



197
24

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
FACULTAD DE CIENCIAS

'CRECIMIENTO DE ESPECIES ARBOREAS DE DUNAS
COSTERAS BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE
SUELO Y COBERTURA '

TESIS PROFESIONAL QUE
PARA OBTENER EL TITULO
DE: B I O L O G O

PRESENTA:

MARIA GUDELIA SALINAS PULIDO

MEXICO, D.F.
ABRIL 1992

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CONTENIDO:

1. INTRODUCCION
 - 1.1 OBJETIVOS DEL TRABAJO
2. ANTECEDENTES
 - 2.1 GENERALIDADES SOBRE SUCCESION
 - 2.2 SUCCESION EN DUNAS COSTERAS
 - 2.3 LOS RECURSOS LUZ Y NUTRIENTES
 - 2.3.1 LUZ
 - 2.3.2 NUTRIENTES
 - 2.4 EL CRECIMIENTO VEGETAL
 - 2.4.1 CRECIMIENTO COMO UNA RESPUESTA DIFERENCIAL A LA CAPTURA DE RECURSOS
 - 2.4.2 ESTUDIOS SOBRE CRECIMIENTO EN SISTEMAS DE DUNAS COSTERAS EN FUNCION DE LOS RECURSOS LUZ Y NUTRIMENTOS
3. DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO
 - 3.1 LOCALIZACION DE LA ZONA DE ESTUDIO
 - 3.2 CLIMA
 - 3.3 SUELOS
 - 3.4 VEGETACION
4. DESCRIPCION DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO
 - 4.1 *CEDRELA ODORATA*
 - 4.2 *ENTEROLOBIUM CYCLOCARPUM*
5. METODOS
 - 5.1 TRABAJO DE CAMPO
 - a) ELECCION DE LA ZONA DE TRABAJO
 - b) MONTAJE DE EXPERIMENTOS
 - c) OBTENCION DE PLANTULAS Y TRASPLANTES
 - d) PARAMETROS CUANTIFICADOS
 - e) CARACTERIZACION DE MICROAMBIENTES
 - 5.2 TRABAJO DE INVERNADERO
 - a) MONTAJE DE EXPERIMENTOS
 - b) ANALISIS EDAFICOS
 - 5.3 ANALISIS DE RESULTADOS
 - a) CURVAS DE CRECIMIENTO
 - b) DISTRIBUCION DE BIOMASA
 - c) TASAS RELATIVAS DE CRECIMIENTO PROMEDIO

6. RESULTADOS

6.1 RESULTADOS DE INVERNADERO

6.1.1 CRECIMIENTO DE *C. odorata*

- a) VALORES DE PESO SECO
- b) VALORES DE ALTURA
- c) CURVAS Y TASAS DE CRECIMIENTO
- d) ASIGNACION DE BIOMASA

6.1.2 CRECIMIENTO DE *E. cyclocarpum*

- a) VALORES DE PESO SECO
- b) VALORES DE ALTURA
- c) CURVAS Y TASAS DE CRECIMIENTO
- d) ASIGNACION DE BIOMASA

6.1.3 ANALISIS EDAFICOS

6.2 RESULTADOS DE CAMPO

6.2.1 CARACTERIZACION DE MICROAMBIENTES

- a) LUZ
- b) TEMPERATURA Y HUMEDAD RELATIVA DEL AIRE

6.2.2 CRECIMIENTO DE PLANTULAS

a) *Cedrela odorata*

- i. CRECIMIENTO EN LOS DISTINTOS TIPOS DE SUELO EN UN MISMO AMBIENTE (EFECTO DEL TIPO DE SUELO)
- ii. CRECIMIENTO EN LOS DISTINTOS AMBIENTES POR TIPO DE SUELO (EFECTO DE LA LUZ)
- iii. TASAS RELATIVAS DE CRECIMIENTO

b) *Enterolobium cyclocarpum*

- i. CRECIMIENTO EN LOS DISTINTOS TIPOS DE SUELO EN UN MISMO AMBIENTE (EFECTO DEL TIPO DE SUELO)
- ii. CRECIMIENTO EN LOS DISTINTOS AMBIENTES POR TIPO DE SUELO (EFECTO DE LA LUZ)
- iii. TASAS RELATIVAS DE CRECIMIENTO

iii. TASAS RELATIVAS DE CRECIMIENTO

7. DISCUSION

- a) CRECIMIENTO DE PLANTULAS EN CONDICIONES DE INVERNADERO
- b) MICROCLIMA
- c) CRECIMIENTO DE PLANTULAS EN CONDICIONES NATURALES
- d) IMPLICACIONES EN EL PROCESO DE SUCESION

8. CONCLUSIONES

9. BIBLIOGRAFIA

1. INTRODUCCION

A lo largo de las costas de la República Mexicana existen una gran cantidad de sistemas de dunas costeras de complejidad topográfica y florística muy diversa (Moreno-Casasola y Espejel, 1986). Las comunidades de dunas costeras se caracterizan por una gran heterogeneidad ambiental que está dada en gran medida, por las diferencias en el movimiento del sustrato que dan lugar a diversos microambientes topográficos 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 y Espejel, 1986). Las características topográficas de cada microambiente determinan en gran medida las condiciones físicas que prevalecerán en él (Moreno-Casasola et al., 1982, 1986).

Entre los microambientes topográficos que se presentan en estos sistemas encontramos 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, 1982; Moreno-Casasola, 1988; Castillo, et al, 1991). Además, en un sistema de dunas hay grandes diferencias en términos del grado de estabilización dado por la cobertura vegetal: hay zonas móviles en las que una gran porción de la superficie es arena descubierta y cuenta con una vegetación poco densa; otras zonas, por el contrario, 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. El avance de los procesos sucesionales a través del tiempo lleva a la modificación de las condiciones tanto físicas como bióticas, en las que los organismos responden diferencialmente tanto en una escala de tiempo ecológico como evolutivo (Pickett, 1976).

Dentro de la dinámica de las dunas costeras se plantea que la formación de las dunas costeras comprende básicamente, dos factores: la acumulación de arena y la topografía del medio. Estos aspectos están relacionados con la disponibilidad de arena y la velocidad de los vientos (Ranwell, 1972; Moreno-Casasola, 1988). El movimiento de arena se considera como una perturbación porque modifica la distribución de especies y de las comunidades, provocando el inicio de la sucesión en las dunas con la aparición de las especies colonizadoras, y más adelante su estabilización (Clements, 1916; Noble y Slatyer, 1980; Sousa, 1984).

En una etapa más avanzada, aparecen en las dunas los matorrales, los cuales se van enriqueciendo con la entrada de nuevas especies y la nueva estructura va modificando muchas de las condiciones ambientales (físicas, químicas y biológicas), hasta la constitución de otro tipo de vegetación, el cual podría denominarse selva baja o mediana. Esta idea surge a partir del trabajo de Yarranton (1974), en el que plantea la nucleación (en la que un árbol funciona como planta nodriza que permite el establecimiento de otras plantas arbustivas y arbóreas, hasta constituir un bosque) como el mecanismo de colonización de dunas primarias en Canadá.

La expansión de matorrales en las dunas tropicales parece ser también parte de las primeras fases en el establecimiento de una selva. Al respecto no existen trabajos que ayuden a conocer como se inicia el proceso y como se modifican las condiciones y los recursos bajo los árboles de los matorrales para que puedan funcionar como nodrizas o núcleos.

Se piensa que entre las condiciones ambientales que se modifican debajo de los árboles, se encuentran la humedad, la temperatura, el contenido de nutrientes en el suelo, la luz, etc. y que estas condiciones y recursos afectan de manera diferencial el crecimiento de la vegetación presente en estos sitios. Al respecto no existen estudios que indiquen como se modifican estos recursos y condiciones en las diferentes zonas del sistema de dunas costeras y como afectan estas variaciones el crecimiento de las diferentes especies.

En este contexto, con la finalidad de contribuir al entendimiento de la dinámica del sistema de dunas costeras, el presente trabajo tuvo la finalidad de estudiar como se modifican las condiciones físicas y la disponibilidad de recursos (luz y nutrimentos) en los matorrales (abiertos y cerrados), con respecto a otras zonas del sistema (pastizal y selva). Además de analizar el efecto de estos recursos (luz y nutrientes) y condiciones sobre el crecimiento de plántulas arbóreas de selva.

1.1 OBJETIVOS DEL TRABAJO

Objetivos Generales

- a) Analizar el crecimiento y establecimiento de plántulas de especies arbóreas de selva bajo los matorrales en función de los recursos luz y nutrimentos.
- b) Caracterizar y describir como se modifican las condiciones físicas bajo los árboles de los matorrales con respecto a otras zonas del sistema de dunas costeras.
- c) Sugerir el papel de (Facilitación por nucleación- Yarranton y Morrison (1974). o inhibición) que juegan los matorrales en la sucesión de dunas costeras.

Objetivos particulares

- a) Evaluar y comparar el crecimiento en altura y peso seco de plántulas de *Cedrela odorata* y *Enterolobium cyclocarpum* bajo 5 diferentes condiciones edáficas en condiciones de campo e invernadero.
- b) Estimar como influyen los recursos luz y nutrimentos de los matorrales en el crecimiento en altura de especies arbóreas de selva (*Cedrela odorata* y *Enterolobium cyclocarpum*), con respecto a zonas de pastizal y selva.
- c) Realizar en el laboratorio análisis edáficos, para conocer las características físico-químicas de cada uno de los tratamientos de suelo utilizados en los experimentos.
- d) Describir las principales características microclimáticas de las condiciones ambientales (luz, humedad, temperatura y condiciones edáficas) bajo las cuales crecieron las plántulas.
- e) Aportar evidencias experimentales al estudio de la sucesión en el sistema de dunas costeras, analizando como se modifican las condiciones y los recursos bajo los matorrales con respecto a otras zonas y si estas favorecen o no, el crecimiento y establecimiento de nuevas especies, para que en un momento dado pudieran conformar otro tipo de vegetación.

Entre otras se desea responder a las siguientes preguntas:

- ¿Cuál de los dos recursos, "luz" o "Nutrimentos", estará influenciando más el crecimiento de las plántulas?

- ¿Cuál será el ambiente y las condición edáfica en las que el crecimiento sea mayor?

- ¿Son capaces las plantulas de responder a diferentes cantidades de recursos mediante la modificación de su crecimiento en peso seco y tamaño (altura)?

- ¿Se modificaran las condiciones microclimaticas de luz, temperatura (aire/suelo) y humedad relativa bajo los árboles de los matorrales, con respecto a los ambientes de selva y pastizal ?

- ¿ Favorecerán más las condiciones ambientales y los recursos presentes bajo los matorrales el crecimiento y establecimiento de plántulas de especies arboreas de selva, que las que se presentan en los otros ambientes del sistema de dunas costeras?

- ¿ Qué se puede inferir acerca del papel que juegan los matorrales en la sucesion del sistema de dunas costeras?

2. ANTECEDENTES

2.1 Generalidades sobre sucesión

El estudio de la dinámica de la vegetación, es decir, de los cambios en composición y estructura, y sus causas, ha sido enfocado desde el punto de vista autoecológico y sinecológico (Drury y Nisbet, 1973).

Estos cambios se explican por varios procesos o mecanismos caracterizados como sucesión (primaria y secundaria), regeneración, reposición, colonización, etc. El más estudiado de ellos, sin duda, es el de sucesión tanto primaria como secundaria (Guevara, 1982).

El término sucesión ha sido definido por diversos autores, y ha sido objeto de estudio y debate desde comienzos de siglo, lo que ha originado una continuidad en la generación de hipótesis concernientes sobre este fenómeno (Huston y Smith, 1987).

Uno de los enfoques que ha sido ampliamente estudiado por diversos autores es el que define a la sucesión como un proceso de sucesos graduales y recurrentes que tiende a buscar el equilibrio en las comunidades; el cual se inicia con la aparición de las primeras especies (tempranas, invasoras o pioneras) que modifican las condiciones del medio y lo "adecúan" para que nuevas especies puedan establecerse (Clements, 1916; Egler, 1952; Yarranton y Morrison, 1974; Connell y Slatyer, 1977; Cody y Mooney, 1978; Bazzas, 1979; Noble y Slatyer, 1980; Sousa, 1984; Purata, 1986).

Según Connell y Slatyer, (1977) el proceso sucesional comprende tres mecanismos: de facilitación, tolerancia y de inhibición. En el primero, las especies pioneras llegan al sitio y modifican las condiciones ambientales del medio haciéndolo adecuado para la entrada de otras especies; el segundo, se caracteriza porque las especies tardías logran establecerse en presencia ó no, de las pioneras debido a que requieren de bajos niveles de recursos para sobrevivir; y el tercero, es el mecanismo mediante el cual las especies tardías

logran establecerse pero no pueden llegar al estado adulto en presencia de las tempranas.

Muchos autores (Drury y Nisbet, 1973; Horn, 1975, 1976; Pickett, 1976; MacMahon, 1981; McIntosh, 1981; Huston y Smith, 1987 entre otros) han señalado la importancia del estudio de los procesos sucesionales para inferir los cambios temporales que se dan en las comunidades naturales.

Pickett (1976) menciona que el avance de los procesos sucesionales a través del tiempo lleva a la modificación de 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.

Otro de los grandes enfoques del proceso sucesional es el establecido por Peet y Christensen (1980), los cuales establecen que 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.

Por último, podemos mencionar que durante el proceso sucesional (gradientes espaciales y temporales) la posición de una especie estará determinada por diversos aspectos de su historia de vida. Las condiciones físicas y bióticas en cada parte del gradiente pueden llegar a ser muy diferente 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, la proporción de energía asignada a diferentes actividades como el crecimiento, la reproducción entre otros (Pickett, 1976).

2.2 Sucesión en Dunas Costeras

Los primeros estudios sobre sucesión que se desarrollaron se llevaron a cabo sobre la vegetación de dunas costeras. Warming (1891) fue el primero en describir y explicar detalladamente el proceso sucesional responsable del reemplazamiento de especies de dunas costeras en el norte de Europa, refiriéndose al papel de los nutrientes en el establecimiento de las distintas etapas sucesionales.

Otro trabajo clásico en el estudio de sucesión de plantas de dunas costeras es el realizado por Cowles (1899) en las orillas del lago Michigan logrando predecir la relación que juegan la vegetación con el grado de fijación de arena.

Por otro lado, Salisbury (1925) en sus estudios realizados en las dunas de Blankeney Point en Inglaterra estableció la presencia de una sucesión edáfica en la zona, mediante los análisis químicos y físicos del suelo, y su relación con la vegetación asociada a ellos.

Gimingham, Webley y Eastwood (1952) estudiaron el desarrollo de la microflora del suelo en relación a la sucesión vegetal en dunas costeras de Newborough Warren, en Inglaterra. Posteriormente, Ranwell (1960) en el mismo sitio, analizó durante cinco años, la vegetación haciendo una descripción detallada de las asociaciones presentes en dunas embrionarias, móviles, semifijas y hondonadas no inundables, y correlacionó las tendencias sucesionales con el desarrollo geomorfológico del sistema de dunas mediante el uso de cuadros permanentes.

Uno de los trabajos más completos y relevantes es el realizado por Kumler (1969) en la costa de Oregon, donde describe y establece la secuencia de diferentes estadios sucesionales a lo largo de la costa, correlacionándolo con factores ambientales como dirección y velocidades del viento.

condiciones físicas y químicas del suelo, etc.; concluyendo que las principales causas de sucesión en la zona han sido los períodos de inestabilidad fisiográfica y edáfica causada por el movimiento de arena.

Muchos autores (Wohlrab et al., 1965; Crawford y Wishart, 1967; Chichester et al, 1975; Hope-Simpson, 1979; Ritchie, 1979; Jenny, 1980; Walker, 1981; Robertson, 1988; Ehrenfeld, 1990 entre otros) han establecido que el proceso sucesional en varios sistemas de dunas costeras esta íntimamente relacionado con el grado de desarrollo del suelo, principalmente con las tasas de mineralización del mismo.

Uno de los estudios en sistemas de dunas costeras, que actualmente ha sido retomado por muchos autores es el realizado por Yarranton y Morrison, (1974, 1976); quienes plantearon la idea de que algunas especies de arbustos actuaban como individuos nodrizas que favorecían el establecimiento de otras especies bajo su cobertura, iniciando así un proceso de nucleación que llevaría al establecimiento de un bosque en las dunas costeras de Canadá. Posteriormente, esta idea ha sido desarrollada por otros autores para diversos tipos de comunidades (Guevara, 1986; Belski et al., 1989). En este sentido aunque la entrada de los primeros arbustos pueda considerarse como una perturbación (Grime, 1979; Sousa, 1984; Cordoba, 1991), su presencia influye favorablemente en el proceso sucesional de las dunas costeras por que dan mayor estabilidad al sustrato, hacen menos drásticas las fluctuaciones de las condiciones ambientales y permiten la

entrada de nuevas especies con ciclos de vida largos y de etapas sucesionales más avanzadas (Yarranton y Morrison, 1974, 1976; Archer et al., 1988).

En México existen muy pocos estudios sobre la dinámica de la vegetación de dunas costeras. El primer trabajo al respecto

fue el de González y Moreno-Casasola (1982), en el que se estudió la regeneración de la vegetación en tres zonas del sistema de dunas del Morro de la Mancha Veracruz, México, con características diferentes de exposición al viento, aspersión salina y profundidad del manto freático. En este estudio encontraron que en las hondonadas húmedas e inundables la regeneración fue más rápida que en las hondonadas secas y zonas de pioneras.

Blain (1988) estudió los factores que afectan el establecimiento de plántulas de tres especies de árboles tropicales durante los primeros estados de regeneración de una selva mediana subcaducifolia sobre dunas costeras en el Morro de la Mancha Veracruz, México. Encontrando que los procesos de regeneración de cada especie están afectados por una combinación de limitaciones fisiológicas dados principalmente por los bajos niveles de luz en el sotobosque de la selva y por interacciones biológicas como la depredación.

Cordoba (1991) estudió la dinámica de los matorrales de las dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz, estableciendo que en los matorrales se incrementa la heterogeneidad de condiciones ambientales y de interacciones biológicas brindando así, la posibilidad para el establecimiento de un mayor número de especies y por tanto una mayor riqueza.

Finalmente, Valverde (1992) analiza el crecimiento vegetativo de *Schizachyrium scoparium* a lo largo de un gradiente sucesional, encontrando que el nivel de cobertura que alcanza esta especie es mayor en las zonas estabilizadas y su crecimiento vegetativo está relacionado con el nivel de estabilidad del medio en el que se encuentran los organismos.

2.3 Los Recursos Luz y Nutrientos

El medio ambiente en el cual los seres vivos nacen, crecen, se reproducen y mueren está determinado, según Tilman (1982), por dos componentes principales, los recursos y las condiciones. Recurso es todo aquel que puede ser consumido por

un organismo, mientras que Condición es un factor abiótico al que los organismos responden diferencialmente (Tilman, 1982). Ejemplos de recursos para las plantas son la luz, el agua y los nutrientes. Las condiciones son la temperatura, la humedad relativa, la salinidad, presencia de contaminantes, etc. Es importante aclarar que una condición puede verse afectada por la presencia de otros organismos. Pero a diferencia de los recursos, las condiciones no son consumidas, ni disminuye su disponibilidad. Las plantas pueden tener respuestas ante situaciones limitantes en términos de recursos poco disponibles para su consumo o bien ante condiciones no adecuadas para su crecimiento (Begon et al, 1986).

2.3.1 Luz

La luz es la fuente principal de energía. Para las plantas representa uno de los recursos principales, mediante el cual se llevan a cabo todos los procesos metabólicos que determinan su metabolismo, crecimiento y desarrollo (Levitt, 1980; Bjorkmen, 1981; Hale y Orcutt, 1987). Esto sucede directamente mediante la fotosíntesis, e indirectamente, ejerciendo el control de una serie de procesos tales como la germinación, elongación, expansión foliar, síntesis de clorofila, movimientos de los estomas, fenología y morfogénesis. Por lo anterior, el estudio de la luz, su variabilidad en el ambiente y su efecto sobre las plantas, es uno de los campos de mayor interés desde el punto de vista de la ecofisiología de las plantas. Sin embargo, este campo representa también uno de los retos más difíciles de abordar, ya que la luz, independientemente de su complejidad como fenómeno físico, varía en múltiples formas en el medio ambiente en el que las plantas crecen y cada una de estas formas de variación de la luz, puede afectar de alguna manera el crecimiento y desarrollo de las plantas (Bainbridge et al., 1966; Smith, 1981).

Algunas de las propiedades de la luz, cuya variación afecta de diferente manera a las plantas son las siguientes: a) Intensidad, b) Espectro cualitativo y c) Duración.

La cantidad y calidad de la luz es ampliamente modificada por factores medio ambientales antes de ser captada por las plantas. Un poco más de la mitad de la radiación solar se pierde inmediatamente en el espacio, como resultado de la refracción y difracción en la atmósfera superior y, en particular, por reflexión en las nubes. También puede ser dispersada o absorbida a través de las nubes y de partículas suspendidas en el aire (Larcher, 1983).

La variación de las propiedades de la luz en la superficie terrestre depende a su vez de la latitud del sitio, su altitud sobre el nivel del mar, la naturaleza del terreno (pendiente, orientación y cobertura vegetal), y de la frecuencia de nubes. Además, la radiación puede variar en función de las estaciones del año y de la hora del día (Levitt, 1980; Bjorkmen, 1981; Hale y Orcutt, 1987).

Durante la fotosíntesis la energía radiante es convertida en energía química rica en carbohidratos que a su vez son descompuestos mediante la respiración. Aproximadamente el 50% de la energía total de radiación solar se encuentra dentro de un estrecho rango, cuya longitud de onda está comprendida entre 400 y 700 nm. y recibe el nombre de "Photosynthetically active radiation" (PAR). Este tipo de radiación afecta a las plantas determinando la cantidad de energía disponible para la fotosíntesis y como consecuencia, los incrementos de biomasa o crecimiento (Vazquez-Yanes, 1980; Bell y Rose, 1981; Iriarte, 1987).

Todo el espectro visible afecta la fotosíntesis, pero el amarillo y el verde se utilizan muy poco. Las principales regiones absorbidas son el azul-violeta y el rojo anaranjado (Begon et al., 1986; Del Amo, 1978; Denslow, 1980).

En las plantas se presentan varias reacciones fotoquímicas importantes aparte de la fotosíntesis y son: La síntesis de clorofila activada principalmente en el azul a 445nm y el rojo a 650nm; el fototropismo que tiene su máximo de actividad en el ultravioleta a 370nm y el azul a 445nm y 475nm; y la inducción fotomorfológica activada en el rojo a 660nm. Los anteriores procesos son relativamente inactivos a la luz verde aproximadamente a 560 nm (Del Amo, 1978).

2.3.2 Nutrimientos

Otro de los recursos fundamentales para el desarrollo de las plantas son los nutrientes, los cuales son tomados por las plantas mediante procesos de difusión y transporte activo principalmente (Herrera et al, 1988).

Los nutrientes son clasificados en micro y macronutrientes en función de la cantidad que las plantas requieren. Los segundos son de mayor relevancia para las plantas ya que intervienen en muchos procesos fisiológicos. Se considera que el fósforo, nitrógeno, potasio, sodio, calcio y magnesio, conforman a los macronutrientes más importantes, mientras que dentro de los micronutrientes están el hierro, manganeso, aluminio, cobre, zinc, boro y molibdeno (Hale y Orcutt, 1987).

Todos estos nutrientes se encuentran en forma de iones disueltos en el agua del suelo. Estos son tomados por la raíz y transportados hacia la planta (Jenny, 1980).

En la naturaleza la disponibilidad de nutrientes varía significativamente de un lugar a otro. Chapin (1991) clasifica a los factores que afectan la disponibilidad de nutrientes en la naturaleza en efectos directos e indirectos.

Dentro de los efectos directos se encuentran: el material parental, la disponibilidad de agua en el suelo, la acidez del suelo. Por ejemplo el material parental se refiere a aquel material rocoso que da lugar al suelo y que determina directamente las proporciones de minerales que estarán disponibles para las plantas. Así, por ejemplo, un suelo proveniente de granito poseerá bajas concentraciones tóxicas de metales pesados. Sin embargo, otros factores tales como el clima, la topografía, la vegetación, los microorganismos y el tiempo, modifican la relación entre el material parental y la disponibilidad de nutrimentos (Whittaker et al., 1979; Chapin et al., 1980; Chapin, 1991).

Los efectos indirectos que afectan la disponibilidad de nutrimentos en la naturaleza engloban a: El lixiviado de los nutrimentos y la Caída y calidad de la hojarasca que es la única fuente de recuperación de nutrimentos. La calidad y cantidad de hojarasca determina de manera indirecta la concentración de nutrimentos que un suelo puede tener (Vitousek, 1982; Chapin, 1988).

De acuerdo a lo anterior, los hábitats pueden ser clasificados en ricos y pobres en función de la cantidad de nutrimentos disponibles que presenten (Chapin, 1980; Fitter y Hale, 1988). Es importante mencionar, que los nutrimentos no se encuentran distribuidos uniformemente en el suelo. Más bien, están repartidos en paquetes, lo que conduce a pensar que en ambientes ricos la probabilidad de hallar uno de estos paquetes es mucho mayor que en ambientes pobres (Fitter y Hale, 1988).

La mayor parte de los nutrientes existen en la naturaleza, en forma de minerales y de materia orgánica, pero generalmente en estado inaprovechable para las plantas; y se vuelven disponibles mediante la intemperización de los minerales y la descomposición de la materia orgánica (Aguilera, 1989; Aguilera y Martínez, 1986).

En los suelos la materia orgánica se forma y acumula por incorporación de residuos vegetales, a nivel de la rizosfera, por la caída de hojas, ramas, frutos, corteza y por la descomposición de productos de la micro y macrofauna, mientras que la producción neta de materia orgánica por parte de las plantas depende de la capacidad productiva de los órganos productores (hojas) y de los órganos consumidores (tallos y raíces) de modo que el crecimiento de la planta guarda estrecha relación con la actividad metabólica de todos sus órganos componentes y varía de una especie a otra según las condiciones (Medina, 1977; Alvarez, 1988).

2.4. Crecimiento Vegetal

No es fácil establecer una definición de crecimiento. Sin embargo, muchos autores lo han referido al resultado de un incremento en tamaño, incremento en masa, peso, altura o volumen característico de los seres vivos (Evans, 1962; Hunt, 1975, 1977, 1978).

El crecimiento vegetal constituye el resultado de un conjunto de procesos fisiológicos que están ocurriendo simultáneamente en el individuo como la fotosíntesis, respiración, la absorción y el transporte de nutrimentos, la reubicación de fotosintatos, el estado hídrico de la planta, etc.

Una de las primeras ideas que motivaron los estudios de crecimiento de plántulas, en un sentido ecológico, fue el de comparar la tasa de crecimiento entre especies leñosas y herbáceas considerando la hipótesis de que las especies leñosas poseen una tasa de crecimiento menor que las formas herbáceas (Jarvis y Jarvis, 1964; Whitmore y Bowen, 1983; Iriarte -Vivar, 1987).

Recientemente, el uso del análisis de crecimiento de plantas en estudios ecológicos ha cobrado un interés creciente. El cálculo de diversos parámetros de crecimiento (como la tasa

de crecimiento relativo, la tasa de asimilación neta, la tasa de área foliar a partir de modelos matemáticos ajustados a observaciones experimentales del peso, la altura, o área foliar de las plantas, ha permitido comparar el crecimiento de diferentes especies de una comunidad (e.g. Grime y Hunt, 1975) o de una misma especie bajo distintos microambientes experimentales (e.g. Hartgerink y Bazzaz, 1984; Iriarte-Vivar, 1987).

2.4.1 Crecimiento como una respuesta diferencial a la captura de recursos.

Como se mencionó anteriormente, los recursos en la naturaleza varían de manera importante, lo que origina que existan zonas con recursos óptimos y zonas de escasez de recursos. Cuando los recursos son insuficientes o se encuentran en exceso para las plantas (e.g. luz y nutrientes entre otros) se considera que éstas se encuentran bajo estrés (Chapin, 1991). Grime (1977) define estrés como cualquier factor que restringe el crecimiento.

