona cercana a la playa y en la zona móvil que en las zonas semimóvil y estabilizada. Sin embargo, no se detectaron diferencias con respecto al desempeño de los macollos originarios de distintas zonas.

Sin embargo, sí se observaron diferencias en la sobrevivencia de los trasplantes provenientes de distintas zonas. En este caso, es preciso hacer notar que estas diferencias fueron patentes incluso durante el período inicial de dos meses, en el que los trasplantes se mantuvieron en la Estación de Biología de la Mancha en condiciones uniformes. La mortalidad observada posteriormente, ocurrió durante el primer mes después de la introducción de los trasplantes a las zonas experimentales. Lo

que se pretende enfatizar es el hecho de que, a pesar de que se eligieron macollos con características similares en todas las zonas para llevar a cabo los trasplantes y de que la manipulación experimental fue similar, los ramets provenientes de las zona estabilizada mostraron ser, desde un inicio, menos vigorosos que los provenientes de las zonas móvil y semimóvil, por lo que muchos de ellos murieron durante las etapas iniciales del experimento.

Una posible explicación al respecto, puede estar relacionada con las condiciones en las que se encontraban los macollos experimentales antes de ser extraídos del suelo. El contenido de nutrimentos en el suelo de las cuatro zonas experimentales es muy similar (Tablas I.1 y I.2), sobre todo en lo que respecta a los que mayormente limitan el crecimiento de las plantas en las dunas (N, P y K - Pemadasa y Lovell, 1974a; Ernst, 1983; Kachi e Hirose, 1983). Sin embargo, puede suponerse que la disponibilidad de nutrimentos para las plantas disminuye al aumentar la densidad de la cobertura vegetal, ya que existe un mayor número de individuos haciendo uso de la misma cantidad de recursos hídricos y nutritivos (Huiskes y Harper, 1979). Esto se evidencia en el análisis del contenido de agua del suelo, que fue significativamente mayor en la zona móvil que en la zona estabilizada en la época de secas (Tabla I.2). Así, las condiciones que prevalecen en las zonas móviles podrían favorecer el crecimiento más vigoroso de los macollos de S. scoparium, por lo que quizá soportaron con mayor éxito la manipulación experimental.

Otra cuestión que vale la pena señalar, es que el número de macollos producidos por los ramets transplantados a la zona móvil fue mayor con respecto a los transplantados a la zona semimóvil o estabilizada. Esto no coincide con lo que se describió en el capítulo anterior, en el que se mostró que los macollos de la zona móvil producen un número muy reducido de macollos hijos en comparación con los de microambientes con mayor grado de estabilidad. Es necesario mencionar que los trasplantes se llevaron a cabo en un área muy reducida (de 1 x 2m aproximadamente) en todas las zonas con el objeto de que se encontraran en condiciones uniformes. Para la zona móvil, ello significó un incremento considerable en la densidad. Es posible que este incremento haya tenido un efecto determinante sobre la producción de macollos hijos. El efecto de la densidad en relación con el grado de estabilidad será discutido más adelante.

En resumen, los distintos microambientes a los que los ramets fueron introducidos provocaron una respuesta diferencial. La forma de crecimiento de los macollos parece estar determinada en gran medida por el microambiente en el que se encuentran creciendo, es decir, constituye una respuesta plástica a las condiciones del medio (Solbrig, 1971; Lovett-Doust, 1981b): las zonas móviles y las cercanas a la playa permiten el desarrollo de macollos más vigorosos. Sin embargo, la zona de origen de los ramets parece tener también ciertos efectos sobre algunas de las variables que se cuantificaron. Las pruebas de independencia revelaron que ambos factores (zona de origen y zona de trasplante) se encuentran relacionados, lo que indica que los dos tuvieron un efecto sobre los resultados observados. Sin embargo, es necesario plantear experimentos más detallados con el

objeto de conocer el efecto específico de cada factor en la respuesta de crecimiento de los macollos de S. scoparium.

Los resultados observados entre los macollos transplantados en la zona cercana a la playa muestran que el crecimiento es vigoroso y la sobrevivencia es alta, a pesar de que S. scoparium no se distribuye naturalmente en este microambiente. Ello sugiere que la limitante en la distribución de esta especie en los microambientes cercanos a la playa no se presenta en los procesos relacionados con el crecimiento vegetativo. En el siguiente capítulo se presentan resultados sobre algunos aspectos de la germinación y el establecimiento de S. scoparium. Sin embargo, es necesario profundizar en la investigación sobre las causas que restringen la distribución de S. scoparium en condiciones naturales.

Los resultados del experimento de fertilización a diferentes distancias del macollo parental muestran que el aumento en la disponibilidad de recursos nutritivos provoca una respuesta casi inmediata en la producción de vástagos. La tasa de producción de vástagos se incrementó a partir del mes de mayo de 1989, al inicio de la temporada de lluvias, cuando aumentó la disponibilidad de agua y fertilizante para las plantas. Esta respuesta fue aún más notoria cuando el fertilizante fue agregado a una distancia de 0.5m y 0.25m, lo cual puede deberse a que la mayor parte de las raíces de los macollos se encuentran concentradas en esta región y la absorción de nutrimentos debe ser mayor.

En los macollos fertilizados los vástagos nuevos se produjeron en mayor proporción dentro del macollo progenitor. Puede suponerse que conforme el fertilizante se encontraba más cerca del macollo parental la disponibilidad de nutrimentos fue mayor (por la distribución del sistema radicular). De hecho, la producción de nuevos vástagos ocurrió en mayor proporción dentro del macollo progenitor mientras más cerca fue fertilizado. La explotación de los recursos ocurrió localmente al aumentar la disponibilidad de nutrimentos y una menor proporción de vástagos fueron destinados a la búsqueda de recursos en otros microsítios a través de la producción de macollos hijos (de Kroon y Knops, 1990; de Kroon y Schieving, 1990; Ehrenfeld, 1990).

Esta misma tendencia se observó en el segundo experimento de fertilización, en donde los patrones de producción de vástagos fueron muy similares. De hecho, la mayor parte de los análisis estadísticos revelan que los macollos fertilizados presentaron una mayor tasa de producción de vástagos que los macollos testigos. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la proporción de vástagos nuevos producidos dentro del macollo parental en los diversos tratamientos. Existe una tendencia hacia el aumento de la proporción de vástagos nuevos dentro del macollo parental en el caso de los fertilizados, pero se presentó una variabilidad muy amplia en la respuesta de los macollos sujetos a un mismo tratamiento. Además, es necesario tomar en cuenta que tanto la cantidad de fertilizante como el tiempo de observación fueron menores que en primer experimento de fertilización, por lo que las diferencias en esta variable no son tan evidentes.

El experimento de denudación arrojó resultados equivalentes, aunque la respuesta de crecimiento fue mucho menos drástica que en el caso de los experimentos de fertilización. Es posible que esta diferencia se haya debido a que el aumento en la disponibilidad de nutrimentos haya sido mayor al fertilizar el suelo que al denudar la vegetación.

En algunas especies se ha observado la producción de módulos hacia micrositios con mayor disponibilidad de nutrimentos (Kershaw, 1962; Williams, 1964; Salzman, 1985). Sin embargo, en esta especie no se observó una respuesta dirigida en ninguno de los experimentos realizados. Es posible que el establecimiento de los macollos en etapas posteriores (no su producción) se encuentre determinado, en alguna medida, por las condiciones edáficas del micrositio que ocupen. No obstante, la producción de macollos ocurre, aparentemente, al azar y sin dirección específica. En otras especies se ha observado que cuando un estolón se encuentra en un micrositio en el que la concentración de nutrimentos es mayor, se favorece la producción de vástagos o módulos en esa región (Lovell y Lovell, 1985). Es posible que en S. scoparium (ver Figura I.1) ocurra un fenómeno similar y que la producción de estolones en sí misma no se presente de manera dirigida. Según se ha observado, la inclinación de la pendiente en la que se encuentran creciendo los macollos parentales tiene un efecto importante sobre la dirección en la que se establecen los macollos hijos.

En resumen, el aumento en la disponibilidad de nutrimentos produce una respuesta que consiste en la producción de nuevos vástagos preferentemente dentro del macollo parental, y en menor

medida en forma de macollos hijos. La producción de una mayor proporción de vástagos distantes a los macollos parentales ocurre con mayor frecuencia en zonas estabilizadas, como se vio en el capítulo anterior. Ello puede deberse a que la disponibilidad de recursos disminuye conforme aumenta la densidad de la cobertura vegetal, ya que un número mayor de individuos están haciendo uso de la misma cantidad de recursos (Huiskes y Harper, 1979). En las zonas móviles, por el contrario, se reduce la producción de vástagos hacia el exterior, con la consecuente disminución en la colonización del medio a través de la formación de macollos hijos. En Narcissus pseudonarcissus (Barkham, 1980) y en otras especies (Sutherland y Stillman, 1988) también se ha observado que las condiciones ambientales asociadas con las altas densidades, tienen el efecto de incrementar la tasa de expansión vegetativa. Este tipo de comportamiento se presenta en especies que se han clasificado como "forrajeras" (sensu de Kroon y Schieving, 1990 - ver Capítulo 2).

La producción de vástagos a distancias cortas, aunque tiene el efecto de reducir la competencia intra e interespecífica, intensifica la competencia por recursos entre vástagos del mismo genet (Lovett-Doust y Lovett-Doust, 1982). Por el contrario, si los vástagos se encuentran a mayores distancias (crecimiento de tipo "guerrilla") este efecto se disminuye, ya que ocuparán un micrositio diferente al que ya está siendo explotado por el macollo progenitor y tendrán mayores posibilidades de obtener recursos (Hutchings & Bradbury, 1985). En este trabajo se ha sugerido que la mayor disponibilidad de recursos en las zonas móviles, dada por la baja densidad de la cobertura vegetal, favorece el crecimiento de macollos cerrados de S. scoparium

(Huiskes y Harper, 1979). La forma de crecimiento es preferentemente de tipo "falange", en la que un genet explota el micrositio ya ocupado. (Lovell y Lovell, 1985; de Kroon y Knops, 1990).

Cuando dos módulos interactúan, una de sus posibles respuestas es su cambio de orientación, es decir, su separación (Franco, 1986). En este caso, la tendencia a una mayor separación de los vástagos de S. scoparium en las zonas estabilizadas, sugiere la existencia de algún tipo de interacción entre ellos. La pobreza extrema de los suelos de las dunas constituye un elemento que puede determinar el establecimiento de relaciones intensas de competencia intra e interespecífica, e incluso entre partes de un mismo genet. De hecho, la interferencia intraclonal por competencia (Smith y Rogan, 1980) puede llegar a ser igual o más intensa que la competencia con organismos de la misma o de otras especies (Lovett-Doust, 1981a; Briske y Butler, 1989; de Kroon y Kwant, 1991). El efecto de la alta densidad de la cobertura vegetal en las zonas estabilizadas puede estar jugando un papel determinante con respecto al comportamiento vegetativo (Silvertown y Gordon, 1989) de esta especie.

Sin embargo, a diferencia de lo que se ha encontrado en otras poblaciones de gramíneas (McNeilly, 1981), en las que parece existir una diferenciación con respecto a la capacidad competitiva de los genets que crecen en ambientes con distintos grados de interferencia, la respuesta ante la competencia en S. scoparium parece ser el resultado de su plasticidad fenotípica (Mack y Harper, 1977; Ashmun y Pitelka, 1985; Ehrenfeld, 1990). En ambientes heterogéneos, como es el mosaico microambiental de

los sistemas de dunas costeras, la plasticidad fenotípica es una característica muy importante (de Kroon y Schieving, 1990). Si las condiciones ambientales cambian lentamente (como es el caso de los procesos de sucesión de las zonas móviles a las estabilizadas), y en ocasiones éstas se encuentran por afuera del rango de tolerancia de una especie, puede favorecerse la adopción de una estrategia mixta que le permita al organismo cambiar su fenotipo y "acomodarse" a diferentes condiciones ambientales (Silvertown y Gordon, 1989).

La baja disponibilidad de nutrimentos es uno de los factores que determina el cambio en la respuesta de crecimiento de los macollos de S. scoparium. Sin embargo, su plasticidad fenotípica, es decir, su capacidad para ocupar y explotar el espacio y los recursos de diferentes maneras en respuesta a las características del medio ambiente, le permite ocupar un amplio rango de microambientes en los sistemas de dunas costeras.

IV. GERMINACION, ESTABLECIMIENTO Y CRECIMIENTO.

Introducción.

Las dunas costeras se caracterizan por una alta heterogeneidad ambiental que se presenta a manera de mosaico y en la que la variación de algunas condiciones físicas se encuentra determinada, en gran medida, por la topografía (Ranwell, 1972; Chapman, 1976; Moreno-Casasola, 1982, 1986; Barbour, et al., 1985). Existen distintos microambientes topográficos entre los que hay diferencias florísticas importantes, ya que las condiciones que se presentan en cada uno de ellos permiten el establecimiento y crecimiento de determinadas especies o grupos de especies (van der Maarel, 1966; Moreno-Casasola, et al., 1982; Barbour et al., 1985; Moreno-Casasola, 1988; Castillo, et al., 1991). La presencia y abundancia de las especies en los microambientes de las dunas puede estar determinada, en alguna medida, por ciertas características de su historia de vida. En este contexto, sus requerimientos y tolerancias durante la germinación, el establecimiento y las primeras etapas del crecimiento son aspectos fundamentales.

El establecimiento es una etapa crítica en el ciclo de vida de las plantas (Harper, 1977, Silvertown, 1982). Las plántulas son altamente vulnerables y se encuentran sometidas a una serie de riesgos de mortalidad cuyo efecto es menos drástico sobre los organismos adultos. El éxito del establecimiento depende, en gran medida, de la capacidad de la semilla para detectar la presencia

de condiciones ambientales favorables y responder a la variación temporal y espacial del ambiente a través de mecanismos específicos de latencia (Bewley y Black, 1982; Schat, 1983).

Muchos autores (Heydecker, 1972; Roberts, 1972; Black, 1973; Bewley y Black, 1982; Silvertown, 1984; Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1984; Fenner, 1985 entre otros) han señalado la importancia que tienen los mecanismos de latencia de las semillas sobre la sobrevivencia de las plántulas, ya que tienen el efecto de favorecer la germinación en el momento y en el lugar en el que las condiciones para el establecimiento son propicias. De hecho, se ha sugerido que los mecanismos de latencia han sido seleccionados en respuesta a riesgos específicos de mortalidad de plántulas (Schat, 1983).

Los mecanismos de latencia de semillas parecen tener una mayor importancia (y por lo tanto han alcanzado un mayor refinamiento) entre las especies anuales, cuya única forma de permanencia es la semilla (Martínez, et al., 1991). Entre las especies perennes de sistemas tropicales de dunas costeras cuya germinación se ha estudiado (Martínez, 1988; Valverde, 1988; Martínez, et al., 1991), se ha visto que los mecanismos de latencia son poco sofisticados, es decir, son poco sensibles a factores disparadores externos muy específicos. La humedad es la principal limitante para la germinación y de hecho, en el sistema de dunas de El Morro de la Mancha, Ver., se observan plántulas de un gran número de especies durante la época de lluvias. Sin embargo, la mortalidad durante esta fase es muy alta (García y Pisanty, 1991; Martínez, 1991; Ortiz-García, 1991; Pisanty, 1991; Valverde 1991).

