



166  
24

UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTONOMA DE MEXICO

---

---

*Facultad de Ciencias*

SOBREVIVENCIA Y CRECIMIENTO DE SEIS ESPECIES DE  
DUNAS COSTERAS BAJO DOS CONDICIONES DE  
LUZ, EN EL MORRO DE LA MANCHA, VERACRUZ.

*TESIS PROFESIONAL*

Que para obtener el Título de

B I O L O G O

p r e s e n t a

OCTAVIO MIGUEL PEREZ MAQUEO

México, D. F.

1992





## **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.

INDICE

PAG.

RESUMEN	
I. INTRODUCCION	1
II. OBJETIVOS	4
III. ANTECEDENTES	6
1.- SISTEMA DE DUNAS	6
1.1 FORMACION	7
1.2 CARACTERISTICAS GENERALES	8
1.3 CLASIFICACION DE DUNAS	14
1.4 LA LUZ DENTRO DE LOS AMBIENTES	16
1.5 ESPECIES EN ESTUDIO	18
2.- EFECTO DE LA LUZ EN LAS PLANTAS	20
2.1 LUZ Y CRECIMIENTO	22
3.- ANALISIS DE CRECIMIENTO	26
IV. MATERIALES Y METODOS	34
1.- GENERALIDADES	34
2.- CONDICIONES DE LUZ	37
3.- TRATAMIENTOS	39
4.- VARIABLES DE RESPUESTA	39
4.1 SOBREVIVENCIA	39
4.2 CRECIMIENTO	40
5.- ANALISIS DE RESULTADOS	42
5.1 SOBREVIVENCIA	42
5.2 CRECIMIENTO	42
V. RESULTADOS	44
1.- MEDICIONES DE TEMPERATURA, HUMEDAD Y LUZ	44
2.- SOBREVIVENCIA Y CRECIMIENTO DE PLANTULAS	46
2.1 SOBREVIVENCIA	46
2.2 CRECIMIENTO	50

VI. DISCUSION	70
1.- SOBRE LA METODOLOGIA	70
2.- SOBRE LAS VARIABLES DE RESPUESTA	71
2.1 SOBREVIVENCIA	71
2.2 CRECIMIENTO	72
3.- SOBRE LOS RESULTADOS	74
3.1 SOBREVIVENCIA	74
3.2 CRECIMIENTO	76
4.- DISTRIBUCION Y ENTERRAMIENTO	81
VII. CONCLUSIONES	84
VIII. BIBLIOGRAFIA	86

## RESUMEN

Canavalia rosea, Ipomoea pes-caprae, Chamaecrista chamaecristoides, Palafoxia lindenbergii y Trachypogon guini son especies pioneras dentro de el sistema de dunas costeras de el estado de Veracruz. En estos sistemas los factores físicos juegan un papel importante en el tipo de vegetación que se desarrolla en ellos. Dentro de estos factores encontramos que en general, el movimiento de arena, la salinidad, la poca disponibilidad de agua y de nutrimentos son los que en mayor grado restringen el establecimiento de plantas. Por otro lado, la cantidad de luz que llega a los sitios donde las especies pioneras crecen (playa, pastizales y dunas) generalmente es alta. Sin embargo, es posible que la cantidad de luz que llega a las plantas se reduzca como consecuencia de la cobertura vegetal o por efecto del enterramiento (movimiento de arena) presente en las zonas donde se encuentran estas especies. Con relación a lo anterior, se trató de conocer si existe alguna respuesta adaptativa por parte de las plantas ante una disminución en la cantidad de luz.

Se evaluó la respuesta en la sobrevivencia y el crecimiento de las cinco especies pioneras bajo dos condiciones contrastantes de luz (Alta y Baja). También se evaluó dicha respuesta en Cedrela odorata que dentro de la zona de estudio se localiza en sitios más estabilizados donde la cantidad de luz generalmente es baja (matorrales y selva). Se trabajó con Cedrela odorata para tener un punto de referencia de una especie que crece en lugares más sombreados.

C. chamaecristoides, P. lindenii, y I. gouini son las especies donde la disminución en luz trae las consecuencias más desfavorables para su establecimiento. ya que en estas especies tanto la sobrevivencia como el crecimiento fueron muy afectados por la falta de luz. Las otras dos especies pioneras (C. rosea e I. pes-caprae) presentan cambios notables en el crecimiento pero no así en su sobrevivencia. Por último, en C. odorata, la disminución en la intensidad lumínica no produjo grandes diferencias en el crecimiento y la sobrevivencia.

## I. INTRODUCCION

Los sistemas de dunas están constituidos por diferentes zonas de acuerdo al grado de estabilización (pioneras, semiestabilizadas y estabilizadas). En cada una de estas zonas, la radiación lumínica varía principalmente por la vegetación presente.

En la zona de pioneras la cobertura vegetal no es muy abundante y pudiera pensarse que para las plantas no hay restricciones en la cantidad de luz. Sin embargo, en las primeras etapas de crecimiento, debido al tamaño pequeño que tienen las plántulas de las especies que se establecen en esta zona, la cobertura puede llegar a ser un factor determinante en la captación de luz. Además, durante la temporada de nortes hay una gran movilidad del sustrato que trae consigo procesos de enterramiento y desenterramiento que probablemente afecta el establecimiento de especies pioneras. Durante el enterramiento se producen una serie de cambios en las condiciones físicas a las que están expuestas las plantas. Una de ellas es la reducción en la cantidad de luz.

Las zonas semiestabilizadas y estabilizadas presentan un mayor grado de cobertura vegetal. Por ejemplo, las zonas estabilizadas están constituidas por plantas que llegan a conformar pastizales, matorrales y en algunos casos manchones de selva. Dentro de los matorrales y la selva, la cantidad de luz que llega debajo del dosel puede verse muy disminuida y solo aquellas especies capaces de hacer un uso eficiente de dicha cantidad de luz se establecen en estos sitios.

En condiciones naturales es posible que se presenten cambios en el ambiente lumínico. Hay que recordar que la cantidad de luz puede variar como consecuencia de un gran número de factores (hora del día, época del año, etc.). Además de estos cambios regulares existe la posibilidad de que las plantas estén durante una etapa de su vida en condiciones de poca luz y en otras expuestas a una mayor radiación. En las especies pioneras lo anterior está relacionado con los procesos y el tiempo de enterramiento y desenterramiento, y la presencia o ausencia de cobertura por otras plantas durante alguna etapa de su vida. En el caso de las plantas de zonas más estabilizadas los cambios en el ambiente lumínico se presentan sobre todo por la formación de claros y por el cerrado de los mismos.

La luz es la fuente de energía mediante la cual las plantas realizan el proceso de fotosíntesis que influye directamente en su crecimiento y por tanto en su sobrevivencia. La intensidad de luz durante el crecimiento afecta la morfología de las hojas, estructura de los cloroplastos y un número de procesos componentes de la fotosíntesis (Boardman, 1977). La capacidad de desarrollarse en sol o en sombra está determinada por el genotipo y es el resultado de la adaptación genética al ambiente lumínico prevaleciente en el habitat nativo (Boardman, 1977). Sin embargo existe la posibilidad de que en las plantas se presente un ajuste en las características morfológicas y/o fisiológicas en respuesta a cambios ambientales. El grado de plasticidad para responder a diferentes intensidades lumínicas es un factor importante en la aclimatación de las plantas a ambientes con mucha o poca cantidad de luz.