La mayoría de las plantas vasculares tienen la posibilidad de responder ante cambios en los recursos, debido a que son capaces de llevar a cabo ajustes plásticos en el tamaño, distribución y morfología de sus órganos (Crick y Grime, 1987; Grime et al. 1988; Jackson y Caldwell, 1989; Campbell et al. 1991).

En las plantas ésta plasticidad puede manifestarse como cambios en la reasignación interna de los recursos, que pueden relacionarse con patrones de asignación de materia seca entre la parte aérea y la parte subterránea (Aung, 1974; Bloom et al. 1985; Crick y Grime, 1987; Grime et al. 1988). Una manera de evaluar la plasticidad es mediante el análisis de crecimiento, el cual permite dilucidar las relaciones entre los mecanismos que controlan el crecimiento, ya que considera los cambios en

ciertos componentes del crecimiento que podrían afectar la producción de materia seca (Evans, 1972; Grime y Hunt, 1976; Grime, Crick y Rincon, 1986), cambios que pueden manifestarse como incrementos de los parámetros medidos o presentarse como una variación morfológica o diferenciación anatómica (Hunt, 1978).

Actualmente, se ha sugerido que la posibilidad de las plantas de modificar el tamaño y distribución de sus órganos originan diferencias entre ellas que son determinantes para explicar como es que las diferentes especies pueden capturar los recursos en hábitats heterogéneos (Bradshaw et al, 1964; Grime, 1979; Grime et al., 1986; Huston y Smith 1987; Hutchings, 1988; Tilman, 1988).

Entre los trabajos realizados sobre las respuestas de las plantas bajo diferentes condiciones lumínicas en ambientes naturales se encuentran los trabajos (de Bjorkman y Holmgren, 1963; Gauhl, 1976; Clough et al., 1979, 1980; Bjorkman, 1981;

Cresswell y Grime, 1981; Iriarte-Vivar, 1987 entre otros) los cuales evalúan el desempeño de algunas especies vegetales bajo ciertas condiciones de luz, tanto en el campo como en condiciones de ambiente controlado, a través de un análisis de crecimiento en distintos estados del desarrollo vegetal. Son importantes los trabajos concernientes a los estados de plántula y juvenil, ya que la sobrevivencia y desarrollo en dichas etapas, son decisivos para el establecimiento de las especies (Del Amo, 1985).

Por otro lado, la mayoría de los estudios relacionados con las respuestas de las plantas ante las variaciones de nutrientes se han enfocado al estudio de las respuestas de las plantas ante condiciones de infertilidad, fertilidad y adición de nutrientes tanto en condiciones naturales como controladas. Entre los trabajos que se tienen al respecto se encuentran entre otros los realizados por (Davison, 1964; Ashley, 1973; Guptay Rorison, 1975; Grime, 1977; Chapin, 1980; Taylor et al., 1982).

2.4.2 Estudios sobre crecimiento en Sistemas de Dunas Costeras en función de los recursos luz y nutrimentos.

Los estudios sobre crecimiento en sistemas de dunas costeras se han enfocado principalmente al estudio del efecto del contenido de agua, salinidad, nutrimentos y el movimiento de arena, sobre los patrones de crecimiento de las diferentes especies que habitan estos sistemas (Walker et al., 1981; Boorman, 1982; Gibson, 1988).

La escasez de nutrimentos constituye una limitante importante en los sistemas de dunas costeras (Ernst, 1983; Kachi y Hirose, 1983; Kellman y 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. Esta variabilidad del recurso origina diferentes patrones en el crecimiento de las especies que habitan estos sistemas.

Muchos autores (Oosting, 1942; Etherrington, 1967; Barbour, 1972; Holton y Johnson, 1979; Jenny, 1980; Walker, 1981; Ehrenfeld, 1990 entre otros) han estudiado el efecto de las distintos componentes edáficos en el crecimiento de numerosas especies en ambientes de dunas costeras. En la mayoría de estos estudios se establece que la baja concentración de nitrógeno disponible en estos sistemas es la causa principal que limita el crecimiento vegetal (33, 125, 156, 207).

En los sistemas de dunas costeras existen muy pocos trabajos que se han enfocado al efecto de la luz sobre el crecimiento vegetal entre ellos se encuentran los siguientes trabajos:

Sykes y Wilson (1990) estudiaron el efecto del enterramiento como un factor que reduce la disponibilidad de

luz y afecta el crecimiento y sobrevivencia en plantas de dunas costeras del sur de Carolina y Georgia encontrando cuando las plantas que permanecen mucho tiempo enterradas presentan etiolacion en sus hojas, perdida de las mismas y tasas relativas de crecimiento muy bajas.

Seneca et al. (1971) hicieron un estudio comparativo entre dos poblaciones (Michigan y Carolina del Norte) de *Ammophila breviliquata*. En este estudio se analiza el efecto de una serie de factores (salinidad, temperatura y luz) en el establecimiento de plántulas. Sus resultados muestran que las plántulas de las dos poblaciones resisten altas concentraciones de salinidad, altas temperaturas y altos valores de radiación.

Finalmente se conocen los trabajos de Sikes (1991) que evaluó el crecimiento de varias especies de dunas costeras bajo diferentes intensidades y calidades de luz encontrando en sus resultados indican que existe un amplio rango en el requerimiento mínimo de luz que necesitan las plantas para su crecimiento y desarrollo.

3. DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO

3.1.- LOCALIZACION

El presente estudio se llevó a cabo en los terrenos de la Reserva Ecológica, "El Morro de la Mancha", perteneciente al Instituto de Ecología A.C. con sede en Jalapa, Ver.

La estación se encuentra ubicada a los 96°22'40'' de longitud oeste y 19°36' de latitud norte, a 30 km aproximadamente al noroeste de Ciudad José Cardel, en el Municipio de Actopan, Veracruz (Fig.1). Se localiza en la planicie costera de sotavento que se extiende al suroeste del Golfo de México, en una porción casi recta comprendida de la punta de Villa Rica, al noroeste del puerto de Veracruz, hasta las estribaciones de la Sierra de San Martín Tuxtla. Esta planicie casi en su totalidad es plana, con una ligera pendiente causada por levantamientos tectónicos del Cenozoico. La costa es baja, arenosa, con una playa angosta, casi toda bordeada de médanos y dunas móviles (Moreno-Casasola, 1982).

3.2 CLIMA

El clima de esta zona corresponde al tipo Aw^Y2^Y, cálido subhúmedo con lluvias en verano y un cociente de precipitación/ temperatura (P/T) mayor de 55.3. La temperatura máxima extrema es de 34°C, la mínima extrema 16°C y la media anual está entre 22 y 26°C; la precipitación oscila entre 1200 y 1500 mm anuales (Gómez-Pompa et al. 1972). Esta información se explica con detalle en Moreno-Casasola (1982) (Fig.2).

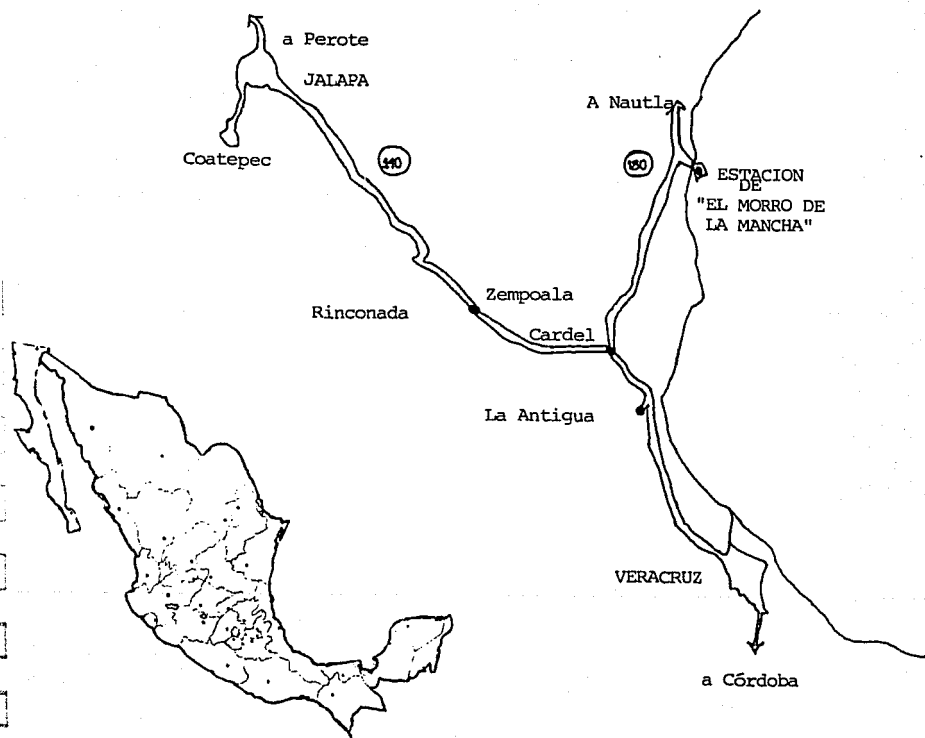


Figura 1 Mapa de localización de la zona de estudio donde se observan las principales carreteras por las cuales se llega a la Estación Biológica "El Morro de la Mancha". (Tomado de Novelo, 1978).

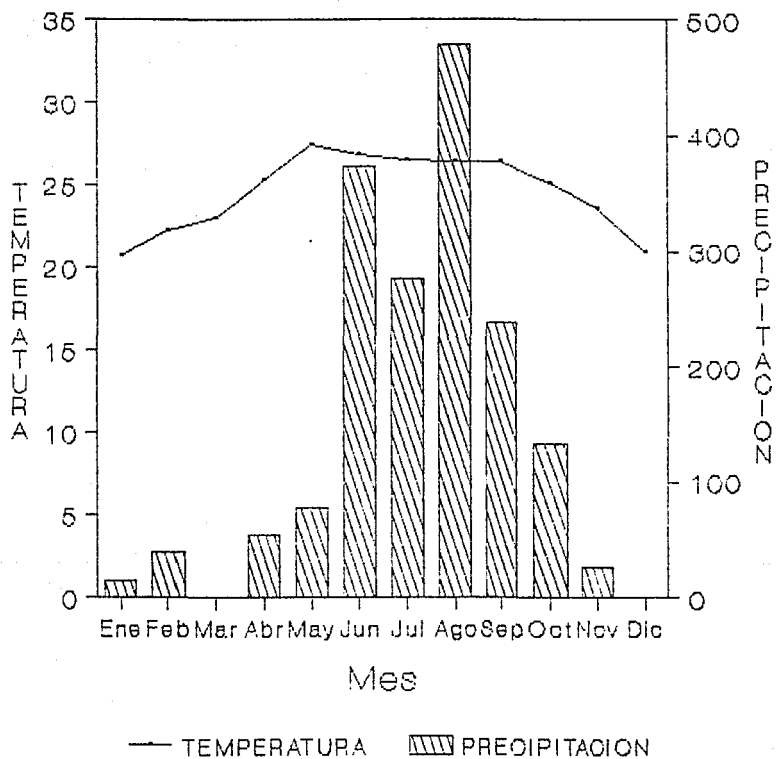


Figura 2 Datos de temperatura y precipitación del año de 1990 para la estación climatológica del Morro de la Mancha Ver

3.3 SUELOS

El suelo corresponde a un Regosol eútrico, que es un suelo poco evolucionado, sobre material friable, bajo en nutrientes y en materia orgánica (Sarh, 1977).

Moreno-Casasola, (1982) ; Pisanty y García-Aguirre, (en prensa) reportan los parámetros físicos y químicos del suelo en los diferentes hábitats de las dunas (Tabla 1).

3.4 VEGETACION

La zona corresponde a un sistema de Dunas Costeras en donde se presentan diferentes tipos de vegetación, entre los que se encuentran: Selva mediana subperennifolia, selva baja subcaducifolia, manglar, vegetación de dunas costeras, selva baja perennifolia inundable, tular, ceibadal y asociaciones de algas marinas macroscópicas epilíticas (Novelo, 1978). Dentro de la vegetación de dunas costeras se encuentran áreas con distinto grado de estabilización, las cuales a su vez presentan una topografía particular así como distintas asociaciones florísticas. La Figura 3 muestra un perfil esquemático de la vegetación y topografía de la zona.

Las dunas se pueden definir como una formación topográfica de origen eólico, compuesta por granos depositados por el viento a partir de una fuente natural de arena. Su altura varía desde unos cuantos metros hasta varios cientos de metros (Moreno-Casasola, 1982).

Las dunas costeras están constituidas por grandes acumulaciones de arena con una forma, tamaño y orientación particulares por cada zona, en función de la dirección y velocidad del viento dominante, así como del tamaño de las partículas. Existen formas de dunas muy variadas. En el Morro de la Mancha, por ejemplo, se presentan dunas en forma de media luna, orientadas (aproximadamente) en dirección Norte-Sur. Los vientos provenientes del norte son los responsables de la forma y orientación de las dunas de esta zona (Moreno-Casasola, 1982).

	ZONA DE PIOÑERAS	ZONAS HUMEDAS	ZONAS SECAS	ZONAS DE NATOURALES	ZONA ESTABILIZADA
HUMEDAD DEL SUELO (%)	2.9	7.78	1.18	1.82	1.23
MATERIA ORGANICA (%)	0.11	0.79	0.25	0.37	0.68
PH	8.5	8.1	7.2	6.5	7.8
FOSFORO (meqx1 ⁻⁴)	0.12	TRAZ.	0.06	0.27	0.74
SODIO (meqx1 ⁻⁴)	2.42	1.06	0.99	0.96	0.66
CLORO (meqx1 ⁻⁴)	1.75	0.92	0.83	1.00	1.12
POTASIO (meqx1 ⁻⁴)	0.38	0.34	0.26	0.36	0.22
CARBONATOS (meqx1 ⁻⁴)	0.00	0.98	0.59	0.21	0.61
BICARBONATOS (meqx1 ⁻⁴)	3.1	3.15	2.47	3.26	1.93
SULFATOS (meqx1 ⁻⁴)	3.23	4.6	3.44	3.26	1.98
CALCIO (meqx1 ⁻⁴)	2.16	4.15	2.53	3.05	2.33
MAGNESIO (meqx1 ⁻⁴)	1.41	1.63	0.93	0.97	0.88
NITROGENO (meqx1 ⁻⁴)	0.038	0.33	0.02	0.033	0.04
ARENA DE COARSO (%)	94.1	92.1	92.6	88.6	91.73
ARENA FINA (%)	5.7	7.6	6.8	10.6	7.80

TABLA 1. Valores promedio para los parametros edaficos analizados en los distintos ambientes de las dunas, las mismas letras significan que no hay diferencias significativas entre tratamientos. (Tomado de Pisanty y Garcia-Aguirre en prensa).

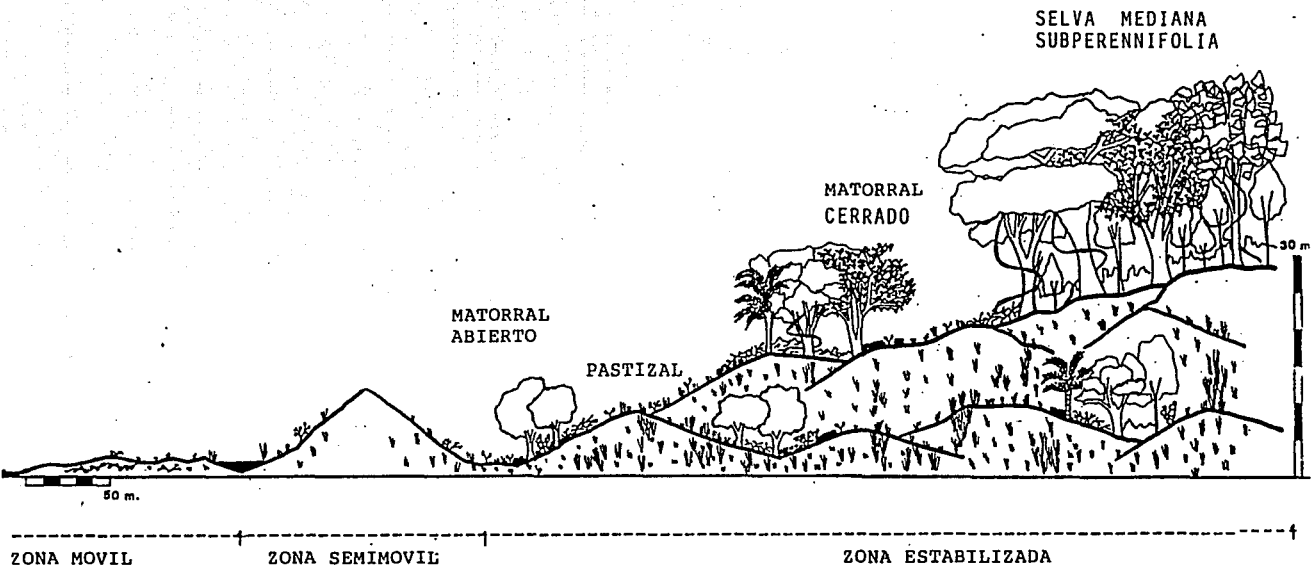


Figura 3. Perfil de vegetación y topografía del sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha, Ver. Se observan los sitios donde se llevó a cabo el presente estudio . (Dibujo realizado por Irma Acosta).

Las dunas forman sistemas complejos dependiendo de su grado de desarrollo, estabilización, movimiento, etc.

En la zona de estudio se presentan tres grados de fijación representados en la figura 4:

1.-Zona Móvil o de Arenas Vivas. Se localiza hacia el sur, cerca de la Laguna de la Mancha; colinda al norte con la dunas de la Laguna Salada. En esta zona es muy clara la interacción entre los factores físicos como el viento, topografía, acumulación de arena, erosión, aspersion salina, lo cual afecta la dinámica de la cobertura vegetal que va fijando el sustrato.

2.-Zona Semimóvil. Se localiza principalmente en los terrenos de la Estación y cubre aproximadamente 5 has. Se caracteriza por tener un grado de cobertura vegetal mayor, en forma de manchones, y el movimiento de dunas ha disminuído. En esta área es más clara la forma de parábola de las dunas.

3.-Zona Estabilizada. Se localiza al norte de la zona semimóvil; la topografía es menos irregular y se presenta en ella un mosaico (parches) de pastizal y matorrales intercalados. El efecto del viento sobre la arena ha disminuído, no hay movimiento de dunas y la cobertura vegetal es casi continua. En esta zona se encuentran manchones de mayor tamaño de vegetación arbórea que corresponden a una selva (Fig.4) (González, 1982).

Estas dunas parabólicas presentan una topografía muy particular en la cual podemos diferenciar varias zonas o áreas: hondonada, pendiente de barlovento (interna), de sotavento (externa), cimas y brazos (Fig.5). Cada una de ellas presentan características de exposición, pendiente, movimiento de arena,

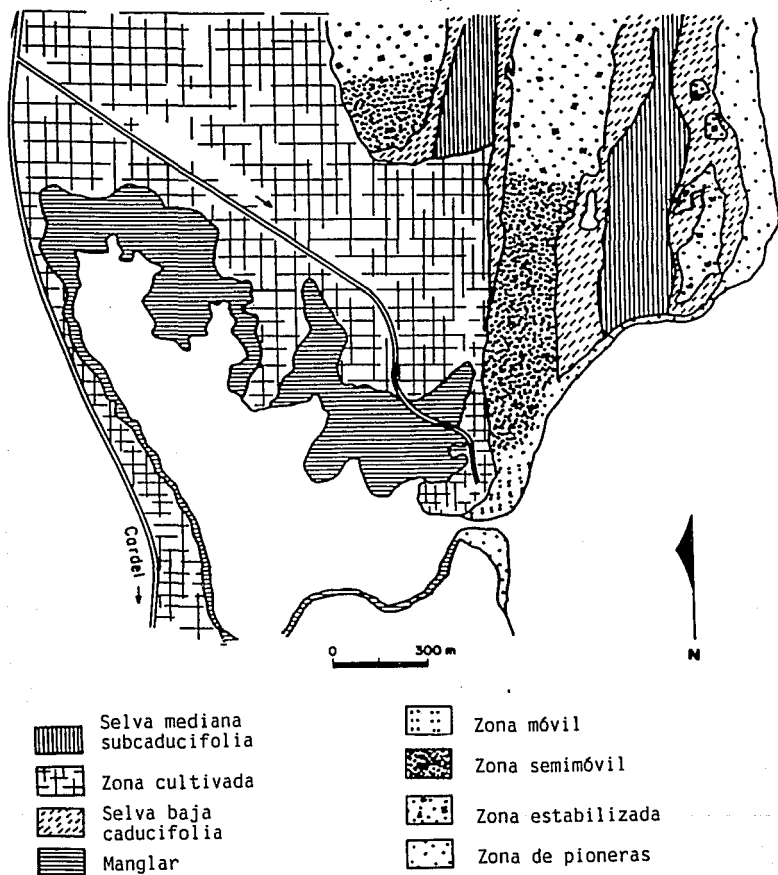


Figura 4. Mapa del área de trabajo en que se muestran las zonas de arena móviles, las semimóviles y la estabilizada, así como los tipos de vegetación presentes en la zona de estudio (Tomado de Pisanty y García-Aguirre, en prensa)

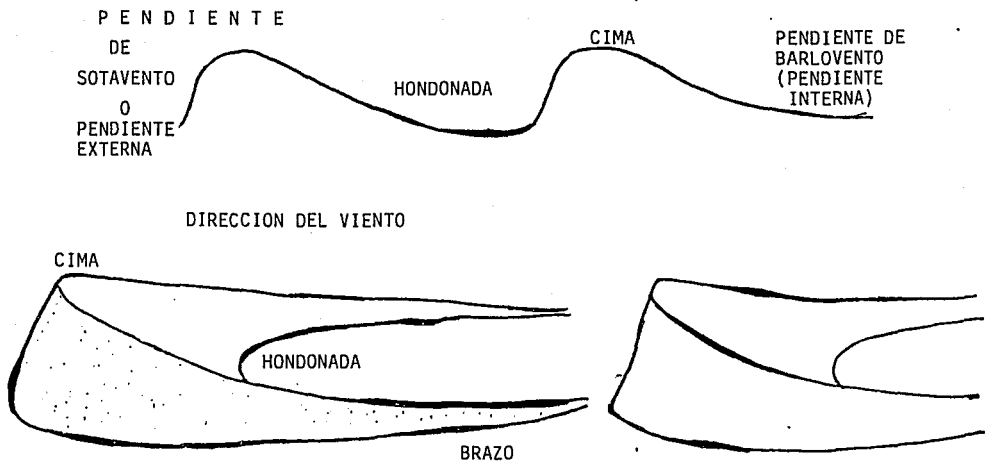


Figura 5. Se muestra la forma de la duna, de media luna y la dirección del viento aproximada de norte-sur. (Tomado de Moreno-Casasola, 1982).

contenido de humedad, temperatura, condiciones edáficas, etc., diferentes, lo que desencadena procesos de colonización, reposición o regeneración diferenciales, originando que el desarrollo de la vegetación en la zona sea bastante complejo. Por lo tanto, el sistema de dunas costeras está formado por un conjunto de sitios de diferente topografía, en donde se establecen agrupaciones de plantas específicas en función de las condiciones ambientales presentes.

Dentro de la vegetación de dunas costeras encontramos diferentes asociaciones vegetales (García, 1986; Moreno-Casasola et al., 1982), distribuidos a lo largo de varios ambientes: zona de pioneras, hondonadas húmedas, hondonadas secas, cimas, y zona de matorrales (Moreno-Casasola, 1982).

Unicamente se describirán los matorrales, debido a que constituyen la asociación de interés para el presente trabajo. La zona de matorrales está formada por manchones de diferente estructura y composición. Se reportan ocho agrupaciones florísticas. Las especies más importantes son *Diphsa robinoides*, *Randia laetevirens*, *Acacia macracantha* y *Acacia farnesiana*. Estos matorrales se caracterizan por establecerse en zonas planas con diferentes características ambientales. Se puede observar en la comunidad un mosaico de vegetación formado por manchones de matorrales de diferente estructura y composición (Tabla 2). (Moreno-Casasola, 1982).

El presente estudio se llevó a cabo en la zona estabilizada del sistema de dunas costeras, específicamente en la zona de matorrales.

Matorrales Especies características (80%-100% frecuencia)	Especies frecuentes (40-80% frecuencia)	Especies arbóreas poco frecuentes	Topografía, pendientes exposición	Manto frecuico Estratos /humedad
<i>Randia lactovirens</i> (100%)	<i>Opuntia stricta</i> var. <i>dillenii</i> (57%) <i>Mitastelma pringlei</i> (57%)	<i>Jacquinia pungens</i> (5%) <i>Coccoloba barbadensis</i> (10%) <i>Suaeva</i> sp. (5%)	Zonas planas o con pendientes (3°-30°) y soporta acumulación de arena	Más de 1 m Arbustivo ocasional- mente arbó- reo abierto
<i>Diphysa robinoides</i> (100)	<i>Randia lactovirens</i> (65) <i>Bidens squarrosa</i> (55) <i>Purphyllum nummularium</i> (45)	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (15)	Planos o pendientes hacia el N y O	Más de 1 m Estrato arbustivo abierto o cerrado, ar- bóreo general- mente cerrado; pocas trepadoras
<i>Diphysa robinoides</i> * (71) <i>Amphiphilum paniculatum</i> (100) <i>Strymona racemosa</i> (77)*	<i>Randia lactovirens</i> (71) <i>Opuntia stricta</i> var. <i>dillenii</i> (61) <i>Lantana camara</i> (48) <i>Acacia macracantha</i> (23) <i>Suaeva</i> sp. (25)	Hay algunas muestras con valores bajos de numerosas especies de árboles. Entre las más comunes están <i>Bursera simaruba</i> (23) <i>Nicotiana glauca</i> (14) <i>Suaeva</i> sp. (28)	Generalmente en zonas planas; algunas en pendientes suaves	Más de 1 m Estrato arbustivo abierto o cerrado, ar- bóreo cerrado y gran cantidad de trepadoras con el follaje en las copas de los árboles
** <i>Lantana camara</i> (100) <i>Strymona racemosa</i> (100)	<i>Acacia macracantha</i> (66) <i>Puffinera 2</i> (66) <i>Puffinera halimifera</i> (66)		Zonas planas	Más de 1 m. Estrato arbóreo y arbustivo, abierto o cerrado; abundantes trepadoras.
<i>Acacia macracantha</i> (100) <i>Randia lactovirens</i> (100)	<i>Psidium tomentosum</i> (55) <i>Lantana camara</i> (60) <i>Opuntia stricta</i> var. <i>dillenii</i> (55) con valores bajos	<i>Celtis reticulata</i> (5) <i>Suaeva</i> sp. (10)	Zonas planas o pendientes suaves, generalmente entre 3 y 10°	Más de 1 m Estrato arbóreo y arbustivo, abierto o cerrado; estrato herbáceo es- caso. Pocas trepadoras
<i>Acacia formosana</i> (88)	<i>Psidium guajava</i> (50) <i>Bidens squarrosa</i> (45) <i>Purphyllum nummularium</i> (55) <i>Lantana camara</i> (55) <i>Randia lactovirens</i> (72)	En unas cuantas muestras y con valores bajos aparecen numerosas especies de árboles: <i>Coccoloba simaruba</i> (27), <i>Enterolobium cyclocarpum</i> (16) <i>Arceuthobium mexicanum</i> (16)	La mayoría en zonas planas	1-3 m Estrato arbustivo y árboles, abierto o cerrado; pocas trepadoras estrato herbáceo escaso
<i>Randia lactovirens</i> (85) <i>Opuntia stricta</i> var. <i>dillenii</i> (100) <i>Pectis setauyoides</i> (100) <i>Bidens squarrosa</i> (85)	<i>Waltheria indica</i> (57) valores bajos. <i>Flourensia tripartita</i> (57) valores bajos. <i>Tournefortia carolinensis</i> (42) <i>Lantana camara</i> (42)		Hondonadas o zonas planas	1-3 m Herbáceo abierto y árboles, medio, de abierto a cerrado
<i>Pappophorum pappiferum</i> (100) <i>Purphyllum nummularium</i> (81)	<i>Bidens squarrosa</i> (63) <i>Pectis setauyoides</i> (63)		La mayoría en zonas planas; ocasionalmente en pendientes hasta de 25°	Más de 1 m Herbáceo bajo y/o alto de abierto a cerrado; estrato arbustivo bajo, abierto o cerrado
<i>Lantana camara</i> (100)			Sobre pendientes de 5-30° generalmente; la orientación es variable	Más de 1 m

** Se tienen pocos muestreos como para considerarla una agrupación, por lo tanto, se decidió unirla con la siguiente.

Tabla.2. Tabla de la caracterización florística y ambiental de los matorrales (Tomado de Moreno-Casasola et al, 1982).