Al término de la temporada húmeda, las poblaciones de plántulas y juveniles han sufrido reducciones muy considerables. Para este momento, los organismos deben haber alcanzado un tamaño que les permita enfrentar con éxito el movimiento de arena y la baja humedad de la siguiente temporada (Martínez, et al., 1991), además del bajo contenido de nutrimentos (Evans, 1988; Kellman y Roulet, 1991) y los altos niveles de insolación que caracterizan al ambiente de las dunas costeras (Moreno-Casasola, 1982). En este sentido, la presencia de puntos específicos con mayor contenido de nutrimentos en el suelo y la capacidad de las plantas para explotarlos eficientemente, debe jugar un papel fundamental en determinar sus posibilidades de alcanzar un nivel de desarrollo que asegure su sobrevivencia en etapas posteriores. La respuesta individual de las plantas, i.e. su plasticidad, puede permitirles afrontar exitosamente ciertas limitaciones y explotar eficientemente las condiciones favorables que su medio ofrece.

En Schizachyrium scoparium, la colonización del medio a través del crecimiento vegetativo es un fenómeno muy común, sobre todo en dunas relativamente estabilizadas. Sin embargo, no se cuenta con información sobre la importancia de la colonización a través de semillas. De hecho, a través de tres años de trabajo de campo en las dunas de El Morro de la Mancha, prácticamente no se han observado plántulas de esta especie en condiciones naturales. Algunos autores (Sarukhán y Gadgil, 1974; Callaghan, 1976; Barkham, 1980; Peñalosa, 1983; Hartnett y Bazzaz, 1985; Maun, 1985; Ehrenfeld, 1990) han demostrado que la permanencia y

crecimiento de las poblaciones en algunas especies clonales, está determinada básicamente por la contribución de su crecimiento vegetativo.

El objetivo del presente trabajo es determinar la importancia de la colonización a través de semillas en la dinámica poblacional de S. scoparium. Para esto, se ha buscado conocer la respuesta germinativa ante diferentes factores físicos bajo los cuales se encuentran sus semillas en condiciones naturales, así como la respuesta de las plántulas ante el contenido de nutrimentos del suelo durante las primeras etapas de crecimiento.

Se ha observado cierta variación en algunas características de la historia de vida de S. scoparium, principalmente relacionada con el crecimiento vegetativo, en ambientes con diferente grado de estabilidad (ver Capítulo II). De esta forma, el presente estudio pretende investigar si existen diferencias en ciertos aspectos relacionados con la colonización a través de semillas en los microambientes de dunas que ocupa esta especie. El conocimiento de estos aspectos de la historia de vida de S. scoparium es fundamental para entender su distribución en estos microambientes, así como para comprender ciertos rasgos del desempeño de los individuos que repercuten directamente en la dinámica de sus poblaciones.

Metodología.

1) Germinación.

En enero de 1991, se colectaron semillas de S. scoparium en el sistema de dunas de El Morro de la Mancha, Ver. Se tomaron semillas de un gran número de macollos (más de cien) de diferentes microambientes a lo largo del rango de distribución de la especie en el sistema, desde las zonas móviles hasta las estabilizadas. Las semillas colectadas se guardaron en bolsas de papel y se almacenaron por 4 meses en condiciones de laboratorio en la Ciudad de México.

Las pruebas de germinación se realizaron en cámaras de ambientes controlados. Las semillas se sembraron en cajas de Petri, utilizando arena lavada del sistema de dunas como sustrato. Se sembraron 25 semillas en cada caja de Petri y se realizaron 4 repeticiones por tratamiento. La siembra de los lotes testigos se llevó a cabo de la misma forma. Las condiciones standard de germinación fueron 25°C, humedad relativa de 60 a 80%, y fotoperíodo de 12:12, con una intensidad lumínica de $9.2 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La arena se mantuvo húmeda a saturación, regando periódicamente con agua destilada. Se cuantificó diariamente el número de semillas germinadas durante 30 días. El criterio de germinación fue la protrucción de la radícula.

Se analizó la respuesta germinativa de las semillas de S. scoparium ante los siguientes factores físicos: luz, temperatura, salinidad y profundidad de siembra (como un reflejo del enterramiento). El objetivo de estos experimentos no fue el

determinar los óptimos de germinación. sino conocer la respuesta de las semillas a lo largo de un gradiente de una condición física determinada. Los tratamientos para cada uno de los factores fueron los siguientes:

a) Luz-obscuridad: Las semillas del lote testigo (luz) se pusieron a germinar en las condiciones standard ya descritas. Para el tratamiento de obscuridad se envolvieron las cajas de Petri con hojas dobles de papel aluminio y plástico Egapack y se colocaron dentro de bolsas de plástico selladas. Esto evitó la entrada de luz y la pérdida de humedad. Al cabo de treinta días, se contaron las semillas germinadas y se obtuvo el porcentaje final de germinación.

b) Temperatura: Se aplicaron cuatro tratamientos: se sometieron las semillas a tres temperaturas constantes (15, 25 y 35°C) manteniendo las demás variables sin modificación alguna; además, con el objeto de comparar la respuesta de las semillas ante condiciones de temperatura constante y fluctuante, se aplicó un cuarto tratamiento en el que las semillas fueron sometidas a un termoperíodo de 20-32°C. En este último caso la temperatura baja se mantuvo por 18 horas y la alta por 6 horas, coincidiendo esta última con las horas de luz.

c) Salinidad: Se sembraron semillas en cajas de Petri con arena regada con diferentes diluciones de agua de mar. Las diluciones utilizadas fueron 25%, 50% y 100% de agua de mar, que corresponden a una salinidad de 5, 10 y 15 o/oo respectivamente. Los riegos posteriores se realizaron con agua destilada con el objeto de no variar la concentración salina inicial. Al cabo de

30 días, las semillas sin germinar fueron transferidas a cajas de Petri con arena regada con agua destilada y fueron mantenidas en las cámaras de germinación por 10 días más. Los resultados se compararon con el lote testigo, que se regó desde un inicio con agua destilada.

d) Profundidad de siembra: Las semillas se sembraron en charolas de plástico, sobre una superficie de arena mojada. Posteriormente se les agregó arena hasta llegar a la profundidad deseada. Las profundidades utilizadas fueron 0.5, 1.0 y 2.0 cm. En este caso se cuantificó la emergencia de plántulas. Al cabo de 30 días, la arena de las charolas fue tamizada, y las semillas sin germinar fueron recuperadas y puestas a germinar de nuevo sobre la superficie de la arena. Los resultados se compararon con un lote testigo en el que las semillas fueron colocadas desde un inicio sobre la superficie de la arena.

Puesto que existen diferencias en algunos parámetros de la historia de vida de S. scoparium en ambientes de dunas con diferente grado de estabilidad, se decidió investigar sobre las características germinativas de semillas provenientes de diferentes zonas. Los organismos reproductivos se encuentran bajo diferentes condiciones ambientales en los distintos microambientes de las dunas, por lo que la capacidad germinativa de sus semillas podría variar.

Para comparar la capacidad germinativa de las semillas de S. scoparium provenientes de diferentes zonas, se realizó una colecta en la que se separaron las semillas provenientes de una zona móvil, una semimóvil y una estabilizada. Los criterios de

elección de estas zonas fueron detallados en el Capítulo I. Utilizando la metodología ya descrita, se pusieron a germinar por separado las semillas de cada zona bajo condiciones standard y se cuantificó diariamente la germinación durante 30 días.

Se llevaron a cabo análisis de varianza de una sola vía (ANOVA) con el objeto de detectar diferencias entre los resultados obtenidos para los tratamientos de cada prueba. Se analizaron dos variables: porcentaje final de germinación y velocidad de germinación. Este último parámetro se describió en términos de la variable t_{50} (Grime, et al., 1981), que indica el tiempo en el que se alcanzó el 50% de germinación. Los datos de porcentaje final de germinación se transformaron a $\arcsen \sqrt{x}$ con el objeto de linearizarlos, como recomienda Zar (1984) para valores porcentuales (que presentan una distribución binomial). Cuando el análisis de varianza detectó un efecto significativo del tratamiento en cuestión ($p < 0.05$), se llevó a cabo una prueba de rango múltiple de Scheffé con el objeto de detectar los valores entre los cuales existían diferencias. Para estos análisis se utilizó el paquete estadístico Statgraphics para microcomputadoras PC-IBM.

ii) Establecimiento.

Se pusieron a germinar semillas de S. scoparium en cajas de Petri con arena en una cámara de germinación con un termoperíodo de 20-32° (18 y 6 horas respectivamente), un fotoperíodo de 12:12 y humedad relativa de 60-80%.

Cinco días después de que las semillas germinaron, las plántulas fueron retiradas de las cajas de Petri y colocadas, una por una, en vasos de unicel con arena. Se mantuvieron en el invernadero por cinco días más, regándolas diariamente. Posteriormente se trasladaron al sistema de dunas de El Morro de la Mancha, en donde se llevó a cabo el transplante a principios de septiembre de 1990, cuando se esperaba la presencia de plántulas en condiciones naturales.

Se eligieron cuatro zonas en el sistema de dunas de El Morro de la Mancha, Ver. para la siembra de las plántulas: una zona cercana a la playa, una zona móvil, una semimóvil y una estabilizada. Los criterios para la elección de las zonas se detallaron anteriormente. En cada zona se sembraron 30 plántulas, rompiendo el vaso de unicel y enterrándolas junto con el bloque de arena en el que se encontraban. Quince plántulas fueron colocadas sin protección alguna y las otras quince se sembraron debajo de un semi-sombreado artificial, creado por una malla de mosquitero de color verde. Esto último se hizo para conocer si la disminución en el nivel de insolación tenía algún efecto sobre la sobrevivencia.

La sobrevivencia de las plántulas se evaluó durante los siguientes 10 meses. Las curvas de sobrevivencia se compararon entre tratamientos y entre zonas utilizando el método de Peto y Peto (en Pyke y Thompson, 1986), que consiste en una prueba de X^2 que compara la mortalidad observada con el número esperado de muertes basado en la mortalidad de cada intervalo de tiempo y en la proporción de sobrevivientes (ver Capítulo II).

iii) Crecimiento bajo diferentes regímenes nutritivos.

Se pusieron a germinar semillas en una cámara de germinación con un termoperíodo de 20-32°C (18 y 6 horas respectivamente), un fotoperíodo de 12:12 y humedad relativa de 60-80%.

Cinco días después de que las semillas germinaron, se realizó una cosecha inicial de 7 plántulas. Se separó la raíz de las partes aéreas y se pusieron a secar durante 48 horas en un horno a 80°C para obtener su peso seco.

Las demás plántulas se transplantaron, una por una, a bolsas de plástico negras de 3 lt de capacidad con arena inerte de sílice saturada con agua destilada. Las plantas se colocaron en el invernadero en la Ciudad de México, en donde se aplicaron cuatro tratamientos durante 90 días (de agosto a noviembre de 1990, temperaturas máxima y mínima de 40 y 10°C respectivamente). Se utilizaron siete plantas por tratamiento. Los tratamientos se aplicaron como sigue:

- a) Agua destilada: Las plantas se regaron cada dos días con 100ml de agua destilada.
- b) Rico en nutrimentos: Las plantas se regaron cada dos días con 100ml de solución nutritiva de Long Ashton (Hewitt, 1966) al 30%. En este tratamiento, la saturación inicial de la arena se realizó con solución nutritiva de Long Ashton al 500%.
- c) Pulsos predecibles de nutrimentos: Las plantas se regaron cada 6 días con 100ml de solución nutritiva de Long Ashton al 90% y

con agua destilada en los eventos de riego intermedios (cada 2 días). La solución nutritiva se aplicó un total de quince veces.

d) Pulsos impredecibles de nutrimentos: Las plantas se regaron con 100 ml de solución nutritiva de Long Ashton al 90% de manera aleatoria en el tiempo. En los eventos de riego intermedios (cada dos días) entre la aplicación de los pulsos, se utilizó agua destilada. El número de pulsos nutritivos aplicados fue igual al del tratamiento anterior (15), pero los días en que se aplicó se determinaron con base en una tabla de números al azar. El período mínimo entre riegos sucesivos con solución nutritiva fue de 2 días y el máximo fue de 16 días.

Durante el desarrollo del experimento se tomaron medidas mensuales del número de hojas y altura de cada planta. Al cabo de 90 días se realizó la cosecha. Se midió el área foliar total por planta en un medidor de área foliar Delta-t. Se separaron los tejidos aéreo y radicular y se secaron en un horno a 80°C durante 48 horas con el objeto de determinar los pesos secos. A partir de estas medidas se obtuvo la tasa relativa de crecimiento (R) por planta (Evans, 1972, Hunt, 1990), la relación del peso de la raíz sobre el peso de las partes aéreas (tasa R/S), los valores de R de la raíz sobre R de las partes aéreas (K) y el área foliar sobre el peso de la hojas (area foliar específica). La tasa de crecimiento se determinó de la siguiente forma:

$$R = \ln W_2 - \ln W_1 / t_2 - t_1$$

donde W = peso seco de la planta (gr)

t = tiempo (días)

y R = tasa relativa de crecimiento (g/g.día⁻¹)

Se llevaron a cabo análisis de varianza de una sola vía (ANOVA) para detectar diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos para cada parámetro analizado. Cuando los análisis detectaron un efecto significativo de los tratamientos, se realizó una prueba de rango múltiple de Scheffé para determinar grupos homogéneos entre los promedios por tratamiento. Para efectuar estos análisis se utilizó el paquete estadístico Statgraphics para microcomputadoras PC-IBM.

Resultados.

1) Germinación.

En la Tabla IV.1 se muestran los porcentajes finales de germinación de semillas de S. scoparium en condiciones de luz y de obscuridad, entre los que existen diferencias significativas según una prueba de "t" de Student ($t=3.28$, $p=0.01$). Una vez concluido el período de 30 días, las semillas que estaban en obscuridad fueron sometidas a condiciones de luz por 10 días más. El porcentaje de germinación alcanzado al término de éste período se encuentra señalado en dicha tabla y no es estadísticamente distinto del alcanzado por el lote testigo que estuvo en la luz desde un inicio (testigo) ($t=1.78$, $p=0.12$).

Como puede observarse, la germinación de S. scoparium es estimulada por la luz. Una cierta proporción de la población de semillas permanece latente en condiciones de obscuridad. Una vez que esta limitación desaparece, las semillas germinan alcanzando porcentajes similares a los del testigo. En este caso no se presentan datos de velocidad de germinación, pues con el objeto

de no alterar el tratamiento de obscuridad, se realizó un solo conteo final de las semillas germinadas.

Tabla IV.1. Promedio y porcentaje de germinación de las semillas de *S. scoparium* en condiciones de luz y de obscuridad. En la tercera columna se presentan los valores para las semillas que estaban en obscuridad, una vez que fueron sometidas a la luz durante diez días más. Los números entre paréntesis son las desviaciones standard.

	Luz	Obscuridad	Obscuridad 30 días → Luz 10 días
Porcentaje	92%	60%	→ 81%
Promedio	23 (1.6)	15 (4.8)	→ 20.2 (2.5)

En la Figura IV.1 se muestran las gráficas que representan el porcentaje acumulado de germinación en los tratamientos de (a) temperatura, (b) salinidad y (c) profundidad de siembra. Para esta última prueba se evaluó el porcentaje final de emergencia (las plántulas que emergieron a la superficie de la arena). En la Tabla IV.2 se encuentra una evaluación de la velocidad de germinación a partir de los valores de t_{50} para cada tratamiento.