En este trabajo se desea conocer mediante el análisis de crecimiento y de sobrevivencia el tipo de respuestas en condiciones de mucha y poca luz dentro de un invernadero en seis especies del sistema de dunas del Morro de la Mancha, Veracruz.

Se trabajó con Canavalia rosea, Ipomoea pes-caprae, Chamaecrista chamaecristoides, Palafoxia lindeni y Trachypogon squini que son especies pioneras dentro del sistema y con Cedrela odorata que aunque no es una especie típica de dunas, dentro del área de trabajo se le encuentra en zonas estabilizadas como son los matorrales y la selva. Analizar la sobrevivencia y el crecimiento entre especies cuya distribución dentro del sistema no es la misma, tiene como finalidad comparar el tipo de respuestas en especies cuyos requerimientos de luz son distintos. De esta manera, Cedrela odorata será un punto de referencia con el cuál se podrá conocer la respuesta de una especie de lugares sombreados y poder compararla con la de las especies pioneras.

Por otro lado también se analizará la respuesta de las seis especies cuando se les cambia de ambientes con mucha luz a otros con una menor cantidad y viceversa. Lo anterior con el fin de conocer si existe algún tipo de aclimatación a distintas condiciones de luz. Así se podrá tener un panorama más amplio de la capacidad de las plantas para desarrollarse en distintos ambientes lumínicos. Con este panorama se tendrá una idea de lo trascendente que resulta este factor en la distribución de las plantas dentro del sistema de dunas, ya que es factible suponer que la ausencia de especies pioneras en las zonas más estabilizadas se deba a sus requerimientos de luz. Además no se

debe olvidar que aún dentro de la zona de pioneras puede haber variaciones en la cantidad de luz debidos a la cobertura vegetal y al enterramiento. Por lo mismo, se analizará el factor luz como una de las tantos factores que cambian durante el enterramiento y por la presencia de otras plantas.

En resumen se tratará de cumplir con los siguientes objetivos:

## II.- OBJETIVOS

### 1.- OBJETIVOS GENERALES.

- Conocer el efecto de la luz en plántulas de Canavalia rosea, Ipomoea pes-caprae, Chamaecrista chamaecristoides, Palafoxia lindenbergii, Trachypogon gouini y Cedrela odorata evaluando su crecimiento y su sobrevivencia.

- Conocer si existe alguna respuesta plástica en plántulas de Canavalia rosea, Ipomoea pes-caprae, Chamaecrista chamaecristoides, Palafoxia lindenbergii, Trachypogon gouini y Cedrela odorata que les permita desarrollarse en distintas condiciones de luz.

### 2.- OBJETIVOS PARTICULARES.

- Evaluar la capacidad de sobrevivencia de Canavalia rosea, Ipomoea pes-caprae, Chamaecrista chamaecristoides, Palafoxia lindenbergii, Trachypogon gouini y Cedrela odorata sometidas a dos condiciones de luz (Alta y Baja).

- Conocer la capacidad de aclimatación de las seis especies evaluando su sobrevivencia cuando son sujetas a cambios temporales en el ambiente lumínico (Alta-Baja y Baja-Alta).
- Conocer la respuesta de Canavalia rosea, Ipomoea pes-caprae, Chamaecrista chamaecristoides, Palafoxia lindenii, Trachypogon gouini y Cedrela odorata en condiciones de luz Alta y Baja mediante un análisis de crecimiento.
- Evaluar la respuesta, en crecimiento de las seis especies a los cambios temporales en las condiciones de luz (Alta-Baja y Baja-Alta).

### III. ANTECEDENTES

#### 1.- SISTEMA DE DUNAS COSTERAS

Las dunas costeras son unidades geomorfológicas situadas por arriba de la marea alta en las playas arenosas, con una topografía en forma de montículos denominados dunas donde es posible que se desarrollen diferentes tipos de vegetación dependiendo del grado de estabilización que se presente (Moreno-Casasola, 1982). Moreno-Casasola (1982) define a las dunas como "formaciones topográficas de origen eólico compuestas por granos depositados por el viento a partir de una fuente natural de arena".

A nivel mundial, la distribución de los sistemas de dunas costeras, abarca tanto zonas templadas, como tropicales. Se encuentran principalmente en costas del océano Atlántico al noroeste de Europa, y en el Pacífico al noroeste de Norteamérica y sureste de Australia (Carter *et al.*, 1990) (Fig.1). En nuestro país el Golfo de México es la zona donde existe una distribución mayor de estos sistemas (Fig.1). Aunque también hay dunas costeras en las costas del Caribe y del Pacífico.

En los sistemas de dunas y sobre todo durante las etapas iniciales de colonización se presentan una serie de condiciones que restringen el establecimiento de poblaciones vegetales. Dentro de estas condiciones encontramos por ejemplo, bajos niveles de humedad, poca disponibilidad de nutrientes, altas concentraciones de salinidad y gran movilidad del sustrato entre las más importantes (Barbour *et al.*, 1973; Maun, 1990).

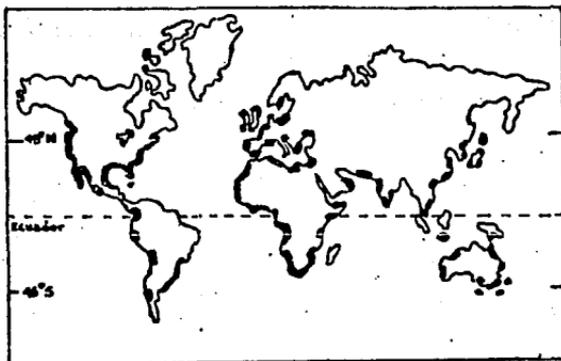


Fig.1.- Distribución Mundial de los principales sistemas de dunas (Carter, et al. 1970)

### 1.1 FORMACION.

Las dunas se forman a partir de fuentes naturales de arena, en las que por acción del viento se transportan los granos de arena hasta sitios donde algún tipo de barrera disminuye su velocidad. Los granos se depositan y dan origen a los cúmulos de arena que constituyen la topografía característica de estos sistemas. Posteriormente, se inicia la colonización del sustrato por especies denominadas pioneras o colonizadoras, capaces de soportar las condiciones físicas tan extremas que presentan estos ambientes (Chapman, 1976).

Las dunas varían en forma, tamaño y orientación, dependiendo de la velocidad y dirección del viento. Por ejemplo en el Golfo de México, las dunas son de tipo parabólico o de

media luna, con una orientación norte-sur, debido a que los vientos dominantes vienen de esa dirección (Moreno-Casasola, 1982). La forma parabólica se presenta cuando la cobertura vegetal de una duna es menor en el centro, comparada con la de los lados. La escasa cobertura en la parte central facilita un mayor movimiento de arena, incrementándose el crecimiento y el avance de esta parte de la duna (Chapman, 1976).

## 1.2 CARACTERISTICAS GENERALES.

Las condiciones ambientales son un factor importante en la composición florística de un sistema. En las dunas estas condiciones están determinadas en gran medida por la topografía en forma de montículos que presentan, conformándose un mosaico vegetacional en función de las diferencias microambientales presentes. Ranwell (1972) determinó una serie de zonas topográficas en las que se pueden visualizar las condiciones microambientales, con relación a la topografía de la duna (Fig.2).

Así pues tenemos que una duna está compuesta por la cima, los brazos, pendiente de sotavento (externa), pendiente de barlovento (interna) y hondonadas.

Las hondonadas se clasifican a su vez en: secas, húmedas e inundables, dependiendo de la distancia a la que se encuentre el manto freático de la superficie (Moreno-Casasola, 1982) (Tabla 1).