4. DESCRIPCION DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO

4.1 *CEDRELA ODORATA L.*

SINONIMIA: *Cedrela mexicana* M.J.Roem.

FAMILIA: Meliaceae

NOMBRE COMUN: Cedro

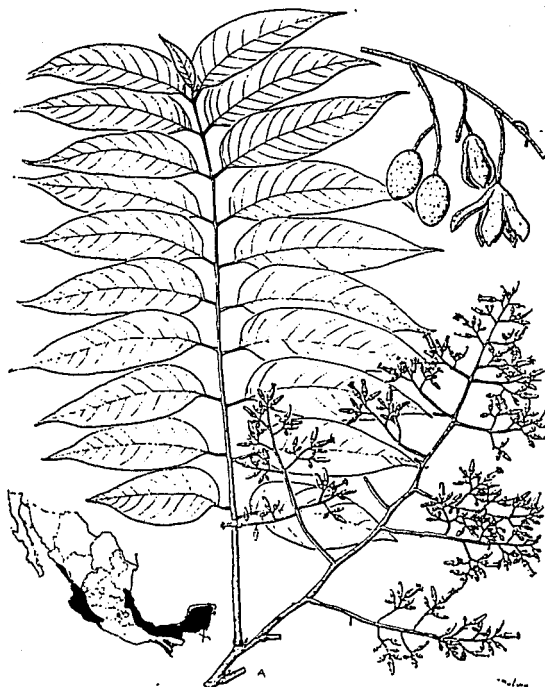
CARACTERISTICAS GENERALES:

Es una especie que forma parte de la vegetación secundaria de selvas altas y medianas, se encuentra presente en la vertiente del Golfo desde el sur de Tamaulipas, y sureste de San Luis Potosí hasta la Península de Yucatán y en vertiente del Pacífico desde Sinaloa hasta Guerrero, así como también se localiza en la depresión central y en la costa de Chiapas.

Esta especie crece generalmente en suelos de origen volcánico y calizo, siempre que tengan buen drenaje. En el sistema de dunas costeras del Golfo de México esta especie ha sido identificada formando parte de matorrales altos y selvas bajas y medianas a lo largo de toda la costa (Fig.6).

El cedro alcanza sus máximos tamaños e incrementos en zonas con precipitaciones entre 2500 y 4000 mm. anuales. En zonas con precipitación pluvial notablemente menor el árbol no sedesarrolla tan bien y presenta fustes cortos y frecuentemente torcidos. Es muy frecuente en potreros y en zonas de cultivo como árbol de sombra; se le usa mucho como árbol de sombra y ornamental en la zona tropical.

Después de la caoba es la especie maderable más importante de la industria forestal de México. Su madera, de características excelentes, es usada para obtener madera aserrada, chapa, para madera terciada, así como para fabricar artículos torneados para diferentes usos, para cajas y envolturas de puros y para hacer esculturas.



Cedrela odorata. A, rama con inflorescencia; B, cápsulas. (x 1/2).

Figura 6. Distribución de *Cedrela odorata* en la República Mexicana, así como la forma de la hoja, inflorescencia y fruto de esta especie. (Tomado de Pennington y Sarukhán, 1968).

Es un árbol que llega a medir hasta 35m y alcanza un d.a.p. hasta de 1.7m con el tronco pequeño formando a veces pequeños contrafuertes poco prominentes; sus ramas son ascendentes y gruesas y su copa es redondeada y densa.

Su corteza externa es ampliamente fisurada con las costillas escamosas, pardo grisácea a moreno rojiza y la interna rosada cambiando a pardo amarillenta, fibrosa y amarga. El grosor total de la corteza llega hasta 20 mm.

Su madera es de color crema rosado con un olor muy característico y sabor amargo, con vasos grandes dispuestos en anillos concéntricos y bandas conspicuas y espaciadas de parénquima apotraqueal.

Sus ramas jóvenes son pardas o moreno grisáceas, glabras o finamente pubescentes, con lenticelas redondeadas y protuberantes, del mismo color que la rama.

Las hojas presentan yemas de 3 a 5 mm. de largo, ovoides, agudas, rodeadas por varias escamas ovadas y pubescentes. Están ausentes las estípulas y las hojas generalmente están dispuestas en espiral, de 15 a 50 cm incluyendo el pecíolo, compuestas por 10 a 22 folíolos opuestos o alternos, de 4.5 X 2 a 14 X 4.5 cm, lanceolados u oblongos, asimétricos, con el margen entero, elápice acuminado y la base muy asimétrica, tienen una mitad redondeada y la otra aguda; verde oscuro en el haz y verde pálido o verde amarillento en el envés, presentan glabros; nervación amarillenta en el envés; pecíolos amarillentos, pulvinados: peciólulos de 4 a 15mm. pubescentes o glabros pulvinados.

Las hojas poseen un penetrante olor a ajo cuando se estrujan. Los árboles de esta especie pierden las hojas cuando han madurado totalmente los frutos de la temporada anterior, antes de florecer, en los meses de Enero y Febrero.

Es una especie monoica. Posee flores masculinas y femeninas en las misma inflorescencia, en panículas terminales de 15 a 30cm de largo, finamente pubescentes: pecíolos de 1 a 2 mm de largo; flores suavemente perfumadas, actinomórficas ; las masculinas con el cáliz verdoso de 2 a 3mm de largo o anchamente tubular, con dientes 13 agudos, pequeños y desiguales, ciliolados; corola crema verdosa, tubular en la prefloración, abriéndose en 5 pétalos.

Los frutos se presentan en inflorescencias hasta de 30cm péndulas con forma de cápsulas de 2.5 a 5 cm de largo, 4 a 5 valvadas, elipsoides a oblongas, pardo verdosas a morenas con numerosos grupos de lenticelas pálidas, glabras, con un fuerte olor a ajo y produciendo un exudado blanquecino y acuoso cuando están inmaduras; contienen alrededor de 30 semillas aladas de 2 a 2.5 cm incluyendo el ala, morenas (Pennignton- Sarukhan J., 1968).

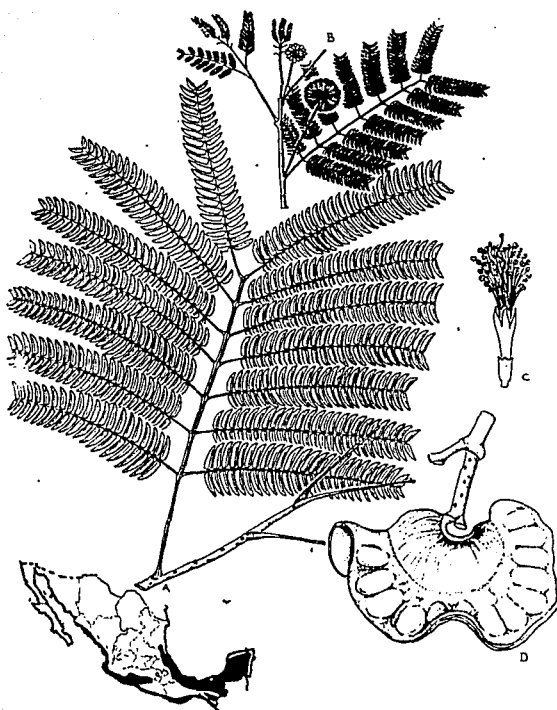
4.2 *ENTEROLOBIUM CYCLOCARPUM* (Jacq.) Griseb

FAMILIA: Leguminosae

NOMBRE COMUN: Guanacaste, Orejón, Parota.

CARACTERISTICAS GENERALES:

Esta especie se encuentra ampliamente distribuida en la vertiente del Golfo, desde el sur de Tamaulipas hasta la Península de Yucatán y en la vertiente del Pacífico desde Sinaloa hasta Chiapas (Fig.7). Es difícil relacionar esta especie con algún tipo de vegetación primaria: se encuentra en zonas de vegetación perturbada en selvas altas perennifolias y medianas subperennifolias y aparentemente en asociaciones primarias de selvas medianas subcaducifolias y caducifolias. También se le ha reportado como parte de la vegetación de matorrales de dunas costeras en los estados de Tamaulipas y Veracruz.



Enterolobium cyclocarpum. A. rama con hoja (x 1/2); B. inflorescencia (x 1/2); C. flor (x 3); D. savia (x 1/2).

Figura 7. Distribución de *Enterolobium cyclocarpum* en la República Mexicana, así como la forma de la hoja, inflorescencia y fruto de est especie (Tomado de Pennington y Sarukhán, 1968).

Esta especie se encuentra ampliamente protegida por el hombre para ser usada como árbol de sombra en áreas ganaderas y agrícolas, donde se le encuentra con abundancia. Su madera fácil de trabajar es usada para obtener tablas y vigas para construcciones rurales, para construir utensilios de cocina tales como bates, para la construcción de canoas y de ruedas de carreta. Industrialmente se le usa para la fabricación de duelas y lambrines, y se obtiene madera aserrada aunque no es muy resistente. Podría usarse exitosamente en la fabricación de chapas para vistas en madera terciada (Standley, P.C., 1920).

Es un árbol que llega a medir hasta 30m y d.a.p. hasta de 3m, con el tronco derecho y a veces con pequeños contrafuertes en la base, ramas ascendentes y copa hemisférica, a veces más ancha que alta.

Su corteza externa es lisa a granulosa y a veces ligeramente fisurada, gris clara a gris parduzca, con abundantes lenticelas alargadas, suberificadas, dispuestas en hileras longitudinales.

Mientras que su corteza interna es de color crema rosado, granulosa con un exudado pegajoso y dulzón que se coagula al contacto con el aire. El grosor total de la corteza es de aproximadamente de 20 a 30mm.

La madera es albura casi blanca con vasos grandes y conspicuos y parénquima vasicéntrico.

Las ramas jóvenes presentan un color verde a moreno grisáceo, glabras, con abundantes lenticelas protuberantes, longitudinales y suberificadas.

Las hojas presentan yemas de 1 a 2 mm, agudas cubiertas por estípulas, verde oscuras pubescentes, las cuales miden de 2 a 3 mm de largo; son filiformes, pubescentes y caedizas. Así mismo las hojas están dispuestas en espiral.

son bipinnadas, de 15 a 40 cm de largo incluyendo el pecíolo, con 5 a 10 pares de folíolos primarios opuestos, cada folíolo compuesto por 15 abundantes lenticelas protuberantes, longitudinales y suberificadas.

Las hojas presentan yemas de 1 a 2 mm, agudas cubiertas por estípulas, verde oscuras pubescentes, las cuales miden de 2 a 3 mm de largo; son filiformes, pubescentes y caedizas. Así mismo, las hojas están dispuestas en espiral, son bipinnadas, de 15 a 40 cm de largo incluyendo el pecíolo, con 5 a 10 pares de folíolos primarios opuestos, cada folíolo compuesto por 15 a 35 pares de folíolos secundarios sésiles de 10 X 3 a 16 X 1mm, generalmente el último par de folíolos secundarios unguilados; verde brillante y glabros en el haz y verde grisáceos y pubescentes en las hojas nuevas y en el envés; presentan glándulas cóncavas a la mitad del pecíolo y entre algunos pares de folíolos.

Esta especie presenta raquis primario y secundario pubescentes, los últimos acanalados en el haz. Los árboles de esta especie pierden las hojas cuando fructifican de febrero a abril.

Las flores se presentan en cabezuelas axilares de 1.5 a 2cm de diámetro, sobre pedúnculos escasamente pubescentes de 1.5 a 3 cm de largo; son flores actinomorfas, su cáliz es verde y mide de 2.5 a 3 mm de largo con forma tubular y con 5 a 6 dientes ovados muy pequeños, escasamente pubescentes en la superficie exterior; su corola es verde clara de 5 a 6mm de largo, tubular, expandida en la parte superior en 5 lóbulos valvados, lanceolados, agudos, ciliados.

Los frutos son vainas de 7 a 12 cm de diámetro, aplanadas y enroscadas, leñosas, moreno oscuras, brillantes, de olor y sabor dulce, conteniendo numerosas semillas ovoides y aplanadas de 2.3 X 1.5 cm., morenas y brillantes con una línea pálida con la forma del contorno de la semilla, rodeadas por una pulpa fibrosa y dulce (Pennington - Sarukhán, 1968).

5. METODOS

El presente estudio incluye trabajo de campo y trabajo de laboratorio, los cuales se describen a continuación:

8.1 TRABAJO DE CAMPO

a) Elección de la zona de trabajo

Dentro de la zona estabilizada del sistema de dunas costeras, se eligieron cuatro zonas, con diferente composición, estructura y grado de cobertura asumiendo que cada una de ellas pertenece a una etapa sucesional diferente dentro del sistema de dunas costeras. La elección de estos sitios se determinó por la estructura y composición florística de los mismos.

Los ambientes elegidos fueron los siguientes :

1.- PASTIZAL. Que rodea a los matorrales (Sitio Abierto). Predomina *Aristida adscensionis* y *Bouteloua repens*.

2.- MATORRAL ABIERTO. Manchones, pobres en especies y con estructura simple (Matorral abierto de *Diphysa robinoides*).

3.- MATORRAL CERRADO. Manchones ricos en especies y con estructura compleja (Matorral Cerrado), entre las especies dominantes se encuentran: *Enterolobium cyclocarpum*, *Guazuma ulmifolia*, *Nectandra boesseneri* y *Cedrela odorata*.

4.- SELVA. Sobre dunas costeras (Sitio Cerrado). Predomina *Bursera simaruba*, *Nectandra loesseneri*, *Ficus yoponensis*, *Coccoloba barbadensis*, *Guazuma ulmifolia*, *Cedrela odorata*, *Enterolobium cyclocarpum* etc.

Por otro lado, para estudiar el efecto de los nutrientes en el crecimiento y establecimiento de plántulas se

eligieron distintos tipos de suelos de la zona. El criterio para la elección de éstos se basó en un estudio previo efectuado por Moreno-Casasola, (1982) , Pisanty y García-Aguirre (en prensa) (Tabla 1), en el cual se mencionan los parámetros físicos y químicos del suelo en los diferentes hábitats de las dunas. De acuerdo con esto, los tipos de suelo elegidos para el presente estudio fueron los siguientes :

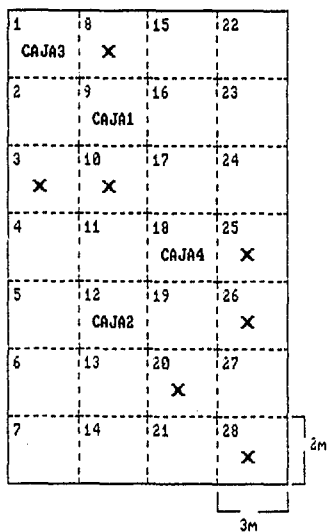
- i) Arenas muy jóvenes, pobres, provenientes de la playa.
- ii) Arenas jóvenes provenientes de pastizales.
- iii) Arenas de desarrollo intermedio provenientes del matorral de *Diphysa robinoides*.
- iv) Arenas maduras, provenientes de la selva.

b) Montaje de experimentos

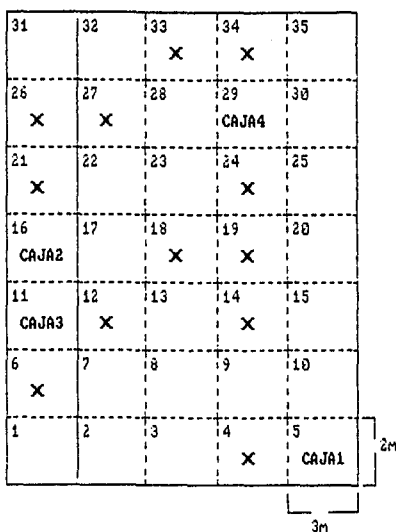
En los ambientes de trabajo se delimitó el área que varió en cada sitio dependiendo de la cobertura vegetal arbórea presente en ellos (para el caso de los matorrales), así como de la cobertura vegetal herbácea rodeada por los brazos y cimas de la duna (en el caso de pastizal) y una superficie delimitada arbitrariamente para la selva.

Así, tenemos que en cada sitio se delimitó un rectángulo con cuerdas, el cual a su vez fue subdividido en cuadros más pequeños con dimensiones de 2m X 3m. El número de cuadros por ambiente varió de acuerdo con el área del rectángulo . Del total de cuadros presentes en cada sitio se descartaron aquellos en los cuales existieran la presencia de árboles, de hormigueros o de cualquier depredador permanente en esa zona (por ejemplo hoyos de cangrejos, hormigueros etc.). De los cuadros restantes se eligieron al azar cuatro cuadros por ambiente (Fig. 8).

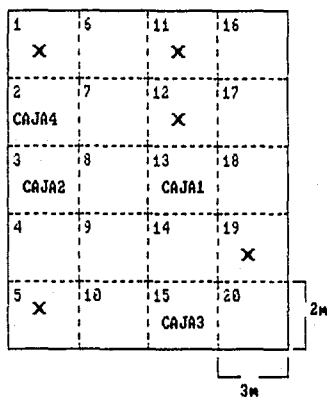
MATORRAL ABIERTO



MATORRAL CERRADO



PASTIZAL



SELVA

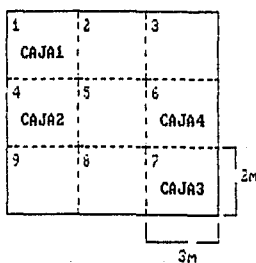
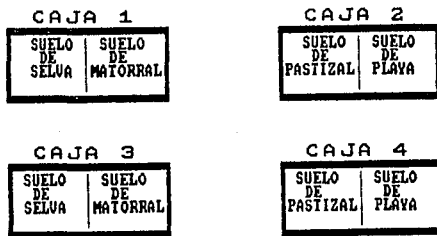


Figura 8 Numero de cuadros delimitados en cada uno de los ambientes de estudio. Muestra el lugar donde se colocaron cada una de las cajas y los cuadros descartados en cada uno de los ambientes.

X Cuadro descartado.

En el caso de la selva, los cuadros se situaron en una zona que cumpliera con los siguientes requisitos: que fuera plana o con poca pendiente, que el dosel arriba de ella fuera lo más cerrado posible, es decir con una cobertura del 100%, y por último, que fuera una zona en donde se observara que no existieran demasiados depredadores activos.

En los cuadros elegidos en cada ambiente, se excavó un hoyo en el centro de cada cuadro, con las siguientes dimensiones: 80cm de largo por 50cm de ancho y 60cm de profundidad. En estos hoyos se colocaron cajas de tela de alambre de mosquitero con una apertura de malla de 3/8 de pulgada y con dimensiones igual a la de los hoyos. Cada una de las cajas fué subdividida en dos partes con ayuda de varillas y costales de plástico que impidiera el contacto o flujo de agua entre ambas secciones (Fig 9). En cada una de las porciones de la caja se colocó un tipo distinto de suelo (aproximadamente 80 Kg de suelo), con su repetición en otra caja quedando de la siguiente manera :



Una vez colocados los suelos en cada ambiente dentro de las cajas, estas fueron cubiertas con tela de alambre formando una protección de 60 cm de altura, con una tapa móvil, de modo que pudiera abrirse y cerrarse cómodamente (Fig.9).

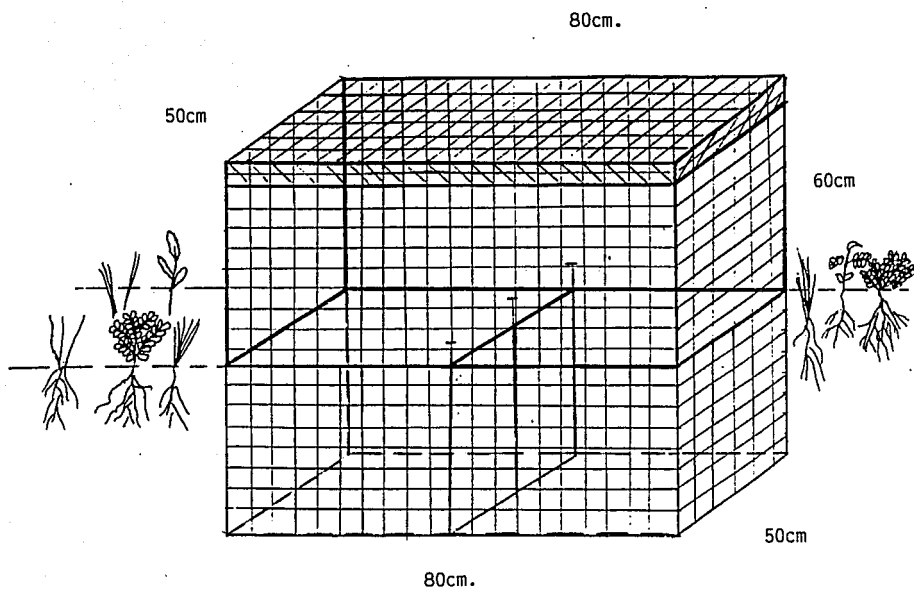


Figura 9. Se muestra las dimensiones de las cajas de tela de lambre que se colocaron en cada uno de los ambientes de trabajo.

especie, con el fin de evitar la interacción (aérea y subterránea) entre plántulas. Además cada plántula quedaría perfectamente mapeada dentro de cada caja. En la figura 10 se puede observar el número total de plántulas utilizadas en el experimento y su distribución.

d) Parámetros cuantificados

Para cuantificar el crecimiento de las plántulas en el campo se efectuaron dos cosechas (inicial y final). La cosecha inicial se llevó a cabo el día del transplante (8 y 9 de julio de 1990). Se cosechó un total de 10 plántulas de cada especie tomadas de las plántulas sobrantes del transplante. En esta cosecha se cuantificó número de hojas, altura y longitud de la raíz, así como el peso seco de hojas, tallo y raíz.

En cuanto a las plántulas transplantadas en las cajas, se tomaron los siguientes parámetros en lapsos de 25 a 35 días cada uno:

a) ALTURA. Este parámetro se cuantificó a partir del comienzo del tallo sobre la superficie del suelo hasta el meristemo apical, en cada especie.

b) ESTADO GENERAL DE LA PLANTA. En este punto se hicieron observaciones del estado general de la planta, como presencia de depredación, decoloración, marchitez, hasta muerte total.

En total se realizaron los siguientes registros, en las siguientes fechas:

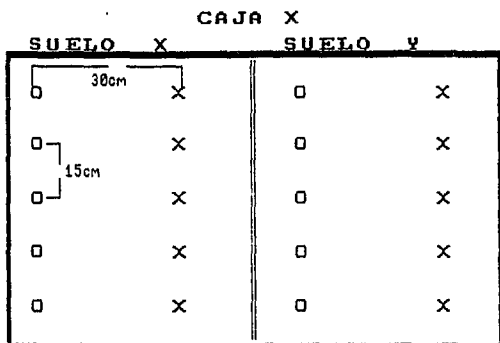
REGISTRO	FECHA	DIAS (TRANSCURRIDOS)
I	24 Julio-1990	10 (TRANSPLANTE Y COSECHA INICIAL)
II	16 Agosto-1990	31
III	8 Sept- 1990	63
IV	1 Oct - 1990	103 (COSECHA FINAL)

c) Obtención de plántulas y transplante:

Los frutos de las especies en estudio (*Cedrela odorata* y *Enterolobium cyclocarpum*) fueron colectados durante los meses de enero y febrero de 1990, de árboles de la zona. Dichos frutos fueron limpiados en la ciudad de México y las semillas obtenidas de ellos se pusieron a germinar en bolsas de plástico transparente de 4cm de ancho por 7 cm de largo, las cuales fueron previamente llenadas con los distintos tipos de suelo del estudio. En cada una de las bolsas se colocó una semilla y se regaron cada tercer día, permaneciendo en cámaras de germinación con condiciones homogéneas. El número de plántulas requeridas para el experimento era de 50 plántulas por cada tipo de suelo, por lo que el número de semillas que se puso a germinar fué de 100 semillas para cada tipo de suelo. Esto se hizo con el fin de tener la seguridad de contar con 50 plántulas con características homogéneas de aproximadamente 5cm de longitud cada una de ellas.

A los 10 días de germinadas, las plántulas fueron trasladadas a los sitios de trabajo, haciéndose una elección de las plántulas más vigorosas y homogéneas para ambas especies. Se eligió un total de 10 plántulas de cada tipo de suelo para cada uno de los ambientes. Las plántulas permanecieron en cada sitio de trabajo durante 24 hrs. antes de su transplante para su aclimatación.

El transplante se efectuó desprendiendo la bolsa de las plántulas, cuidando de no romper las raíces y colocarlas en las cajas de tela de alambre situadas en cada uno de los ambientes, cuidando de que su distribución fuera homogénea para todas las cajas. El criterio para establecer la distribución fue el de tener la mayor distancia entre cada una de las plántulas tanto entre las de la misma especie como entre las de distinta



O PLANTULAS DE *Cedrela odorata*
 X PLANTULAS DE *Enterolobium cyclocarpum*

SUELO	AMBIENTE	TOTAL DE PLANTULAS UTILIZADAS
SELVA	SELVA	10
	MATORRAL CERRADO	10
	MATORRAL ABIERTO	10
	PASTIZAL	10
MATORRAL	SELVA	10
	MATORRAL CERRADO	10
	MATORRAL ABIERTO	10
	PASTIZAL	10
PASTIZAL	SELVA	10
	MATORRAL CERRADO	10
	MATORRAL ABIERTO	10
	PASTIZAL	10
PLAYA	SELVA	10
	MATORRAL CERRADO	10
	MATORRAL ABIERTO	10
	PASTIZAL	10
TOTAL = 160		

Figura 10 Muestra la distribución de las plantulas dentro de las cajas de tela de alambre (A) y el número de ellas utilizadas en cada tratamiento así como el total de plantulas utilizadas en el experimento de campo (B).

Al final del experimento (4 meses), en la última medición, se extrajeron las plántulas y se separaron en tallos, raíces (cuidando de extraer las raíces sin dañarlas) y hojas, colocándolos en bolsas de papel de estraza, los cuales se pusieron en una estufa a 80°C durante 48 hrs. y se pesaron en una balanza analítica. Esto mismo se hizo para la cosecha inicial.

e) Caracterización de Microambientes:

Cada uno de los ambientes de estudio (pastizal, matorral abierto, matorral cerrado y selva) fué caracterizado en cuanto a luz, temperatura del aire, temperatura del suelo y humedad relativa del aire.

Para medir cada uno de estos factores (excepto para la luz) se realizaron marchas diarias, tomando registros cada hora desde las 8:00 AM hasta las 6:00 PM, durante un día en la época de lluvias, uno en la de secas y uno en la época de nortes.

Luz

Para medir la luz en cada uno de los ambientes de trabajo se utilizó un cuantómetro marca Li-cor Mod.189 (Quantum/ Radiómetro/Fotómetro) que consta de tres sensores integrales uno en uno. Las mediciones se realizaron con el sensor Quantum, que cuantifica la radiación fotosintéticamente activa (García, 1987). En cada ambiente (selva, matorral abierto, matorral cerrado y pastizal), se tomó un sitio base para colocar el aparato a nivel del suelo. Se llevo acabo una marcha en el mes de marzo de 1992, la cual se realizó a lo largo de 1 día y se tomaron mediciones cada hora desde las 8:00 AM a 18:00 PM.