Como puede verse, la temperatura afecta tanto el porcentaje final de germinación (Figura IV.1.a.) como la velocidad de germinación (Tabla IV.2). El mayor porcentaje final de germinación se observó bajo la temperatura más alta (35°C) y bajo el termoperíodo aplicado (20-32°C), mientras que el menor se obtuvo en la temperatura más baja (15°C). A 25°C la germinación final alcanzó valores intermedios. La velocidad de germinación se vio afectada de la misma manera, siendo más baja a menores temperatura.

La salinidad tuvo el efecto inicial de disminuir marcadamente tanto el porcentaje final de germinación (Figura IV.1.b) como la velocidad de germinación. Incluso, la concentración salina más elevada inhibió por completo el proceso germinativo. Sin embargo, cuando las semillas fueron transferidas a un medio con agua destilada, en menos de diez días alcanzaron porcentajes de germinación estadísticamente similares ($F=3.03$, $p=0.07$) a los del lote testigo (ver apéndice 6), aunque ligeramente menores conforme más alta fue la concentración salina a la que estuvieron sometidas.

Con respecto a los resultados de la prueba de profundidad de siembra, en la Figura IV.1.c se observa que la emergencia de las plántulas disminuyó al aumentar la profundidad a la que fueron sembradas las semillas. Sin embargo, el porcentaje final de emergencia fue similar para las semillas enterradas a 0.5 cm y a 1 cm. Ambos valores resultaron ser significativamente distintos ($p<0,05$) de los del lote testigo y del porcentaje final de emergencia de plántulas a partir de semillas enterradas a 2 cm.

Una vez que concluyó el período de 30 días, la arena fue tamizada y las semillas no germinadas fueron recuperadas. Se encontró una proporción muy baja de semillas germinadas enterradas (alrededor del 8%). La mayor parte no habían germinado, por lo que fueron puestas a germinar sobre la superficie de la arena en condiciones standard. El porcentaje de germinación que alcanzaron estas semillas fue estadísticamente similar al del lote testigo, a excepción de las semillas que estuvieron enterradas a 2 cm, cuyo porcentaje final de germinación fue ligeramente menor (ver apéndice 6).

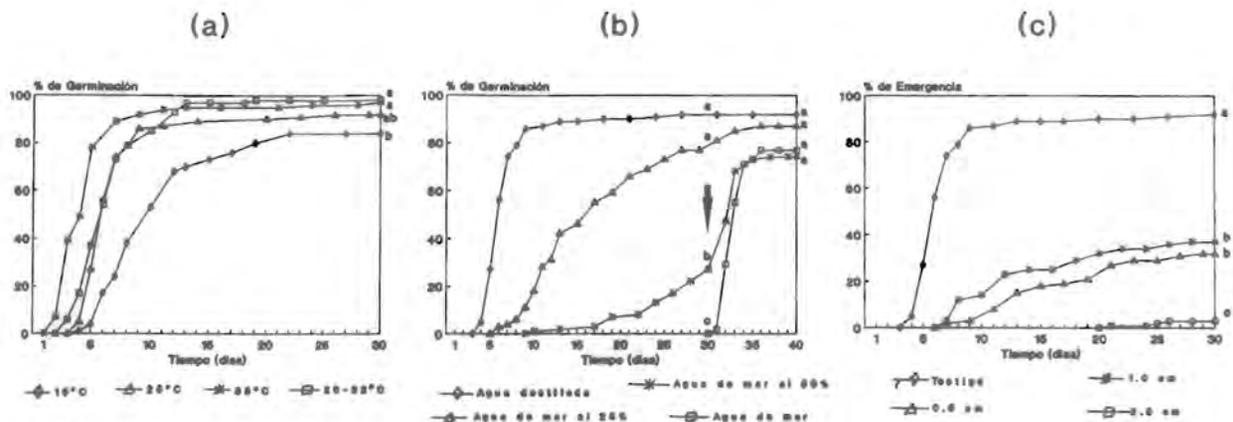


Figura IV.1. Comportamiento germinativo de las semillas de *Schizachyrium scoparium* ante diferentes condiciones físicas. Las letras al lado de las gráficas indican diferencias significativas entre los porcentajes finales de germinación según una prueba de Scheffé (ver apéndice 5).

a) Porcentaje acumulado de germinación de semillas sometidas a tres temperaturas constantes y un termoperíodo.

b) Porcentaje acumulado de germinación de semillas sometidas a diferentes concentraciones salinas. La flecha indica el momento en el que las semillas se transfirieron a un medio con agua destilada.

c) Porcentaje acumulado de emergencia de plántulas a partir de semillas sembradas a diferentes profundidades.

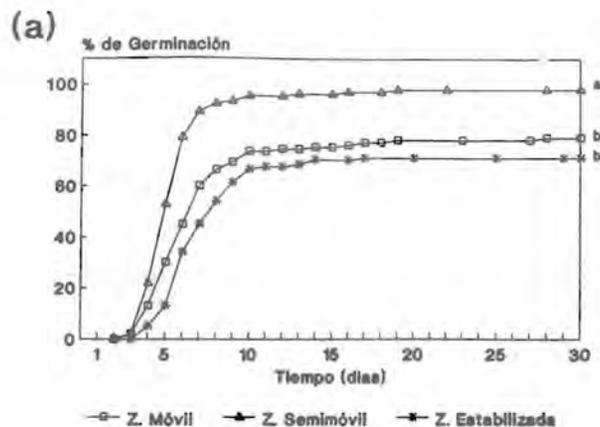
Tabla IV.2. Velocidad de germinación de las semillas sometidas a diferentes tratamientos. Los valores promedio de t_{50} (días) representan el tiempo que tardó cada conjunto de semillas en alcanzar una germinación del 50%. En la prueba de profundidad de siembra los datos se refieren a porcentaje de emergencia. Los espacios en blanco indican que no se alcanzó el 50% de germinación. Las diferentes letras debajo de los promedios indican la existencia de diferencias significativas entre los tratamientos según una prueba de rango múltiple de Scheffé ($p < 0.05$) (ver apéndice 6).

Temperaturas				Salinidad			Prof. de Siembra		
15°C	25°C	35°C	20-32°C	Test. 25%	50%	100%	Test. 0.5cm	1cm	2cm
9.4	5.6	3.7	5.7	5.6	17	---	5.6	---	---
a	b	c	b	b	a				

En la Figura IV.2 se encuentran los resultados de las pruebas de germinación en condiciones standard con semillas colectadas en zonas con diferente grado de estabilidad. El porcentaje final de germinación alcanzado por las semillas provenientes de la zona semimóvil fue significativamente mayor ($p < 0.05$) que el de las semillas de las zonas móvil y estabilizada. La velocidad de germinación más alta se observó entre las semillas de la zona semimóvil, seguida por las de la zona móvil y por último por las de la zona estabilizada. Existen diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los valores de t_{50} observados para las semillas de la zona semimóvil y la zona estabilizada (ver apéndice 6).

ii) Establecimiento.

En la Figura IV.3 se encuentran las curvas de sobrevivencia de plántulas bajo los dos tratamientos (semi-sombreado y sin sombra) durante 10 meses en cada una de las zonas experimentales. Se realizó la comparación de las curvas de sobrevivencia entre ambos tratamientos para cada una de las zonas experimentales a través



(b)

Origen de las semillas	t 50 (días)
Zona Móvil	6.1 (ab)
Zona Semimóvil	4.8 (a)
Zona Estabilizada	7.6 (b)

Figura VI.2 Comportamiento germinativo de semillas de *S. scoparium* colectadas en diferentes zonas del sistema de dunas de El Morro de la Mancha, Ver.

a) Porcentaje acumulado de germinación.

b) Velocidad de germinación, descrita en términos de la variable t50 (días) para las semillas provenientes de cada zona.

Las diferentes letras al lado de la gráfica y entre paréntesis en la tabla indican diferencias significativas ($p < 0.05$) según una prueba de rango múltiple de Scheffé (ver apéndice 5).

Condiciones de germinación: 25°C, 60-80% de humedad relativa y fotoperiodo de 12:12.

del método de Peto y Peto (en Pyke y Thompson, 1986 - ver Capítulo II). No se observaron diferencias significativas entre las curvas de sobrevivencia de las plántulas semisombreadas y sin sombra en ninguna de las cuatro zonas (ver apéndice 7). Se trabajó entonces con una sola cohorte de 30 plántulas por zona y se compararon las curvas de sobrevivencia de las cohortes de plántulas de diferentes zonas. El análisis no detectó diferencias significativas entre las curvas de sobrevivencia de las plántulas sembradas en las distintas zonas (ver apéndice 7). Como se observa en las gráficas, aproximadamente el 90% de las plántulas murieron durante el primer mes. Al cabo de diez meses, únicamente el 1.6% de las plántulas se encontraron vivas.

Aunque no se tienen registros sobre ciertos factores ambientales durante el tiempo en el que se introdujeron las plántulas a las zonas experimentales, en la Figura I.3 y en las Tablas I.1, I.2 y I.3 se presenta una descripción del movimiento de arena, la cobertura vegetal y algunas características edáficas para períodos de tiempo anteriores al trasplante. De cualquier manera, se observó que, aparentemente, el principal factor de mortalidad de plántulas fue la falta de humedad, a excepción de la zona móvil, en donde el movimiento de la arena (enterramiento) provocó la muerte de todas las plántulas durante el primer mes después del tranplante.

iii) Crecimiento bajo diferentes regímenes nutritivos.

Los resultados de esta fase del trabajo se encuentran en la Figura IV.4 y en la Tabla IV.3. Como puede apreciarse, en todos los casos el tratamiento que favoreció mayormente el crecimiento

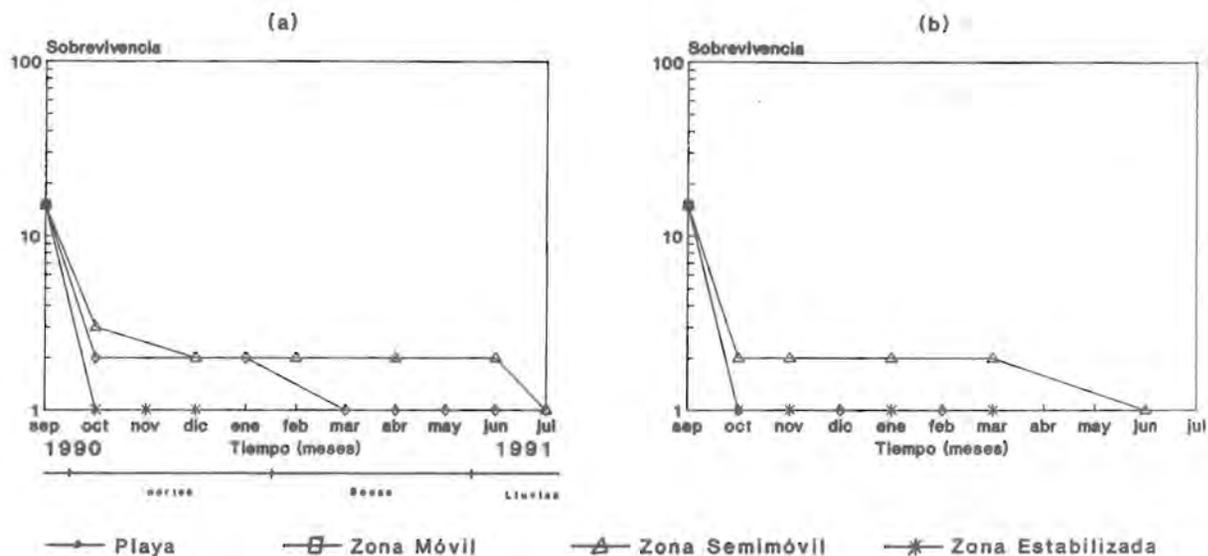


Figura VI.3. Sobrevivencia de las plántulas sembradas en las diferentes zonas de trabajo bajo condiciones de semi-sombreado (a) y sin sombra (b). El análisis estadístico mostró que no existen diferencias significativas con respecto a la sobrevivencia ni entre tratamientos ni entre zonas (ver apéndice 6). Las plántulas sembradas en la zona móvil se murieron todas durante el primer mes posterior a la siembra.

fue el rico en nutrimentos. Los pulsos predecibles e impredecibles dieron resultados intermedios y el tratamiento con agua destilada dio lugar a los valores más bajos de crecimiento, medido a través de los diferentes parámetros analizados. Los resultados detallados del análisis estadístico de los datos de esta sección se encuentran reportados en el apéndice 8.

En el tratamiento con agua destilada, el número de hojas se mantuvo con muy poca variación a lo largo del experimento (Figura IV.4.a), mientras que en el rico en nutrimentos se dio una tendencia de incremento casi exponencial. Los pulsos predecibles e impredecibles de nutrimentos permitieron el desarrollo de un número significativamente menor de hojas que el tratamiento rico en nutrimentos ($p < 0.05$). El número final de hojas no difirió entre el tratamiento con agua destilada y los pulsos impredecibles.

Con respecto a la acumulación de peso seco (Figura IV.4.b), puede verse que las diferencias entre tratamientos son considerables, sobre todo en lo que respecta a las partes aéreas, en donde se observan tres grupos de respuesta: bajo el tratamiento rico en nutrimentos se dio la mayor acumulación de peso seco, seguido del tratamiento de pulsos predecibles y por último el de agua destilada. Los pulsos impredecibles dieron lugar a una respuesta intermedia entre los dos últimos. La acumulación de peso seco a nivel de las raíces mostró una respuesta más homogénea, en donde únicamente bajo el tratamiento rico en nutrimentos se observó un peso seco significativamente mayor que bajo los otros tratamientos ($p < 0.05$).

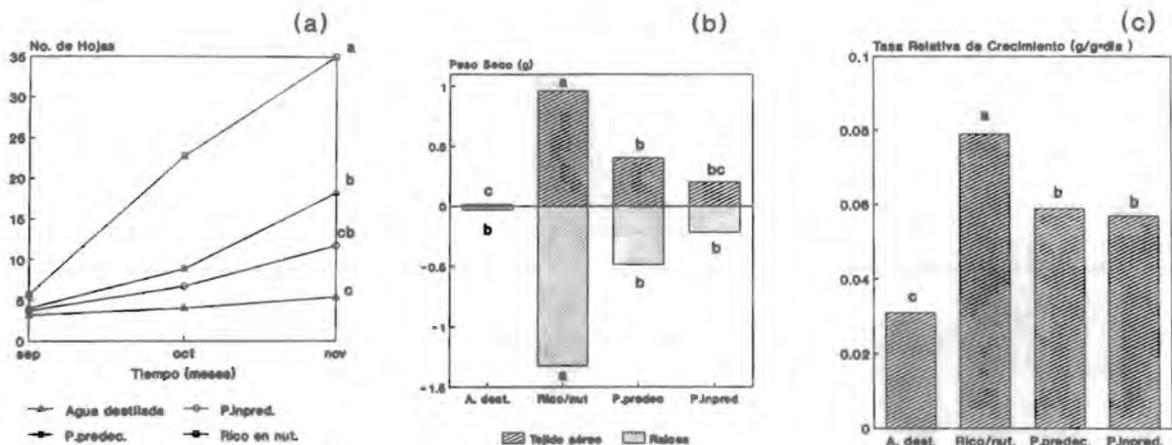


Figura IV.4. Crecimiento de *Schizachyrium scoparium* bajo diferentes regimenes

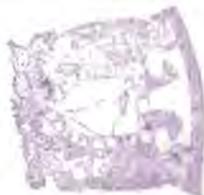
nutritivos por un período de 90 días.

a) Número de hojas a lo largo del experimento en las plantas sometidas a cada tratamiento.

b) Peso seco final de raíces y tejido aéreo de las plantas sometidas a cada tratamiento.

c) Tasa relativa de crecimiento de las plantas sometidas a cada tratamiento.