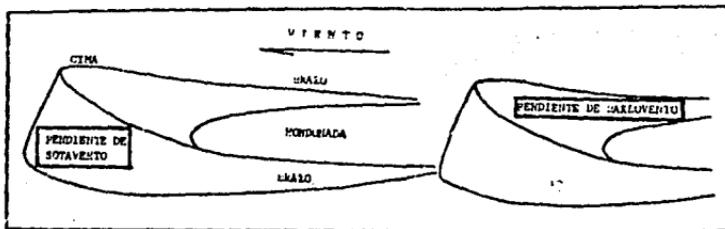


Fig.2.- Partes de la duna (Ranwell, 1972)

Tabla 1.- Condiciones microambientales de cada zona  
(Información obtenida de Moreno-Casasola, 1982)

	Humedad	Movimiento de arena	Disponibilidad de nutrimentos	Cobertura vegetal	Intensidad luminica
Cima	+	+++	+	+	+++
Brazos	+	+++	+	+	+++
P. de sotavento	+	+++	+	+	++
P. de barlovento	+	+++	+	+	++
H. Secas	+	+++	+	++	++
H. Húmedas	+++	+	++	+++	+
H. Inundables	+++	-	+++	+++	+

- Inexistente  
+ Bajo  
++ Medio  
+++ Alto

### 1.2.1. Disponibilidad de agua y de nutrimentos.

La poca disponibilidad de agua en los sistemas de dunas, es un factor determinante para el establecimiento de plantas. La arena es un sustrato que retiene muy poca humedad y en donde el filtrado de agua se realiza con gran facilidad, ocasionando que la superficie se encuentre seca y que el agua se deposite en estratos más profundos (Barbour *et al.* 1973; Barbour, 1985).

La captación de agua a partir de las precipitaciones se restringe al período de lluvias de cada sistema. Por ejemplo, la precipitación anual dentro de la zona de estudio oscila de 1250 a 1300 mm, con una temporada de lluvias entre los meses de junio a septiembre (García, 1988). Durante el tiempo de lluvias, las plantas captan el agua en el momento mismo de la precipitación, pero durante la sequía se ven obligadas a obtener agua a partir de otras fuentes (Barbour, 1985).

La disponibilidad de agua que ofrece el manto freático, depende de la profundidad a la que se encuentre y de la longitud de las raíces que puedan llegar hasta él. La topografía juega un papel importante, porque la distancia del manto freático está estrechamente relacionada con ella, presentándose zonas donde inclusive puede llegar a aflorar a la superficie (hondonadas inundables) como consecuencia de la erosión que produce el viento. En otras partes, el manto freático se encuentra a varios metros de profundidad por el gran acúmulo de arena (cimas, brazos, hondonadas secas, etc.), y en general las plantas no pueden obtener agua a partir de esta fuente en esas condiciones (Moreno-Casasola, 1982) (Tabla 1).

Una tercera ruta de obtener agua, es la que proporciona el rocío interno. El rocío interno es el producto de la condensación de vapor de agua en líquido, debido a las bajas temperaturas que se presentan durante las primeras horas del día (Barbour, 1985).

La concentración de nutrientes en estos sistemas, es también baja y las partículas de arena retienen muy poca cantidad de ellos (Barbour, 1973). Además, la proporción de nutrientes en el sustrato está en función del grado de humedad presente, debido a que el agua acelera la descomposición y facilita el transporte de materia orgánica (Gerritsen and Greening, 1989) (Tabla 1).

#### 1.2.2. Movimiento de arena.

Como consecuencia de la gran movilidad del sustrato, las plantas continuamente son sometidas a procesos de enterramiento y desenterramiento en sitios donde existe una escasa cobertura vegetal como es el caso de las zonas móviles. (Oosting & Billings, 1942; Barbour, 1985). La erosión es tan alta en algunas partes de las dunas que puede exponer a la superficie las raíces de especies ya establecidas causando su deshidratación en un tiempo relativamente corto (Lee & Ignaciuk, 1982).

En algunas especies el enterramiento puede tener efectos negativos en la germinación de las semillas, debido a la intercepción de luz por la arena (Schaf, 1983; Lee & Ignaciuk, 1980). Cuando las semillas enterradas logran germinar, las plántulas crecen bajo la cubierta de arena o también pueden ser enterradas cuando han tenido un mayor grado de desarrollo (organismos adultos). El efecto del enterramiento sobre las plantas ha sido tema de diferentes investigaciones (Disraeli, 1984; Zhang & Maun, 1989; Lee & Ignaciuk, 1982; Martínez *et al.*, com. pers.). Se ha visto que existen casos, en los que dicho enterramiento provoca un incremento en el crecimiento de algunas

especies de dunas (Lee & Ignaciuk, 1982; Martínez et al., com. pers.). Las causas de este incremento hasta ahora no se determinan con exactitud, sin embargo se piensa que puede deberse a cambios en temperatura: a un mayor aporte de micronutrientes (Lee & Ignaciuk, 1982); mayor humedad alrededor de las raíces; a una translocación eficiente de fotosintatos de las partes enterradas hacia las que están en crecimiento; a una estimulación de los meristemas; etc.

El tipo de condiciones durante el enterramiento son distintas a las que se dan al aire libre. Por un lado, hay diferencias en la temperatura, que dependen de la profundidad (Bannister, 1976) y de las características de la superficie. Lo anterior está relacionado con la capacidad de reflejar y absorber la energía que llega a la arena, ya que suelos más oscuros absorben una mayor cantidad de energía y suelos claros reflejan en mayor grado la misma. Por otro lado, el aire abajo de la arena tiene una composición diferente a la del aire que se encuentra en la atmósfera, variando principalmente el balance entre el carbono y el oxígeno (Bannister, 1976).

También la arena representa una barrera en el paso de luz (Sykes & Wilson, 1990). La cantidad de luz presente bajo la arena depende del tamaño de las partículas que constituyen la arena. De tal manera que mientras más fino sea el grano, menor cantidad de luz llegará a las plantas cuando son enterradas (Bannister, 1976). En general, la cantidad de luz en condiciones de enterramiento es muy poca. Por ejemplo, Wooley et al. (1978)

reportan que solo el 1% de la luz incidente es capaz de llegar a una profundidad de 2 mm debajo de la arena, Smith (1982) reporta que a 5 mm de profundidad del suelo sólo existe una cantidad de luz de  $8 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , mientras que la luz del día es de  $1900 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

### 1.2.3. Salinidad.

Las poblaciones vegetales en los sistemas de dunas se encuentran muy cercanas al mar. El oleaje y la alta concentración de sal en el aire son factores que limitan la distribución de especies en estos sitios (Barbour, 1985).

La aspersión salina juega un papel determinante. Los granos de sal son transportados por el viento hasta el sistema de dunas, aumentando la concentración de sal tanto en el aire como en el sustrato. Es importante señalar, que la aspersión salina varía dependiendo de características propias del sistema, como la topografía y el grado de cobertura vegetal, que pueden disminuir la velocidad del viento y por lo tanto el transporte de sal, siendo cada vez menor la salinidad conforme uno se adentra en el sistema (Ehrenfeld 1990). En general, la tolerancia a la aspersión salina se relaciona con la zonación de las especies. Especies más tolerantes a la salinidad están más cerca de la playa (Barbour, 1985):

Por otro lado, cuando los niveles de marea suben, llegan a inundar zonas donde poblaciones vegetales se han establecido (especies pioneras de la playa), quedando sumergidas durante

algún tiempo considerable bajo el agua de mar. Algunas especies no son capaces de sobrevivir bajo estas condiciones, ya que la salinidad puede afectar en distinta forma su ciclo de vida, por ejemplo, se inhibe la germinación de semillas, hay mortalidad de plántulas y plantas adultas, etc (Schat, 1983; Ignaciuk and Lee, 1982). La acción de las olas puede destruir completamente algunas poblaciones vegetales, pero por otro lado, también puede reemplazarlas mediante el acarreo de semillas a partir de otras playas (Ignaciuk & Lee, 1980).