Temperatura

Tanto la temperatura del aire como la del suelo se cuantificaron con la ayuda de termómetros con una escala de 0 a 100°C. Para el caso de temperatura del aire, en cada sitio de trabajo se colocó un termómetro de máxima y mínima marca Taylor. La medición se realizó durante 1 día, cada hora desde las 8:00AM a 18:00PM, en tres épocas (nortes, lluvias y secas).

Humedad

La humedad relativa del aire se midió a la vez con dos aparatos diferentes. Por un lado se utilizó un higrómetro (M736-244A), el cual se colocó sobre una de las cajas de tela de alambre en cada ambiente.

Al mismo tiempo se midió la humedad con un psicómetro (Temperatura seca -Temperatura húmeda) y se calculó la humedad relativa correspondiente, con la ayuda de una regla de cálculo Ultrakust).

De la estación metereológica localizada en el Morro de la Mancha se tomaron datos de precipitación, temperatura atmosférica, vientos dominantes, etc. La medición se realizó durante 1 día, cada hora desde las 8:00 AM a 18:00 PM, en tres épocas (nortes, lluvias y secas).

5.2 Trabajo de Invernadero

a) Montaje de Experimentos

El trabajo de laboratorio consistió en cuantificar el crecimiento de las mismas especies (*Enterolobium cyclocarpum* y *Cedrela odorata*) en condiciones de invernadero. Para ello se pusieron a germinar alrededor de unas 500 semillas de cada especie en charolas colocadas en cámaras de germinación A 28°C.

Temperatura

Tanto la temperatura del aire como la del suelo se cuantificaron con la ayuda de termómetros con una escala de 0 a 100°C. Para el caso de temperatura del aire, en cada sitio de trabajo se colocó un termómetro de máxima y mínima marca Taylor. La medición se realizó durante 1 día, cada hora desde las 8:00AM a 18:00PM, en tres épocas (nortes, lluvias y secas).

Humedad

La humedad relativa del aire se midió a la vez con dos aparatos diferentes. Por un lado se utilizó un higrómetro (M736-244A), el cual se colocó sobre una de las cajas de tela de alambre en cada ambiente.

Al mismo tiempo se midió la humedad con un psicómetro (Temperatura seca -Temperatura húmeda) y se calculó la humedad relativa correspondiente, con la ayuda de una regla de cálculo Ultrakust).

De la estación metereológica localizada en el Morro de la Mancha se tomaron datos de precipitación, temperatura atmosférica, vientos dominantes, etc. La medición se realizó durante 1 día, cada hora desde las 8:00 AM a 18:00 PM, en tres épocas (nortes, lluvias y secas).

5.2 Trabajo de Invernadero

a) Montaje de Experimentos

El trabajo de laboratorio consistió en cuantificar el crecimiento de las mismas especies (*Enterolobium cyclocarpum* y *Cedrela odorata*) en condiciones de invernadero. Para ello se pusieron a germinar alrededor de unas 500 semillas de cada especie en charolas colocadas en cámaras de germinación A 28°C.

De la zona de estudio se trasladaron hasta la ciudad de México, los mismos tipos de suelo, utilizados para el experimento de campo (arena de playa, pastizal, matorral y selva). Con estos suelos se llenaron bolsas negras de invernadero con una capacidad de 1 $\frac{1}{2}$ kg. Cada una de estas bolsas fue etiquetada y cubierta por un cartón blanco, para evitar el calentamiento de la misma y evitar cualquier posible efecto sobre el crecimiento de la planta. En total se tuvieron 120 bolsas de cada tipo de suelo de los antes mencionados y además, se incluyó otro tipo adicional de suelo formado por arena de sílice estéril para el tratamiento con nutrientes.

A los 10 días las plántulas obtenidas de la germinación se transplantaron a las distintas bolsas, teniendo una plántula por bolsa. En el invernadero, las plántulas se acomodaron por tratamiento y dentro de cada tratamiento el arreglo de las bolsas se hizo al azar. Así, en cada uno de los tratamientos se tuvieron un total de 50 plántulas de cada especie.

Las plántulas se regaron cada tercer día con 100ml de agua corriente, excepto el tratamiento de nutrientes (testigo), que se regó con una solución nutritiva (Hoagland) al 100% durante la primera semana y después al 20% hasta el término del experimento, cada tercer día.

La composición de la solución nutritiva es la siguiente:

1. Nitrato de Potasio	KNO_3	40.4g	20ml
2. Nitrato de Calcio	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	65.5g	20ml
3. Sulfato de Magnesio	$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	36.8g	20ml
4. Fosfato ácido de Sodio	$\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	20.8g	10ml
5. Sulfato de Manganeso	$\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	0.2mg	1ml

6. Sulfato de Cobre	$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	2.0mg	1ml
7. Sulfato de Zinc	$\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	2.0mg	1ml
8. Acido Bórico	H_3BO_3	1.5mg	1ml
9. Cloruro de Sodio	NaCl	0.1mg	1ml
10. Molibdato de Amonio	$(\text{NH}_4)_6\text{MO}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	3.0mg	1ml

Cada una de estas soluciones se diluyó por separado en un litro de agua destilada. Posteriormente, de cada una de ellas se tomó la cantidad indicada anteriormente en mililitros de cada una de ellas y se diluyeron en 10 litros de agua destilada conformando así una solución Stock al 100%, de la cual se hicieron las diluciones respectivas.

Se cosecharon un total de 10 plántulas por tratamiento, de cada especie, realizando 5 cosechas (incluyendo la inicial) (Tabla 3), con un intervalo de tiempo de 3 semanas entre cada una. Los parámetros que se tomaron en cada una de ellas fueron los siguientes:

- longitud del tallo (altura, tomada de la base a la yema apical)
- Peso seco de hojas, tallo y raíz

Para cuantificar cada uno de los parámetros anteriores, cada plántula se separó de la bolsa y se lavó perfectamente quitando todos los residuos de arena. En seguida se separaron en sus diferentes componentes (hojas, tallo y raíz), se midieron y se colocaron en bolsas de papel las cuales se secaron en un horno a 80°C durante 48 hrs (Figura 11). Cada componente se pesó con una balanza digital, con el fin de obtener su biomasa en peso seco.

COSECHAS	FECHA	DIAS (TRANSCURRIDOS)
I	3-4 Junio-1990	13 TRANSPLANTE
II	26-27 Junio-1990	34
III	20-21 Julio-1990	58
IV	12-13 Agosto-1990	74
V	4-5 Septiembre-1990	97

Tabla 3 Numero de cosechas realizadas a lo largo del experimento del invernadero, mostrando las fechas en las que se realizaron y los dias transcurridos apartir de la germinacion.

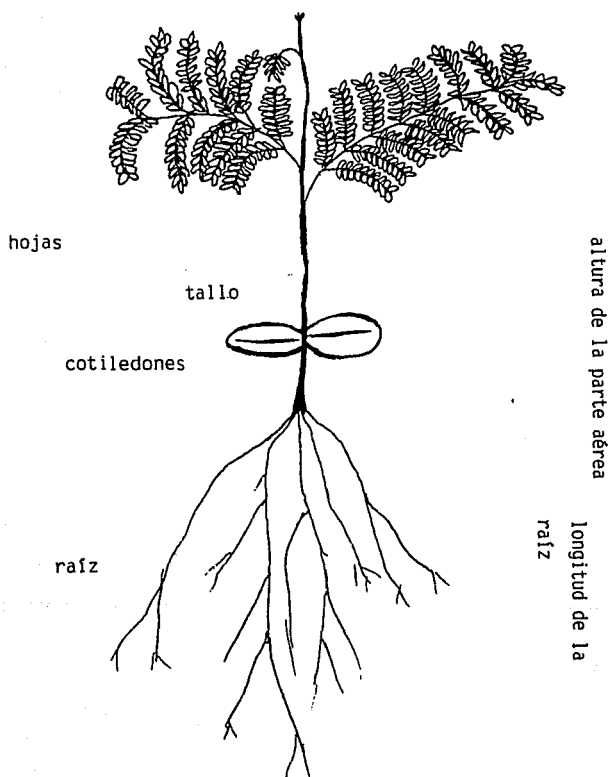


Figura 11. Se presenta la forma en que se separaron cada una de las partes de las plántulas y la forma en que se tomó la altura de la parte aérea.

b) Análisis Edáficos

En el laboratorio se realizaron los siguientes análisis de 4 muestras de cada uno de los tipos de suelo utilizados en el trabajo de campo y en el invernadero:

- pH
- Absorción atómica de los principales cationes (Ca, Mg, Na y K).
- Determinación de la concentración de Nitrógeno Total mediante el método de Kjeldahl.
- Determinación de la concentración de Fósforo asimilable mediante el método de OLSEN y BRAY I .
- Determinación de la concentración de materia orgánica por el método de Walkley y Black .
- Obtención de los carbonatos totales por neutralización ácida.

5.3 ANALISIS DE RESULTADOS

a) Curvas de crecimiento

Con los datos de altura y peso seco total se hicieron curvas de crecimiento y se efectuó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía para evaluar las diferencias entre tratamientos en los datos de invernadero y posteriormente se les aplicó la prueba de comparación de medias de Tukey para saber cuál tratamiento difiere del resto.

En los datos de invernadero los modelos de crecimiento se obtuvieron a partir de los datos de biomasa total; mediante un análisis de regresión simple se ajustaron modelos exponenciales . La significancia de todas las regresiones se probó por medio de un Análisis de Varianza (Zar, 1984).

En el caso de los resultados de campo, la variable analizada fué la altura y con ella se obtuvieron los modelos de crecimiento y el análisis aplicado a los datos fué un modelo factorial de dos factores con lo que se trató de evaluar los siguientes efectos:

- El efecto de ambiente incidente de cada microambiente en el crecimiento de las plántulas.
- El efecto del suelo a través del contenido de nutrimentos de los distintos tratamientos en el crecimiento de las especies .
- El efecto de la interacción de los dos factores (Ambiente y Suelo "Contenido de nutrimentos").

b) - **Distribución de Biomasa**

En el invernadero, para conocer la distribución de la biomasa de las plántulas se consideraron: las proporciones de biomasa de raíces, tallo y hojas y el cociente tallo/raíz . Las fórmulas de cálculo de estos parámetros son las siguientes:

$$\text{P.B.R.} = \frac{\text{biomasa de raíces}}{\text{biomasa total}} \quad (\text{Proporción de Biomasa de Raíces})$$

$$\text{P.B.T.} = \frac{\text{biomasa del tallo}}{\text{biomasa total}} \quad (\text{Proporción de Biomasa de tallos})$$

$$\text{P.B.H.} = \frac{\text{biomasa de hojas}}{\text{biomasa total}} \quad (\text{Proporción de Biomasa de Hojas})$$

La significancia de las proporciones de un tratamiento a otro en el tiempo se evaluó mediante un análisis de varianza simple ANOVA de una vía (Zar, 1984).

c) Tasas relativas de crecimiento promedio

La tasa relativa de crecimiento promedio (TRC) que expresa el crecimiento en términos del incremento en biomasa por unidad de peso de material vegetal, por unidad de tiempo (Hunt, 1978) , se obtuvo mediante la fórmula:

$$\text{(Evans, 1972)} \quad R = \frac{\ln \text{ peso seco } 2 - \ln \text{ peso seco } 1}{\text{tiempo } 2 - \text{ tiempo } 1}$$

Fueron realizadas pruebas de ANOVA de una vía, en el caso del invernadero, para probar la existencia de diferencias significativas entre el crecimiento de las plántulas, en los distintos tipos de suelo, en ambas especies y la prueba de Tukey para obtener las diferencias entre tratamientos con un nivel de significancia de $p < 0.05$. Así mismo, se realizaron regresiones simples para obtener la pendiente de las curvas de crecimiento de cada tratamiento y correlaciones para conocer las relaciones existentes entre las variables (parámetros cuantificados).

En el caso de los datos de crecimiento en el campo se realizaron ANOVAS de dos vías (STATGRAPHICS) para comprobar si existía interacción entre los dos factores de estudio (AMBIENTE y SUELOS) (Zar, 1984).

Este análisis se aplicó para comparar la altura en cada una de las cosechas realizadas en el estudio.

6. RESULTADOS

6.1 RESULTADOS DE INVERNADERO

6.1.1 Crecimiento de *Cedrela odorata*

a) Valores de Peso Seco

En la Tabla 4 se presentan los valores promedio de peso seco (g) y altura (cm), para *Cedrela odorata* en cada uno de los tratamientos de suelo. Se observa que los valores más altos para ambas variables se presentan en el suelo de selva.

Los valores de F (del análisis de varianza) y los resultados de la prueba de comparación múltiple o prueba de Tukey, que fueron obtenidos con los valores de peso seco de los 10 individuos de cada tratamiento en cada una de las cosechas se presentan en la tabla 5.

El análisis de varianza mostró que en la primer cosecha no existió diferencias significativas ($P > 0.005$) entre tratamientos. Las diferencias se presentaron ($P < 0.001$) a partir de la segunda cosecha, donde la prueba de Tukey reveló la existencia de dos grupos que difieren significativamente entre ellos durante la segunda, tercera y cuarta cosecha.

Por un lado, se agruparon los tratamientos de playa, pastizal y matorral que no difieren significativamente entre sí, siendo este grupo donde se presentan los valores más bajos de crecimiento; por otro lado, los tratamientos de selva y nutrimentos conforman el grupo que presentó los valores más altos de peso seco.

COSECHA	NUTRIENTES				SELVA			
	ALTURA		PESO		ALTURA		PESO	
	X	s	X	s	X	s	X	s
1	4.5	0.626	0.046	0.0007	4.3	0.62	0.0390	0.00079
2	5.68	0.642	0.0037	0.0038	5.7	0.64	0.072	0.00316
3	8.958	0.744	0.146	0.0076	9.126	0.93	0.201	0.00766
4	10.04	1.14	0.270	0.012	10.08	1.41	0.318	0.012
5	14.21	1.614	0.618	0.084	20	1.07	1.138	0.084

COSECHA	MATORRAL				PASTIZAL			
	ALTURA		PESO		ALTURA		PESO	
	X	s	X	s	X	s	X	s
1	4	0.48	0.042	0.00079	3.9	0.49	0.051	0.0062
2	5.760	1.3	0.035	0.0014	5.16	0.504	0.032	0.001
3	7.14	1.1	0.112	0.0086	6.76	0.645	0.092	0.002
4	8.53	0.67	0.237	0.022	6.89	0.846	0.238	0.0014
5	9.910	0.986	0.360	0.039	7.22	1.124	0.368	0.0031

COSECHA	PLAYA			
	ALTURA		PESO	
	X	s	X	s
1	4.3	0.98	0.038	0.0007
2	5.16	0.504	0.019	0.0014
3	6.76	0.645	0.093	0.0048
4	6.89	0.846	0.224	0.014
5	7.22	1.124	0.345	0.035

Tabla 4 Valores promedio de peso seco (g) y longitudes (cm) de plántulas de *Cedrela odorata* en los diferentes tratamientos de suelo por cosecha en condiciones de invernadero.

X = media s = desviación estandar

COSECHA	F	P (Nivel de significancia)	PRUEBA DE TUKEY (p<0.05)				
			TRATAMIENTOS				
			PLAYA	PASTIZAL	MATORRAL	SELVA	NUTRIENTES
1	2.1523	0.8732	_____	_____	_____	_____	_____
2	22.180	0.0000	_____	_____	_____	_____	_____
3	18.657	0.0000	_____	_____	_____	_____	_____
4	22.78	0.0016	_____	_____	_____	_____	_____
5	62.811	0.0000	_____	_____	_____	_____	_____

Tabla 5 Valores de F (análisis de varianza), nivel de significancia (P) y prueba de Tukey para los valores de crecimiento en peso seco (gr/por cosecha) para *Cedrela odorata*.

En la última cosecha la prueba de Tukey mostró que el suelo que presenta los valores más altos de crecimiento es el tratamiento de selva (presentando valores promedio de 1.9380 g que difirió significativamente del resto de los tratamientos. El siguiente tratamiento en orden descendente fue el de nutrimentos (1.614 en promedio) que también difirió del resto y por último, entre los tratamientos de matorral, pastizal y playa no existieron diferencias significativas (con valores promedio entre 0.26 y 0.37 g).

En la figura 12 se presenta el curso del crecimiento que presentó *Cedrela odorata* en los distintos tratamientos de suelo a lo largo del tiempo. Observándose la tendencia antes explicada en la que el tratamiento de selva presenta la curva más pronunciada que las del resto de los tratamientos y comienza a diferir (junto con el tratamiento de nutrimentos) del resto de los tratamientos a partir de la segunda cosecha.

b) Valores de la altura

Los valores en altura para cada tratamiento se presentan en la Tabla 4. La figura 13 describe el curso del crecimiento en altura para plántulas de *Cedrela odorata* el cual coincide con los resultados que se describen a continuación.

El análisis estadístico (ANOVA), reveló que en las dos primeras cosechas no existen diferencias significativas entre tratamientos ($p > 0.05$).

Las diferencias significativas ($p < 0.001$) se presentan a partir de la tercer cosecha. En la tercer y cuarta cosecha las diferencias se presentaron estableciéndose dos grupos: por un lado suelo de playa, pastizal y matorral que conforman un grupo que difiere significativamente de otro grupo que está formado por el suelo de nutrimentos y selva. En la última cosecha la prueba de Tukey reveló que el suelo de playa,

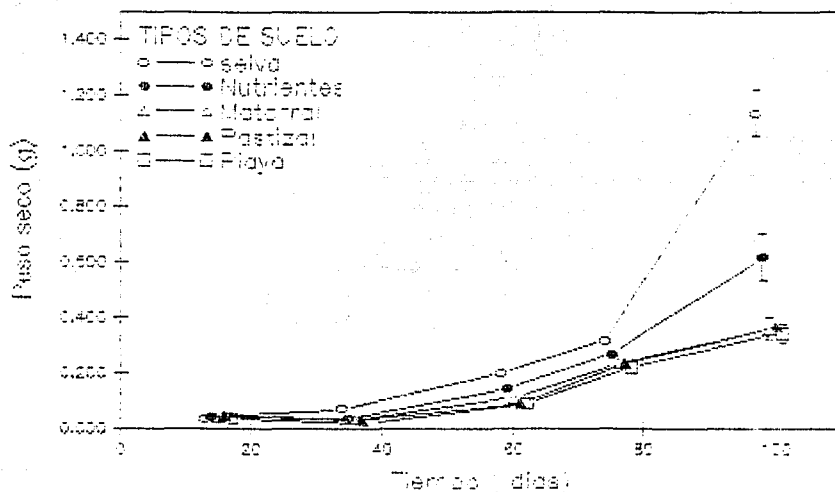


Fig. 12 Crecimiento en peso seco (g) para plántulas de *Ceanothus baccata* creciendo en 5 tratamientos de suelo por cosecha, a lo largo de 100 días. (X = S; n=10)

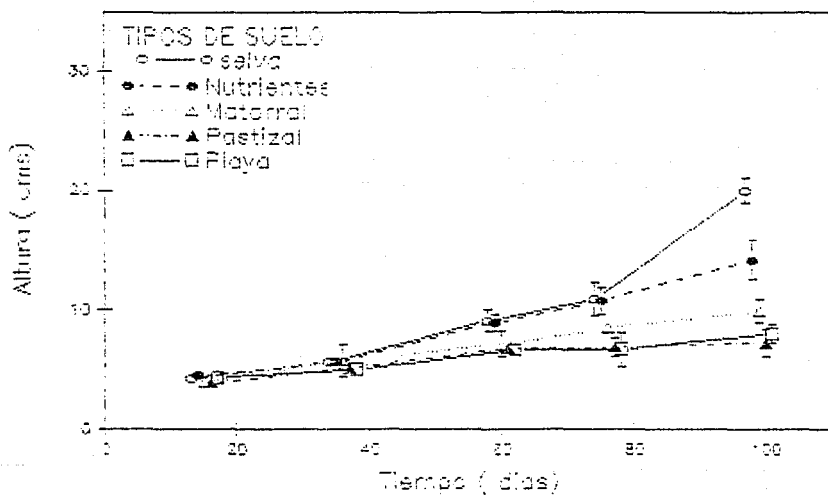


Fig. 13. Crecimiento en altura de plántulas de *Cecropia obtusa* en cinco tratamientos de suelo por cosecha, a lo largo de 100 días. ($N = 8$; $SE = 10$).

pastizal y matorral no difieren significativamente entre sí y conforman un grupo que difiere de los tratamientos de selva y nutrientes. Estos últimos a su vez presentan también diferencias significativas entre ellos, siendo el suelo de selva el que presenta los valores más altos de altura (Tabla 6).

c) Curvas y Tasas de Crecimiento

Los modelos de crecimiento ajustados a los datos corresponden a un modelo exponencial ($y = be^{ax}$), donde y corresponde a los valores de peso seco; a representa la pendiente de la curva; e es la base de los logaritmos naturales; x corresponde a los días de muestreo (cosechas); y b es la ordenada al origen. Esta ecuación representa una función de tipo exponencial que caracteriza el crecimiento vegetal. En la figura 20, se presentan los valores de las ecuaciones que describen el comportamiento de las plántulas en cada uno de los tratamientos. Los valores del coeficiente de determinación (r^2) obtenidos van desde 0.78 hasta 0.95.

Los valores de pendiente obtenidos por el modelo corresponden a los valores de tasa relativa de crecimiento total (TRCT), y muestran que el tratamiento que presentó la mayor TRCT fue el de selva (1.10872), siguiéndole el de nutrientes (1.0421), matorral (0.8914), pastizal (0.8867), y por último el tratamiento de playa que presentó los valores más bajos de TRCT (0.87589) (Tabla 7).

Los valores de tasas de crecimiento relativo promedio (TRC) obtenidos por la fórmula general fueron mayores para las plántulas que crecieron en el tratamiento de selva (TRC=0.42). Presentándose valores de hasta 0.62 en la última cosecha lo que equivale a 2.5 veces más el valor que las que crecieron en suelo de nutrientes y 4.5 veces más que el resto de los tratamientos (Tabla 8).

COSECHA	F	P (Nivel de significancia)	PRUEBA DE TUKEY ($p < 0.05$)				
			T R A T A M I E N T O S				
1	1.223	0.0732	PLAYA	PASTIZAL	MATORRAL	SELVA	NUTRIENTES

2	4.466	0.0658	PASTIZAL	PLAYA	NUTRIENTES	MATORRAL	SELVA

3	5.729	0.0000	PASTIZAL	PLAYA	MATORRAL	SELVA	NUTRIENTES

4	5.100	0.0016	PLAYA	PASTIZAL	MATORRAL	NUTRIENTES	SELVA

5	40.479	0.0000	PLAYA	PASTIZAL	MATORRAL	NUTRIENTES	SELVA

Tabla 6 Valores de F (Análisis de varianza), Nivel de significancia (P) y prueba de Tukey para los valores de altura en (cm) por cosecha, para *Cedrela odorata*.

TRATAMIENTO	a	b	$r^2 \times 100$
NUTRIENTES	1.00210	-5.4914	92.61
SELVA	1.18072	-5.46793	95.33
MATORRAL	0.89145	0.68773	79.47
PASTIZAL	0.88236	-5.08643	84.72
PLAYA	0.87589	-6.89467	78.48

Tabla 7 Valores de las pendiente (a) y ordenada al origen para los valores de peso seco (g) de plantas de *Cedrela odorata*, correspondientes a la ecuación: $(Y = be^{ax})$.

TRATAMIENTOS	COSECHA	TASA REL. CREC.TRC ($g\text{g}^{-1}\text{dia}^{-1}$)
NUTRIENTES	1	0.46435 ± 0.08375
	2	0.38624 ± 0.03982
	3	0.3923 ± 0.04219
	4	0.4212 ± 0.03090
	5	0.45279 ± 0.01390
SELVA	1	0.49285 ± 0.02879
	2	0.39070 ± 0.03631
	3	0.42340 ± 0.02318
	4	0.53087 ± 0.05250
	5	0.62248 ± 0.03517
MATORRAL	1	0.45709 ± 0.08145
	2	0.32160 ± 0.01627
	3	0.24363 ± 0.05379
	4	0.37386 ± 0.03861
	5	0.40506 ± 0.01296
PASTIZAL	1	0.49033 ± 0.08591
	2	0.30105 ± 0.09892
	3	0.26783 ± 0.04375
	4	0.37734 ± 0.01224
	5	0.35507 ± 0.01689
PLAYA	1	0.45783 ± 0.0965
	2	0.29937 ± 0.0334
	3	0.25337 ± 0.0440
	4	0.31034 ± 0.0621
	5	0.39053 ± 0.0231

Tabla 8 Tasas de crecimiento relativo promedio (ICR) de plántulas de *Cedreia odorata* por cosecha, con su respectiva desviación estándar, para cada uno de los tratamientos de suelo.

El comportamiento de las tasas relativas de crecimiento se presenta en la figura 14, que muestra los valores de las tasas de crecimiento de *Cedrela odorata* en cada una de las cosechas realizadas en los distintos tratamientos. Se observa que al inicio (Cosecha 1) son altas y posteriormente decrecen para recuperarse al final.

d) Asignación de Biomasa

En la Tabla 9 se presentan los resultados de la asignación de biomasa hacia las partes de la plántula (tallo, raíz y hojas) en cada uno de los tratamientos de suelo.

Los análisis de varianza practicados a las proporciones de peso seco de la raíz, peso seco del tallo y peso seco de las hojas mostraron la existencia de variación significativa de dichas características ($p < 0.001$).

Las figuras 15, 16, 17, 18 y 19 muestran el comportamiento de las proporciones de biomasa correspondientes a hojas, tallo y raíces a través del tiempo. Observándose que en los tratamientos, en general, los de playa, pastizal y matorral presentan una mayor asignación a raíces durante todo el experimento variando las asignaciones a tallo y hojas: mientras que en los tratamientos de selva y nutrimentos se observa una mayor asignación a hojas durante el experimento, mientras que las asignaciones a tallo y a raíces permanece fluctuante a lo largo del experimento.

TRATAMIENTO COSECHA		Hojas	Tallo	Raiz	F
Nutrientes	1	0.05556	0.44443	0.5500	29.365 ***
	2	0.4678	0.3341	0.1979	
	3	0.4181	0.4046	0.1772	
	4	0.4152	0.3554	0.3292	
	5	0.3914	0.3624	0.3480	
Selva	1	0.5500	0.34380	0.1062	33.365 ***
	2	0.4157	0.1834	0.245	
	3	0.46420	0.3000	0.2330	
	4	0.4171	0.3667	0.1961	
	5	0.36800	0.3527	0.2788	
Matorral	1	0.20501	0.33499	0.4500	115.755 ***
	2	0.1354	0.3668	0.4776	
	3	0.2642	0.2443	0.4916	
	4	0.3072	0.2536	0.4369	
	5	0.3176	0.2310	0.4513	
Pastizal	1	0.0021	0.4079	0.5100	16.708 ***
	2	0.3269	0.2023	0.4701	
	3	0.3365	0.1811	0.4803	
	4	0.3169	0.1910	0.4900	
	5	0.2761	0.2591	0.4657	
Playa	1	0.1032	0.3953	0.4359	22.234 ***
	2	0.3156	0.3450	0.3623	
	3	0.3480	0.2130	0.4571	
	4	0.3213	0.2462	0.4305	
	5	0.2423	0.2853	0.4703	

Tabla 9 Resultados promedio de la distribución de biomasa a hojas, tallos y raíces de *Cedrela odorata* en cada tratamiento por cosecha, así como los valores F del análisis de varianza aplicado. ($p < 0.05$).