Las distintas letras en cada gráfica representan diferencias significativas entre los promedios por tratamiento para cada parámetro.



En la Figura IV.4.c se encuentra una representación gráfica de la tasa relativa de crecimiento ($g/g \cdot dia^{-1}$) de las plantas sometidas a cada uno de los tratamientos. En este caso se pueden detectar tres grupos de respuesta definidos: el tratamiento con agua destilada dio lugar a la menor tasa de crecimiento, seguido de los tratamientos con pulsos de nutrimentos y por último del tratamiento rico en nutrimentos, bajo el cual se observó la mayor tasa relativa de crecimiento (tres veces mayor que la de las plantas que crecieron sólo con agua destilada).

En la Tabla IV.3 se presentan otros parámetros a partir de los cuales se evaluó el crecimiento de S. scoparium bajo los diferentes tratamientos aplicados. Como se observa, la única variable en la que se obtuvieron respuestas diferenciales ante los tratamientos fue el área foliar, que muestra un comportamiento equivalente al que se describió para el número final de hojas y que parece ser un resultado de la variación en este último parámetro. Con respecto a la tasa R/S, en los tratamientos con pulsos de nutrimentos fue muy cercana a 1, lo cual significa que la acumulación de biomasa en raíces y tejido aéreo fue muy similar. En los otros dos tratamientos se obtuvieron valores mayores de 1, sobre todo en el caso de las plantas regadas con agua destilada. Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas entre los promedios. El área foliar específica prácticamente no varió en relación con los tratamientos aplicados. Lo mismo sucedió para la variable K, en la que también se obtuvieron valores muy cercanos a 1, lo que indica que las raíces y las partes aéreas crecieron aproximadamente al mismo ritmo.

Tabla IV.3. Parámetros de crecimiento de las plantas de *Schizachyrium scoparium* sometidas a diferentes regímenes nutritivos durante 90 días. Las distintas letras en un renglón indican la existencia de diferencias significativas entre los promedios para el parámetro en ese renglón según una prueba de rango múltiple de Scheffé ($p < 0.05$) (ver apéndice 8).

	Agua destilada	Pulsos impredecibles	Pulsos predecibles	Rico en nutrimentos
Área foliar (cm ²)	2.1 c	25.8 bc	40.4 b	101.4 a
Relación R/S Raíz/Aéreo (peso-gr)	1.62 a	1.10 a	1.08 a	1.39 a
AFE (área foliar específica)	122.4 a	129.6 a	118.7 a	106.9 a
K (R raíces/ R tej. aéreo)	1.02 a	0.92 a	0.92 a	0.97 a

Con el objeto de comparar a grandes rasgos los resultados obtenidos en condiciones controladas con respecto a los patrones de asignación de biomasa, se determinó el peso seco de raíces y partes aéreas, así como la tasa R/S, de seis macollos de una zona semimóvil. Se obtuvo que el 76.55% de la biomasa es aérea (tallos y hojas) y el 23.45% corresponde al tejido radicular. La tasa R/S promedio fue de 0.31 (desviación standard=0.1). El resultado difiere mucho de lo obtenido en condiciones experimentales. Esto puede deberse a que 1) los patrones de asignación se modifican a lo largo del crecimiento y desarrollo de los individuos, 2) las condiciones experimentales, al no reflejar lo que ocurre en el campo provocaron una modificación de los patrones de asignación o 3) en el momento de extraer a los macollos se perdió una gran cantidad de tejido radicular.

Los tratamientos que se aplicaron en el invernadero, que corresponden a condiciones totalmente diferentes entre ellos, no modificaron los patrones de asignación de biomasa, lo que indica que la tasa R/S es un parámetro relativamente rígido en esta especie, por lo menos hasta el nivel de desarrollo que se alcanzó durante los 90 días que duró el experimento. Sería necesario profundizar en la investigación sobre la modificación de los patrones de asignación a lo largo de los diferentes estados de desarrollo de estas plantas, tanto en el invernadero como en condiciones naturales.

Discusión.

Los experimentos de germinación realizados en el presente trabajo demuestran que la viabilidad de las semillas de S. scoparium es alta y que no cuentan con mecanismos de latencia sofisticados que respondan a factores disparadores muy específicos. La mayor parte de las semillas germinan en un tiempo relativamente corto bajo condiciones standard y el agua parece ser la principal limitante de la germinación. Se alcanzaron porcentajes elevados de germinación a lo largo de un rango amplio de temperaturas y no requirieron de termoperíodos particulares. Sin embargo, algunas semillas son fotoblásticas y requieren de luz para germinar.

Para discutir sobre la importancia que puede tener la estimulación lumínica en condiciones naturales, es necesario tomar en cuenta que las pruebas de germinación se realizaron con semillas de 4 meses de edad. En muchas especies se ha visto que la sensibilidad de las semillas a ciertos factores físicos

disminuye notablemente al aumentar su edad (Martínez, 1988; Valverde, 1988). Para conocer la posible trascendencia ecológica del fotoblastismo de las semillas de S. scoparium sería necesario realizar pruebas de germinación con semillas de mayor edad, para determinar si su sensibilidad a este factor se mantiene por un tiempo prolongado, incluso hasta la época de lluvias, cuando se esperaría que las semillas empezaran a germinar en el campo. La adecuación de los individuos en ambientes impredecibles se ve incrementada si una fracción de las semillas que producen posee algún tipo de latencia (Silvertown, 1988). Esta idea se ve apoyada por el hecho de que una proporción de las semillas de S. scoparium, que es una especie de ambientes característicamente impredecibles, se mantiene latente bajo ciertas condiciones. La sensibilidad de las semillas a la luz y sus implicaciones con respecto al enterramiento serán discutidas más adelante.

Entre las especies de dunas costeras que se han estudiado, la sensibilidad de las semillas a la luz es un fenómeno más común en especies nativas de zonas templadas que en especies tropicales (Seneca y Cooper, 1971; van der Valk, 1974; Pemadasa y Lovell, 1975; Martínez, et al., 1991). La sensibilidad de las semillas de zonas templadas a la temperatura suele ser mayor, por el tipo de condiciones climáticas a las que se encuentran sometidas; los efectos de la temperatura y la luz sobre la germinación se encuentran relacionados, ya que actúan como factores sinérgicos a este respecto (Bewley y Black, 1982). S. scoparium es una especie con una distribución muy extensa a nivel geográfico que abarca tanto zonas templadas como tropicales. Su respuesta germinativa ante un amplio rango de temperaturas podría explicar en alguna medida su distribución a lo largo de este gradiente

latitudinal. La respuesta de sus semillas a la temperatura podría estar relacionada en cierta medida con su respuesta a la luz.

La salinidad tiene el efecto de retrasar o inhibir la germinación de las semillas de S. scoparium, quizá porque el alto potencial osmótico del medio salino impide la absorción de agua a un ritmo que posibilite el desencadenamiento del proceso (Ungar, 1978). La germinación ocurre de manera muy lenta y en una baja proporción bajo concentraciones salinas moderadas, mientras que en agua de mar se ve totalmente inhibida. Sin embargo, las semillas germinan una vez que el potencial osmótico disminuye, es decir, la salinidad no las afecta irreversiblemente, por lo menos en el tiempo que duró el experimento realizado en el presente estudio. Este fenómeno se ha observado también en otras especies de dunas costeras (Schat, 1983; Woodell, 1985, Martínez, et al., 1991) y se ha considerado como una característica adaptativa a los ambientes salinos, ya que la germinación es inhibida en alguna medida cuando el efecto de las altas concentraciones salinas está presente, pero las semillas pueden germinar tan pronto como el potencial osmótico baje y las condiciones para el establecimiento sean propicias (Ungar, 1978).

El enterramiento de las semillas en el suelo, provocado por el movimiento de la arena, debe ser un fenómeno relativamente común en los sistemas de dunas costeras. Como se hizo notar en los resultados, este factor puede constituir una limitante importante para la germinación de las semillas de S. scoparium en condiciones naturales. En otros trabajos se ha observado que cuando las semillas germinan enterradas, la capacidad de emergencia de las plántulas está en función del tamaño de la

semilla (Symonides, 1978; Martínez, et al., 1991). En comparación con otras especies del sistema de dunas de El Morro de la Mancha, (como Panicum maximum, Sporobolus virginicus, Aristida addscencionis, Panicum repens y Cyperus articulatus) las semillas de S. scoparium son relativamente grandes (1.1mg). Su tamaño y peso son comparables al de las semillas de Trachypogon gouini o Palafoxia lindeni, que son especies que también se establecen en dunas móviles. El tamaño de sus semillas debe ser una de las características que permiten la germinación y la emergencia de las plántulas en lugares en los que el movimiento de arena es alto.

Sin embargo, en el experimento de profundidad de siembra se observó que, conforme aumentó la profundidad a la que las semillas fueron sembradas, la germinación fue más limitada. De hecho, las semillas enterradas a 2cm de profundidad prácticamente no germinaron. Esto puede estar relacionado con los cambios que el enterramiento provoca en otros factores físicos como la luz, el intercambio de gases y las condiciones térmicas entre otros (Thompson, 1973; Ayodele-Cole, 1977; Symonides, 1978). La sensibilidad de las semillas a la luz puede constituir una ventaja en este caso, ya que la germinación se ve inhibida cuando las condiciones para el establecimiento no son propicias a causa del enterramiento. Si las semillas germinaran enterradas más allá de cierta profundidad, la plántula no contaría con las reservas suficientes para emerger hasta la superficie e iniciar la fotosíntesis.

Con respecto al tiempo de germinación, puede decirse que existe una gran sincronía entre las semillas de S. scoparium. En

un lote de semillas puesto a germinar en condiciones standard la germinación ocurre casi de manera simultánea; un alto porcentaje de las semillas germina en un lapso de dos a tres días. Este comportamiento puede incrementar las probabilidades de establecimiento de las plántulas si las condiciones favorables se mantienen por un tiempo reducido, que puede ser el caso con respecto a la disponibilidad de agua. Sin embargo, las plántulas que emerjan en un evento germinativo relativamente sincrónico, pueden verse en peligro de morir simultáneamente por una misma causa (Pemadasa y Lovell, 1975; Schat, 1983).

Con respecto a las semillas colectadas en zonas con distinto grado de estabilidad, se encontraron diferencias en lo que se refiere a su capacidad y velocidad de germinación. La muestra de semillas de la zona semimóvil fue la que alcanzó mayores porcentajes finales de germinación y en un tiempo menor que las semillas de las otras zonas. Este comportamiento podría estar determinado en alguna medida por ciertos aspectos del ambiente en el que se encuentran creciendo los adultos reproductivos, como la disponibilidad de agua y nutrimentos, que son factores que pueden tener un efecto considerable sobre las características germinativas de las semillas producidas (Westoby, 1981; Silvertown, 1984). Sin embargo, por el momento no se cuenta con los elementos necesarios para concluir al respecto. Debe profundizarse en la investigación sobre los factores que afectan estos aspectos del comportamiento germinativo de S. scoparium y sobre las consecuencias que tienen las diferencias observadas a nivel de su dinámica poblacional en distintos microambientes.

Las diferencias que se encontraron en el comportamiento germinativo de las semillas provenientes de zonas con distintos grados de estabilidad fueron determinadas a través de un análisis estadístico que mostró un alto nivel de significancia. Sin embargo, no se conoce el efecto que tiene esto en condiciones naturales. El porcentaje final de germinación que alcanzaron las semillas de la zona semimóvil fue del 98%, mientras que el de las de la zona móvil fue de 79%. En ambos casos fue alto y es posible que el efecto de estas diferencias en la dinámica poblacional de la especie en condiciones naturales sea poco importante. Es necesario preguntarse sobre la importancia biológica de estos fenómenos en los microambientes de dunas que habita S. scoparium.

Según los resultados no existen diferencias con respecto a las probabilidades de establecimiento de plántulas de S. scoparium en distintos microambientes. En las cuatro zonas en las que se evaluó la sobrevivencia de plántulas se obtuvo una mortalidad muy alta, sobre todo durante el primer mes posterior a la siembra. Es importante enfatizar que las plántulas se introdujeron al campo cuando tenían 10 días de edad. Puede suponerse que los primeros 10 días después de la germinación (los días que estuvieron en el invernadero) constituyen una fase de mayor riesgo y en la que se presenta una mortalidad más alta en condiciones naturales con respecto a la mortalidad observada en días posteriores.

Las condiciones físicas que prevalezcan en el período inmediatamente posterior a la germinación determinarán la sobrevivencia de las plántulas. Durante la temporada húmeda hay días muy lluviosos que pueden disparar la germinación de las semillas. Sin embargo, es posible que posteriormente pasen cuatro

o cinco días sin que llueva, lo cual, sumado a altas temperaturas y los fuertes niveles de insolación, puede ser suficiente para causar la muerte de las plántulas, independientemente del microambiente en el que se encuentren. Esto puede provocar que pase mucho tiempo sin que se establezcan plántulas. No obstante, pueden darse años especialmente benéficos en los que el establecimiento sea exitoso. Mientras tanto, la colonización a través del crecimiento vegetativo debe jugar un papel fundamental a nivel de la dinámica poblacional.

El establecimiento de una población a través de un evento masivo de germinación se ha observado en otras plantas clonales. Hartnett y Bazzaz (1985) encontraron que los genotipos de Solidago canadensis que se establecen inicialmente en un campo abandonado, son los que permanecen y colonizan nuevos espacios a través de la expansión clonal. El establecimiento de plántulas y reclutamiento de nuevos genotipos parece ser poco frecuente una vez que se ha alcanzado cierta densidad. Esto tiene consecuencias importantes en términos de la composición genética de la población resultante, lo cual a su vez puede determinar la capacidad de respuesta de dicha población ante una presión de selección determinada. Sin embargo, Soane y Watkinson (1979) sugieren que el reclutamiento de pocos genotipos nuevos puede ser suficiente para mantener una cierta variabilidad genética en algunas poblaciones de plantas.

El micrositio específico en el que las plántulas se establezcan sin duda tendrá muchas repercusiones en el crecimiento y desempeño posterior de los juveniles y, por lo tanto, en sus probabilidades de vida. Como lo demostraron los

resultados, la tasa de crecimiento y la acumulación de biomasa pueden verse ampliamente afectadas por la disponibilidad de nutrimentos. Las plantas que cuenten con una mayor disponibilidad de nutrimentos y agua crecerán a mayores velocidades, lo cual les permitirá enfrentar con éxito las condiciones poco favorables de la época de nortes y de secas. De hecho, las plántulas introducidas que sobrevivieron hasta el final del período de observación fueron aquellas que habían alcanzado un mayor tamaño. Aún entre las plantas sobrevivientes al cabo de un mes de la siembra, las diferencias en el tamaño ya eran evidentes.