### 1.3 CLASIFICACION DE DUNAS.

Las especies capaces de establecerse en estos lugares pueden modificar en cierta forma el tipo de ambiente (Harper, 1977). Con el establecimiento de especies pioneras las características físicas antes descritas van cambiando. Por ejemplo, aumenta la disponibilidad de nutrientes debido a la descomposición de materia orgánica (Salisbury, 1925), el movimiento de arena es menor, por la fijación del sustrato que producen las plantas etc. En general la colonización por parte de las plantas también puede alterar las condiciones de luz, temperatura, salinidad, etc., incrementándose la invasión de nuevas especies capaces de crecer en estos "nuevos ambientes". De tal manera que se presenta un aumento en la estabilización del sistema.

En función del grado de estabilidad, de la topografía y de la distancia al mar, Chapman (1976) propone una clasificación para diferenciar distintas zonas en un sistema de dunas. Dentro de esta clasificación se pueden distinguir las siguientes zonas:

1.- Zona de pioneras.- Es aquella que se encuentra más próxima a la playa, está expuesta a una alta aspersión salina. La cobertura vegetal es escasa, y se caracteriza por la presencia de especies con un tipo de crecimiento herbáceo (rastrero).

2.- Dunas embrionarias o primer cordón de dunas.- Se sitúan después de la zona de pioneras y son pequeños montículos de arena en los que la aspersión salina es alta y hay una gran movilidad del sustrato. Son colonizadas por especies herbáceas y algunas arbustivas, su desarrollo puede originar dunas amarillas.

3.- Zona de dunas amarillas (dunas móviles).- Después de las dunas embrionarias, aparecen las dunas amarillas denominadas así por Chapman (1976) debido a la gran cantidad de arena presente. Aumenta la diversidad de especies, hallándose un mayor número de arbustos, sobre todo en las hondonadas. Son la base para la formación de dunas estabilizadas.

4.- Zona de dunas estabilizadas.- La forma típica de las dunas se va perdiendo como consecuencia del solapamiento de dunas y el alto grado de estabilización. Están conformadas por varios tipos de vegetación con una mayor riqueza de especies.

El gradiente de estabilización dentro de las dunas, trae consigo el desarrollo de distintos tipos de vegetación: especies pioneras en la playa y zona de dunas móviles, pastizales en zonas semimóviles, matorrales en zonas estabilizadas y en algunos casos pueden llegar a formarse manchones de solva como sucede en el Golfo de México (Moreno-Casasola *et al.*, 1982).

En cada uno de estos tipos de vegetación, los factores que regulan la presencia o ausencia de especies son distintas. Por ejemplo, en la playa y zona de dunas móviles las condiciones físicas ambientales que se han descrito con anterioridad juegan el papel más importante. En las zonas más estabilizadas las condiciones físicas son distintas y al parecer, algunos factores bióticos como depredación y competencia tienen un peso mayor en el tipo de vegetación.

#### 1.4 LA LUZ DENTRO DE LOS AMBIENTES.

La cantidad de luz está determinada por una serie de cambios que se presentan antes de llegar a la superficie terrestre, como son refracción, reflexión, y absorción principalmente. Estos tres tipos de modificaciones de la luz durante su trayectoria se deben sobre todo a la presencia de nubes, y partículas suspendidas en el aire (Larcher, 1980). Asimismo, se ha visto que la cantidad de luz es diferente en cada ambiente dependiendo de la latitud, altitud de la zona y características del terreno como son pendiente, y cobertura vegetal (Larcher, 1980; Hart, 1988).

Se ha mencionado con anterioridad que en los sistemas de dunas se llegan a formar distintos ambientes de acuerdo al grado de estabilización. En cada uno de estos, el tipo de radiación varía principalmente en función de la cobertura vegetal. El grado de dependencia por parte de las plantas hacia la luz, puede implicar que éstas se distribuyan en ambientes con mayor o menor grado de luminosidad dentro de una zona (Salinas, 1992).

La zonas donde se encuentran las especies pioneras son las que presentan una menor cobertura vegetal en los sistemas de dunas. Por lo mismo, es factible pensar que en dicha zonas la luz no es un recurso limitante. Además dentro de estas zonas existe un grado de reflectabilidad del sustrato (albedo) muy alto. Se ha reportado que en el caso de dunas con arena seca se tienen valores entre el 30 y 60 % de radiación reflejada (Geiger, 1964) Sin embargo, durante las primeras etapas de establecimiento (plántula) la cobertura puede traer cambios importantes en la cantidad y calidad de luz que llega a las plántulas. Por otro lado, el enterramiento puede reducir la disponibilidad de luz en sitios con movimiento de arena alto como el que se presenta en estas zonas (Sykes & Wilson, 1990).

En las zonas más estabilizadas (selva y matorrales) la cobertura vegetal es mayor y por consiguiente existe una menor cantidad de luz que la que hay en las zonas abiertas. El tipo de radiación que se presenta por debajo de la cubierta vegetal, está determinada por dos componentes principales. La radiación que pasa a través de los huecos que se encuentran entre la vegetación, denominados Claros (Brokaw, 1982) y la radiación que se filtra a través de la vegetación (Smith 1982). Esta última, ha sido atenuada por procesos de absorción, reflexión y refracción en las hojas (Hart, 1988; Smith, 1982). Chazdon & Fetcher (1984) encontraron que dentro de una selva en Costa Rica el promedio diario de luz es de menos de  $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que el sitio abierto era de  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Salinas (1992) reporta por ejemplo que dentro de la porción de selva que se encuentra en la zona de estudio, la cantidad de luz se llega a reducir hasta en un 75% con respecto a la de un sitio abierto. En estos sitios los

ravos de luz que se logran filtrar entre la vegetación al amanecer y al atardecer de manera oblicua (sunflecks) son parte importante de la cantidad de luz bajo el dosel, contribuyendo hasta en un 50% en dicha cantidad (Evans et al., 1966; Chazdon & Fetcher, 1984; Iriarte, 1987). Tomando en cuenta lo anterior, las especies que crecen en estos sitios presenta características que les pueden conferir una capacidad para hacer uso eficiente de las cantidades de luz baja que se dan por debajo del dosel de la selva.