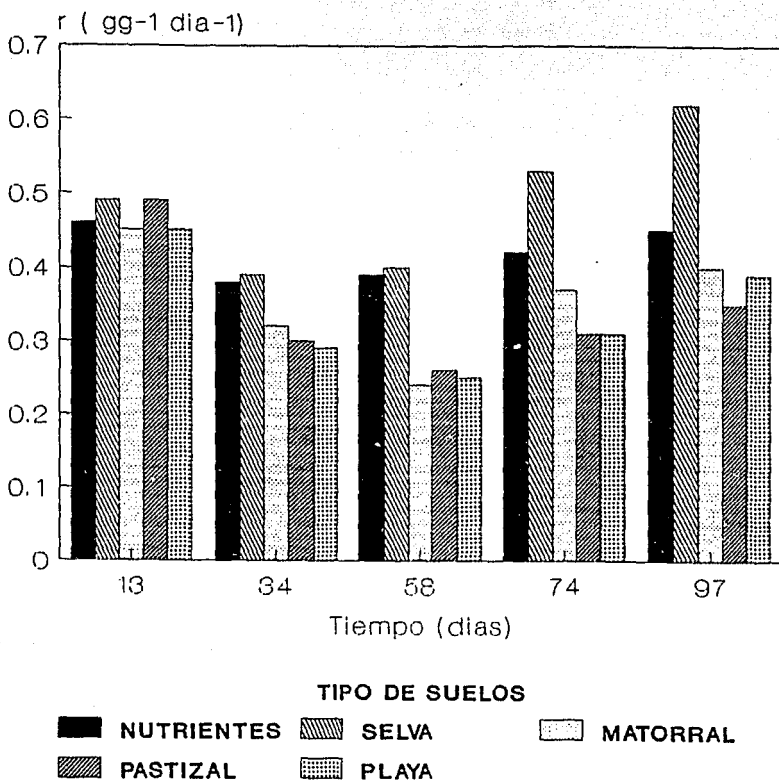


Figura 14. Valores de tasas relativas de crecimiento promedio de plántulas de *C. odorata* en 5 tratamientos de suelo.

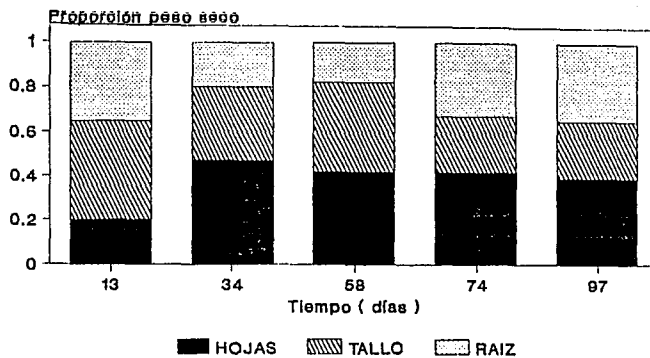


Figura 15. Asignación de biomasa (Hojas Tallo y Raíz) en el suelo de nutrientes en plántulas de *C. odorata*.

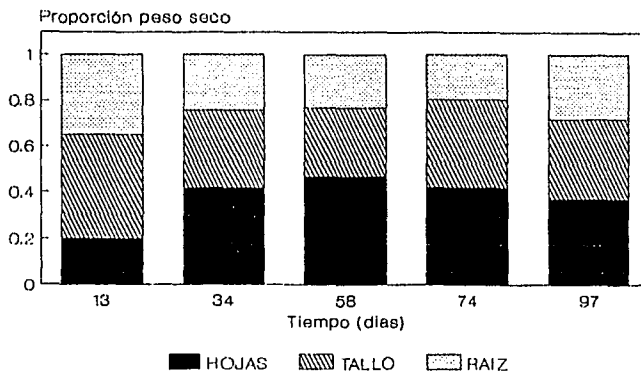


Figura 16. Asignación de Biomasa (Tallo, Hojas, Raíz) en el tratamiento de selva para plántulas de *C. odorata*.

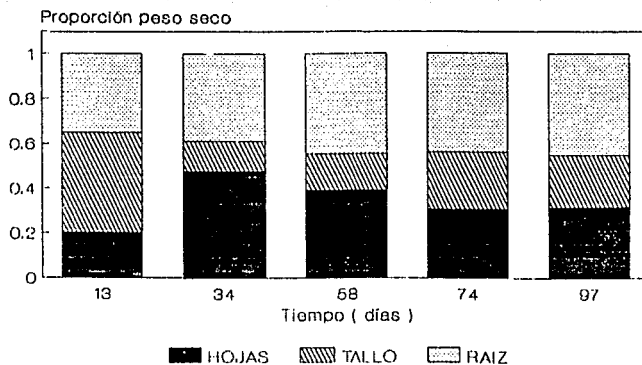


Figura 17. Asignación de biomasa (hojas, tallo y raíz) en el suelo de matorral en plántulas de *C. odorata*.

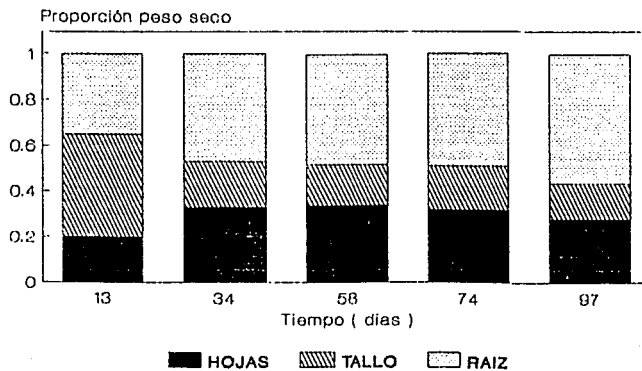


Figura 18. Asignación de biomasa (Hojas, Tallo y Raíz) en el suelo de pastizal en plántulas de *C. odorata*.

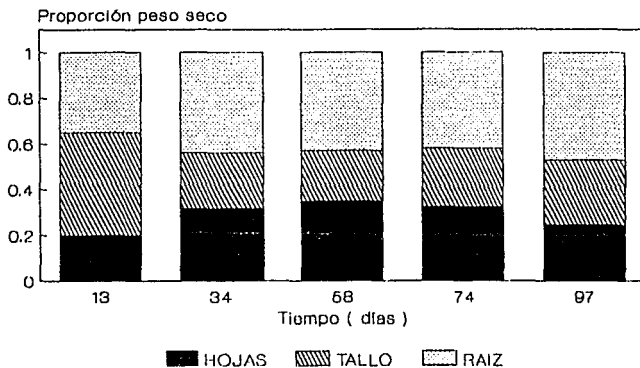


Figura 19. Asignación de biomasa (Hojas, Tallo y Raíz) en el suelo de playa en plántulas de *Cedrela odorata*.

6.1.2 Crecimiento de *Enterolobium cyclocarpum*

a) Valores de Peso Seco

Los valores promedio de peso seco para *E. cyclocarpum* en cada tratamiento de suelo se presentan en la tabla 10. y se observa que los valores más altos se presentan en el tratamientos de selva y nutrimentos.

El análisis estadístico mostró que existen diferencias significativas entre tratamientos a partir de la segunda cosecha. En general, se puede apreciar que los tratamientos que más difieren son el de la playa (que presenta los valores menores de peso seco) y el suelo de selva (con los valores más altos).

En la segunda cosecha, se observa que los suelos de playa y pastizal no presentan diferencias significativas entre ellos, pero si difieren de los tratamientos de matorral, nutrimentos y selva que conforman otro grupo que no presentan diferencias significativas. La prueba de Tukey también mostró que en las tres últimas cosechas los tratamientos de playa, pastizal y matorral no difieren en cuanto a sus valores de peso seco por lo que conforman un grupo que sí difiere de los tratamientos de selva y nutrimentos que conforman otro grupo durante la tercer y cuarta cosecha, separándose estos tratamientos (selva y nutrimentos) en la última cosecha (Tabla 11).

En la fig. 20 se puede observar el comportamiento del crecimiento en biomasa de *Enterolobium cyclocarpum* en cada uno de los tratamientos. y se observa como los suelos de selva y nutrientes presentan los valores más altos, al final del período de crecimiento (98 días), y el suelo de playa los valores más bajos durante gran parte del experimento.

COSECHA	NUTRIENTES				SELVA			
	ALTURA		PESO		ALTURA		PESO	
	X	s	X	s	X	s	X	s
1	7.19	0.680	0.152	0.0006	7.2	0.062	0.126	0.00079
2	17.55	1.112	0.458	0.026	13.61	1.040	0.469	0.026
3	23.010	1.025	0.620	0.045	34.458	1.172	0.6450	0.021
4	26.010	1.080	1.188	0.065	29.235	1.674	1.2530	0.075
5	29.125	1.314	1.596	0.079	34.64	2.66	1.8780	0.112

COSECHA	MATORRAL				PASTIZAL			
	ALTURA		PESO		ALTURA		PESO	
	X	s	X	s	X	s	X	s
1	6.38	0.48	0.143	0.0007	6.79	0.424	0.126	0.00079
2	12.711	1.043	0.365	0.015	11.123	3.317	0.321	0.023
3	18.833	0.92	0.467	0.019	17.030	0.862	0.479	0.039
4	22.68	1.674	0.861	0.032	20.350	2.336	0.851	0.036
5	25.125	1.882	0.955	0.120	21.65	2.684	0.952	0.129

COSECHA	FLAYA			
	ALTURA		PESO	
	X	s	X	s
1	6.38	0.638	0.157	0.0007
2	11.03	1.533	0.237	0.0221
3	16.10	1.846	0.439	0.025
4	18.01	1.790	0.500	0.051
5	19.05	1.630	0.942	0.269

Tabla 10 Valores promedio de peso seco (g) y longitudes (cm) de plántulas de *Enterolobium cyclocarpum* en los diferentes tratamientos de suelo por cosecha en condiciones de invernadero. X = media s = desviación estándar

COSECHA	F	P (Nivel de significancia)	PRUEBA DE TUKEY ($p < 0.05$)				
			T R A T A M I E N T O S				
1	1.571	0.2139	Nutrientes	Selva	Matorral	Pastizal	Playa
2	3.062	0.0023	Playa	Pastizal	Matorral	Selva	Nutrientes
3	6.385	0.0002	Playa	Pastizal	Matorral	Nutrientes	Selva
4	14.178	0.0000	Playa	Matorral	Pastizal	Nutrientes	Selva
5	32.092	0.0000	Playa	Matorral	Pastizal	Nutrientes	Selva

Tabla 11. Valores de F (análisis de varianza), nivel de significancia (P) y prueba de Tukey para los valores de crecimiento en peso seco (g) por cosecha para *Enterolobium cyclocarpum*, en condiciones de invernadero.

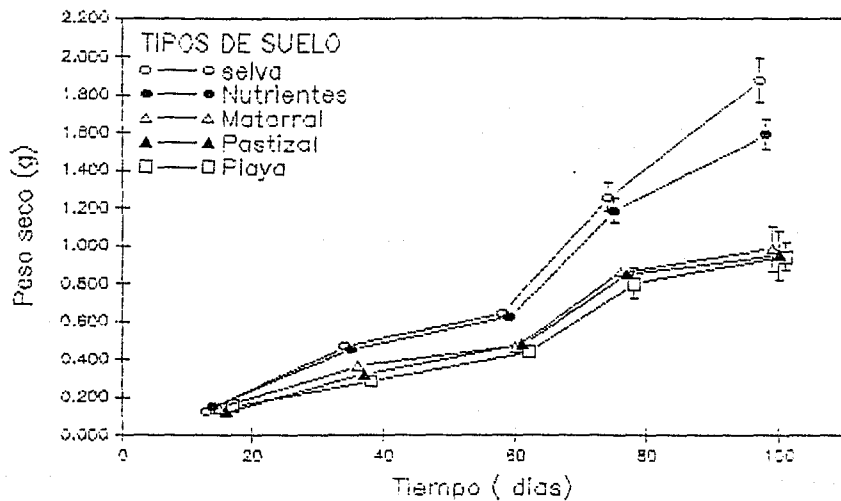


Fig. 20 Comportamiento del peso seco de plántulas de *Enterolobium cyclocarpum* durante 100 días creciendo en 5 tratamientos de suelo.

b) Valores de Altura

En la Tabla 10 y en la fig.21 se aprecia que el suelo de selva en la última cosecha fué el que presentó los valores más altos, y el de playa donde se presentaron los valores menores de crecimiento.

El análisis de varianza y prueba de Tukey indican que solo en la primer cosecha no existió diferencias significativas. A partir de la segunda cosecha y hasta la última cosecha la prueba de Tukey reveló que los tratamientos de playa, pastizal y matorral no difieren significativamente en cuanto a los valores de altura que presentaron las plántulas esto sugiere que estos suelos son muy parecidos. En la segunda y tercer cosecha, los tratamientos de selva y nutrimentos tampoco difieren significativamente por lo que conforman otro grupo: sin embargo, en las últimas dos cosechas el tratamiento de nutrientes y selva presentaron diferencias significativas entre ellos, presentándose los valores más altos de altura en el suelo de selva (Tabla 12).

c) Curvas de Crecimiento y Tasas de Crecimiento

Los modelos de crecimiento al igual que en el caso de *Cedrela odorata* corresponden a un tipo exponencial ($y = be^{x/a}$). Los valores de las ecuaciones que describen el comportamiento del crecimiento en cada uno de los tratamientos se presenta en la Tabla 13 al igual que los valores del coeficiente de determinación (r^2) que en este caso van desde un 0.72 hasta un 0.91. Los valores más bajos de la tasa relativa de crecimiento total (TRCT), dados por la pendiente fueron en para el suelo de playa (0.43411), siguiéndole en orden ascendente el suelo de pastizal (0.44959), suelo de matorral (0.49239), suelo con nutrimentos (0.70812), y por último el suelo de selva que presentó los valores más altos de TRCT (0.85481).

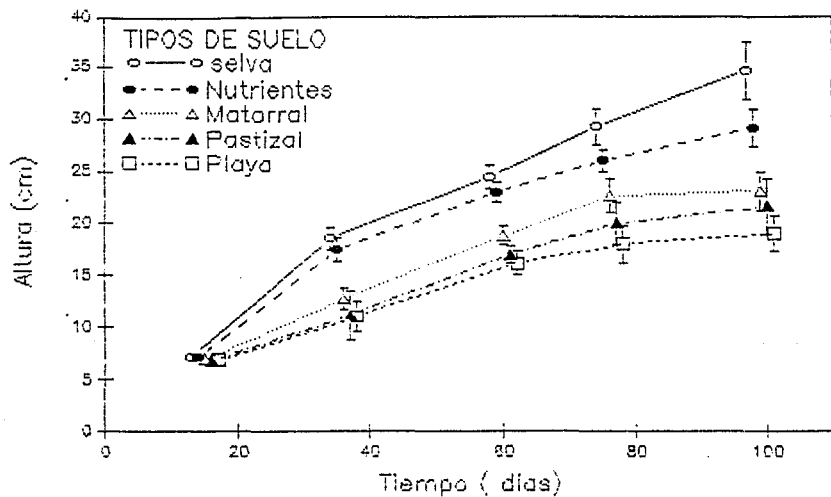


Fig. 27 Crecimiento en altura (cm) de plantulas de *Enterolobium cyclocarpum* en 5 tratamientos de suelo ($\bar{X} \pm S$; $n=10$), a lo largo de 100 días, bajo condiciones de invernadero.

COSECHA	F	P (Nivel de significancia)	PRUEBA DE TUKEY (p<0.05)				
			TRATAMIENTOS				
			Nutrientes	Selva	Matorral	Pastizal	Playa
1	2.187	0.0029	—————				
2	74.038	0.0000	Playa	Pastizal	Matorral	Nutrientes	Selva
3	6.855	0.0002	Playa	Matorral	Pastizal	Nutrientes	Selva
4	22.527	0.0000	Playa	Pastizal	Matorral	Nutrientes	Selva
5	32.892	0.0000	Playa	Pastizal	Matorral	Nutrientes	Selva

Tabla 12 Valores de F (análisis de varianza), nivel de significancia (p) y prueba de Tukey para los valores de crecimiento en altura (cm) por cosecha para *Enterolobium cyclocarpum*, en condiciones de invernadero.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

TRATAMIENTO	a	b	$r^2 \times 100$
NUTRIENTES	0.70812	-2.56271	91.80
SELVA	0.85481	-2.84633	87.49
MATORRAL	0.49239	-3.67821	90.29
PASTIZAL	0.44954	-1.14497	72.82
PLAYA	0.43411	-2.89911	75.54

Tabla 13 Valores de las pendiente (a) y ordenada al origen (b) para los valores de peso seco (g) de plantulas de *Enterolobium cyclocarpum*, correspondientes a la ecuacion ($Y=be^{ax}$).

Los valores más altos de tasas de crecimiento relativo promedio (TRC), obtenidos por medio de la fórmula general fueron para el suelo de selva en todas las cosechas. Sin embargo, en la primer cosecha se presentaron las tasas relativas de crecimiento más altas en todos los tratamientos, las cuales disminuyeron en el tiempo, presentándose en el suelo de pastizal y playa valores de tasa de crecimiento negativos en las últimas cosechas (Tabla 14 y fig.22).

d) Asignación de Biomasa

Los resultados promedios de asignación de biomasa hacia los órganos (hojas, tallo y raíz) de la planta en cada uno de los tratamientos de suelo se observa en la Tabla 15.

El comportamiento de la proporción de pesos seco a tallo, raíz y hojas, muestra que igual que en *C. odorata* que en los tratamientos de playa, pastizal y matorral hubo una mayor asignación a raíces a lo largo de todo el tiempo que duró el experimento y las asignaciones de biomasa a tallo y hojas en estos tratamientos varió en el tiempo. Por otro lado, los tratamientos de selva y nutrimentos presentaron siempre una mayor asignación de biomasa a las órganos que conforman la parte aérea variando en el tiempo la asignación a tallo u hojas, sin embargo, la asignación a raíz siempre fue menor en estos tratamientos (Fig. 23, 24, 25, 26 y 27).

TRATAMIENTOS	COSECHA	TASA REL. CREC.TRC (gg ⁻¹ dia ⁻¹)
NUTRIENTES	1	0.33 + 0.000275
	2	0.13 + 0.009102
	3	0.15 + 0.004219
	4	0.18 + 0.007090
	5	0.1 + 0.001390
SELVA	1	0.34 + 0.002356
	2	0.11 + 0.003858
	3	0.23 + 0.010736
	4	0.21 + 0.009290
	5	0.22 + 0.003887
MATORRAL	1	0.32 + 0.00810
	2	0.12 + 0.00118
	3	0.14 + 0.00516
	4	0.12 + 0.00019
	5	0.05 + 0.00109
PASTIZAL	1	0.315 + 0.00859
	2	0.11 + 0.009897
	3	0.13 + 0.004208
	4	0.1 + 0.015362
	5	-0.035 + 0.00012
PLAYA	1	0.3 + 0.01060
	2	0.09 + 0.00334
	3	0.12 + 0.00440
	4	-0.031 + 0.00621
	5	-0.021 + 0.00931

Tabla 14 Tasas de crecimiento relativo promedio (TCR) de plantulas de *Enterolobium cyclocarpum* por cosecha, con su respectiva desviacion estandar, para cada uno de los tratamienos de suelo.

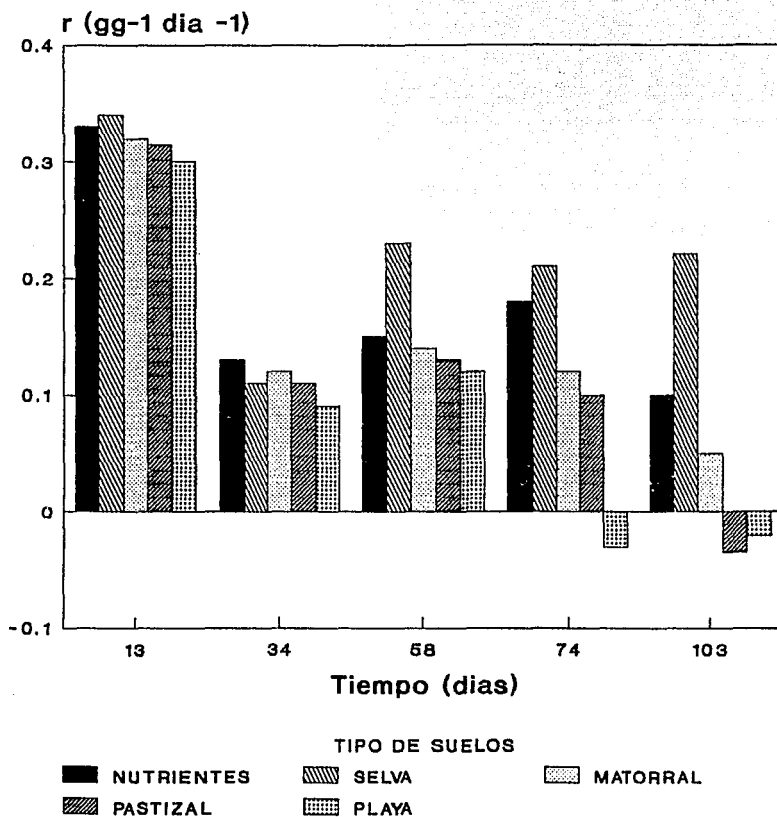


Figura 22. Valores de tasas relativas de crecimiento promedio de plántulas de *E. cyclocarpum* en 5 tratamientos de suelo.

TRATAMIENTO (COSECHA)		Hojas	Tallo	Raiz	F
Nutrientes	1	0.3275	0.4541	0.218	39.489 ***
	2	0.3186	0.2949	0.3881	
	3	0.3773	0.31339	0.3092	
	4	0.33655	0.3550	0.3084	
	5	0.2918	0.4109	0.2971	
Selva	1	0.3275	0.4541	0.218	36.891 ***
	2	0.4125	0.3038	0.2835	
	3	0.3956	0.3193	0.2850	
	4	0.3720	0.3821	0.244	
	5	0.3683	0.3527	0.278	
Matorral	1	0.3275	0.218	0.4541	28.138 ***
	2	0.2660	0.3110	0.4229	
	3	0.3916	0.3167	0.4027	
	4	0.3379	0.2991	0.3629	
	5	0.2996	0.2316	0.4687	
Pastizal	1	0.3275	0.218	0.4541	38.785 ***
	2	0.3490	0.2824	0.3684	
	3	0.2977	0.3135	0.3837	
	4	0.3599	0.2612	0.3788	
	5	0.5054	0.2949	0.3996	
Playa	1	0.3275	0.218	0.4541	19.709 ***
	2	0.3229	0.3110	0.3660	
	3	0.3600	0.26774	0.5322	
	4	0.3079	0.3192	0.3728	
	5	0.3117	0.3417	0.3465	

Tabla 15 Proporciones de peso seco a hojas, tallos y raíces, en plantulas de *Enterolobium cyclocarpum* en cada tratamiento por cosecha. Se presenta los valores de F del analisis de varianza ($p < 0.001$).

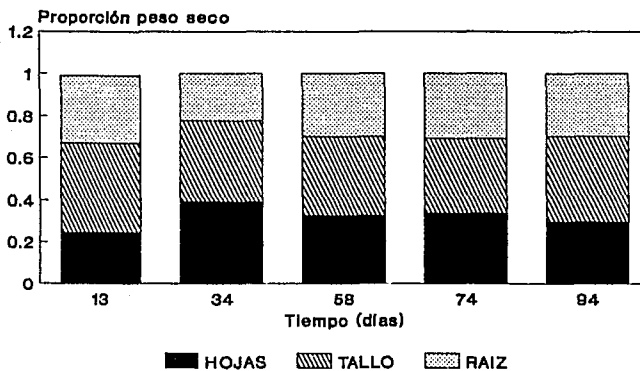


Figura 23 Asignación de biomasa (Hojas, Tallo y Raíz) en el suelo de nutrientes para plántulas de *E. cyclocarpum*.

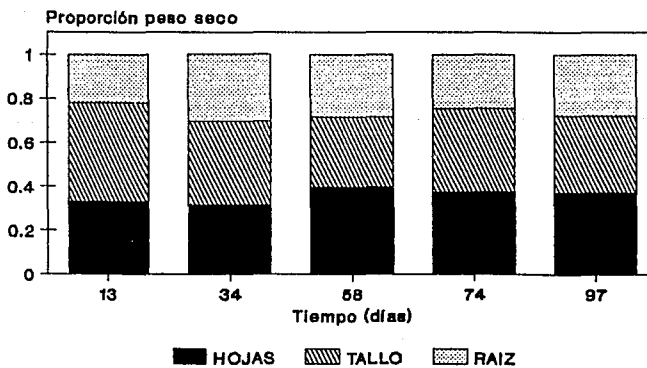


Figura 24. Asignación de biomasa (Hojas Tallo y Raíz) en el tratamiento de selva para plántulas de *E. cyclocarpum*.

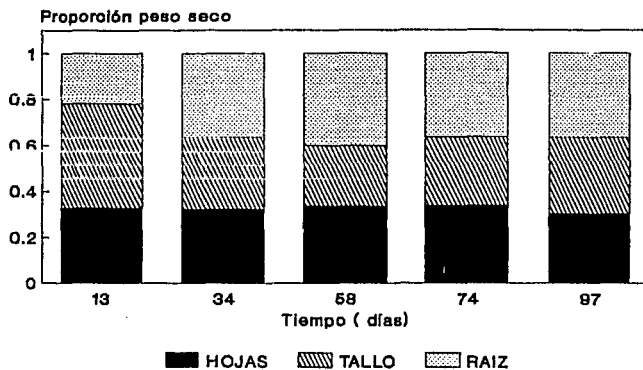


Figura 25. Asignación de Biomasa (Hojas, Tallo y Raíz) en el tratamiento de matorral para plántulas de *E. cyclocarpum*.

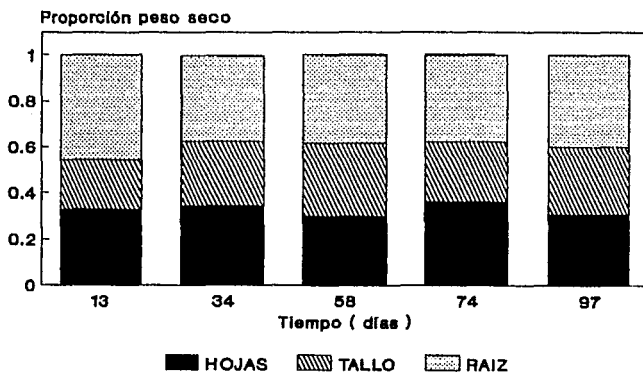


Figura 26. Asignación de Biomasa a (Hojas, Tallo y Raíz) en el suelo de pastizal para plántulas de *E. cyclocarpum*.

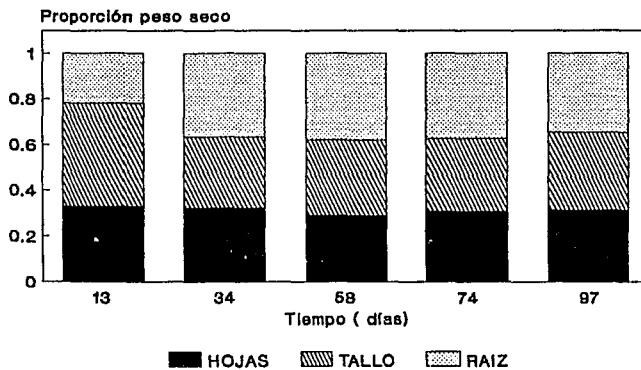


Figura 27 Asignación de biomasa (Hojas, Tallo y Raíz) en el tratamiento de playa para plántulas de *E. cyclocarpum*.

6.1.3 Análisis Edáficos

Los resultados del análisis físico-químico efectuados a los diferentes tratamientos de suelo se presentan en la Tabla 16.

Se observa que el suelo de selva presenta los valores más altos en porcentaje de materia orgánica (3.67%), nitrógeno total (0.158%) y presencia de potasio (0.037). Le siguen el suelo de matorral, pastizal, y por último, el tratamiento de playa con 0.07% de materia orgánica, 0.028% de nitrógeno total y 0.020 mg de potasio.