En el experimento de crecimiento ante diferentes regímenes nutritivos se observó que S. scoparium es capaz de responder a un incremento en la disponibilidad de nutrimentos en el medio. Según las características de los ambientes que habita, podría esperarse que respondiera como una especie tolerante al stress (sensu Grime, 1979). Según ciertos autores (Grime, 1977, 1979; Chapin, 1980; Schat, et al., 1984; Shipley y Keddy, 1988; Shipley y Peters, 1990), las plantas que habitan suelos pobres en nutrimentos presentan características fisiológicas específicas como tasas de crecimiento bajas, poca capacidad de respuesta morfogénica ante cambios en las condiciones ambientales y patrones rígidos de asignación de biomasa a raíces y partes aéreas. Según Chapin (1991), la respuesta evolutiva ante la escasez de recursos ha sido la de fijar a nivel genético aquellos patrones de asignación que maximicen la adquisición de los recursos que en mayor medida limitan el crecimiento, y la de reducir el requerimiento de recursos al disminuir la tasa de crecimiento, por lo que pueden soportar condiciones de extrema escasez de recursos.

S. scoparium presenta tasas de crecimiento muy bajas en comparación con especies de otros ambientes e incluso con otras especies perennes de dunas costeras (Grime y Hunt, 1975; Boorman, 1982). aún en condiciones de alta disponibilidad de nutrientes: también presenta poca plasticidad con respecto a los patrones de asignación de biomasa a raíces y tejido aéreo. En este sentido coincide con lo esperado por la teoría mencionada. Sin embargo, en algunos de los parámetros de crecimiento evaluados sí se observó una respuesta considerable a los niveles de nutrientes, como en su tasa de crecimiento, en la acumulación total de biomasa y en el número de hojas y el área foliar. Al igual que otras especies que crecen en ambientes pobres en nutrientes (Jackson et al., 1990), S. scoparium tiene una cierta capacidad para aprovechar un aumento en la disponibilidad de nutrientes. Esto, como ya se hizo notar, puede estar jugando un papel muy importante y debe determinar fuertemente la sobrevivencia y destino de las plántulas y juveniles en condiciones naturales.

Los pulsos predecibles e impredecibles de nutrientes tuvieron básicamente el mismo efecto sobre los parámetros de crecimiento analizados en este trabajo. Las plantas fueron capaces de aprovechar el aumento intermitente en la disponibilidad de recursos, independientemente de su distribución en el tiempo. Sin embargo, es necesario hacer notar que la respuesta ante los pulsos impredecibles fue siempre ligeramente menor, e incluso similar a la observada bajo el tratamiento de agua destilada. Esto no coincide con lo reportado por otros autores (Campbell y Grime, 1989; Jackson, et al., 1990), que han observado que algunas plantas que crecen en suelos pobres son capaces de explotar eficientemente los pulsos impredecibles de nutrientes.

La escasez de nutrimentos constituye una limitante importante en los sistemas de dunas costeras (Ernst, 1983; Kachi & Hirose, 1983; Kellman & Roulet, 1991). Sin embargo, la variabilidad en las condiciones edáficas en un mismo microambiente es muy alta, es decir, la localización de puntos específicos con mayor contenido de nutrimentos en el suelo es discontinua en el espacio y en el tiempo. Esto puede estar determinado por fenómenos como la presencia de materia orgánica en descomposición en un micrositio determinado, que provocaría un aumento en la disponibilidad de nutrimentos y haría posible un incremento en la tasa de crecimiento de las plantas inmediatas a él. Esto, que constituye un elemento aleatorio (aunque tal vez afectado por la topografía) puede determinar el establecimiento y desempeño exitoso de un individuo en un momento y en un lugar determinado.

El éxito de la germinación, el establecimiento y el crecimiento de S. scoparium en los sistemas de dunas tiene una fuerte determinante de tipo aleatorio, relacionada básicamente con las condiciones físicas cambiantes del medio entre las que la humedad, la disponibilidad de nutrimentos y las perturbaciones propias de estos ambientes juegan un papel de gran importancia. Para analizar y comprender las características de historia de vida de esta especie, debe tomarse en cuenta la relación entre todos estos factores, que pueden actuar como fuerzas selectivas a diferentes niveles a lo largo de su ciclo de vida.

V. CONCLUSIONES GENERALES.

1. Algunos parámetros de la historia de vida de Schizachyrium scoparium var. littoralis varían en relación con el nivel de estabilidad del medio en el que se encuentran los organismos. Entre los más importantes están:

a) La producción de vástagos en forma de macollos hijos es más frecuente en las zonas estabilizadas. Esto es el resultado de que la longitud de los estolones producidos en estos microambientes es más variable y la producción de estolones largos es frecuente. El crecimiento de los macollos en las zonas móviles se da preferentemente por medio de la producción de vástagos hacia adentro de los macollos parentales a través de estolones muy cortos, aunque esporádicamente se puede dar la producción de estolones largos con la consecuente formación de macollos hijos.

b) El esfuerzo reproductivo (en términos de la proporción de vástagos reproductivos en cada macollo) es ligeramente mayor en las zonas móviles.

Lo anterior tiene consecuencias ecológicas importantes en lo que se refiere a los mecanismos de colonización de la especie en los diferentes microambientes que ocupa. El nivel de cobertura que alcanza S. scoparium es mucho mayor en las zonas estabilizadas, a pesar de que el crecimiento de los macollos sea más vigoroso en las zonas móviles. Para concluir con respecto a las consecuencias ecológicas de las diferencias en el esfuerzo reproductivo de los organismos de distintos microambientes, es necesario contar con observaciones más detalladas.

2. La producción de una mayor cantidad de vástagos en forma de macollos, hijos, y por lo tanto, la posibilidad de explorar y explotar el medio a través de la expansión vegetativa parece estar relacionada con la disponibilidad de recursos, que se ve reducida en ambientes que cuentan con una cobertura vegetal más densa, i.e. en las zonas estabilizadas. Mientras mayor es la escasez de recursos (nutrimentos y agua), los organismos tienden a crecer hacia micrositios de mayor disponibilidad a través de la producción de estolones largos. Esto tiene el efecto de disminuir la competencia por recursos entre los vástagos del mismo genet. ya que los nuevos vástagos son dispersados hacia micrositios distintos al del macollo progenitor. Sin embargo, la producción de los estolones no ocurre de manera dirigida hacia sitios de mayor disponibilidad de recursos, sino en forma azarosa.

3. Las diferencias observadas en lo que se refiere al comportamiento vegetativo de S. scoparium no parecen estar determinadas por factores de tipo genético, sino por la plasticidad fenotípica de la especie.

4. Durante la fase de establecimiento se presenta una mortalidad muy alta (de alrededor del 98% en un período de 10 meses). El estadio de plántula es altamente vulnerable. Sin embargo, no existen diferencias a este respecto entre los microambientes en los que se trabajó (playa, zona móvil, semimóvil y estabilizada). Las semillas producidas por los organismos de las distintas zonas presentan características germinativas ligeramente diferentes, aunque en todos los casos se alcanzaron porcentajes de germinación elevados bajo condiciones standard. Para concluir con

respecto al efecto que tienen estas diferencias a nivel de la dinámica poblacional son necesarias observaciones más detalladas sobre el destino y la germinación de las semillas en condiciones naturales.

5. La germinación de las semillas de S. scoparium está determinada básicamente por la disponibilidad de agua. No presentan mecanismos de latencia sofisticados que les permitan germinar únicamente bajo condiciones muy específicas. Una cierta proporción de las semillas (de 4 meses de edad) presentan fotoblastismo positivo. Esta característica puede tener consecuencias importantes, impidiendo la germinación de las semillas cuando se encuentran enterradas a cierta profundidad.

6. S. scoparium presenta tasas relativas de crecimiento muy bajas, aún en condiciones de alta disponibilidad de nutrimentos. Su patrón de asignación de biomasa a raíces y partes aéreas es rígido, por lo menos durante las primeras etapas de crecimiento (90 días). Esto coincide con lo esperado para especies que crecen en ambientes pobres en nutrimentos. Sin embargo, las plantas son capaces de responder de alguna manera ante el nivel de nutrimentos, observándose una mayor acumulación de biomasa y mayores tasas relativas de crecimiento bajo condiciones de alta disponibilidad. Esta capacidad debe tener una importancia fundamental para determinar el destino de las plántulas y juveniles según el microambiente que ocupen en condiciones naturales.

7. El éxito en la germinación, el establecimiento y el crecimiento de S. scoparium en el sistema de dunas de El Morro de la Mancha tiene una fuerte determinante de tipo aleatorio, relacionada básicamente con las condiciones físicas cambiantes del medio entre las que la humedad, la disponibilidad de nutrimentos y las perturbaciones propias de cada uno de los microambientes que ocupa juegan un papel fundamental. Para analizar y comprender las características de historia de vida de esta especie, debe tomarse en cuenta la relación entre todos estos factores, que pueden actuar como fuerzas selectivas a diferentes niveles a lo largo de su ciclo de vida.

A partir de las conclusiones a las que se ha llegado en este trabajo, pueden hacerse algunas observaciones con respecto a la historia natural de Schizachyrium scoparium en el sistema de dunas de El Morro de la Mancha:

Los organismos adultos de S. scoparium florecen y fructifican cada año, durante el otoño. La dispersión de sus semillas ocurre a través del viento durante la época de nortes en el invierno. De esta manera, las semillas se encuentran en el suelo para la siguiente época de lluvias, durante la cual germinan siempre y cuando cuenten con una cantidad suficiente de agua. La viabilidad de las semillas de esta especie es alta y no presentan limitantes importantes para la germinación. Sin embargo, su enterramiento a profundidades mayores de 1cm podría inhibir la germinación de una proporción importante de semillas.

Los macollos de S. scoparium crecen a través de la producción de vástagos. Estos pueden formarse dentro de los macollos parentales, o bien, dispersarse hacia diferentes micrositios por medio de la producción de estolones. En las zonas móviles los vástagos son producidos casi siempre dentro de los macollos parentales, de tal manera que se forman macollos muy gruesos. Los estolones largos se producen con más frecuencia en zonas con mayores niveles de estabilidad y mayor cobertura vegetal, por lo que en estos sitios la ocupación del espacio a través de la expansión vegetativa es un fenómeno muy común. Esto parece estar determinado por la plasticidad fenotípica de esta especie en respuesta a las condiciones específicas de cada microambiente. La disponibilidad de nutrimentos, afectada, en gran medida, por el nivel de cobertura vegetal, parece estar jugando un papel fundamental al respecto.

La plasticidad fenotípica de S. scoparium es una de las características que le permite ocupar diversos microambientes de dunas costeras, desde las zonas móviles hasta las estabilizadas. Los altos niveles de cobertura que alcanza y que nos llevan a considerarla como una de las especies dominantes del sistema de dunas de El Morro de la Mancha, son el resultado de esta plasticidad fenotípica, que le permite ser una de las primeras colonizadoras y mantenerse como dominante durante etapas serales posteriores. La ocupación del espacio a través de la expansión vegetativa es uno de los elementos que determina su dominancia en zonas semimóviles y estabilizadas.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.

- Ackerman, A. 1983. Las gramíneas de México. Tomo I. S.A.R.H., COTECOCA. México.
- Abrahamson, W.G. 1980. Demography and vegetative reproduction. EN: Solbrig, O.T. (Editor) Demography and evolution in plant populations. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Gran Bretaña. pp. 89-106.
- Abul-Fatih, H.A. y Bazzaz, F.A. 1980. The biology of Ambrosia trifida L. IV. Demography of plants and leaves. New Phytol. 84: 107-111.
- Ashmun, J.W y Pitelka, L.F. 1985. Population biology of Clintonia borealis II. Survival and growth of transplanted ramets in different environments. J. Ecol. 73:185-198.
- Ayodele-Cole, H.H. 1977. Effect of light, temperature, and flooding on seed germination of the neotropical Panicum laxum SW. Biotropica 9(3): 191-194.
- Barbour, M.G., de Jong, T.M., Pavlick, B. 1985. Marine beach and dune plant communities. EN: Chabot, B. and Mooney, H. (Editors). Physiological Plant Ecology of North American Plant Communities. Chapman and Hall. E.U.A.
- Barkham, J.P. 1980. Population dynamics of the wild daffodil (Narcissus pseudonarcissus). I. Clonal growth, seed reproduction, mortality and the effects of density. J. Ecol. 68: 607-634.
- Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 351-371.
- Bazzaz, F.A. 1984. Demographic consequences of plant physiological traits: some case studies. EN: Dirzo, R., Sarukhán, J. (Editores) Perspectives on plant population ecology. Sinauer. Sunderland. pp 324-346.
- Bazzaz, F.A. y Harper, J.L. 1977. Demographic analysis of the growth of Linum usitatissimum. New Phytol. 78: 193-208.
- Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, J. 1986. Ecology: individuals populations and communities. Blackwell Scientific Publications. Londres, Gran Bretaña.
- Bell, A.D. 1984. Dynamic morphology: a contribution to plant population ecology. EN: Dirzo, R. y Sarukhán, J. (Editores). Perspectives on Plant Population Ecology. Sinauer Associates Inc. Massachusetts, E.U.A. pp. 48-65.
- Bell, A.D. 1991. Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford University Press. Oxford, Gran Bretaña.
- Bell, A.D. y Tomlinson, P.B. 1980. Adaptive architecture in rhizomatous plants. Bot. J. Linn. Soc. 80: 125-160.
- Bewley, J.D. y Black, M. 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Vol.2. Viability, dormancy and environmental control. Springer-Verlag, Berlin.

- Black, M. 1973. Control processes in germination and dormancy. Oxford Biology Readers Series 20:3-16.
- Boorman, L.A. 1982. Some plant growth patterns in relation to the sand dune habitat. J. Ecol. 70: 607-614.
- Borchert, R. 1978. Feedback control and age-related changes of shoot growth in seasonal and no seasonal climates. EN: Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H. (Editores) Tropical trees as living systems. Cambridge University Press. Cambridge, Gran Bretaña. pp 497-515.
- Boyce, M.S. 1984. Restitution of r- and K-selection as a model of density-dependent natural selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 427-447.
- Bradbury, I.K. 1981. Dynamics, structure and performance of shoot populations of the rhizomatous herb Solidago canadensis L. in abandoned pastures. Oecologia 48: 271-276.
- Bradbury, I.K. y Hofstra, G. 1976. The partitioning of net energy resources in two populations of Solidago canadensis during a single developmental cycle in Southern Ontario. Can. J. Bot. 54: 2449-2456.
- Briske, D.D. y Butler, J.L. 1989. Density dependent regulation of ramet populations within the bunchgrass Schizachyrium scoparium: interclonal versus intracolonial interference. J. Ecol. 77: 963-974.
- Buss, L. W. 1985. The uniqueness of the individual revisited. EN: Jackson, J.B.C., Buss, L.W. y Cook, R.E. (Editores) Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press. New Haven. pp. 467-505.
- Callaghan, T.V. 1976. Growth and population dynamics of Carex bigelowii in an alpine environment. Oikos 27: 402-413.
- Callaghan, T.V. 1984. Growth and translocation in a clonal southern hemisphere sedge. Uncinia meridensis. J. Ecol. 72: 529-546.
- Campbell, B.D. y Grime, J.P. 1989. A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. New Phytol. 112: 261-267.
- Castillo, S. 1981. Fenología de dunas costeras. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Castillo, S., Popma, J., Moreno-Casasola, P. 1991. Coastal sand dune vegetation of Tabasco and Campeche, Mexico. J. Veg. Sci. 2:73-88.
- Caswell, H. 1985. The evolutionary demography of clonal reproduction. EN: Jackson, J.B.C., Buss, L.W. y Cook, R.E. (Editores) The population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press. New Haven. pp. 187-225.