#### 1.5 ESPECIES EN ESTUDIO.

En la zona de estudio Canavalia rosea (playa), Ipomoea pes-caprae (playa), Chamaecrista chamaecristoides (playa y zonas móviles), Palafoxia lindeni (playa y zonas móviles), y Trachypogon gouini (playa, zonas móviles y pastizales) son algunas de las especies pioneras, en las que se ha puesto principal interés por conocer algunos aspectos que influyen en el establecimiento de las mismas. Esto es con base en la importancia que tienen como especies colonizadoras en los sistemas de dunas. El desarrollo de trabajos ecofisiológicos en estas especies ha abarcado aquellos relacionados con la respuesta en crecimiento ante condiciones de enterramiento (Martínez y Moreno-Casasola en prep), variaciones en la disponibilidad de agua (Martínez y Rincón en prep.) y nutrimentos (Martínez et al.; Valverde et al.), producción de raíces (Martínez-romero en prep) efecto de las micorrizas en el crecimiento (Salas en prep; Corkidy en prep) etc. Con relación al efecto de la luz, hasta ahora no se ha analizado qué tan importante puede ser en la sobrevivencia y crecimiento de estas especies. Las especies pioneras se sitúan en

ambientes con una alta radiación donde se desarrollan favorablemente, no obstante es posible que existan algunas respuestas plásticas que les concedan cierta capacidad de ocupar sitios con una menor cantidad de luz. ya que cuando avanza el proceso de estabilización las condiciones de luz son menores. También al conocer el tipo de respuestas que operan en condiciones de luz baja, puede darnos una idea de lo importante que es para las plantas la falta de luz durante el enterramiento. En el caso de Cedreia odorata cuya distribución dentro de la zona de estudio abarca tanto matorrales como selva permitirá establecer un patrón de comparación entre las especies pioneras y ésta.

## 2.- EFECTO DE LA LUZ EN LAS PLANTAS

La luz es la fuente principal de energía. Presenta las características de una onda (longitud, frecuencia, y velocidad) y de una partícula (quantum). Con base en estas características es posible determinar el tipo de variación que puede tener la luz en un ambiente determinado. La luz dentro de estos ambientes puede cambiar de acuerdo a los siguientes parámetros: cantidad, calidad, dirección y periodicidad. Cada uno de ellos, repercute de distinta forma en el desarrollo de las plantas, ya sea en su germinación (calidad), crecimiento (cantidad y calidad), época de floración (periodicidad), etc. (Hart, 1988; Larcher, 1980; Smith, 1982).

Las plantas hacen uso de la luz básicamente de dos maneras. Por un lado, es la fuente de energía necesaria para desarrollar todos los procesos metabólicos que determinan el crecimiento. Por otro es un medio de información, con el cual las plantas son capaces de "percibir" en qué tipo de ambiente se desarrollan. La información percibida gracias a la luz, puede ser temporal o espacial, ya que la luz varía no solo en un espacio determinado (p.e. lugares sombreados), sino también en el tiempo (variaciones de luz a lo largo del día o del año). Existen distintos mecanismos como respuesta a estas variaciones en el tipo de radiación, entre los más importantes se pueden citar los fototropismos, heliotropismos, fotoperiodismo, etc. (Hart 1988, Smith, 1982).

Las plantas poseen una serie de fotosistemas que se encargan de procesar la energía y la información que la luz les puede dar (Fotosintético, del fitocromo, y el fotosistema relacionado con la respuesta a la luz azul). Cada uno de los fotosistemas, regula las respuestas dentro de las plantas, gracias a la acción de fotorreceptores que reconocen diferentes longitudes de onda, para las cuales son específicos. y como consecuencia determinan respuestas de acuerdo al tipo de luz que incide en ellos (Hart 1988; Larcher, 1980).

El efecto de la luz influye en todas las etapas del desarrollo de un vegetal, desde la semilla hasta el organismo adulto.

Se sabe por ejemplo, que existen semillas fotoblásticas positivas (germinan en presencia de luz) y semillas fotoblásticas negativas (no germinan en presencia de luz). Ecológicamente, la importancia de esta respuesta en la germinación de acuerdo al ambiente lumínico constituye una adaptación que es resultado de la variación temporal del ambiente (perturbación) a lo largo de mucho tiempo. El fotosistema responsable de dicha respuesta, es el fitocromo (Grime, 1981; Hart, 1988; Frankland & Taylorson, 1983). Una vez germinada la semilla, y cuando la plántula tiene contacto con la luz, comienza a dejar de ser un organismo heterótrofo (nutrido de las reservas de la semilla), para convertirse en un autótrofo.

Durante la etapa de plántula es posible que se presente una elongación del tallo cuando la cantidad de luz es nula o muy reducida. Esta elongación es conocida como etiolación, y aunque el crecimiento no se ve reflejado en la adquisición de biomasa, la elongación celular trae un aumento en la longitud de la planta. Esta reacción se limita a ciertas partes plásticas y sensibles de la parte aérea como son: el hipocótilo, los internodos, el peciolo o la lámina (Grime, 1966). Sin embargo, la etiolación puede producir que los tallos se colapsen, ya que el tejido mecánico que sostiene a la planta no es suficiente. (Sykes & Wilson, 1990; Grime & Jeffrey, 1965). La extensión celular que se presenta durante la etiolación, está directamente relacionada con el adelgazamiento de las paredes celulares. Este adelgazamiento predispone el ataque por hongos al interior de la célula y como consecuencia del daño producido es factible que la planta muera (Grime, 1966; Grime & Jeffrey, 1965).

## 2.1 LUZ Y CRECIMIENTO.

La transformación de energía radiante en energía química es uno de los pasos más importantes en el metabolismo de las plantas. Gracias a esta transformación, el crecimiento de las mismas es posible. El sistema fotosintético, mediante la acción de varias clorofilas y carotenoides es el encargado de esta actividad, y aunque cada uno tiene sus propiedades de absorción de energía, dicha actividad abarca casi la totalidad del espectro visible (Larcher, 1980; Hart 1988; Smith, 1982). Estas moléculas pigmentadas, emiten electrones cuyo efecto es la reducción de dióxido de carbono a carbohidratos, a través de una secuencia de reacciones, catalizadas por proteínas en los tejidos de la hoja

(Charles Edwards *et al.*, 1986).

La adaptabilidad del aparato fotosintético bajo diferentes regímenes lumínicos está relacionada con las características funcionales del mismo. A bajas intensidades de luz el proceso limitante es la capacidad de absorber y utilizar la energía radiante (eficiencia fotoquímica) (Medina, 1972). A estas intensidades bajas la pérdida de energía en respiración y el costo que trae consigo producir y mantener el sistema fotosintético regularmente son bajos (Tabla 2). Además, el mayor porcentaje de fotosintatos producidos en la fotosíntesis debe ser reinvertido en tejido fotosintético, por lo cual hay menor asignación de recursos a partes no fotosintéticas (Björkman, 1981).

A altas intensidades lumínicas lo determinante del sistema es su capacidad para utilizar los productos de la reacción fotoquímica (ATP y NADPH) en los procesos de síntesis de carbohidratos (eficiencia del aparato enzimático y transporte de los productos de síntesis) (Medina, 1972).

Dentro del rango de respuesta de las plantas al tipo de condición lumínica, podemos mencionar que existen plantas tolerantes a la sombra (umbrófilas), y plantas que se desarrollan en sitios con mucha luz (heliófitas) (Medina, 1972). Las primeras se caracterizan por ser capaces de utilizar más eficientemente intensidades de luz muy baja, mientras que las plantas heliófitas se caracterizan porque su aparato fotosintético se satura a altas intensidades de luz (Medina, 1972). Algunas de las propiedades de estos dos tipos de plantas son las señaladas en la Tabla 2 (Hart,

1988). Entre estos dos extremos encontramos que existe toda una gama de posibles respuestas, en las que el grado de plasticidad por parte de las plantas ante condiciones lumínicas diferentes juega un papel importante. (Björkman, 1981; Iriarte, 1987). Las respuestas a condiciones distintas de luz, son variadas y se dan no solo a nivel de individuo. De tal manera que en algunos casos, una misma planta puede llegar a presentar respuestas distintas en cuanto a su morfología, cuando se expone a distintos ambientes lumínicos. Por ejemplo, una planta puede tener tanto hojas con características para estar bajo condiciones de sombra, y otras con características para situarse en condiciones de luz mas alta, dependiendo del tipo de luz incidente en cada tipo de hoja (Hart 1980).