En todos los suelos el fósforo asimilable no fue detectable, y el pH fluctuó entre 8.72 (playa) a 7.83 (selva). Por otro lado, los resultados indicaron que el calcio es el catión que más fluctúa entre tratamientos presentándose para la selva valores de 0.90, mientras que para el resto de los tratamientos fluctúa entre 5.54 (playa) y 6.16 (matorral). En general, para los demás parámetros la variación entre tratamientos fue mínima.

TRATAMIENTOS	PH	MATERIA	NITROGENO	P	% CARBONHA- TOS	CATIONES	INTERCAMBIABLES		
	(H ₂ O)	ORGANICA	Total	ASIMILABLE			Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺⁺
	±2.5	%	%	PPM					
SELVA	7.83	3.67	0.158	NO DETECTABLE	17.13	0.98	0.263	0.037	0.037
MATORRAL	8.05	0.39	0.085	NO DETECTABLE	19.35	6.16	0.383	0.029	0.020
PASTIZAL	8.69	0.14	0.028	NO DETECTABLE	20.46	5.74	0.455	0.040	0.015
PLAYA	8.72	0.07	0.028	NO DETECTABLE	19.05	5.54	0.285	0.012	0.020

Tabla 16 Analisis fisico-quimicos de los distintos tratamientos de suelo donde se presentan los diferentes parametros evaluados.

6.2 RESULTADOS DE CAMPO

9.2.1 Caracterización de Microambientes.

a) Luz

Es necesario mencionar que los resultados que se presentan de radiación son valores instantáneos puntuales.

La figura 28 muestra los resultados de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en los distintos sitios de estudio (selva, matorral cerrado, matorral abierto y pastizal), durante la marcha realizada el 14 de marzo de 1992.

En ella se observa que los valores que en el sitio abierto (pastizal) se presentan los valores más altos de RFA. Las intensidades máximas de RFA registradas en este ambiente son alrededor de ($2000 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$), en un rango de horas entre las 12:00 y las 15:00 hrs.). El ambiente que le siguió en orden descendente en cuanto a valores de RFA fue el de matorral abierto presentando los valores máximos de radiación que varían entre los 750 y 850 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ de las 12:00 y las 15:00hrs.

El matorral cerrado y la selva presentaron valores más bajos de RFA que las presentadas en los ambientes de pastizal y matorral abierto. En el matorral cerrado durante las horas de máxima iluminación (de 12:00 a 15:00) se presentan valores entre los 400 y 500 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$, mientras que, en las selvas a esta misma hora se presentan valores máximos entre los 20 y 30 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$.

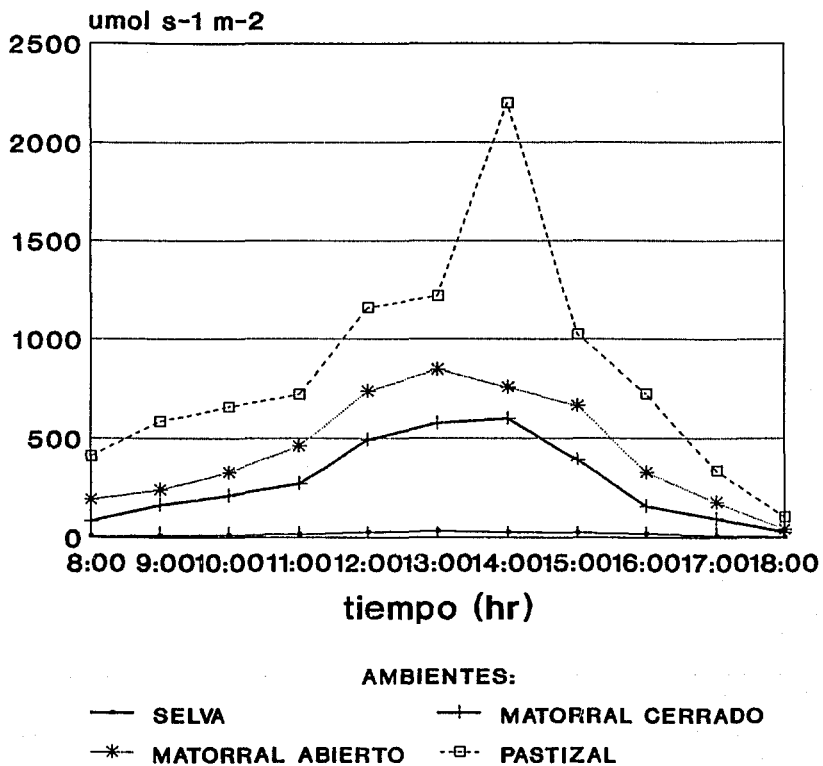


Figura 28. valores de RFA para los cuatro ambientes de trabajo durante un día (marzo- 1992).

EPOCA DE SECAS (8-MAYO-1998)

AMBIENTES	T° MAXIMA		T° MINIMA		H MAXIMA (%)	H MINIMA (%)
	Suelo	Aire	Suelo	Aire		
SELVA	27.5	28	24	18	58	50
MATORRAL CERRADO	30.6	30	24	16	54	47
MATORRAL ABIERTO	35.2	33	24.8	16	50	35
PASTIZAL	64.2	35	23.2	15	50	39

EPOCA DE LLUVIAS (8-MAYO-1998)

AMBIENTES	T° MAXIMA		T° MINIMA		H MAXIMA (%)	H MINIMA (%)
	Suelo	Aire	Suelo	Aire		
SELVA	26	25	21	18	99	68
MATORRAL CERRADO	29.7	26	22	18	87	66
MATORRAL ABIERTO	30.7	28	24.3	16	83	60
PASTIZAL	48	30	27.7	15	80	56

EPOCA DE NORTES (8-MAYO-1998)

AMBIENTES	T° MAXIMA		T° MINIMA		H MAXIMA (%)	H MINIMA (%)
	Suelo	Aire	Suelo	Aire		
SELVA	24	23	21	16	68	52
MATORRAL CERRADO	22.5	25	16.5	14	60	53
MATORRAL ABIERTO	30.6	28	19	14	60	50
PASTIZAL	37.5	32	18.5	12	55	45

Tabla 17 Valores maximos y minimos de la temperatura del aire/suelo y humedad relativa del aire, en los cuatro ambientes de trabajo: selva, matorral abierto, matorral cerrado y pastizal, en tres epocas diferentes.

b) Temperatura y Humedad relativa del aire

La Tabla 17 presenta los valores máximos y mínimos de temperatura del suelo en la superficie para cada época en cada uno de los ambientes de estudio, así como los valores máximos y mínimos de humedad relativa del ambiente, en cada uno de los ambientes para las tres épocas de estudio.

En las figuras 29, 30 y 31 se observa el comportamiento de la temperatura del suelo para cada ambiente en las tres épocas (secas, lluvias y nortes). Se observa que la temperatura más alta durante el día se registró en la época de secas en el ambiente de pastizal, tanto del suelo como del aire (58°C y 35°C respectivamente), y fue en este ambiente donde se presentaron en todas las épocas del año los más altos valores.

En el matorral abierto la temperatura tanto del aire como del suelo varía de acuerdo con la época del año; en la época de secas se presentan los valores más altos, y en "nortes" y lluvias no varía mucho a lo largo del día en el que se realizaron las mediciones.

En los ambientes de matorral cerrado y selva, los valores de temperatura fluctúan menos en todas las épocas del año.

Los valores de humedad relativa del aire se presentaron en relación inversa a los de la temperatura, ya que fue en el pastizal donde se presentaron los valores más bajos durante todas las épocas del año, mientras que la selva y el matorral cerrado presentaron los valores más altos de este parámetro (Fig. 32,33 y 34).

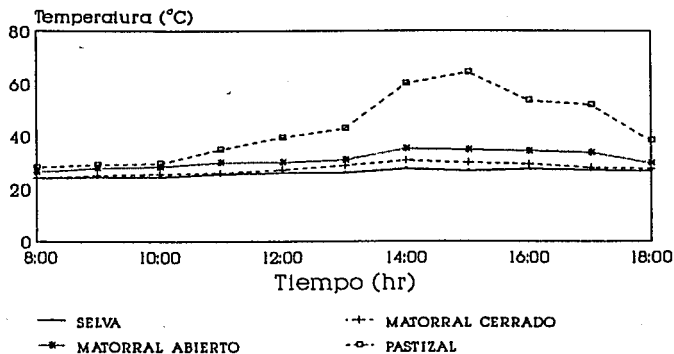


Figura 29 Valores de temperatura del suelo en los cuatro ambientes de trabajo para la época de secas (9 mayo 1990).

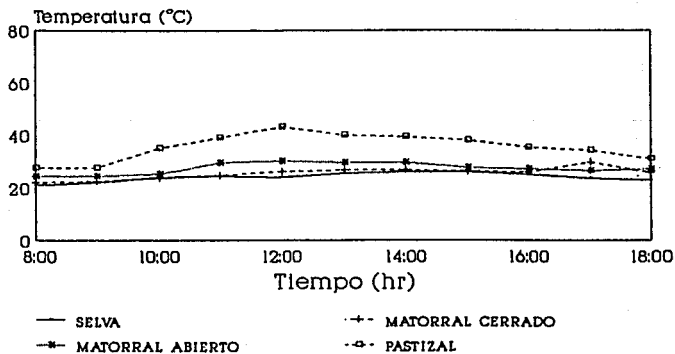


Figura 30 Valores de temperatura del suelo en los cuatro ambientes de trabajo para la época de lluvias (12 sept. 1990)

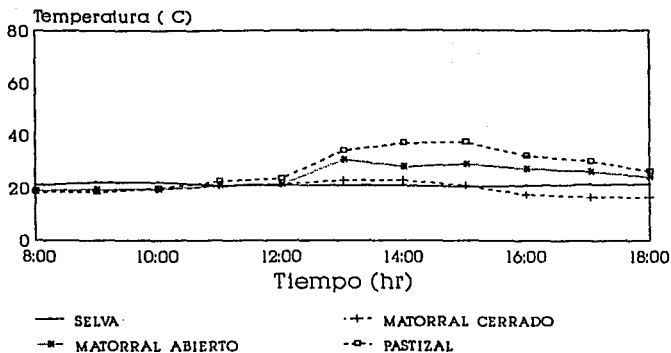


Figura 31 Valores de temperatura del suelo en los cuatro ambientes de trabajo para la época de nortes (6 enero 1990) .

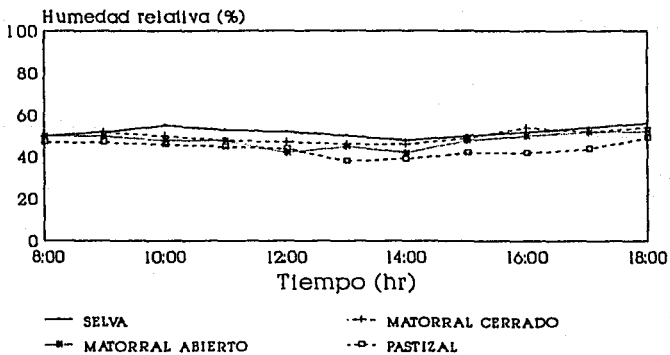


Figura 32 Valores de humedad relativa de del aire en los cuatro ambientes de trabajo para la época de secas(9 mayo 1990)

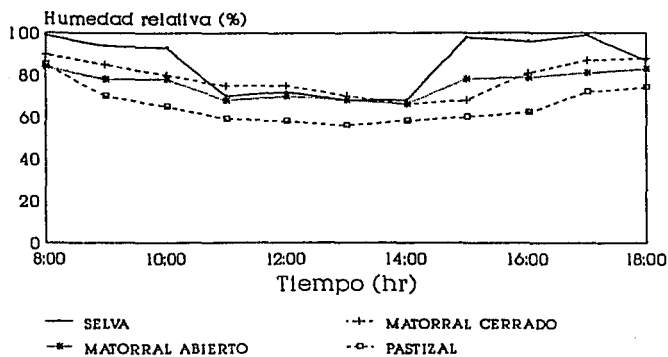


Figura 33 Valores de humedad relativa de del aire en los cuatro ambientes de trabajo para la época de lluvias- mayo 1990

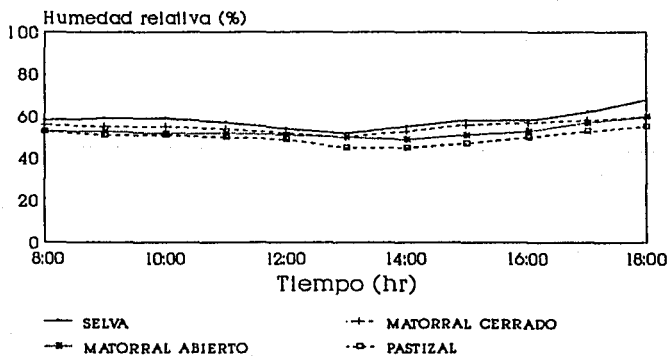


Figura 34 Valores de humedad relativa de del aire en los cuatro ambientes de trabajo para la época de nortes (6 enero 90)

El ambiente que presentó las fluctuaciones más altas de temperatura y humedad relativa en un día fue el pastizal (de 18.5 a 64.2°C) (39 a 80% de humedad relativa), y el ambiente que presentó las condiciones ambientales más estables fué la selva .

6.2.2 Crecimiento de las plántulas.

En el campo se evaluaron dos variables principalmente para conocer el crecimiento de las especies (altura y el peso seco). Así mismo, se utilizaron los resultados con dos enfoques diferentes para evaluar por un lado el efecto de los diferentes tratamientos de suelo en el crecimiento de las plántulas y, por otro lado, evaluar el efecto del ambiente (en el que se toma a la luz como el principal factor) en el crecimiento de las mismas. Por lo anterior, los resultados se describen a continuación desde cada uno de los enfoques anteriores para cada especie de estudio.

a) *Cedreia odorata*

i) Crecimiento en los distintos tipos de suelo en un mismo ambiente. (Efecto del tipo de suelo)

La Tabla 20 presenta los valores promedio de altura de las plántulas de *C. odorata* en cada tratamiento de suelo para cada uno de los ambientes de estudio.

Las fig. 35 A, B, C y D corresponden al comportamiento de crecimiento de las plántulas durante 100 días en los diferentes tratamientos de suelo (suelo de selva, suelo de matorral, suelo de pastizal y suelo de playa) en cada ambiente de trabajo (A: selva, B: matorral cerrado, C:matorral abierto y D: pastizal).

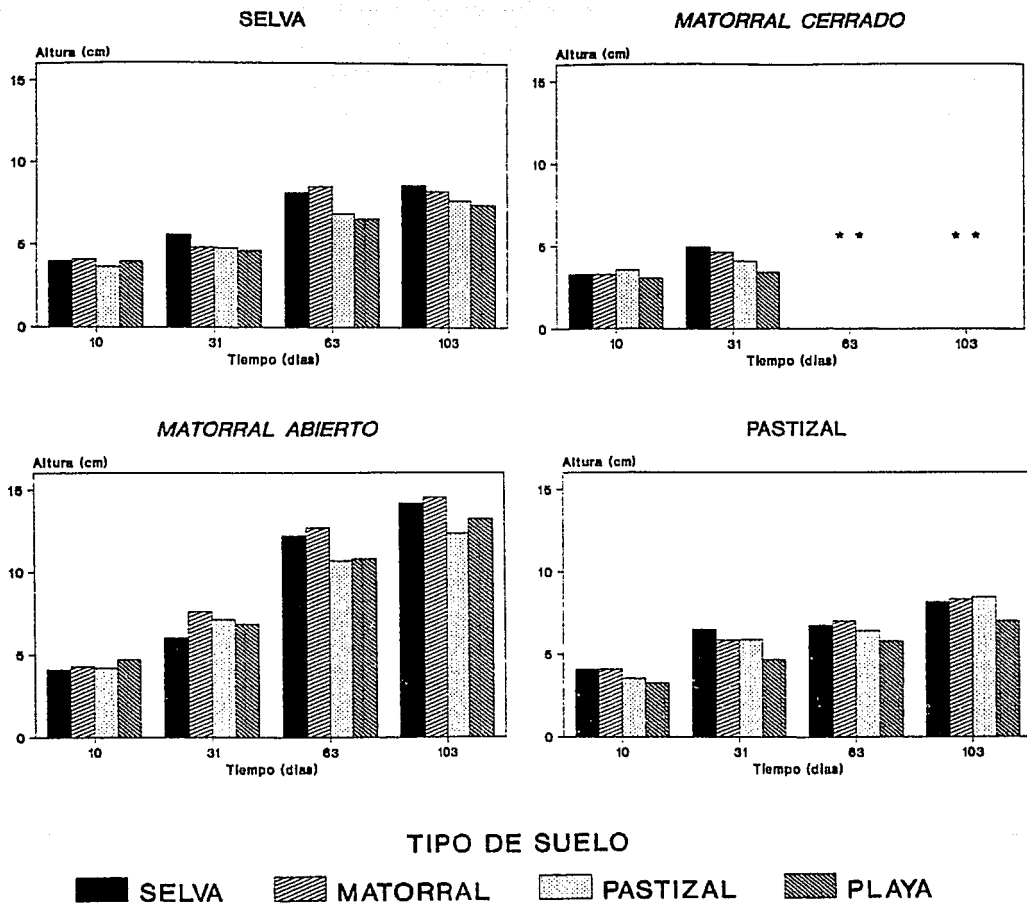


Figura 35 Crecimiento en altura de plántulas de *Cedrela odorata* en cuatro tratamientos de suelo colocados en los siguientes ambientes: A) Selva, B) Matorral Cerrado C) Matorral Abierto y D) Pastizal ($X \pm S$; $n = 10$).

Los análisis de varianza y prueba de Tukey aplicados al crecimiento en altura para los distintos tratamientos de suelo en un mismo ambiente indicaron que en las dos primeras cosechas no existen diferencias significativas ($p > 0.05$) entre tratamientos. En la tercer y cuarta cosecha, se presentaron diferencias ($p < 0.05$), sin embargo, la prueba de Tukey no diferenció tratamientos observándose sólo la tendencia a agruparse desde el suelo de playa con los valores más bajos hasta el suelo de selva en el otro extremo. En la cuarta cosecha, la prueba de Tukey reveló (aunque no se separaron) la tendencia a la formación de dos grupos: los suelos de playa y pastizal, que se parecen más entre sí, que los suelos de selva y matorral (Tabla 19).

ii) Crecimiento en los distintos ambientes de estudio por tipo de suelo (Efecto del ambiente)

Los valores promedio de altura de las plántulas en cada tipo de suelo por ambiente se presentan en la Tabla 20.

Las gráficas 36 A, B, C y D presentan el comportamiento del crecimiento en altura para cada ambiente en los distintos tipos de suelo, y permiten observar que el incremento en altura es significativamente mayor para el ambiente de matorral abierto en las últimas dos cosechas, en todos los tratamientos de suelo.

El análisis de varianza y la prueba de Tukey ($p < 0.05$) demostraron que sólo en la primer cosecha no hubo diferencias significativas entre ambientes. En las segunda cosecha, el ambiente de pastizal se separa significativamente ($p < 0.05$) del resto de los ambientes; mientras que, en las dos últimas cosechas se separaron todos los ambientes quedando el ambiente de pastizal con los valores más bajos de altura, en seguida el ambiente de selva y por último el ambiente de matorral abierto con los valores más altos (Tabla 19).

SUELO	COSECHA	A M B I E N T E			
		SELVA	MATORRAL ABIERTO	MATORRAL CERRADO	PASTIZAL
SELVA	1	4.04	4.06	3.36	4.07
	2	5.625	8.022	5.91	5.52
	3	8.85	12.25	*	7.88
	4	9.62	14.522	*	8.155
MATORRAL	1	4.04	4.06	3.36	4.07
	2	4.82	7.64	5.92	5.86
	3	8.542	11.714	*	7.24
	4	8.26	14.16	*	8.186
PASTIZAL	1	4.04	4.06	3.36	3.43
	2	4.78	7.15	6.237	5.89
	3	5.51	10.675	*	6.429
	4	7.69	13.591	*	8.463
PLAYA	1	4.07	4.7	3.2	3.24
	2	4.64	6.87	5.83	4.65
	3	5.61	10.51	*	5.81
	4	6.44	7.025	*	7.025

Tabla 18 Valores de altura (cm) para plántulas de *Cedrela odorata* por ambiente en cada uno de los tratamientos de suelo (Efecto del suelo),

* En el ambiente de matorral cerrado las plántulas murieron a partir de la tercer cosecha, en cada uno de los tratamientos de suelo, ya que este ambiente se inunda y permaneció así durante aproximadamente 3 meses.

COSECHA	F ANALISIS DE VARIANZA	P (NIVEL DE SIGNIFICANCIA)	PRUEBA DE TUKEY (< P<0.05)
1	A= 1.433	0.1395	FLAYA PASTIZAL NATORRAL SELVA
	B= 1.404	0.3517	PASTIZAL NAT.CERRADO NAT.ABIERTO SELVA
	C= 0.0219008	<0.05	
2	A= 1.266	0.0764	FLAYA PASTIZAL NATORRAL SELVA
	B= 53.233	0.0000	PASTIZAL NAT.CERRADO NAT.ABIERTO SELVA
	C= 3.985	>0.05	
3	A= 5.055	0.0321	FLAYA PASTIZAL NATORRAL SELVA
	B= 63.174	0.0000	PASTIZAL SELVA NAT. ABIERTO
	C= 6.5491	P<0.05	
4	A= 5.779	0.0211	FLAYA SELVA PASTIZAL NATORRAL
	B= 113.887	0.0000	PASTIZAL SELVA NAT. ABIERTO
	C= 5.1140	P<0.05	

Tabla 19 Se presenta la F del analisis de varianza obtenidos entre suelos (4), entre ambientes (3) y la F de la interaccion entre ambos factores (12), así como la prueba de Tukey (P<0.05) para cada factor en las cuatro cosechas para plántulas de *Cedrela odorata*.

AMBIENTE	COSECHA	S U E L O			
		SELVA	MATORRAL	PASTIZAL	FLAYA
SELVA	1	4.04	4.04	4.04	4.07
	2	5.825	4.82	4.78	4.64
	3	6.85	6.542	5.51	5.61
	4	9.62	6.56	7.65	6.44
MATORRAL ABIERTO	1	4.06	4.06	4.06	4.7
	2	6.022	7.64	7.15	6.87
	3	12.25	11.714	10.675	10.51
	4	14.522	14.16	13.531	11.36
MATORRAL CERRADO	1	3.36	3.36	3.36	3.3
	2	5.91	5.92	6.237	5.85
	3	*	*	*	*
	4	*	*	*	*
PASTIZAL	1	4.07	4.07	3.43	3.14
	2	6.32	5.88	5.89	4.65
	3	7.88	7.34	6.429	5.31
	4	8.155	6.186	6.463	7.933

Tabla 20 Valores de altura (cm) para *Cedrela odorata* por tipo de suelo en cada uno de los ambientes de estudio (Efecto de la luz).

* El ambiente de matorral abierto se inundó a partir del 19 de agosto de 1990 y permaneció así durante aproximadamente cinco meses y las plantas murieron por lo que no se tiene registro en este ambiente a partir de la tercer cosecha.

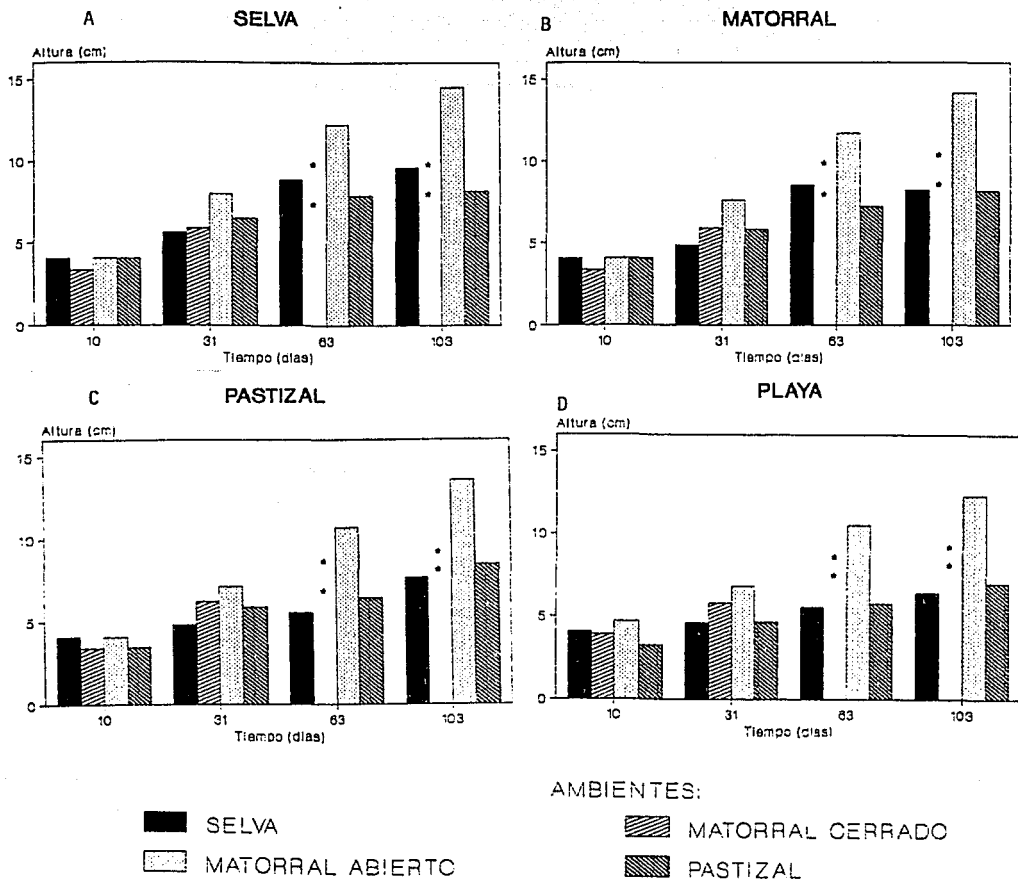


Figura 36. Crecimiento en altura de plántulas de *Cedrela odorata* colocadas en cuatro ambientes diferentes. La gráfica A muestra los resultados obtenidos en los cuatro ambientes para el suelo de selva, la B para el suelo de matorral, la C para el suelo de pastizal y el D para el suelo de playa.

Es importante señalar que a partir de la segunda cosecha, el ambiente de matorral cerrado se inundó y permaneció así por varios meses, y ya que las plántulas murieron, no se pudo comparar en las siguientes cosechas.

iii) Tasas relativas de Crecimiento

Las tasas de crecimiento se obtuvieron utilizando los datos de peso seco obtenidos de la cosecha inicial y final y los valores obtenidos se presentan en la Tabla 21.

La tasa relativa de crecimiento promedio (TRC) mayor entre los ambientes se presentó en el ambiente de matorral abierto (1.8399), la cual representa hasta 2.5 veces más el valor que en el resto de los ambientes, enseguida el ambiente de selva (0.71462), y por último el ambiente de pastizal con una TRC de 0.601739.

En los tratamientos de suelo, las TRC fueron mayores para el suelo de matorral (0.82580), siguiendo en orden descendiente el de selva (0.82390), pastizal (0.0.81813) y por último el suelo de playa (0.81733).

b) *Enterolobium cyclocarpum*

i) Crecimiento en los distintos tipos de suelo en un mismo ambiente (Efecto del tipo de suelo)

Los valores promedio de altura observados en cada uno de los ambientes por tipo de suelo para plántulas de *E. cyclocarpum* se presentan en la Tabla 22.