Caswell, H. 1989. Matrix Population Models. Construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, E.U.A.

Chapin, F.S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.

Chapin, F.S. III. 1991. Effects of multiple environmental stress on nutrient availability and use. EN: Mooney, H.A., Winner, W.E. y Pell. E.J. (Editores) Responses of plants to multiple stresses. Physiological Ecology Series, Academic Press, San Diego. E.U.A. pp. 67-88.

Chapman, V.J. 1976. Coastal vegetation. Pergamon Press. New York. E.U.A.

Cook, R.E. 1983. Clonal plant populations. *Am. Sci.* 71: 244-253.

Cook, R.E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. EN: Jackson, J.B.C., Buss, L.W. y Cook, R.E. (Editores) The population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press. New Haven. pp. 259-296.

Daubenmire, R. 1960. An experimental study of variation in Agropyron spicatum - A. inerme complex. *Bot. Gaz.* 122: 104-108.

de Kroon, H. y Knops, 1990. Habitat exploitation through morphological plasticity in two chalk grassland perennials. *Oikos* 59: 39-47.

de Kroon, H. y Kwant, R. 1991. Density-dependent growth responses in two clonal herbs: regulation of shoot density. *Oecologia*, 86: 298-304.

de Kroon, H. y Schieving, F. 1990. Resource partitioning in relation to clonal growth strategy. EN: van Groenendael, J. y de Kroon, H. (Editores) Clonal growth in plants: regulation and function. SPB Academic Publishing. Holanda pp. 113-130.

de Steven, D. 1989. Genet and ramet demography of Oenocarpus mapora ssp. mapora, a clonal palm of panamanian tropical moist forest. *J. Ecol* 77: 579-596.

Disraeli, D.J. 1984. The effects of sand deposits on the growth and morphology of Ammophila breviligulata. *J. Ecol.* 72: 145-154.

Doing, H. 1985. Coastal fore-dune zonation and succession in various parts of the world. *Vegetatio* 61: 65

Drury, W.H. y Nisbet, I.C.T. 1973. Succession. *J. Arnold Arbor.* Harvard University. 54:331-368.

Ehrenfeld, J.G. 1990. Dynamics and processes of barrier island vegetation. *Rev. Aq. Sci.* 2(3-4): 437-480.

Ernst, W.H.O. 1983. Element nutrition of two contrasted annuals. *J. Ecol.* 71: 197-209.

- Evans. G.C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. Balckwell Scientific Publications, Oxford. Gran Bretaña.
- Evans. J.P. 1988. Nitrogen translocation in a clonal dune perennial. Hydrocotyle bonariensis. *Oecologia*, 77: 64-68.
- Evans, J.P. 1991. The effect of resource integration on fitness related traits in a clonal dune perennial, Hydrocotyle bonariensis. *Oecologia*, 86: 268-275.
- Fekete. G. y Melkó, E. 1981. Reproductive allocation in the stages of sandy succession. *Acta Bot. Ac. Sci. Hung.* 27(3-4): 351-364.
- Fenner. M. 1985. Seed Ecology. Chapman & Hall. Londres, Gran Bretaña.
- Franco, M. 1986. The influence of neighbours on the growth of modular organisms with an example from trees. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 313: 209-225.
- Gadgil, M. y Solbrig, O.T. 1972. The concept of r and K selection: Evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Am. Nat.* 106: 14-31.
- Garbutt, K. y Bazzaz, F.A. 1983. Leaf demography, flower production and biomass of diploid and tetraploid populations of Phlox drummondii Hook. on a soil moisture gradient. *New Phytol.* 93: 129-141.
- García. E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.
- García. M.T. y Pisanty, I. 1991. Demography of Ipomoea pes-caprae (L.) R. Br. (Convolvulaceae) in a tropical dune system. *Sup. Am. J. Bot.* 78(6): 80.
- Greig-Smith, P., Gemmer, A.R. y Grimingham, Ch. 1947. Tussock formation in Amophila arenaria (L.) Link. *New Phytol.*, 46: 262-268.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111: 1169-1194.
- Grime. J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and sons (Editors). Gran Bretaña.
- Grime, J.P. y Hunt, R. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol* 63: 393-422.
- Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A.B., Rodman, J., Vaad. S., Mowforth. M., Neal, A.M., Schaw. F. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol* 60: 1017-1059.

Hallé, R. Oldeman, R.A.A. y Tomlinson, P.B. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer Verlag, Berlin.

Harper, J.L. 1968. The regulation of numbers and mass in plant populations. EN: R.C. Lewontin (Editor) Population biology and evolution. Syracuse University Press, New York, E.U.A. pp. 139-158.

Harper, J.L. 1977. The population biology of plants. Academic Press, Londres, Gran Bretaña.

Harper, J.L. 1978. The demography of plants with clonal growth. EN: Freyssen y Woldendrop (Editores) Structure and functioning of plant populations. North Holland Publ. Co., Amsterdam. pp.27-48.

Harper, J.L. 1980. Plant demography and ecological theory. Oikos 35: 244-253.

Harper, J.L. 1981. The concept of population in modular organisms. En: R.M. May (Editor) Theoretical Ecology: Principles and applications. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp 53-77.

Harper, J.L. 1985. Modules, branches and the capture of resources. EN: Jackson, J.B.C., Buss, L.W. y Cook, R.E. (Editores) The population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press, New Haven. pp. 1-33.

Harper, J.L. & J. White. 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 419-463.

Hartnett, D.C. y Bazzaz, F.A. 1983. Physiological integration among intracloonal ramets in Solidago canadensis. Ecology 64: 779-788.

Hartnett, D.C. y Bazzaz, F.A.. 1985. The genet and ramet population dynamics of Solidago canadensis in an abandoned field. J..Ecol. 73: 407-413.

Hewitt, E.J. 1966. Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition. Commonwealth Agricultural Bureau - Technical Communication 22. Farnham Royal, Bucks.

Heydecker, W. 1972. Seed ecology II. Butterworths.

Horn, H.S. 1975. Succession. EN: May, R.M. (Editor). Theoretical Ecology. Blackwell Scientific Publications. London, Gran Bretaña. pp 187-207.

Huiskes, H.L. y Harper, J.L. 1979. The demography of leaves and tillers of Ammophila arenaria in a dune sere. Oecol. Plant. 14: 435-446.

Hunt, R. 1990. Basic Growth Analysis. Plant growth analysis for beginners. Unwin Hyman, Londres, Gran Bretaña.

- Hutchings, M.J. y Bradbury, I.K. 1985. Some ecological perspectives on clonal perennial plants. *Bioscience* 36 (3): 178-182.
- Jackson, M.L. 1984. Análisis químicos de suelos. Editorial Omega. Barcelona. España.
- Jackson, R.B., Manwaring, J.H. y Caldwell, M.M. 1990. Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature* 344: 58-60.
- Jones, M. 1985. Modular demography and form in silver birch. EN: White, J. (Editor) *Studies on plant demography: A Festschrift for John L. Harper*. Academic Press. Florida, E.U.A. pp. 223-237.
- Kachi, N. & T. Hirose. 1983. Limiting nutrient for plant growth in coastal sand dune soil. *J. Ecol* 71: 937-944.
- Keddy, P.A. 1981. Experimental demography of the sand dune annual, *Cakile edentula*, growing along an environmental gradient in Nova Scotia. *J. Ecol.* 69: 615-630.
- Kellman, M & N. Roulet. 1991. Nutrient flux and retention in a tropical sand dune succession. *J. Ecol.* (en prensa).
- Kershaw, R.A. 1962. Quantitative ecological studies for the Landmannahellir, Iceland. II. The rhizome behaviour of *Carex bigelowii* and *Calamagrostis neglecta*. *J. Ecol.* 50: 171-179.
- Langer, R.H.M. 1979. How grasses grow. Second Edition. Camelot Press. Southampton, Gran Bretaña.
- Lovell, P.H. y Lovell, P.J. 1985. The importance of plant form as a determining factor in competition and habitat exploitation. EN: White, J. (Editor) *Studies on plant demography*. Academic Press. New York, E.U.A. pp 209.
- Lovett-Doust, L. 1981a. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol* 69: 743-755.
- Lovett-Doust, L. 1981b. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). II. The dynamics of leaves in a reciprocal transplant-replant experiments. *J. Ecol.* 69: 757-768.
- Lovett-Doust, L y Lovett-Doust, J. 1982. The battle strategies of plants. *New. Scient.* 95: 81-84.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Monographs in population biology. Princeton University Press. Princeton.
- Mack, R.N. y Harper, J.L. 1977. Interference in dune annuals: spatial patterns and neighbourhood effects. *J. Ecol.* 65: 345-363.
- Maillette, L. 1982. Structural dynamics of silver birch. I. The fates of buds. *J. Appl. Ecol.* 19: 203-218.

- Martínez. M.L. 1988. Estudios sobre la germinación de gramíneas de dunas costeras del estado de Veracruz. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Martínez. M.L. 1991. Natural history of Chamaechrista chamaecristoides, a coastal sand dune colonizing species along the Gulf coast of Mexico. *Sup. Am. J. Bot.* 78(6): 44
- Martínez, M.L., Valverde, M.T. y Moreno-Casasola, P. 1991. Germination response to temperature, salinity, light, and depth of sowing of ten tropical dune species. (Enviado a *Oecologia*).
- Maun, M.A. 1985. Population biology of Ammophila breviligulata and Calamovilfa longifolia on lake Huron sand dunes. I. Habitat, growth form, reproduction, and establishment. *Can. J. Bot.* 63: 113-124.
- McNaughton, S.J. 1975. r- and K- selection in Typha. *Am. Nat.* 109(967): 251-261.
- McNeilly, T. 1981. Ecotypic differentiation in Poa annua: interpopulation differences in response to competition and cutting. *New Phytol.* 88: 539-547.
- Moloney, K. 1988. Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial bunchgrass. *Ecology* 69(5): 1588-1598.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biótica*. 7(4):577-602.
- Moreno-Casasola, P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio* 65: 67-76.
- Moreno-Casasola, P. 1988. Patterns of species distribution on Mexican coastal dunes along the Gulf of Mexico. *J. Biogeog.* 15: 787-806.
- Moreno-Casasola, P., van der Maarel, E., Castillo, S., Huesca, M.L. y Pisanty, I. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Estructura y composición en El Morro de La Mancha. *Biótica* 7(4):491-526.
- Moreno-Casasola, P. & I. Espejel. 1986. Classification and ordination of coastal sand dune vegetation along the Gulf and Caribbean sea of Mexico. *Vegetatio* 66: 147- 182.
- Noble, J.C., Bell, A.D. y Harper, J.L. 1979. The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of Carex arenaria. *J. Ecol.* 67: 983- 1008.
- Noble, J.C. y Marshall, C. 1983. The biology of plants with clonal growth. III. Nutrient strategy and modular physiology of Carex arenaria. *J. Ecol.* 71: 865-877.
- Ortiz-García, S. 1991. Germination ecology of polymorphic seeds of Palafoxia lindleyi Grey.: an endemic dune species from the Gulf coast of Mexico. *Sup. Am. J. Bot.* 78(6): 84.

- Patridge, L. y Harvey, P.H. 1988. The ecological context of life history evolution. *Science* 241: 1449-1454.
- Pavlik, B.M. 1984. Seasonal changes of osmotic pressure, symplasmic water content and tissue elasticity in the blades of dune grasses growing in situ along the coast of Oregon. *Plant Cell and Envir.* 7:531-539.
- Peet, R.K. y Christensen, N.L. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43: 131-140.
- Pemadasa, M.A. 1983. Effects of added nutrients on the vegetation of two coastal grasslands in the dry-zone of Sri-Lanka. *J. Ecol* 71: 725-734.
- Pemadasa, M.A. y Lovell, P.H. 1974a. The mineral nutrition of some dune annuals. *J. Ecol.* 62: 647-657.
- Pemadasa, M.A. y Lovell, P.H. 1974b. Interference in populations of some dune annuals. *J. Ecol.* 62: 855-868.
- Pemadasa, M.A. y Lovell, P.H. 1975. Factors controlling germination of some dune annuals. *J. Ecol* 63: 41-59.
- Peñalosa, J. 1983. Shoot dynamics and adaptive morphology of Ipomoea phillomega (Vell.) House (Convolvulaceae), a tropical rainforest liana. *Ann. Bot.* 52: 737-754.
- Pickett, S.T.A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *Am. Nat.* 110(971): 107-119.
- Pisanty, I. 1991. Growth form and colonization attributes of a sand dune pioneer plant. *Sup. Am. J. Bot.* 78(6): 45.
- Platt, W.J. 1981. Adaptation to accreting coastal dunes: the myth of the immobile plant. *Science* ***
- Prévost, M.F. 1978. Modular construction and its distribution in tropical woody plants. EN: Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H. (Editores). *Tropical trees as living systems.* Cambridge University Press, Cambridge. pp. 223-231.
- Pyke, D.A. 1989. Limited resources and reproductive constraints in annuals. *Func. Ecol.* 3:221-228.
- Pyke, D.A. y Thompson, J.N. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67(1): 240-245.
- Ranwell, D. 1972. Ecology of salt marshes and salt dunes. Chapman and Hall. Londres, Gran Bretaña. pp.135-200.
- Roberts, E.H. 1972. Dormancy: a factor affecting seed survival in the soil. EN: Roberts, E.H. (Editor) *Viability of seeds.* Chapman & Hall. pp. 321-359.
- Ross, F. y Quinn, J. 1977. Phenology and reproductive allocation in Andropogon scoparius (Gramineae) populations in communities of different successional stages. *Bot. Gaz.* 64(5): 535-545.

Sackville Hamilton. N.R., Schmid, B. y Harper, J.L. 1987. Life history concepts and a population biology of clonal plants. Proc. Roy. Soc. Lond. B 232:35-57.

Salzman, A.G. 1985. Habitat selection in a clonal plant. Science 228: 603

Sarukhán, J. y Harper, J.L. 1973. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L., I. Population flux and survivorship. J. Ecol 61: 675-716.

Sarukhán, J. y Gadgil, M. 1974. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L., III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. J. Ecol. 62: 921-936.

Schat, H. 1983. Germination Ecology of some dune slack pioneers. Acta. Bot. Neerl. 32(3):203-212.

Schat, H., Boss, A.H. y Scholten, M. 1984. The mineral nutrition of some therophytes from oligotrophic dune slack soils. Acta Oecol. Oecol. Plant. 5(19) no. 2: 119-131.

Schmid, B. 1984. Life histories in clonal plants of the Carex flava group. J. Ecol. 72: 93-114.

Seneca E.D. y Cooper, A.W. 1971. Germination and seedling response to temperature, daylength and salinity by Ammophila breviligulata from Michigan and North Carolina. Bot. Gaz. 132(3): 203-215.

Shipley, B. y Keddy, P.A. 1988. The relation between relative growth rate and sensitivity to nutrient stress in twenty-eight species of emerging macrophytes. J. Ecol. 76: 1101-1110.

Shipley, B. y Peters, R.H. 1990. A test of the Tilman model of plant strategies: relative growth rate and biomass partitioning. Am. Nat. 136(2): 139-153.

Silvertown, J. 1982. Introduction to plant population ecology. Longman Group Limited. Londres, Gren Bretaña.

Silvertown, J. 1984. Phenotypic variety in seed germination behaviour: the ontogeny and evolution of somatic polymorfism in seeds. Am. Nat. 124(1):1-16.