Tabla 2.- Características generales de plantas tolerantes y no tolerantes a la sombra (Hart 1983)

Tipo de Planta	Propiedades
No tolerantes de sombra	<ul style="list-style-type: none"> <li>-Incremento en la extensión de los internodos.</li> <li>-Incremento en la extensión del peciolo.</li> <li>-Domina el crecimiento apical.</li> <li>-Ramificación limitada.</li> <li>-Expansión foliar limitada.</li> <li>-Tasas altas de respiración</li> </ul>
Tolerantes de sombra	<ul style="list-style-type: none"> <li>-Internodos cortos.</li> <li>-Peciolos cortos.</li> <li>-Mayor ramificación.</li> <li>-Desarrollo de las hojas.</li> <li>-Tasas bajas de respiración.</li> </ul>

La captación de luz se realiza principalmente en las hojas.

Las diferencias entre hojas de sol y hojas de sombra también son importantes y se dan a distintos niveles (Tabla 3).

Tabla 3.- Diferencias a distintos niveles de organización entre hojas de sombra y hojas de sol (Hart, (1988))

Nivel	Hojas de sombra	Hojas de sol
Anatómico	Fototrópicas, pecioladas, pocos estomas, hojas anchas y delgadas, cutícula delgada pocas capas de células en empalizada, células cortas con espacios intercelulares grandes.	Mayor número de estomas, Hojas gruesas, cutícula gruesa, mayor número de capas en empalizada, con células largas, las hojas frecuentemente pigmentadas y con vellosidades.
Estructural	Cloroplastos grandes, mayor número de gránas.	Cloroplastos pequeños, menor número de gránas y de tamaño mas pequeño.
Bioquímico	Más clorofila por unidad de peso o de área, tasas bajas de respiración, niveles bajos de saturación a la luz	Menos clorofila, por unidad de peso o de área, tasas altas de respiración, niveles altos de saturación a la luz.

Estas características permiten optimizar el uso de la luz en los dos tipos de ambientes. Sin embargo, cuando las condiciones de radiación no son las óptimas, podemos pensar que las plantas se están desarrollando bajo condiciones de estrés (definido por Levitt (1972) como el efecto de factores ambientales potencialmente desfavorables a los organismos).

Las plantas pueden tener modificaciones morfológicas y fisiológicas como respuesta a condiciones de poca luz. Björkman (1981) menciona que el crecimiento de una planta depende de la capacidad de las hojas para adquirir la energía solar a través de la fotosíntesis y del área foliar que esté expuesta a la luz. La asignación de biomasa hacia tejido no fotosintético y

fotosintético (Proporción de área foliar "Leaf Area Ratio - LAR o F) es también un factor importante en el desarrollo de las plantas, siendo mayor hacia tejido fotosintético cuando las condiciones de luz son pobres como ya se mencionó anteriormente. Este autor señala también que la maximización del área fotosintéticamente activa se puede alcanzar de distintas maneras. Una de ellas, es el aumento del área foliar específica (Specific Leaf Area - SLA) y/o de la proporción del peso foliar (Leaf Weight Ratio - LWR). Sin embargo, se ha visto que el SLA es un índice que tiene mayores ajustes cuando se trata de analizar respuestas a condiciones distintas de luz (Hunt, 1978; Björkman, 1981). Los valores altos de SLA en condiciones bajas de luz, parecen ser debidos a una reducción en diferentes componentes del sistema fotosintético que opera cuando las condiciones de luz son altas. Sin embargo, no existen suficientes investigaciones al respecto. Por otro lado se ha visto que ante una baja intensidad lumínica, hay menor asignación de recursos a tejido epidérmico, paredes celulares, tejido vascular, etc. (Björkman, 1981).

### 3.- ANALISIS DE CRECIMIENTO

Conforme una planta crece va produciendo una mayor cantidad de tejido fotosintético que lo permite incrementar su capacidad fotosintética. Esto produce un crecimiento de tipo exponencial, en el que la ganancia de biomasa producida en el tiempo depende de la cantidad de biomasa que la planta tiene

(Hunt, 1978; Bannister, 1976; Evans, 1972). En otros términos el valor del exponente depende del estado de crecimiento que tenga la planta. Por esta razón es más válido examinar el crecimiento en unidades logarítmicas que en unidades aritméticas (Bannister, 1976).

Con el análisis de crecimiento es posible conocer la tasa de cambio en peso (generalmente seco) por unidad de peso de la planta en el tiempo. Existen dos tipos de análisis de crecimiento: el clásico y el funcional. En el primero se considera el crecimiento de las plantas con base en dos cosechas en el que se asume un modelo de tipo lineal del logaritmo del peso versus tiempo (Evans, 1972). Por otro lado, en el análisis funcional el número de cosechas es mayor y es posible ajustar algún tipo de modelo estadístico al crecimiento de las plantas con el cual se presente un análisis más detallado de dicho crecimiento.

Los parámetros que se utilizan en ambos modelos permiten conocer con cierta medida algunas de las respuestas fisiológicas y morfológicas de las plantas. Entre estos parámetros tenemos que la Tasa Relativa de Crecimiento promedio ( $\bar{R}$ ) nos indica la ganancia de biomasa producida en el tiempo de acuerdo con la cantidad de biomasa que tiene la planta y puede ser considerada como la velocidad de crecimiento promedio entre dos cosechas. Por otro lado, esta tasa puede ser analizada con base en dos parámetros que son la Tasa de Asimilación Neta promedio ( $\bar{E}$ ) y la Proporción de Área Foliar promedio ( $LAR$  o  $\bar{F}$ ) (Evans, 1972; Björkman, 1981).

La Tasa de Asimilación Neta tiene una relación directa con la tasa fotosintética y la tasa respiratoria de la planta de acuerdo a la siguiente expresión:

Tasa de Asimilación Neta = Tasa fotosintética promedio durante el día X horas de luz - la Tasa de respiración promedio X total de horas

Por otro lado, la Proporción de Area Foliar (F) está determinada por otros dos índices que son: El Area Foliar Específica (SLA) y la Proporción de Peso Foliar (LWR).

$$F = SLA \times LWR$$

Formulas : (en la Tabla 6 se encuentra un resumen de estas fórmulas)

$$\text{Proporción Raíz-Parte Aérea } \frac{R}{S} = \frac{WR}{WS}$$

WR es el peso de la raíz y WS el peso de la parte aérea (hojas y tallo). El R/S da la proporción entre la biomasa asignada a tallo y la asignada a raíz (valores mayores de uno, significan que hubo mayor asignación de peso a raíz).

$$\text{Tasa Relativa de Crecimiento promedio} \quad \bar{R} = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{T_2 - T_1}$$

(mg x mg x día<sup>-1</sup>)

En donde  $W_2$  es igual al peso total de la planta obtenido en la segunda cosecha,  $W_1$  al peso total de la planta de la cosecha anterior, y  $T_2 - T_1$ , el tiempo transcurrido entre ambas cosechas. La  $R$  nos indica la tasa de crecimiento relativo entre dos mediciones de peso en distintos tiempos.

$$\text{Tasa de Asimilación Neta promedio} \quad \bar{E} = \frac{W_2 - W_1}{T_2 - T_1} \times \frac{\ln LA_2 - \ln LA_1}{LA_2 - LA_1}$$

(NAR)

(mgmm<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>)

$LA$  es el área foliar total,  $W$  el peso y  $T$  el tiempo, La Tasa de Asimilación Neta implica ajustes fisiológicos entre la tasa fotosintética y la tasa de respiración (Björkman, 1981).