Las fig. 37 A, B, C y D presentan las tendencias del crecimiento en altura para el caso de plántulas de *E. cyclocarpum* creciendo en diferentes tipos de suelo colocados en los distintos ambientes (A:selva, B: matorral cerrado, C:matorral abierto y D: pastizal). Las puebas estadísticas

A

TRATAMIENTO	TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO r (99° día ⁻¹)
SELVA	0.014620
MATORRAL CERRADO	*
MATORRAL ABIERTO	0.039918
PASTIZAL	0.021739

B

TRATAMIENTO	TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO r (99° día ⁻¹)
SELVA	0.023904866
MATORRAL	0.025806296
PASTIZAL	0.0131305
PLAYA	0.017333785

Tabla 21 Tasas relativas de crecimiento finales para cada uno de los ambientes de estudio (A) y para cada uno de los tratamientos de suelo (B), en plántulas de Cedrela odorata.

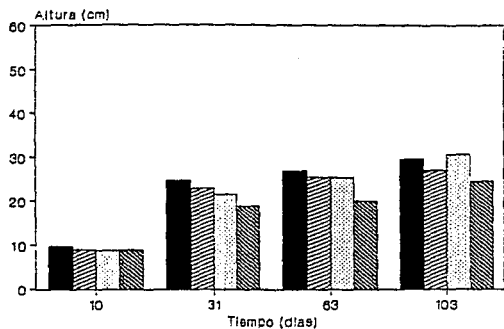
* Debido a que el matorral cerrado permaneció inundado durante algunos meses y las plántulas murieron, no se realizó la última cosecha y no se pudo sacar la tasa relativa de crecimiento para este ambiente.

AMBIENTE	COSECHA	S U E L O			
		SELVA	MATORRAL	PASTIZAL	PLAYA
SELVA	1	7.92	10.49	7.96	7.66
	2	20.31	24.862	16.68	13.338
	3	25.3	28.186	25.357	20.07
	4	27.114	20.77	32.75	21.61
MATORRAL ABIERTO	1	10.52	9.06	8.84	9.19
	2	27.7	27.278	18.866	16.537
	3	42.111	32.688	36.575	30.71
	4	52.75	48.757	57.8	49.3
MATORRAL CERRADO	1	10.232	9.28	9.472	8.62
	2	23.1	25.97	20.45	15.133
	3	*	*	*	*
	4	*	*	*	*
PASTIZAL	1	9.52	9.17	8.51	9.22
	2	12.356	10.81	9.35	9.46
	3	14.35	16.94	15.4	10.71
	4	20.74	19.76	17.97	13.666

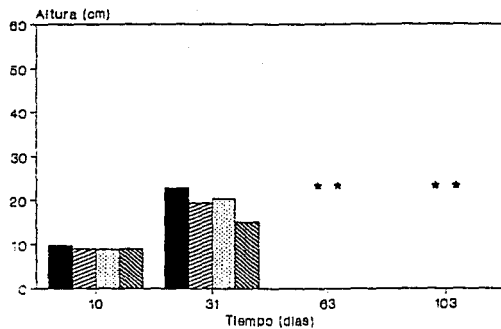
Tabla 22 Valores de altura (cm) para *Enterolobium cyclocarpum* por tipo de suelo en cada uno de los ambientes de estudio.

* El ambiente de matorral cerrado se inundó a partir del 19 de Agosto de 1990 y permaneció así durante aproximadamente cinco meses y las plántulas murieron por lo que no se tiene registro en este ambiente a partir de la tercer cosecha.

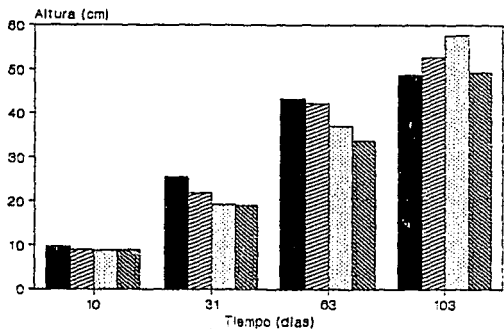
SELVA



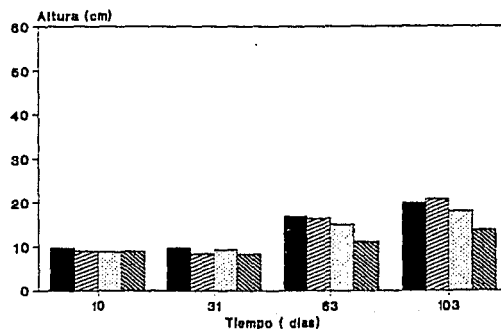
MATORRAL CERRADO



MATORRAL ABIERTO



PASTIZAL



TIPOS DE SUELO

SELVA
 MATORRAL
 PASTIZAL
 PLAYA

Figura 37. Crecimiento en altura de plántulas de *Enterolobium cyclocarpum* en cuatro tratamientos de suelo, colocados en los siguientes ambientes: A) Selva B) Matorral Cerrado, C) Matorral abierto y D) pastizal .

(ANOVA y Prueba de Tukey) mostraron que en la primera y segunda cosecha no existieron diferencias significativas ($p > 0.05$). Mientras que, en la tercer y cuarta cosecha se presentaron diferencias significativas ($p < 0.005$), entre tratamientos: sin embargo, la prueba de Tukey no detectó diferencias entre ningún tratamiento, en ambas cosechas sólo se presenta la tendencia a agrupar los suelos de playa, pastizal y matorral por un lado, y el de selva por otro (Tabla 23).

ii) Crecimiento en los distintos ambientes de estudio por tipo de suelo (Efecto del ambiente)

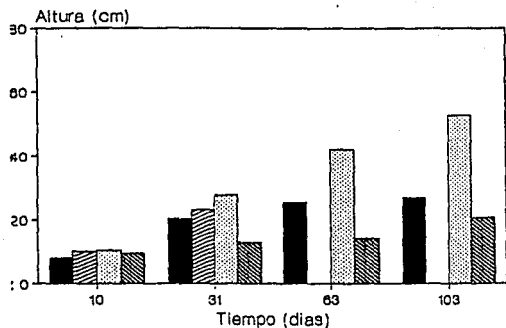
La Tabla 24 presenta los datos promedio de altura de las plántulas de *E. cyclocarpum* por ambiente para cada uno de los tratamientos de suelo.

La Figura 38 A,B,C y D presenta los valores de crecimiento en altura para cada uno de los ambientes de estudio en los distintos tratamientos de suelo: A) Selva, B) Matorral, C) Pastizal y D) Playa.

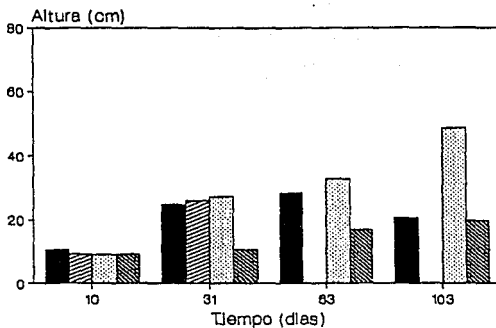
En esta gráfica, se puede observar que en la primer cosecha todos los tratamientos son iguales (no existen diferencias significativas), de la segunda cosecha en adelante se presentan diferencias significativas. En la segunda cosecha, se presentan diferencias entre el ambiente de pastizal (que presenta los valores más bajos de altura), el ambiente de selva que le sigue en orden ascendente, y por últimos, vemos que estos difieren de los ambientes de matorral cerrado y abierto que conforman un grupo sin una diferencia significativa entre ellos y presentan los valores más altos.

En la tercer y cuarta cosecha, se observa que el ambiente que presenta siempre los valores más pequeños de altura es el de pastizal, siguiendo el ambiente de selva que difiere del anterior significativamente, y por último, el ambiente de matorral abierto que presentó los valores más altos en las últimas tres cosechas (Tabla 23).

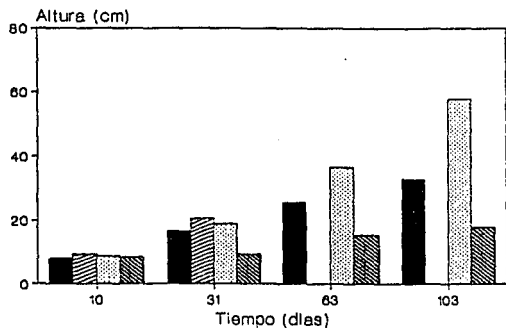
SELVA



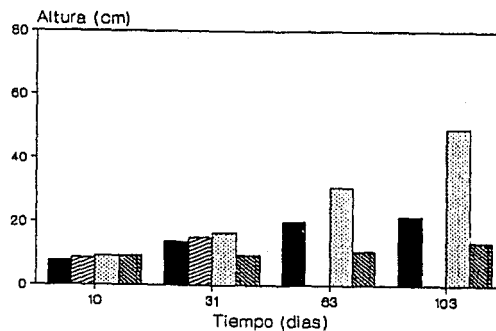
MATORRAL



PASTIZAL



PLAYA



TIPO DE AMBIENTE:

■ SELVA

▨ MATORRAL CERRADO

▩ MATORRAL ABIERTO

▧ PASTIZAL

Figura 38. Crecimiento en altura de plántulas de *Enterolobium cyclocarpum* colocadas en cuatro ambientes diferentes. La gráfica A muestra los resultados obtenidos en los cuatro ambientes para el suelo de selva, la B para el suelo de matorral, la C para el suelo de pastizal y el D para el suelo de playa.

COSECHA	F ANALISIS DE VARIANZA	P (NIVEL DE SIGNIFICANCIA)	PRUEBA DE TUKEY (P<0.05)
1	A= 0.763	0.5179	PLAYA PASTIZAL MATORRAL SELVA
	B= 1.371	0.2139	PASTIZAL MAT.CERRADO SELVA MAT. ABIERTO
	C= 1.920773	P>0.05	
2	A= 4.559	0.0865	PLAYA PASTIZAL MATORRAL SELVA
	B= 122.327	0.0000	PASTIZAL SELVA MAT.CERRADO MAT.ABIERTO
	C= 3.062	P<0.05	
3	A= 5.055	0.0121	PLAYA PASTIZAL MATORRAL SELVA
	B= 202.380	0.0000	PASTIZAL SELVA MAT. ABIERTO
	C= 4.2211	P<0.05	
4	A= 7.253	0.0032	PLAYA MATORRAL PASTIZAL SELVA
	B= 265.899	0.0000	PASTIZAL SELVA MAT. ABIERTO
	C= 3.0170	P<0.05	

Tabla 23 Se presenta la F del analisis de varianza obtenidos entre suelos (A), entre ambientes (B) y la F de la interaccion entre ambos factores (C); así como la prueba de Tukey (p<0.05) para cada factor en las cuatro cosechas para plántulas de *Enterolobium cyclocarpum*.

SUELO	COSECHA	A M B I E N T E			
		SELVA	MATORRAL ABIERTO	MATORRAL CERRADO	PASTIZAL
SELVA	1	7.92	10.52	10.232	9.52
	2	20.31	27.7	23.1	12.956
	3	25.3	42.111	*	14.35
	4	27.114	52.75	*	20.74
MATORRAL	1	10.49	9.06	9.26	9.17
	2	24.862	27.278	25.37	10.81
	3	20.186	32.688	*	16.94
	4	20.77	48.757	*	19.76
PASTIZAL	1	7.96	8.84	9.472	8.84
	2	16.68	13.366	20.45	18.866
	3	25.357	36.575	*	36.575
	4	32.75	57.8	*	57.8
PLAYA	1	7.66	9.19	8.62	9.22
	2	13.838	16.557	15.133	9.46
	3	20.07	30.71	*	10.71
	4	21.61	49.3	*	13.666

Tabla 24 Valores de altura (cm) para plantulas de *Enterolobium cyclocarpum* en cada uno de los tratamientos de suelo, colocados en cuatro ambientes de trabajo.

* En el ambiente de matorral cerrado las plantulas murieron apartir de la tercer cosecha, en cada uno de los tratamientos de suelo, ya que este ambiente se inundo y permanecio asi durante aproximadamente 5 meses.

iii) Tasas relativas de Crecimiento.

Al igual que en *Cedrela odorata* las tasas relativas de crecimiento promedio por ambiente fueron mayores para el ambiente de matorral abierto (1.0309), continuando el ambiente de selva (0.61411), y por último el ambiente de pastizal (0.32046) que presentó los valores más bajos en la tasa relativa de crecimiento (Tabla 25).

En los tratamientos de suelo, las TRC fueron muy parecidas entre sí. Sin embargo, el suelo que presentó los valores más altos fue el de selva (0.64478), siguiendo el de matorral (0.64321), pastizal (0.62282) y los valores más bajos los presentó el suelo de playa (0.62865).

A

TRATAMIENTO	TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO r (99^{-1} dia^{-1})
SELVA	0.614111
MATORRAL CERRADO	*
MATORRAL ABIERTO	1.338942
PASTIZAL	0.320469

B

TRATAMIENTO	TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO r (99^{-1} dia^{-1})
SELVA	0.654788518
MATORRAL	0.64321784
PASTIZAL	0.62282687
PLAYA	0.618658269

Tabla 25 Tasas relativas de crecimiento promedios para cada uno de los ambientes de estudio (A) y para cada uno de los tratamientos de suelo (B), en plantulas de *Enterolobium cyclocarpum*.

* Debido a que el matorral cerrado permanecio inundado durante algunos meses, las plantulas murieron y no se realizo la ultima cosecha por lo que no se pudo sacar la IRC para este ambiente.

7. DISCUSION

a) Crecimiento de plántulas en condiciones de Invernadero

De acuerdo con los resultados obtenidos mediante los análisis de varianza, se pone en evidencia que ambas especies (*Cedrela odorata* y *Enterolobium cyclocarpum*) tienen la capacidad de responder diferencialmente a una variación de los recursos luz y nutrimentos. Esta respuesta está relacionada con la capacidad que tienen las plantas de llevar a cabo ajustes plásticos en el tamaño, distribución y morfología de sus partes, ante cambios en la concentración de recursos, tal como lo mencionan Crick y Grime, (1987); Grime et al. (1986); Jackson y Caldwell, (1989); Cambell et al. (1991), entre otros.

Los resultados de invernadero indican que el crecimiento en altura y pesos seco en ambas especies responde a un contenido diferencial en la concentración de nutrimentos (cuando estas diferencias existen) presentes en cada uno de los tratamientos donde crecieron las plántulas.

Analizando los valores obtenidos mediante el análisis de varianza y prueba de Tukey, se puede observar que el crecimiento (en altura y peso seco) en ambas especies no difiere entre los tratamientos de playa, pastizal y matorral durante todo el tiempo que duró el experimento. Lo anterior, se puede atribuir a que los suelos de dunas costeras se caracterizan entre otras cosas por presentar baja disponibilidad de nutrimentos (Willis y Yemm, 1961; Van der Valk, 1977; Drawe et al., 1981; Erenfeld, 1990) y como se observa en la tabla 16 el contenido de nutrimentos en estos tratamientos es muy similar, sobre todo en lo que respecta a

Nitrogéno, Fosfóro y Potasio, que son los los nutrimentos que en mayor medida limitan el crecimiento de las plantas en las dunas (Pemadasa y Lovell, 1974; Ernst, 1983; Kachi e Hirose, 1983; Erenfeld, 1990); y por lo tanto, las plántulas de ambas especies no pudieron responder ante esas variaciones tan pequeñas. Estos resultados concuerdan con los de otros autores (Valverde, 1992; Pisanty y García-Aguirre (manuscrito); Moreno-Casasola y Vázquez (en preparación)), en los cuales se reportan valores similares en el contenido de nutrimentos en suelos de la misma zona de estudios. Valverde (1992) reporta que no existen diferencias significativas en la concentración de nutrimentos entre los suelos de las zonas : playa móvil, semimóvil y estabilizada del sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha, Ver.

Sin embargo, es importante mencionar que entre este grupo de tratamientos (playa, pastizal y matorral), y los tratamientos de selva y nutrimentos si existieron diferencia significativas (Tabla 5,6,11 y 12), siendo mayor el crecimiento en el tratamiento de selva que en el de nutrientes. Es necesario hacer notar que nosotras esperabamos que el crecimiento más alto se presentaría en el tratamiento de nutrimentos al contar con todos los elementos necesarios para el crecimiento vegetal (Hogland, 1980): sin embargo, fue en el suelo de selva donde se presentaron los valores más altos de crecimiento (altura y peso seco).

Una posible explicación al respecto, puede estar relacionada con la concentración (20%) de la solución nutritiva con la que fueron regadas durante el experimento, ya que esta concentración fue elegida por su utilización en otros experimentos, y muy probablemente fue muy baja, ya que actualmente se utiliza a una concentración del 90% (Valverde, 1992; Pérez, (en preparación). Por otro lado, también es importante tener en cuenta que el suelo de selva (con respecto a los otros tratamientos de suelo de dunas) presentó los valores más altos en todos los parámetros cuantificados, entre

ellos la materia orgánica, nitrógeno, fósforo y potasio, y muy probablemente una mayor cantidad de fauna descomponedora, así como la posible presencia de micorrizas que en conjunto estimularon más el crecimiento de las plántulas en este tratamiento.

Las ecuaciones ajustadas a los valores de crecimiento en biomasa para ambas especies corresponden a un modelo del tipo exponencial ($y = be^{-ax}$) (Tabla 7 y 13), lo cual concuerda con lo planteado por (Richards, 1969; Hunt, 1978, 1982; entre otros): el crecimiento en peso, superficie, volumen, y longitud de una plántula sigue un curso exponencial a través del tiempo, ya que éste constituye un sistema meristemático continuo en el que se dan iguales divisiones celulares a intervalos regulares de tiempo, de manera que los modelos de crecimiento de la forma ($y = be^{-ax}$) resultan los más apropiados, siendo la Tasa Relativa de Crecimiento Total (TRCT) la pendiente de la curva descrita por estos modelos.

Los valores de (TRCT) obtenidos mediante los modelos de crecimiento indicaron que en ambas especies el crecimiento siempre fue mayor en el tratamiento de selva, en seguida en el tratamiento de nutrimentos, y posteriormente, en los tratamientos de matorral, pastizal y playa, respectivamente; por lo que estos resultados concuerdan con los anteriormente descritos.

Sin embargo, al comparar ambas especies *Cedrela odorata* presenta (TRCT) más grandes que *Enterolobium cyclocarpum* inclusive también en lo que respecta a las tasas relativas de crecimiento promedio (TRC) por cosecha (Fig. 14 y 22), en donde inclusive *Enterolobium cyclocarpum* presentó tasas negativas.

La tasa relativa de crecimiento (TRC), sirve para estimar la eficiencia diaria en la construcción de biomasa nueva en función de la biomasa presente (Hunt, 1978). Una tasa negativa de crecimiento implica pérdida de biomasa, la cual se puede

explicar sólo por caída o ruptura de partes, o debido al ajuste fisiológico que se relaciona con la pérdida de peso a causa de la actividad respiratoria que resultó ser mayor a la ganancia por la actividad fotosintética. Estas razones, entre otras, explican la presencia de tasas relativas de crecimiento promedio para *E. cyclocarpum*.

Algunos autores (Grime y Hunt, 1975; Hunt, 1982; Whitmore y Bowen, 1983, entre otros) han mencionado que se puede hablar de que especies con semillas grandes presentan (TRC) pequeñas, y por el contrario, aquellas especies que presentan semillas pequeñas tienden a tener (TRC) altas. Los resultados anteriores pueden explicarse en base a lo anterior, ya que *Enterolobium cyclocarpum* es un leguminosa que presenta semillas de aproximadamente 2.3 cm de largas por 1.5 cm de anchas (parecidas a una haba); mientras que *Cedreja odorata* presenta semillas aladas de aproximadamente 1.5 cm incluyendo el ala (Pennigton y Sarukhan, 1968); conteniendo estas mucho menos material de reserva en sus cotiledones que las de *E. cyclocarpum*. Debido a lo anterior, se explica el hecho de que *C. odorata* presente valores más altos de TRCT y TRC que *E. cyclocarpum*.

Los resultados observados entre los patrones de asignación de biomasa en ambas especies muestra que cada una de ellas, asigna de manera diferente la biomasa a cada uno de sus órganos: tallo, raíz y hojas (Figuras 15-19 y 23-27). En ambas especies (aunque de una manera mucho más marcada en *Enterolobium cyclocarpum*) se presenta una mayor asignación de biomasa a raíces en los tratamientos de playa, pastizal y matorral (suelos pobres), y una mayor asignación a la parte aérea (tallo y hojas) en los tratamientos de selva y nutrimentos durante todo el experimento. Estos resultados sugieren que ambas especies son capaces de responder a la variación de nutrimentos modificando la distribución de su biomasa.

Esta respuesta se esperaba de acuerdo a lo propuesto por algunos autores como: Donald (1958), Davidson (1969), Hunt (1970), Mahmoud y Grime (1976), Chapin (1980), Reader and Best, (1989), que mencionan que la tendencia de las plantas que se encuentran en ambientes pobres en nutrientes es generar un sistema radicular mayor en biomasa que la parte aérea (tallos y hojas), ya que con ello se incrementa la posibilidad de captura de los paquetes de nutrientes presentes en el suelo de manera discontinua; mientras que las que crecen en un suelo con alta disponibilidad de nutrientes tienden a asignar más a la parte aérea, con lo que logran tasas de fotosíntesis más rápidas.

Es necesario mencionar que aunque en los tratamientos de selva y nutrientes se presentó mayor asignación a la parte aérea en ambas especies, que difieren en cuanto a la asignación de biomasa a tallo u hojas. *Enterolobium cyclocarpum* presenta en el tiempo una asignación diferencial a tallo u hojas, mientras que en *Cedrela odorata* presentó durante todo el tiempo que duró el experimento una mayor asignación a hojas.

Cedrela odorata y *Enterolobium cyclocarpum* son especies secundarias tardías (sensu Humbell y Foster, 1986) de las selvas, por lo que se les encuentra usualmente como parte importante de la vegetación secundaria de selvas. *Enterolobium cyclocarpum* es comúnmente encontrado en áreas de cultivo como árbol de sombra o bien, presente en áreas perturbadas de caminos y veredas (Pennington y Sarukhan, 1968; Defresne, 1982; Janzen, 1983). Al existir tales diferencias entre estas dos especies es posible pensar que *Cedrela odorata* asigna más biomasa a hojas como una estrategia de la especie a la captura de luz en los distintos ambientes con lo que llega a tener un mayor y más rápido crecimiento, tanto en altura como en biomasa, con respecto a otras especies que la pueden sombrear o pueden competir con ella, por lo que podemos decir que *C.odorata* es una competidora más hábil que *E. cyclocarpum* en ambientes no saturados.

En resumen, podemos decir que en condiciones controladas

de invernadero el aumento en la disponibilidad de nutrimentos produce una respuesta plástica que consiste en un aumento en la altura, incremento en peso seco y, por lo tanto, tasas relativas de crecimiento más grandes; así como también una respuesta diferencial en la asignación de biomasa a los diferentes órganos de las plántulas.

b) Microclima .

Los valores sobre la variación diurna de la radiación solar, temperatura y humedad relativa ponen en evidencia la existencia de una alta heterogeneidad microclimática entre los diferentes ambientes del sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha.

Es necesario tener siempre en cuenta que los valores de radiación que se obtuvieron son instantáneos por lo que sólo reflejan el patrón diurno de variación de la luz en cada uno de los ambientes, pero no la cantidad de radiación neta recibida en un día. Además que, por problemas técnicos esta medición sólo se realizó durante un día (15 Marzo 1992, el cual podría considerarse como un típico día de la época nublada) por lo que no podemos hablar de las diferencias de radiación entre épocas.

Sin embargo, teniendo en cuenta lo mencionado anteriormente, los resultados concuerdan con lo esperado y con lo reportado en otros trabajos que hacen referencia a la variación lumínica en sitios con diferente grado de cobertura vegetal (Oosting y Billings, 1942; Oosting, 1951; Coombe, 1957; Bell y Rose, 1981; Bjorkman, 1981). Encontrándose que en la zona de estudio existe un gradiente de radiación desde las zonas con mayor cobertura vegetal (que presentan valores bajos de radiación), hasta las zonas abiertas (donde se obtuvieron los valores más altos de radiación a lo largo del día), quedando el gradiente de la siguiente manera: selva, matorral cerrado, matorral abierto y pastizal (de menor a mayor radiación incidente, respectivamente).

La radiación que incide en un sitio determinado influye de

manera importante sobre otros factores ambientales del sitio tales como la humedad del aire, humedad del suelo y temperatura (Daubenmire, 1967). Los resultados mostraron que las fluctuaciones en cualquier época de año, de humedad relativa del aire, temperatura del aire y del suelo (fig. 29-34) fueron mayores en el sitio abierto (pastizal), donde la intensidad y duración de la luz en el día es mayor; además de mostrar también que estas fluctuaciones disminuyen conforme aumenta la cobertura vegetal, por lo que puede decirse que esta cobertura vegetal actúa atenuando las fluctuaciones de temperatura (aire/suelo) y humedad relativa presentes en sitios abiertos.

En general, el rango de variación de estos parámetros siempre fue mayor en la época de secas, lo cual se relaciona directamente con el mayor nivel lumínico; pero también probablemente con una mayor circulación del aire; provocada por la pérdida de follaje de muchos árboles de los sitios de estudio.

c) Crecimiento de plántulas en condiciones naturales

Los resultados de crecimiento en condiciones naturales reflejaron que existen diferencias significativas de crecimiento en altura entre los tratamientos de suelos. Sin embargo, la prueba de Tukey no fue lo suficientemente robusta para reflejar diferencias entre tratamientos. Esto podría deberse a que las diferencias son tan pequeñas, que se son muy difíciles de detectar por esta prueba.

Estos resultados sugieren que el contenido de nutrimentos disponibles para las plántulas en cada uno de los tratamientos de suelo están influenciando el crecimiento de las plántulas, pero este efecto queda enmascarado por el efecto del ambiente donde crecieron las plántulas el cual influyó en gran medida

el crecimiento de las plántulas.

Como se mencionó en la sección de antecedentes, en el medio ambiente existen muchos factores y recursos, que están influyendo en la sobrevivencia y crecimiento de las plántulas; sin embargo, este estudio se basó en tomar a la luz presente en cada ambiente de trabajo, como el principal factor que puede estar afectando el crecimiento de las plántulas, aunque sabemos que hay otros factores físicos y biológicos que están influenciándolo, en este trabajo no fue posible evaluarlos, ni controlarlos. Al respecto, Bainbridge et al. (1976) y Smith (1981), establecen que de los recursos que las plantas obtienen de su medio circundante (agua, iones, CO₂ y luz), la luz representa la fuente inicial de energía para llevar a cabo una serie de reacciones que afectan su metabolismo, crecimiento y desarrollo.

Por otro lado, al evaluar el crecimiento de las plántulas entre los distintos ambientes, el análisis de varianza mostró diferencias significativas de crecimiento entre tratamientos. Los ambientes que presentaron los valores más bajos de crecimiento fue el de selva y pastizal.

El bajo crecimiento en altura de las plántulas, así como los valores bajos obtenidos de tasa relativa de crecimiento (TRC) en el ambiente de selva, se pueden interpretar como el resultado de bajas tasas fotosintéticas de las plántulas en respuesta a bajas intensidades de luz.

De acuerdo a Berry y Downton (1982) las plantas que crecen en ambientes umbrófilos presentan una baja capacidad fotosintética a nivel de saturación de luz en relación a plantas heliófilas, observándose también esta respuesta dentro de un mismo genotipo sometido a baja y alta intensidad de luz. Algunos estudios ecofisiológicos confirman este hecho (Bjorkman y Holgren, 1963; Gauhl, 1979; Clough et al., 1980 y

Bjorkman, 1981) observando una disminución en la tasa fotosintética de ecotipos de algunas especies que fueron sometidos a bajas intensidades de luz.

No obstante el lento crecimiento de las plántulas, estas fueron capaces de tolerar las condiciones de sombra bajo el dosel de la selva, y aunque ambas especies presentaron bajas valores de (TRC), estos fueron mayores en *Cedrela odorata*.

Esta respuesta de *C. odorata* puede ser explicada por un lado a que mantiene una alta eficiencia en la captura de luz disponible, a través de un alto contenido de moléculas de clorofila por unidad de área o de peso (Boardman, 1977), y por otro lado, en una distribución favorable de los fotosintatos hacia la producción de nueva superficie foliar (Bourdeau y Laverick, 1958), características que contribuyen a que las plántulas puedan presentar bajos puntos de compensación de luz.