Silvertown, J. 1985. When plants play the field. EN: Greenwood, J., Harvey, P.H. y Slatkin, M. (Editores). Evolution: essays in honour of J. Maynard-Smith. Cambridge University Press. Londres. Gran Bretaña. pp. 143-153.

Silvertown, J. 1988. The demography and evolutionary consequences of seed dormancy. EN: Hutchings, M. y Watkinson, A.R. (Editores) Plant population ecology. The 28th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications. Londres. pp 205-219.

Silvertown, J. y Gordon, D. 1989. A framework for plant behaviour. Ann. Rev. Ecol. Syst. 20: 349-366.

- Smith, D.L. y Rogan, P.G. 1980. Correlative inhibition in the shoot of Agropyron repens (L.) Beauv. Ann. Bot. 46: 285-296.
- Soane, I.D. y Watkinson, A.R. 1979. Clonal variation in populations of Ranunculus repens. New Phytol. 82: 557-573.
- Solbrig, O.T. 1971. The population biology of dandelions. Am. Sci. 59: 686-694.
- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. Quar. Rev. Biol. 51: 3-47.
- Stearns, S.C. 1977. The evolution of life-history traits: a critique of the theory and a review of the data. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 145-171.
- Sutherland, W.J. y Stillman, R.A. 1988. The foraging tactics of plants. Oikos 52: 239-244.
- Sutherland, W.J. y Stillman, R.A. 1990. Clonal growth: insights from models. EN: van Groenendael, J. y de Kroon, H. (Editores). Clonal growth in plants: regulation and function. SPB Academic Publishing. Holanda. pp. 95-111.
- Symonides, E. 1978. Effect of seed size, density and depth of sowing on the germination and survival of psammophyte seedlings. Ekol. Pol. 26(1):123-139.
- Tietema, T. 1981. Ecophysiology of the sand sedge Carex arenaria. PhD. Thesis. Universidad de Utrech. Holanda.
- Tilman, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. Am. Nat. 125: 827.
- Thompson, P.A. 1973. Effects of fluctuating temperatures on germination. J. Exp. Bot. 25(81): 164-175.
- Thompson, K. 1987. The resource ratio hypothesis and the meaning of competition. Func. Ecol. 1: 297-315.
- Tuomi, J. y Vuorisalo, T. 1989. What are the units of selection in modular organisms? Oikos 54: 227-233.
- Turkington, R. 1983. Leaf and flower demography of Trifolium repens L. I. Growth in mixture with grasses. New Phytol. 93: 599-616.
- Ungar, I.A. 1978. Halophyte seed germination. Bot. Rev. 44: 233-264.
- Valverde, M.T. 1988. Germinación de algunas especies pioneras de dunas costeras del Golfo de México. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias, UNAM.
- Valverde, M.T. 1991. Life history of a perennial grass in different microhabitats of a tropical dune system on the Gulf of Mexico. Sup. Am. J. Bot. 78(6): 47.

- van der Maarel, E. 1966. Dutch studies on coastal sand dune vegetation, especially in the delta region. *Wentia* 15: 47-82.
- van der Valk, A.G. 1974. Environmental factors controlling the distribution of forbs in foredunes in Cape Hatteras National Seashore. *Can. J. Bot.* 52: 1057-1073.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A.. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. *Ciencias* 35:191-201.
- Watkinson, A.R. 1982. Factors affecting the density response of Vulpia fasciculata. *J. Ecol.* 70:149-161.
- Watkinson, A.R. y White, J. 1985. Some life-history consequences of modular construction in plants. *Phil.Trans.R.Soc. London B* 313: 31-51.
- Watson, M.A. y Casper, B.B. 1984. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 233-258.
- Werner, P.A. y H. Caswell. 1977. Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (Dipsacus sylvestris Huds.) *Ecology* 58: 1103-1111.
- Westhoff, V. y van der Maarel, E. 1978. The Braun-Blanquet approach. EN: Whittaker, R. (Editor) *Classification of plant communities*. W. Junk Publishers. The Hague. pp. 287-399.
- Westoby, M. 1981. How diversified germination behaviour is selected. *Am. Nat.* 118: 882-885.
- White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10:109-145.
- White, J. 1980. Demographic factors in populations of plants. EN: Solbrig, O.T. (Editor) *Demography and evolution in plant populations*. Blackwell, Oxford; University of California Press. California, E.U.A. pp. 21-48.
- White, J. 1984. Plant metamerism. IN: Dirzo, R. y Sarukhán, J. (Editores) *Perspectives in plant population ecology*. Sinauer. Sunderland, pp. 15-47.
- Williams, R.D. 1964. Assimilation and translocation in perennial grasses. *Ann. Bot.* 28: 419-426.
- Woodell, S.R.J. 1985. Salinity and seed germination in coastal plants. *Vegetatio* 61: 223-230.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Second Edition. Prentice-Hall. New Jersey, E.U.A.

APÉNDICES .

Apéndice 1.

Comparación de las curvas de sobrevivencia de las cohortes de macollos de *S. scoparium*, aparecidas durante diferentes épocas y en diferentes zonas en el sistema de dunas de El Morro de la Mancha. Ver, a lo largo de dos años.

Para comparar las curvas de sobrevivencia, se utilizó el método de Peto y Peto (en Thompson y Pyke, 1986). En el texto del Capítulo II se presenta una explicación más completa de los parámetros que componen este análisis. Se compararon, por parejas, las curvas de sobrevivencia de las cohortes aparecidas en diferentes épocas en una misma zona, y las curvas de sobrevivencia de las cohortes aparecidas durante la misma época en diferentes zonas. Como se observa en el listado a continuación, a cada cohorte se le ha asignado una letra. El valor de X^2 obtenido para cada comparación se encuentra en la matriz. Los valores subrayados representan las comparaciones en las que no se obtuvieron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre las curvas de sobrevivencia.

Zona - Cohorte	símbolo	$LR = (d_1 - E_1)/E_1 + (d_2 - E_2)/E_2 = X^2$
ZM Lluvias-88	a	
ZM Lluvias-89	b	d= número de muertes
ZS Lluvias-88	c	E= número esperado de muertes basado
ZS Nortes-88/89	d	en la mortalidad de cada intervalo
ZS Nortes-89/90	e	y en la proporción de sobrevivientes.
ZE Lluvias-88	f	
ZE Nortes-88/89	g	$X^2_{(0.05)} = 3.84$ (g.l. = 1)
ZE Secas-89	h	
ZE Lluvias-89	i	con valores de X^2 por debajo de 3.84,
ZE Nortes-89/89	j	se acepta H_0 , es decir, no hay dife-
		rencias significativas entre las curvas.

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j
a	X									
b	40.7	X								
c	30.5	X	X							
d	X	X	<u>.0001</u>	X						
e	X	X	20.2	58.6	X					
f	73.7	X	14.6	X	X	X				
g	X	X	X	41.9	X	7.1	X			
h	X	X	X	X	X	<u>0.7</u>	8.6	X		
i	X	52.4	X	X	X	20.1	8.2	24.6	X	
j	X	X	X	X	8.3	25.0	10.3	59.5	<u>3.15</u>	X

Apéndice 2.

Resultados de los análisis de distribuciones circulares para la dirección de producción de macollos hijos de *S. scoparium* en las zonas móvil, semimóvil y estabilizada en el sistema de dunas de El Morro de la Mancha, Ver.

Inicialmente se realizó una prueba de distribución de X^2 (Zar, 1984), con el objeto de comprobar si la producción de macollos hijos se daba de manera uniforme hacia todas las direcciones (H_0). Los resultados son los siguientes:

Zona Móvil	Zona Semimóvil	Zona Estabilizada
$X^2 = 186.04$	$X^2 = 35.05$	$X^2 = 18.73$
$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.01$

$X^2_{0.05, 7} = 14.067$ con valores por debajo de 14.067, se acepta H_0 .

G.l. = no. de muestras - 1 = 8-1=7
(en este caso, en número de muestras es el número de intervalos en los que se dividió la circunferencia).

Los valores de X^2 obtenidos indican que la distribución de los macollos hijos no es uniforme en ninguna de las zonas. Entonces, se calcularon los ángulos promedio, es decir, la dirección promedio de producción de macollos. Los ángulos promedio son los siguientes:

Zona Móvil	Zona Semimóvil	Zona Estabilizada
Angulo prom. = 94°	Angulo prom. = 44°	Angulo prom. = 41°
Dirección = Este	Dirección = Noreste	Dirección = Noreste

Posteriormente, se procedió a determinar el valor del vector promedio, r , como una medida de la dispersión de los datos alrededor del círculo. A través de la prueba de Rayleigh (Zar, 1984) se determinó si dicho vector era significativamente diferente de cero. Los resultados son los siguientes:

Zona Móvil	Zona Semimóvil	Zona Estabilizada
$r = 0.49$	$r = 0.29$	$r = 0.17$
$z = 24.01$	$z = 8.23$	$z = 2.75$

$Z_{(0.05)(100)} = 2.988$ con valores de z por debajo de 2.988 se rechaza H_0 y por lo tanto r es significativamente diferente de cero.

n = tamaño de la muestra (en este caso 100, pues los datos de frecuencia fueron convertidos a valores porcentuales, ya que el número total de macollos producidos en cada zona fue muy diferente).

Los vectores promedio de producción de macollos en la zona móvil y en la semimóvil son significativamente diferentes de cero ($p < 0.05$).

A través de la prueba de Watson-Williams (Zar. 1984), se compararon los ángulos promedio de producción de macollos hijos de las zonas móvil y semimóvil, con el objeto de probar si eran equivalentes (H_0) o si existían diferencias significativas entre ellos. Los resultados son los siguientes:

Zona Móvil vs. Zona Semimóvil $F=20.96$. $p<0.0005$

$F_{0.05, 1, 198} = 3.89$ con valores por debajo de 3.89,
se acepta H_0 .

G.l. numerador = 1 (no. de ángulos a comparar - 1)

G.l. denominador = 198 (n_1+n_2-2 , $100+100-2=198$)

El ángulo promedio de producción de macollos hijos es significativamente diferente entre las zonas móvil y semimóvil.

Apéndice 3.

A. Resultados para las pruebas de independencia en las tablas de contingencia obtenidas a partir de los trasplantes recíprocos de macollos. Se realizaron con el objeto de detectar si existía asociación entre los dos factores y, en caso de que la hubiera, estimar qué tan fuerte era. La hipótesis nula a probar, es que no existe asociación entre los factores. Con valores altos de X^2 , correspondientes a una $p < 0.05$, se rechaza la hipótesis nula, por lo que puede concluirse que los factores están asociados. El coeficiente V de Cramer, que puede tomar valores entre 0 y 1, indica la intensidad de la asociación. Los dos factores de las matrices son los siguientes:

Factor A: Zona de trasplante
Factor B: Zona de origen

Los parámetros para los que se llevó a cabo este análisis fueron el número de vástagos por trasplante, el desempeño, la sobrevivencia y el número promedio de macollos hijos producidos por trasplante.

1. Número de vástagos por trasplante:

$X^2 = 13.65$
 $p = 0.034$ Los factores se encuentran asociados.
V de Cramer = 0.18

2. Desempeño:

$X^2 = 350.2$
 $p < 0.00001$ Los factores se encuentran asociados.
V de Cramer = 0.16

3. Sobrevivencia:

$X^2 = 57.7$
 $p < 0.0001$ Los factores se encuentran asociados.
V de Cramer = 0.18

4. Número promedio de macollos hijos:

$X^2 = 123.2$
 $p < 0.00001$ Los factores se encuentran asociados.
V de Cramer = 0.26

B. Resultados de los Análisis de Varianza para los diferentes parámetros de evaluación de los trasplantes recíprocos por zona de origen y zona de trasplante. Estos análisis se realizaron con los datos originales a partir de los cuales se calcularon los promedios reportados en las Tablas II.1, II.2, II.3. y II.4.. En algunos casos fue necesario realizar una transformación de los datos, ya que no se trataba de variables continuas o las varianzas no eran homogéneas. Para probar la homogeneidad de las varianzas se realizó una prueba de Bartlett cuyos resultados también se reportan a continuación. Los valores altos (mayores de 0.05) en la prueba de Bartlett indican homoscedasticidad. Cuando

el análisis de varianza detectó un efecto significativo de los tratamientos se realizó una prueba de rango múltiple de Scheffé para encontrar grupos homogéneos entre los promedios. Los resultados de esta prueba se encuentran expresados a través de diferentes letras.

a) Número de vástagos: Se realizó una transformación logarítmica de los datos, según recomienda Zar (1984) para valores mayores de 10.

Por Zona de Transplante:
F=13.07 p<0.0001
Prueba de Bartlett: p=0.82
Prueba de Scheffé:
Playa a
Z. Móvil a
Z. Semimóvil b
Z. Estabilizada b

Por zona de Origen:
F= 0.55 p=0.58
Prueba de Bartlett: p=0.89

b) Desempeño:

Por Zona de Transplante:
F= 9.97 p=0.0001
Prueba de Bartlett: p=0.50
Prueba de Scheffé:
Playa a
Z. Móvil a
Z. Semimóvil b
Z. Estabilizada b

Por zona de Origen:
F= 2.95 p=0.07
Prueba de Bartlett: p=0.92

c) Supervivencia: En este caso el análisis se realizó con los 12 datos de porcentaje de supervivencia que se encuentran reportados en la Tabla II.3.

Por Zona de Transplante:
F= 0.32 p=0.81
Prueba de Bartlett: p=0.93

Por zona de Origen:
F= 4.9 p=0.036
Prueba de Bartlett: p=0.13
Prueba de Scheffé:
Z. Móvil a
Z. Semimóvil ab
Z. Estabilizada b

d) Número de macollos hijos: Los datos se transformaron obteniendo su raíz cuadrada, como recomienda Zar (1984) para valores menores de 10.

Por Zona de Transplante:
F= 11.91 p<0.0001
Prueba de Bartlett: p=0.08
Prueba de Scheffé:
Playa a
Z. Móvil a
Z. Semimóvil b
Z. Estabilizada b

Por zona de Origen:
F= 0.4 p=0.67
Prueba de Bartlett: p=0.43

Apéndice 4.

Análisis estadísticos aplicados a los resultados del experimento de Fertilización II (Capítulo III). Las gráficas que se muestran en las Figuras III.3.a y III.3.b representan el porcentaje de incremento del número total de vástagos por genet y el porcentaje de incremento del número de vástagos por macollo parental a través de ocho meses, respectivamente. En cada gráfica se presentan tres curvas, que corresponden a los macollos fertilizados a dos distancias (0.8 y 0.5m) y a los testigos. Inicialmente se realizó una regresión lineal para cada una de las curvas, con el objeto de obtener los valores de las pendientes de las rectas y poderlos comparar entre ellos. Los índices obtenidos a partir de estas regresiones son los siguientes:

1. Porcentaje de incremento del número de vástagos por genet:

a) Testigo.

$m = 8.51$	$E.S.(m) = 2.98$
$b = -4.05$	$E.S.(b) = 16.43$
$r = 0.85$	$p = 0.047$

donde m = pendiente

b = ordenada al origen

r = coeficiente de correlación

E.S. = error standard de la pendiente (m) y de la ordenada al origen (b)

b) Fertilización a 0.8m.

$m = 19.62$	$E.S.(m) = 3.63$
$b = 2.35$	$E.S.(b) = 20.02$
$r = 0.95$	$p = 0.01$

c) Fertilización a 0.5m.