Proporción de  
 Área foliar promedio  
 (LAR)

$$\bar{F} = \frac{(LA_2/W_2) \times (LA_1/W_1)}{2}$$

(mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup>)

LA es igual al área foliar y W el peso total de la planta. Este índice se denomina como F, y relaciona cambios en la proporción de biomasa asignada a tejido fotosintético y no fotosintético.

Área Foliar  
 Específica  
 (SLA)

$$SLA = \frac{LA}{LW}$$

(mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup>)

LA equivale al área foliar total, y LW al peso total de las hojas. El SLA es la proporción del área foliar con respecto al peso de la hoja. Este índice varía notablemente dependiendo de la cantidad de luz que irradie las hojas, aumentando su valor en condiciones bajas de luz.

Se han realizado varios trabajos en los cuales el uso de estos parámetros ha sido útil para conocer las respuestas de las plantas a distintas condiciones. Pandey & Sinha (1977) analizaron el efecto de la luz en el crecimiento y morfogénesis de dos especies de Crotalaria (C. juncea y C. sericea).

Encontraron que el C. sericea es la especie más tolerante a la sombra debido a que hay un aumento en la Proporción de Área Foliar (LAR) que compensa la reducción en la Tasa de Asimilación Neta ( $\bar{E}$ ) bajo condiciones de menos luz y por lo tanto es posible que esta especie mantenga en un mismo nivel su Tasa Relativa de Crecimiento ( $\bar{R}$ ). Estos autores en otro trabajo (Pandey & Sinha, 1979) utilizaron distintos fotoperíodos para conocer la respuesta en la estas dos especies de Crotalaria, utilizando los mismos parámetros. En términos de R y NAR C. juncea mostró un gran uniformidad en todos los fotoperíodos experimentados.

Por otro lado, Loach (1970) trabajó con plántulas de cinco especies con diferente tolerancia a la sombra. Las plántulas se colocaron bajo distintas cantidades de luz. En sus resultados encontró que las Tasas de Asimilación Neta decrecían conforme disminuía la cantidad de luz a la que eran expuestas. Cuando la Tasa de Asimilación Neta decrecía se presentaba un aumento en la Proporción de Área Foliar que a su vez era consecuencia de valores más altos en el Área Foliar Específica y en el Peso Foliar Específico. Este autor concluye que no hay una distinción clara entre estas plantas tolerantes y no tolerantes a la sombra sobre la base de su tamaño relativo o su eficiencia en el sistema fotosintético en luz baja.

Otro trabajo muy interesante relacionado con el crecimiento y la sobrevivencia de especies a diferentes cantidades de luz es el realizado por Augspurger (1984). En su trabajo con 18 especies de árboles de la Isla Barro Colorado, Panamá, encontró que la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas era más altas en condiciones de luz que en condiciones de sombra. También encontró

que hay una correlación entre el tamaño de la semilla y la altura de las especies, además de que en condiciones de sombra las plántulas tuvieron un crecimiento muy lento o nulo después de haber utilizado las reservas de la semilla en su crecimiento inicial.

Con relación al efecto de la luz sobre especies de dunas costeras, se han realizado algunos estudios. Seneca et. al. (1971) hicieron un estudio comparativo entre dos poblaciones (Michigan y Carolina del Norte) de Ammophila breviligulata. En este estudio se analiza el efecto de una serie de factores ambientales (salinidad, temperatura y luz) en la germinación de semillas y en el crecimiento de plántulas. Con respecto a los experimentos que se hicieron con plántulas, estos autores analizaron el efecto de dos fotoperíodos (día largo y día corto) y variaciones en la temperatura. Se encontraron diferencias entre los tratamientos y entre las dos poblaciones. Aquellas plantas que estuvieron bajo el tratamiento donde se simulaban las condiciones de día largo, fueron las que al final del tratamiento adquirieron mayor biomasa destinada a tallo, aparte de ser las de mayor altura. La variación en temperatura influyó en el efecto de los dos fotoperíodos sobre el crecimiento de las plántulas.

Sykes & Wilson (1990) hicieron un estudio sobre la sobrevivencia de 29 especies, nativas e introducidas en dunas de Nueva Zelanda, bajo condiciones de total obscuridad. En los resultados obtienen que hay un rango de sobrevivencia de 19 a 140 días para aquellas plantas que se encontraban en la obscuridad, mientras que la sobrevivencia de casi todas las plantas en condiciones de luz fue alta hasta el final del experimento. Con

estos resultados de tolerancia a la obscuridad se hicieron correlaciones con la respuesta de estas especies al enterramiento (trabajos previos) y con la distribución que tienen en el campo. Encontraron que existe correlación entre la tolerancia a la obscuridad y al enterramiento, pero no así entre obscuridad y distribución en el campo. También se realizaron ordenaciones con un número de variantes para resumir la autoecología de las especies.

## IV. MATERIALES Y METODOS

## 1.-GENERALIDADES

## 1.1 ZONA DE ESTUDIO

Este trabajo se realizó dentro de las instalaciones de la Reserva Ecológica "El Morro de la Mancha" (Instituto de Ecología A.C.) en Veracruz. La estación se encuentra sobre la costa del Golfo de México a los 96° 22' 40" de longitud oeste y 19° 36' de latitud norte, a 30 km. de Ciudad Cardel Ver. (Novelo, 1978). En esta zona se presenta un clima de tipo Aw, y cálido subhúmedo con una temporada de lluvias entre los meses de junio y septiembre en donde la precipitación anual oscila de 1250 a 1300 mm. (Novelo, 1978; Moreno-Casasola, 1982). La temperatura máxima extrema es de 34°C, la mínima extrema 16°C con un promedio anual entre 22° y 26°C (Gomez-Pompa et al, 1972).

Se trabajó con Canavalia rosea (Sw.) D.C., Ipomoea pes-caprae (L) Sweet, Trachypogon gouini Fourn. ex Hemsl, Chamaecrista chamaecristoides (Collard) I & B y Palafoxia lindenii Gray (Tabla 4). Estas especies se encuentran dentro de las etapas iniciales en el proceso de colonización de los sistemas de dunas, de tal manera que su establecimiento presenta gran importancia en la dinámica de los mismos. También se trabajó con Cedrela odorata (L), especie que se distribuye en distintos ambientes (no es característica de dunas), pero que en la zona de estudio se encuentra en las zonas más estabilizadas como son los matorrales y la selva (Tabla 4).

Tabla 4.- Características y distribución de las especies en estudio

ESPECIE	FAMILIA	FORMA DE CRECIMIENTO	DISTRIBUCION	
			LOCAL	GEOGRAFICA
<u>Canavalia rosea</u>	Leguminosae	Rastrera	Playa	Pantropical
<u>Ipomea pascaprae</u>	Convolvulaceae	Rastrera	Playa	Pantropical
<u>Chamaecrista chamaecristoides</u>	Leguminosae	Arbustiva	Cimas y brazos (zonas móviles)	Endémica del Golfo de México
<u>Palafoxia lindeni</u>	Coarpositae	Arbustiva	Playa, brazos y cimas	Endémica de Veracruz
<u>Trachypogon quinii</u>	Gramineae	Herbácea	Cimas y brazos (zonas seminóviles)	Endémica del Golfo de México
<u>Cedrela odorata</u>	Meliaceae	Arborea	Matorrales y Selva	Tropical y subtropical

Las condiciones de germinación, así como las características generales de las macetas en la que se colocaron las plántulas fueron las mismas para todas las especies y para cada uno de los tratamientos.