Es necesario aclarar que aunque en este trabajo no se tienen datos en condiciones de campo sobre área foliar, ni asignación diferencial de biomasa, se tienen los datos de condiciones de invernadero, otros estudios apoyan el argumento anterior (Defresne, 1982; Blain, 1988; Maqueo. (en preparación)).

Cedrela odorata y *Enterolobium cyclocarpum* presentan tasas relativas de crecimiento muy bajas en comparación con los otros ambientes e inclusive en comparación con el crecimiento en ambiente controlado (invernadero) estos resultados pueden ser explicados debido a las condiciones de mayor intensidad lumínica y altas fluctuaciones del microclima, que se presentan en el sitio abierto (pastizal).

Según Grime (1977, 1979), Shipley y Peters, (1990), y Chaping (1991), las plantas que habitan en lugares donde los recursos y/o condiciones necesarias para su crecimiento son insuficientes o están en exceso, se encuentran sometidas a

algún tipo de estrés, el cual origina respuestas muy variadas en sus características fisiológicas y morfológicas, como tasas de crecimiento bajas, poca capacidad de respuesta morfogenética ante cambios en las condiciones ambientales, etc.. De acuerdo a lo anterior, se puede decir que en el sitio abierto debido a sus características microclimáticas tan fluctuantes y extremosas, las plántulas de especies arbóreas como lo son *C. odorata* y *E. cyclocarpum* no son capaces de establecerse y crecer en este ambiente.

El análisis de crecimiento de las plántulas en el ambiente de matorral cerrado se vió concluído al segundo mes de haber iniciado el experimento, debido a que este ambiente se inundó en el mes de Agosto, y las plántulas murieron por lo que sólo se tiene referencia de la primera fase de crecimiento de las plántulas. Es importante mencionar que el año de 1990 fue un año muy atípico ya que durante el mes de agosto generalmente en la zona de estudio se presenta la canícula, y en este año durante el mes de agosto se presentaron lluvias de hasta 2500 mm de precipitación en un día, lo que originó dada las características topográficas del matorral que este se inundara, y por esta razón las plántulas murieran.

En las dos especies, el crecimiento fue mayor en las plántulas que crecieron en el matorral abierto. Esto puede explicarse en base a que las condiciones microclimáticas (luz, temperatura (aire/suelo), humedad relativa) presentes en este ambiente, las cuales son menos fluctuantes que las que se presentan en el pastizal, y por otro lado no llegan a ser limitantes como el caso de la luz en la selva.

Los valores más altos de altura y de tasa relativa de crecimiento se presentaron en este ambiente. Estos resultados pueden explicarse considerando que en este ambiente incide una mayor cantidad de radiación fotosintéticamente activa, la capacidad fotosintética de las plántulas debió incrementarse.

observándose en consecuencia un mayor crecimiento (Berry y Downton, 1982).

d) Implicaciones en el proceso de la sucesión

Como se mencionó en la sección de introducción de este trabajo, en la dinámica de la vegetación de dunas costeras, se plantea que los matorrales presentes en el sistema, juegan un papel fundamental en el proceso sucesional al cambiar las condiciones físicas y biológicas prevaecientes bajo ellos, y así, crear microambientes modificandos que permiten el crecimiento y establecimiento de especies que van a su vez modificando poco a poco su composición y estructura. De esta manera, llega a conformarse una selva baja o mediana, según sea el caso (Moreno-Casasola, 1991).

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que las condiciones microambientales de los matorrales (abierto y cerrado), están favoreciendo el crecimiento de especies arbóreas de selvas medianas (como lo son *E. cyclocarpum* y *C. odorata*), mucho más que otras zonas del sistema, como lo son la selva y el pastizal.

Esto implica que la luz bajo el dosel de los matorrales, al igual que otros factores físicos (como temperatura, humedad, contenido de nutrimentos, etc) y biológicos (como pueden ser depredación y competencia entre otros) ahí prevaecientes, permite el crecimiento y establecimiento de especies arbóreas y que en un momento dado pueden llegar a ser limitantes. Este es el caso de la luz en los ambientes de matorral cerrado y selva, que aunque ya tienen un suelo más desarrollado (con más nutrimentos), existe un mínimo de luz que llega a las plántulas, y por lo tanto, su crecimiento se ve reducido con respecto a zonas donde la luz no es un recurso escaso como es el caso del matorral abierto.

Sin embargo, para que se de este establecimiento y crecimiento de plántulas de especies arbóreas en zonas como los matorrales, contribuyendo a su estructura y riqueza, son necesarios varios eventos previos. El primero es la disponibilidad de las especies en un sitio determinado que está en función de la producción de propágulos, de su capacidad de dispersión y persistencia en un determinado sitio (Guevara, 1986). Una vez que las semillas de especies arbóreas se encuentren en sitios como los matorrales, podrían germinar cuando las condiciones son favorables para ello, o bien pasar a formar parte del banco de semillas para esperar hasta que se presenten nuevamente las condiciones óptimas para su germinación, y así, poder crecer y establecerse.

Los trabajos desarrollados en la zona de estudio han probado que las especies tratadas en este trabajo están presentes en la lluvia de semillas en matorrales o pastizales como es el caso de *Cedrela odorata* (Acosta, en preparación) y también se ha encontrado su presencia en el banco de semillas de los matorrales (Pérez en preparación). Además, otros estudios como los de Moreno-Casasola et al. (1982), Córdoba (1991) y López (en preparación) han encontrado a estas dos especies como parte importante de la estructura y composición de matorrales de diferentes sistemas de dunas costeras, y así mismo, un importante número de semillas germinan en estas mismas zonas.

Como se mencionó en los antecedentes de este trabajo, en los sistemas de dunas costeras, la sobrevivencia de plántulas está influenciada por un número de factores bióticos y abióticos tales como la depredación, la competencia, la aspersión salina, la deficiencia de nutrimentos, las altas temperaturas de la superficie del suelo, entre otros. Córdoba (1991) encontró que en el sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha, la principal causa de mortalidad de plántulas observada fue la depredación por parte de hormigas y cangrejos, en ambientes como el pastizal y la selva; mientras que este

efecto resultó ser menor en el matorral abierto y en el matorral cerrado.

Lo anterior sugiere que las condiciones particulares de los matorrales están permitiendo la entrada de nuevas especies arbóreas que contribuyen a la complejidad estructural y posible conformación de una selva baja o mediana en la zona. Los matorrales actúan por un lado atenuando las condiciones físicas extremas de los sitios abiertos como son la radiación incidente que influye directamente en la temperatura y humedad (aire/suelo), y favoreciendo por otro lado el crecimiento y establecimiento de muchas especies, ya que algunos elementos como la depredación de plántulas se ven disminuidos.

Por todo lo anterior, se puede concluir que para este sistema de dunas costeras es posible considerar la hipótesis del fenómeno de "Nucleación" de Yarranton (1976) en el proceso de sucesión de esta comunidad, que plantea que un árbol funciona como planta nodriza que permite el establecimiento de otras plantas arbustivas y/o arbóreas y que constituye el mecanismo de colonización de dunas. Dentro de la dinámica de las dunas costeras se puede decir que los matorrales conformados por especies caducifolias y con un dosel abierto (matorrales abiertos), crean condiciones microclimáticas particulares, como son temperatura, humedad, condiciones edáficas y principalmente lumínicas adecuadas, para que las especies arbóreas de etapas más desarrolladas de la sucesión (como lo son *Cedrela odorata* y *Enterolobium cyclocarpum*) puedan establecerse y crecer más rápidamente que en otros ambientes. De esta manera, se puede enriquecer su estructura y composición, y llegar a constituir con el tiempo una posible selva. En los matorrales cerrados, el fenómeno de nucleación no fue tan claro, por lo menos en el poco tiempo que permanecieron las plántulas en este ambiente, antes de su muerte por la inundación que sufrieron durante la mayor parte del tiempo de

estudio. Sin embargo, puede pensarse que en este ambiente es posible que especies arbóreas menos demandantes de luz en etapas iniciales, si puedan establecerse y crecer bajo las condiciones del matorral cerrado.

Por último, es necesario mencionar que la sucesión de pastizales hacia la formación de matorrales y de estos hacia una selva es un fenómeno mucho más complejo y el mecanismo de nucleación aquí detectado debe complementarse con otros mecanismos, los cuales actuarán en función de la historia de vida de cada una de las especies y de las condiciones microambientales (físicas y biológicas), las cuales se modifican en tiempo y en espacio, como lo son la lluvia y el banco de semillas, la depredación, la competencia, etc.

8. CONCLUSIONES

1. El Análisis de crecimiento de Plantas puede ser una herramienta útil para estudiar y comparar el crecimiento de plántulas de especies arbóreas de selvas. Provee de muchos índices que reflejan adaptaciones morfológicas y fisiológicas de las plantas con respecto a su medio ambiente, además permiten generar hipótesis sobre la existencia en el medio ambiente de posibles factores que limitan el crecimiento vegetal (como luz, agua y nutrimentos).

2. El crecimiento bajo 5 tratamientos de suelo en condiciones de invernadero indica que las plántulas de ambas especies son capaces de responder diferencialmente ante diversas condiciones edáficas mediante la modificación de su crecimiento, tamaño y distribución de biomasa.

3. El análisis edáfico realizado a los tratamientos de suelo indicaron que los suelos de playa, pastizal y matorral presentan el contenido más bajo en nutrimentos principalmente de N, P y K que son los que están influenciando de manera más directa el crecimiento de las especies, por lo que en estos tratamientos se presentaron los valores más bajos de crecimiento.

4. Los resultados obtenidos sobre la luz, temperatura, y humedad relativa del aire en cada una de los ambientes de estudio, muestran la alta variación ambiental que existe en los sistemas de dunas costeras. En los cuales se localizan desde sitios con condiciones extremas de radiación y altas fluctuaciones de temperatura (aire/suelo), y humedad relativa del aire como son los pastizales, hasta zonas donde existen bajos niveles de luz que llegan a ser limitantes y condiciones estables de temperatura y humedad como es el caso de la selva.

5. El efecto del suelo sobre el crecimiento de las especies en el campo se vió enmascarado por el efecto del ambiente que determinó de manera importante el crecimiento de las plántulas de ambas especies.

6. Las condiciones microambientales de los matorrales (abierto y cerrado) favorecen más el crecimiento de especies arbóreas como son *C. odorata* y *E. cyclocarpum* creando condiciones microclimáticas particulares como son temperatura, humedad y principalmente lúminicas adecuadas, para estimular mucho más el crecimiento de plántulas especies arbóreas que en otras zonas como son la selva y el pastizal.

9. BIBLIOGRAFIA

- Aguilera, C.M. y R. Martínez (1986) "Relación Agua Suelo Planta Atmósfera" Tercera edición. Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo. México. 321p.
- Archer, S., C.Scifres, C.R.Bassham & R. Maggio (1988) "Autogenic succession in a subtropical savana: conversion of grassland to thorn woodland". *Ecological Monographs* 58(2): 111-127pp.
- Aung, L.G. (1974) "Root-shoot relationships" In: Carson, E.W. (ed) *The Plant root and its environment*. University Press, Virginia. 29-61pp.
- Bazzaz, F.A. (1979) "The physiological ecology of plant succession" *Ann.Rev.Ecol. Syst* 10: 351-371pp.
- Bazzaz, F.A. (1984) "Dynamics of Wet Tropical Forest and Their Species Strategies". In Medina, E., Mooney, M.A. y Vázquez-Yanes, C. (eds.) *Physiological Ecology of plants of wet Tropics* Dr.W.Junk Publ. La Haya.
- Barbour, M.G. (1972) "Seedling establishment of *Cakile maritima* at Bodega Head, California". *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 99:11-16
- Bell & D.A. Rose (1981) "Light measurement and the terminology of flow" *Plant Cell and environment* 4: 89-96pp.
- Belsky, A.J. et al (1989) "The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in semiarid Savana in Kenya" *J. Appl. Ecol.* 26: 1005-1024.
- Bjorkmen, O. y Holmgren, P. (1963) "Adaptability of the Photosynthetic Apparatus to light Intensity in Ecotypes from Exposed and Shaded Habitats". *Physiol. Plant.* 16: 889-913.
- Bjorkman, O. (1968) "Carboxidismulase activity in shade adapted species of higher plants" *Physiol. PLant.* 21:1-9
- Bjorkman, O. (1976) "Adaptability of the Photosynthetic Apparatus to Light Intensity in Ecotypes from exposed and Shaded habits". *Physiol. Plant.* 21: 1-9.
- Bjorkman, O. (1981) "Responses to different quantum flux densities" pp. 57-107. In: Lange, O.L., P.S.Noble, C.B. Osmond & H.Ziegler (eds.) *Encyclopedia of plant Physiology (New series) Physiological Ecology Vol I.12* Springer, Berlin Heidelberg, New York.

Blain, D. (1988) "Factors affecting the early states of regeneration of three tropical tree species in a seasonal forest, Veracruz, México" Unpubl. Thesis, York University Toronto.

Bloom, A.J., F.S. Chapin, H.A. Mooney (1985) "Resource limitation in plants— an economic analogy". *Ann.Rev. Ecol.Syst.* 16: 363-392.

Bourdeau, P.F. & M.L. Laverick (1958) "Tolerance and photosynthetic adaptability to light intensity in white pine, red pine, Hemlock and Ailanthus seedlings" *Forest Science* 4(3): 196-207pp.

Brainbridge, R., G.C. Evans & O. Rackman (Editores) (1966) "Light as an ecological factor" Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Boardman, N.K. (1977) "Comparative photosynthesis of sun and shade plants" *Ann. Rev. Physiol.* 28: 355-377.

Branbridge, R., G.C. Evans & O. Rackham (1966) "Light as an ecological factor". Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Bradshaw, A.D. (1965) "Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants" *Advances in genetics* 13 :115-155pp.

Campbell, B.D., J.P.Grime & J.M.Mackey (1991)"A trade-off between scale and precision in resource foraging" *Oecologia* (Revision, Marzo, 1991).

Castillo, S., Pompa, J. Moreno-Casasola, P. (1991)"Coastal sand dune vegetation of Tabasco and Campeche, Mexico. *J. Veg. Sci.*2: 73-88.

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

Chapin, F.S.III(1988)"Ecological aspects of plants mineral nutrition" *Adv. Miner. Nutr.* 3: 161-391.

Chapin, F.S. III (1991) "Effects of multiple environmental stress on nutrient availability and use" In: Mooney, H.A., W.E. Winner & E.J. Pen (Editors.) *Responses of plants to multiple stress physiological ecology series.* Academic Press, San Diego, U.S.A. 67-88pp.

Chapman, J.V. (1976) "Coastal vegetation". Press.LTD London. 475p.

Chichester, F.W. et al (1975) "Relative mineralization rates of indigenous and recently incorporated N-labelled nitrogen " *Soil Science* 120: 455-460

Clements, F.E. (1916) "Plant succession: An analysis of the development of vegetation" Carnegie. Ins. Washington Pub. 242p.

Clough, I.A., Terri, J.A. y R.S. Alberte (1979) "Photosynthetic adaptation of *Solanum dulcamara* L. to sun and shade environments. I.A. comparison of sun and shade populations" *Oecologia* 38: 13-21

Connell, J.H. & R.O.Slatyer (1977) "Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization". *American Naturalist* 111: 1119-1144

Cordoba, C.F. (1991) "Ecología y dinámica de los matorrales de las dunas costeras" Tesis de Maestría, Fac. Ciencias. UNAM.

Cowles, H.C. (1899) "The ecology relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan" *Botanical Gazette* 27: 95-117.167-202.

Crawford, R.M. & D. Wishart (1966) "A multivariate analysis of the development of duna slack vegetation in relation accretion at Tentsmuir, Fife" *J. Ecol.* 54: 729-743.

Crick, J.C.. Grime, J.P. (1987) "Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology". *New Phytol.* 107: 403-414.

Crick, J.C. & J.P. Grime (1987) "Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology" *New Phytol* 107: 403-414.

Davdson, R.L. (1964). Effects of soil nutrients and moisture on root/shoot ratios in *Lolium perene* L. and *Trifolium repens* L. *Ann. Bot.* 33: 571-577.

Del Amo, S. (1985) "Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias". En: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México* Vol.II. Editorial Alhambra Mexicana, S.A. de C.V.. México.

Drawe, D.L.: K.R. Kattner; W.H.Mcfartand and D.D. Neber (1981) "Vegetation and soils properties of five habitats types on North Padre Island, Texas". *J.Sci.*:33-145.

Drew, M.C.. L.R. Saker & T.W. Ashley (1973) "Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley III. The effect of nitrate concentration on the growth of axes and laterals". *J.Exp. Bot.* 24: 1189-1202pp.

Denslow, J.S. (1980). "Patterns of plant species diversity during succession under different disturbances regimes" *Oecologia* 46: 18-21.

Doin, H. (1985) "Coastal fore duna zonation and succession in various parts of the world.". *Vegetatio* 61: 65pp.

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

Drury, W.H. & C. T. Nisbet (1981) "Inter-relations between development models in geomorphology, plant ecology and animal ecology" *Gen Syst.* 16: 57-68.

Echerington, J.R. (1967) "Studies of nutrient and productivity in oligotrophic ecosystems. I. Soil potassium and windblown seaspray in a South Wales dune grassland". *J.Ecol.* 55: 743-752.

Egler, F.E. (1954 "Vegetation science concepts I. Initial floristic composition. a factor in old-field vegetation development". *Vegetation* 4:412-417.

Ehrenfeld, J.G. (1990)"Dynamics and process 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: 197-209p.

Evans, J. "Nitrogen translocation in a clonal dune perennial, *Hydrocotyle bonariensis*" *Oecologia*, submitted.

Evans, L.T. (1963) " Environmental control of plants growth" Academic Press, New York and London, pp. XVII+449pp.

Gauhl, E. (1976) "Photosynthetic response to varying light intensity in ecotypes of *Solanum dulcamara* L. from shade and exposed habitats" *Oecologia* 22: 287-298

Gimingham, C., Webley, D.M. & D. Eastwood (1952) The development of a soil microflora in relation to plant succession on sand-dunes, including the rhizosphere flora associated with colonizing species". *J.Ecol.* 40: 168-178.

González, L.J. & P. Moreno-Casasola (1982) "Ecología de la vegetación de dunas costeras: efecto de una perturbación artificial". *Biótica* 7(4): 533-550.

Grime, J.P. (1977) "Evidence for the existence of three primary strategies in plants in its relevance to ecological and evolutionary theory". *Am. Nat.* 111:1169-1194.

Grime, J.P. (1979) "Plant strategies and vegetation process" John Wiley and sons (editors). Great Britain.

Grime, J.P. & R.Hunt (1975) "Relative growth rate: its rates and adaptative significance in a local flora". *J.Ecol.* 63:393-422pp.

Grime, J.P. & R.Hunt (1976) "Relative growth rate: its range and adaptative significance in a local flora". *J.Ecol.*:63: 393-422.

Grime, J.P., J.C. Crick, & J.E.Rincón (1986)"The ecological significance of the plasticity" In:Jenning, D.H. & A. Trewavas (eds.)Plasticity in plants. Cambridge Univ. Press. Cambridge 7-29p.

Gupta, P.L. & I.H. Rorison (1975). Seasonal differences in the availability of nutrients down a podozolic profile. *J. Ecol.* 63:521-534.

Guevara, S.S. (1982) " Ecología de la vegetación de dunas costeras: Esquema de investigación" *Biótica* /4): 603-610.

Guevara, S.S. (1986) " Plant species availability and colonization in mexican Tropical rain forest" *Acta Universitatis Upsaliensis Comprehensive Summaries of Uppsala. Uppsala.*

Hale, M.G. & D.M.Orcutt (1987) "The physiology of plants under stress" New York.

Hartgerink, P.A. & A.F. Bazzaz (1984) "Seedling scale environmental heterogeneity influences individual fitness and population structure"

Herrera, R., H.Jordan & E.Medina (1978) "Amazon ecosystem their structure and functioning with particular emphasis on nutrients" *Interciencia* Vol 3(4): 223- 232.

Holton, B. & A.F. Johnson (1979) "Dune scrub communities and their correlation with environmental factors at Point Reyes National Seashore, California" *Journal of Biogeography* 6: 317-328

Hope-Simpson, J.F. (1979) "Dunes and vegetation: natural recovery on a damaged barrier island" *Shore and beach* 49: 21.

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

Horn, H.S. (1975) "Forest succession". *Sci. Am.* 232: 90-98pp.

Hunt, R.(1973) "A method of estimating root efficiency". *Journal of applied Ecology* 10: 157-164pp.

Hunt, R.(1977) "Plant growth analysis: further applications of a recent curve-fitting program". *Journal of applied Ecology* 11:297-307.

Hunt, R. (1978) "Plant growth analysis" Arnold, London. 375p

Huston, M. & T.Smith (1987) "Plant succession: life history and competition" *Am.Nat.* 130: 603-610pp.

Iriarte-Vivar, S. (1987) "Análisis del crecimiento y plasticidad fenotípica de plántulas de tres especies arbóreas de una selva alta perennifolia" Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias UNAM, México, D.F.

Jackson, R.B. and M.M. Caldwell (1989) "The timing and degree of root proliferation in fertile soil microsites for three cold-desert perennials" *Oecologia* 81: 149-153pp.

Jarvis, B.C. & M.S. Jarvis (1964) "Growth rates of woody plants". *Physiology Plantarum* 17: 664-666pp.

Jenny, H. (1980) "Soil genesis with ecological perspectives". *Ecological Studies* vol.37. New York: Springer- Verlag.

Kachi, N. & T. Hirose (19983) "Limiting nutrient of plant growth in coastal sand dune soil". *J.Ecol.* 71: 937-944pp.

Kumler, M.L. (1969) "Plant succession on the sand dunes of Oregon coast" *Ecology* 50: 695-703.

Larcher, W. (1980) "Physiological plant ecology" Second edition Springer- Verlag. Berlin Heidelberg.

Levit, J. (1972) "Responses of plants environmental stress" Academic prss New York. London 697p.

MacMahon, J.A. (1981) "Successional process. Comparison among biomes with special reference to probable roles and influences on animals" 277-304pp. In: West, D.C., H.H. Shugart & D.B. Bolkin (eds). Forest succession: Concepts and applications. Springer-Verlag, New York. 357.

McIntosh, R.P. (1981) "Succession and ecological theory" In D.C. West H.H. Shugart & D.B. Botkin (eds.), Forest succession concepts and appliccations. Springer-Verlag, New York.

Medina, E. (1977) "Introducción a la ecofisiología vegetal" Monografías científicas No.16. Serie Biología. Organización de los Estados Americanos. Washington D.C. 120pp.

Moreno-Casasola, P. y Espejel, I. (1986) "Classification and ordination of costal sand dune vegetation along the Gulf and Caribbean sea of Mexico" Vegetatio 66: 147-182.

Moreno-Casasola, P. et al. (1982) "Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructuras y composición en el Morro de la Mancha, Ver." Biotica 7(4): 491-526.

Moreno-Casasola, P. (1982) "Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos". Biotica 7(4): 577-602

Moreno-Casasola, P. (1988) "Sand movement as a factor in the distribution of plant communities en a coastal dune systems".

Noble, I.R. & R.O. Slatyer (1977) "Post fire succession of plants in Mediterranean Ecosystems" In: H.A. Mooney & C.E. Conrad (eds.). Proc. Symp. Environmental Consequences of Fire and fuel management in Mediterranean Ecosystems. pp. 27-36. U.S.D.A. Forest Service Gen. Tech. Rep. WO-3.

Noble, I.R. & R.O. Slatyer (1980) "The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances" Vegetatio 43: 131-140.

Oosting, H.J. & W.D. Billings (1942) "Factors affecting vegetational zonation on coastal dunes" Ecology 23: 131-142.

Peet, R.K. & N.L. Christensen (1980) " Succession: A population process" Vegetatio 43: 5-21.

Pemadasa, M.A. and P.H. Lovell (1974) "The mineral nutrition of some dune annuals". J. Ecol. 64: 213.

Pickett, S.T.A. (1976) "Succession: an evolutionary interpretation" Am. Nat. 110: 107-119.

Ranwell, D. (1960) "N. Warren, Angelessey II: Plant associes and succession cycles of the sand dunes and dune slack vegetation" J. Ecol. 48: 117-141.

- Ranwell, D.S. (1972) " Ecology of salt marshes and sand dunes" Chapmand and Hall LTD, London. 258p.
- Ritchie, W. (1979) "The Beaches of north east Scotland". Dept. Geogr., University of Aberdeen Pub., 278pp.
- Robertson, G.P.(1988) "Spatial variability in a succesional plan community: patterns of nitrogen availability" Ecology 69 (5): 1517-1524.
- Salisbury, E.J. (1925) "Note on the edaphic succession in the some dune soils with special reference to the time factor" J.Ecol. 13:322-341.
- Seneca, E.D. & A.W. Cooper (1971) " Germination and seedling response to temperature, daylenght and salinity by *Ammophila breviliquolata* from Michigan and North Carolina. Bot. Gaz. 132 (3): 203-215.
- Shipley, B. & R.H. Peters (1990) " A test of the Tilman model of plant strategies: relative growth rate and biomass partitioning". Am. Nat. 136 (2): 139-153
- Slade, A.J., M.J.Hutchings (1978) "The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma herbacea*". J.Ecol. 63: 393-422.
- Smith, H. (1981) "Plant and the day light spectrum" Academic Press, New York.
- Sykes M.T. & Wilson B. (1990) "Dark tolerance in plants of dunes". Functional ecology (4): 799-805.
- Sousa, W.P. (1984) "The role of the disturbance in natural communities". Ann. Rev. Syst. 15: 353-391pp
- Tilman, D. (1982) "Resource competition and Community Structure". Princenton University Price.
- Tilman, D. (1988) "Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities". Princenton University Press. Princenton, New Jersey, USA.
- Valverde, T. (1992) "Historia de vida de *Schizachyrium scoparium* var *littoralis* en diferentes microambientes de dunas costeras" Tesis, Maestria. Fac. Ciencias, UNAM.
- Van der Maarel, E. (1966) "Dutch studies on coastal sand dune vegetation, especially in the delta region".Wentia 15: 47-82.
- Vander Valk, A.G. (1977) "The macroclimate and microclimate of coastal foredune grassland in cape Hatteras National Seashare." In: J. Biometear: 21: 227.
- Vázquez- Yanes, C. (1980)"Light quality and seed germination in *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* from a tropical rain forest in México" Pyton 38(1):33-35pp.

Vitousek, P. (1984) "Nutrient cycling and the control of litter production in tropical forest" *Ecology* 65(1): 285-298pp.

Walker, J.C. et al. (1981) "Plant succession and soil development in coastal sand dunes of subtropical eastern Australia". In D.C. West, H.H. Shugart, and D.B. Botkin, eds. *Forest succession: Concepts and Applications*, 107-131. New York: Springer-Verlag.

Warming, E. (1981) "De psammofile Vornationer i Danmark. Vedensk. Medd." *Dan. Naturist. Foren.*, 43: 153-202.

Whitmore, T.C. & M.R. Bowen (1983) "Growth analyses of some *Agathis* species". *The Malaysian Forester* 46(2): 186-196

Willis, A.J. (1965) "The influence of mineral nutrients in the growth of *Ammophila arenaria*" *J.Ecol.* 53: 227

Willis, A.J. and E.W. Yemm (1961) "Brauton Burrows mineral nutrient: status of the dune soils". *J.Ecol.* 49: 377

Wohlrab, G.R.W. et al (1965) "Fungal population of early stages of succession in Indiana dune sand" *Ecology* 44(4): 734-740.

Yarranton, G.A. & Morrison (1974) "Spatial dynamics of a primary succession nucleation" *J.Ecol.* 62: 417-428.

Zar, J.H. (1984) "Biostatistical Analysis" Second edition. Prentice-Hall, New Jersey. 718p.