$m = 23.66$	$E.S.(m) = 3.74$
$b = -6.99$	$E.S.(b) = 20.65$
$r = 0.96$	$p = 0.008$

2. Porcentaje de incremento del número de vástagos por macollo parental:

a) Testigo.

$m = 5.46$	$E.S.(m) = 2.97$
$b = 1.93$	$E.S.(b) = 16.4$
$r = 0.75$	$p = 0.05$

b) Fertilización a 0.8m.

$m = 17.25$	$E.S.(m) = 3.98$
$b = 7.22$	$E.S.(b) = 21.95$
$r = 0.93$	$p = 0.023$

c) Fertilización a 0.5m.

$m = 19.98$	$E.S.(m) = 4.26$
$b = 1.96$	$E.S.(b) = 23.53$
$r = 0.94$	$p = 0.018$

Las pendientes de las rectas, descritas por los índices obtenidos en las regresiones, se compararon a través de pruebas páreadas, con una modificación de la prueba de "t" de Student (Zar, 1984), en donde la hipótesis nula supone que las pendientes de ambas muestras son equivalentes. Los resultados son los siguientes:

1. Porcentaje de incremento del número de vástagos por genet.

$t_{(0.05), 6} = 2.447$ con valores absolutos de t mayores de 2.447 se rechaza H_0 .

G.l. = $n - 1 = 5 - 1 = 6$

a) Testigo vs. Fertilización a 0.8m.

$t = -4.79$

b) Testigo vs. Fertilización a 0.5m.

$t = -6.34$

c) Fertilización a 0.5m vs. Fertilización a 0.8m

$t = -0.49$

2. Porcentaje de incremento del número de vástagos por macollo parental.

a) Testigo vs. Fertilización a 0.8m.

$t = -4.75$

b) Testigo vs. Fertilización a 0.5m.

$t = -4.87$

c) Fertilización a 0.5m vs. Fertilización a 0.8m

$t = -0.25$

No existen diferencias significativas entre las pendientes de las rectas de Fertilización a 0.5 y 0.8m para ninguna de las dos variables que se presentan.

Apéndice 5.

Resultados de los análisis de distribuciones circulares para la dirección de producción de macollos hijos de S. scoparium en el experimento de Fertilización II.

Inicialmente se realizó una prueba de distribución de X^2 (Zar, 1984), con el objeto de comprobar si la producción de macollos hijos se daba de manera uniforme hacia todas las direcciones (H_0). Los resultados son los siguientes:

Testigo	Fertilización a 0.8m	Fertilización a 0.5m
$X^2 = 126.9$ $p < 0.001$	$X^2 = 79.7$ $p < 0.001$	$X^2 = 24.5$ $p < 0.01$

$X^2_{0.05, 7} = 14.067$ con valores por debajo de 14.067, se acepta H_0 .

G.l. = no. de muestras - 1 = 8-1=7
(en este caso, en número de muestras es el número de intervalos en los que se dividió la circunferencia).

Los valores de X^2 obtenidos indican que la distribución de los macollos hijos no es uniforme en ninguna de los casos. Entonces, se calcularon los ángulos promedio, es decir, la dirección promedio de producción de macollos. Los ángulos promedio son los siguientes:

Testigos	Fertilización a 0.8m	Fertilización a 0.5m
Angulo prom.=298° Dirección= WNW	Angulo prom.=31° Dirección= NNE	Angulo prom.=119° Dirección= SSE

Posteriormente, se procedió a determinar el valor del vector promedio, r , como una medida de la dispersión de los datos alrededor del círculo. A través de la prueba de Rayleigh (Zar, 1984) se determinó si dicho vector era significativamente diferente de cero. Los resultados son los siguientes:

Testigos	Fertilización a 0.8m	Fertilización a 0.5m
$r = 0.405$ $z = 16.4$	$r = 0.41$ $z = 16.81$	$r = 0.24$ $z = 5.9$

$Z_{(0.05)(100)} = 2.988$ con valores de z por debajo de 2.988 se rechaza H_0 y por lo tanto r es significativamente diferente de cero.

n = tamaño de la muestra (en este caso 100, pues los datos de frecuencia fueron convertidos a valores porcentuales, ya que el número total de macollos producidos en cada zona fue muy diferente).

Los vectores promedio de producción de macollos en los tres casos son significativamente diferentes de cero ($p < 0.05$).

A través de la prueba de comparación múltiple de ángulos de Watson-Williams (Zar, 1984) se compararon los ángulos promedio de

producción de macollos en los tres tratamientos con el objeto de probar si eran equivalentes (H_0) o si existían diferencias significativas entre ellos. Los resultados son los siguientes:

$$F=119.98, \quad p<0.05$$

$F_{0.05, 2, 197} = 3.73$ con valores por debajo de 3.73, se acepta H_0 .

G.l. numerador = 2 (no. de ángulos a comparar - 1)

G.l. denominador = 297 ($n_1+n_2+n_3-3$, $100+100+100-3$)

El ángulo promedio de producción de macollos hijos es significativamente diferente entre los tratamientos.

A través de pruebas pareadas de Watson-Williams (Zar, 1984), se compararon los ángulos promedio de producción de macollos hijos entre tratamientos, con el objeto de probar si eran equivalentes (H_0) o si existían diferencias significativas entre ellos. Los resultados son los siguientes:

Testigo vs. Fert. a 0.5m	F=41.21	p<0.0005
Testigo vs. Fert. a 0.8m	F=59.77	p<0.0005
Fert. a 0.5m vs. Fert. a 0.8m	F=7.65	p>0.01

$F_{0.05, 1, 198} = 3.89$ con valores por debajo de 3.89, se acepta H_0 .

El ángulo promedio de producción de macollos hijos es significativamente diferente en todos los tratamientos analizados.

Apéndice 6.

Resultados de las pruebas de "t", de los análisis de varianza de una vía y de las pruebas de rango múltiple de Scheffé para los datos de germinación de semillas de Schizachyrium scoparium sometidas a diferentes condiciones. Los datos de porcentaje final de germinación se transformaron a $\arcsen \sqrt{x}$ para linearizarlos, ya que los datos porcentuales presentan distribuciones binomiales. Los promedios que se presentan a continuación son los porcentajes transformados.

1. Prueba de luz-obscuridad.

Germinación Final:	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Testigo (luz):	75.87	t = 3.28	p = 0.01
- Obscuridad:	50.95		

Se rechaza H_0 . Existen diferencias significativas entre los promedios.

- Testigo (luz):	75.87		
- Semillas en obscuridad sometidas posteriormente a la luz :	64.74	t = 1.78	p = 0.12

No se rechaza H_0 . No existen diferencias entre los promedios.

2. Temperaturas.

Germinación final:	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- 15°C :	66.71 b	F = 4.39	p = 0.026
- 25°C :	75.89 ab		
- 35°C :	83.01 a		
- 20-32°C:	84.23 a		

El ANOVA indica que existe un efecto significativo de los tratamientos. Las letras junto a los promedios son el resultado de la prueba de Scheffé.

Velocidad de Germinación (t_{50}):

	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- 15°C :	9.4 c	F = 51.3	p < 0.0001
- 25°C :	5.6 b		
- 35°C :	3.7 a		
- 20-32°C:	5.7 b		

El ANOVA indica que existe un efecto significativo de los tratamientos. Las letras junto a los promedios son el resultado de la prueba de Scheffé.

3. Salinidad.

Germinación final (primera fase):	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Testigo (agua dest.):	75.89 a	F = 87.51	p < 0.0001
- Agua de mar al 25%:	61.83 a		
- Agua de mar al 50%:	31.0 b		
- Agua de mar al 100%:	0 c		

El ANOVA indica que existe un efecto significativo de los tratamientos. Las letras junto a los promedios son el resultado de la prueba de Scheffé.

Velocidad de Germinación (t_{50}) (primera fase):

	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Testigo (agua dest.):	5.6	$t = 10.5$	$p = 0.0004$
- Agua de mar al 25%:	17		

Se rechaza H_0 . Existen diferencias significativas entre los promedios.

Germinación final (después de la transferencia a agua destilada):

	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Testigo (agua dest.):	75.89	$F = 3.03$	$p = 0.07$
- Agua de mar a 25%:	69.51		
- Agua de mar a 50%:	60.11		
- Agua de mar a 100%:	61.74		

El ANOVA indica que no existe un efecto significativo de los tratamientos.

4. Profundidad de Siembra.

Emergencia final:

	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Testigo:	75.89 a	$F = 78.5$	$p < 0.0001$
- 0.5 cm:	34.27 b		
- 1 cm:	37.44 b		
- 2 cm:	5.76 c		

El ANOVA indica que existe un efecto significativo de los tratamientos. Las letras junto a los promedios son el resultado de la prueba de Scheffé.

Germinación final una vez sacadas las semillas de la arena:

	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Testigo	75.89 a	$F = 10.3$	$p = 0.001$
- 0.5 cm	62.26 ab		
- 1 cm	68.82 a		
- 2 cm	49.06 b		

El ANOVA indica que existe un efecto significativo de los tratamientos. Las letras junto a los promedios son el resultado de la prueba de Scheffé.

5. Germinación de semillas de diferentes zonas.

Germinación Final:

	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Zona Móvil:	63.03 b	$F = 19.23$	$p = 0.0006$
- Zona Semimóvil:	84.23 a		
- Zona Estabilizada:	57.69 b		

El ANOVA indica que existe un efecto significativo de la zona de colecta. Las letras junto a los promedios son el resultado de la prueba de Scheffé.

Velocidad de Germinación (t_{50}):

	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Zona Móvil:	6.1 ab	$F = 5.2$	$p = 0.032$
- Zona Semimóvil:	4.8 a		
- Zona Estabilizada:	7.6 b		

Se rechaza H_0 . Existen diferencias significativas entre los promedios por zona de colecta. Las letras junto a los promedios son el resultado de la prueba de Scheffé.

Apéndice 7.

Resultados de la comparación de curvas de sobrevivencia de las plántulas de *S. scoparium* sembradas en diferentes zonas y bajo distintos tratamientos (sol y semi-sombra) en el sistema de dunas de El Morro de la Mancha, Ver.. Se utilizó el método propuesto por Peto y Peto (en Pyke y Thompson, 1986), que consiste en una prueba de X^2 que compara la mortalidad observada contra el número de muertes esperado en base a la mortalidad de cada intervalo y en la proporción de sobrevivientes. Para una explicación más completa al respecto ver el Capítulo II.

a) Comparación de las curvas de sobrevivencia de las plántulas sometidas al tratamiento de semi-sobreado y las plántulas sembradas directo bajo el sol en cada una de las cuatro zonas de trabajo:

Zona de Playa.

Sol vs. Semi-sombra: $X^2 = 0.026$

$X^2_{(0.05)} = 3.84$ (G.l.=1)

Zona Móvil.

Sol vs. Semi-sombra: $X^2 = 0.0$

con valores de X^2 por debajo de 3.84 se acepta H_0 , es decir, no existen diferencias significativas entre las curvas comparadas.

Zona Semimóvil.

Sol vs. Semi-sombra: $X^2 = 0.33$

Zona Estabilizada.

Sol vs. Semi-sombra: $X^2 = 0.22$

Como no se detectaron diferencias significativas entre las curvas de sobrevivencia de las plántulas sometidas a los dos tratamientos, se manejó una sola cohorte de plántulas por zona (la suma de los dos tratamientos) y se compararon las curvas de sobrevivencia de las plántulas sembradas en diferentes zonas.

b) Comparación de las curvas de sobrevivencia de las plántulas sembradas en cuatro zonas del sistema de dunas de El Morro de la Mancha:

Playa vs. Zona Móvil:

$X^2 = 0.51$

$X^2_{(0.05)} = 3.84$ (G.l.=1)

Playa vs. Z. Semimóvil:

$X^2 = 0.27$

Playa vs. Estabilizada:

$X^2 = 0.25$

Z. Móvil vs. Semimóvil:

$X^2 = 1.43$

Z. Móvil vs. Estabilizada:

$X^2 = 0.22$

Z. Semimóvil vs. Estabilizada: $X^2 = 1.03$

con valores de X^2 por debajo de 3.84 se acepta H_0 , es decir, no existen diferencias significativas entre las curvas comparadas.

No se detectaron diferencias significativas entre las curvas de sobrevivencia de las plántulas sembradas en diferentes zonas del sistema de dunas.

Apéndice 8.

Resultados de los análisis de varianza de una vía y de las pruebas de rango múltiple de Scheffé para los datos de crecimiento de plantas de *Schizachyrium scoparium* sometidas a diferentes regímenes nutritivos por un período de 90 días en condiciones controladas.

1. Peso seco del tejido aéreo.

Tratamiento	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Agua destilada:	0.017 a	F = 30.4	p < 0.001
- P. impred.:	0.199 ab		
- P. Predec.:	0.399 b		
- Rico en nut.:	0.961 c		

El ANOVA indica que existe un efecto significativo de los tratamientos. Las letras junto a los promedios son el resultado de la prueba de Scheffé.

2. Peso seco del tejido radicular.

Tratamiento	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Agua destilada:	0.029 a	F = 23.9	p < 0.001
- P. impred.:	0.216 a		
- P. Predec.:	0.486 a		
- Rico en nut.:	1.324 b		

El ANOVA indica que existe un efecto significativo de los tratamientos. Las letras junto a los promedios son el resultado de la prueba de Scheffé.

3. Número de Hojas.

Tratamiento	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Agua destilada:	5.4 a	F = 30.02	p < 0.001
- P. impred.:	11.6 ab		
- P. Predec.:	18.2 b		
- Rico en nut.:	35.0 c		

El ANOVA indica que existe un efecto significativo de los tratamientos. Las letras junto a los promedios son el resultado de la prueba de Scheffé.

4. Area Foliar.

Tratamiento	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Agua destilada:	2.14 a	F = 27.3	p < 0.001
- P. impred.:	25.78 ab		
- P. Predec.:	40.44 b		
- Rico en nut.:	101.44 c		

El ANOVA indica que existe un efecto significativo de los tratamientos. Las letras junto a los promedios son el resultado de la prueba de Scheffé.

5. Tasa Relativa de Crecimiento

Tratamiento	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Agua destilada:	0.031 a	F = 18.8	p < 0.001
- P. impred.:	0.057 b		
- P. Predec.:	0.059 b		
- Rico en nut.:	0.079 c		

El ANOVA indica que existe un efecto significativo de los tratamientos. Las letras junto a los promedios son el resultado de la prueba de Scheffé.

6. Area Foliar Especifica.

Tratamiento	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Agua destilada:	122.4	F = 1.09	p = 0.37
- P. impred.:	129.6		
- P. Predec.:	118.7		
- Rico en nut.:	106.9		

El ANOVA indica que los tratamientos no tuvieron un efecto significativo sobre los promedios para ese parámetro.

7. Variable K.

Tratamiento	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Agua destilada:	1.02	F = 0.77	p = 0.52
- P. impred.:	0.92		
- P. Predec.:	0.92		
- Rico en nut.:	0.97		

El ANOVA indica que los tratamientos no tuvieron un efecto significativo sobre los promedios para ese parámetro.

8. Tasa R/S.

Tratamiento	Promedio	Estadístico	Probabilidad
- Agua destilada:	1.62	F = 3.33	p = 0.06
- P. impred.:	1.10		
- P. Predec.:	1.08		
- Rico en nut.:	1.39		

El ANOVA indica que los tratamientos no tuvieron un efecto significativo sobre los promedios para ese parámetro.