En la zona de estudio se colectaron semillas de las seis especies, a partir de mas de diez individuos distintos. Se pusieron a germinar en charolas de plástico utilizando como sustrato arena de una duna cercana a la estación. La arena fue saturada con agua de la llave y se mantuvo húmeda durante la germinación de las semillas. En el caso de las especies con semillas de testa dura (C. chamaecristoides, C. rosea e I. pescaprae) se lavaron antes con una solución de hipoclorito al 10% (para evitar algún tipo de infección) y posteriormente se escarificaron mediante un corte de la testa con una navaja.

Una vez germinadas las semillas, se esperó a que las plántulas tuvieran el mismo grado de desarrollo (tejido fotosintético presente) para transplantarlas a las macetas (1 planta por maceta) e iniciar los tratamientos. Los tratamientos se aplicaron cuando el tejido fotosintético estuvo presente ya que el crecimiento de las plantas depende directamente de la actividad fotosintética de este tejido. La edad de las plántulas a las que fueron transplantadas varió en algunos días. La Tabla 5 muestra el tiempo transcurrido desde la siembra de las semillas hasta su germinación y transplante.

Tabla 5.- Tiempo transcurrido entre siembra-germinación y entre siembra-transplante

ESPECIE	GERMINACION		TRANSPLANTE
	emergencia de la radícula) (días)		(tej. fotosintético presente) (días)
<u>Canavalia rosea</u>	3	8	(h.cotiledonarias)
<u>Ipomoea pes-caprae</u>	4	7	(h.cotiledonarias)
<u>Chamaecrista chamaecristoides</u>	3	6	(h.cotiledonarias)
<u>Palafoxia lindeni</u>	3	6	(h.cotiledonarias)
<u>Trachypogon gouini</u>	2	6	
<u>Cedrela odorata</u>	5	9	(h.cotiledonarias)

Las macetas consistieron en bolsas de plástico con capacidad para 5 kg cada una. Se llenaron con arena y se les agregó 1g de fertilizante comercial (18% Nitrógeno orgánico, 19% P O, 20% K O) con el fin de que hubiera suficiente aporte de nutrientes. Posteriormente fueron saturadas con agua y regadas cada tercer día.

## 2.-CONDICIONES DE LUZ

Se realizaron mediciones de la cantidad de luz en los sitios donde se establecen las especies en estudio (Li-Quantometer/Radiometer/Photometer). Estas fueron hechas durante un día (nublado).

Con el fin de conocer el porcentaje de sobrevivencia y la respuesta de crecimiento a distintas condiciones de luz, se

diseñaron dos experimentos (sobrevivencia y crecimiento) con cuatro tratamientos cada uno bajo las siguientes condiciones de luz.

- a) Mayor cantidad de luz (Alta)
- b) Menor cantidad de luz (Baja)

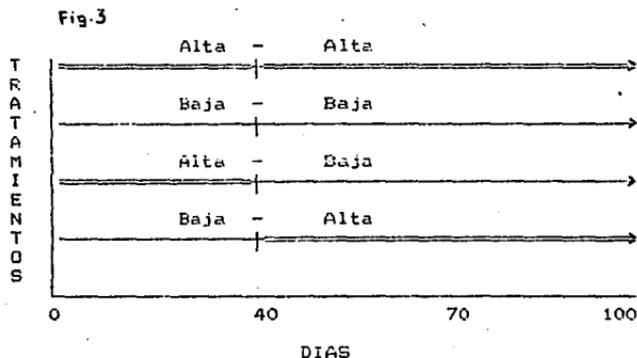
Los experimentos fueron realizados dentro de un invernadero que se localiza dentro de las instalaciones de la estación. Las paredes de invernadero consisten de tela de mosquitero incolora y el techo está formado por láminas de plástico transparente. Estas características permiten que la cantidad de luz en el interior sea alta, y que las diferencias en temperatura y humedad dentro y fuera de él no sean muy grandes.

La condición de menor cantidad de luz (Baja) fue simulada colocando las macetas debajo de las mesas, y la condición de mayor cantidad de luz (Alta), dejando las macetas sobre las mesas. Se hizo un registro de la cantidad de luz arriba y abajo de las mesas (día nublado).

También se registró la temperatura y el porcentaje de humedad dentro y fuera del invernadero durante tres días (3, 4 y 5 de abril de 1991), para conocer las posibles variaciones entre estos factores, y ver si dentro del invernadero (arriba y abajo de las mesas), las condiciones eran similares con las del ambiente externo en el cual crecen estas plantas.

## 3.-TRATAMIENTOS

Con las dos condiciones de luz se realizaron los siguientes tratamientos: Alta-Alta, Baja-Baja, Alta-Baja y Baja-Alta que dependen del tiempo que estuvieron las plantas en las dos condiciones de luz (Fig. 3).



## 4.- VARIABLES DE RESPUESTA

## 4.1 SOBREVIVENCIA.

El análisis de sobrevivencia, se efectuó colocando 20 plántulas de cada especie estudiada bajo los cuatro tratamientos. Se cuantificó el número de plantas vivas a los 0, 20, 40, 60, y 80, días. Con los datos obtenidos se calculó  $1x$  (proporción de sobrevivientes a cada tiempo) y se construyeron las curvas de sobrevivencia.

#### 4.2 CRECIMIENTO.

Para analizar el crecimiento de las plántulas, se realizaron cosechas destructivas a los 0, 40, 70 y 100 días en las que se obtuvo la raíz, el tallo y las hojas de las plantas. En todas las especies, se tuvieron cinco repeticiones (más dos de reserva) para cada tratamiento y por cosecha.

El diseño de tratamientos y muestreo quedó de la siguiente manera:

6 especies X 4 tratamientos X 4 cosechas X 5 repeticiones

Después de cosechadas las plántulas se midió el área de las hojas con un medidor de área foliar (Delta-T Image Analysis System). Las hojas, los tallos y las raíces fueron secados durante 72 horas en un horno a una temperatura de 70° C. Una vez secos, se pesaron.

Con los resultados obtenidos se calculó: la proporción entre el peso asignado a Raíz y a Parte Aérea (Root-Shoot - R/S), la Tasa Relativa de Crecimiento promedio (Relative Growth Rate -R), la Tasa de Asimilación Neta - NAR ó E), también llamada Tasa de Unidad Foliar (Unit Leaf Rate - ULR), la Proporción de Área Foliar (Leaf Area Rate - LAR) y el Área Foliar Específica (Specific Leaf Area - SLA). Las fórmulas se utilizaron según Evans (1972) y Hunt, (1978, 1982, 1990) (Tabla 6).

	UNIDADES	FORMULA
Proporcion Raiz-Parte Aerea (R/S)		$R/S = \frac{W_R}{W_S}$
Tasa Relativa de Crecimiento Promedio ( $\bar{R}$ )	$mg \times mg \times dia^{-1}$	$\bar{R} = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{T_2 - T_1}$
Tasa de Asimilacion Meta Promedio ( $\bar{E}$ )	$mg \times mm^{-2} \times dia^{-1}$	$\bar{E} = \frac{W_2 - W_1}{T_2 - T_1} \times \frac{\ln LA_2 - \ln LA_1}{LA_2 - LA_1}$
Proporcion de Area Foliar Promedio ( $\bar{F}$ )	$mm^2 \times mg^{-1}$	$\bar{F} = \frac{LA_2 / W_2 - LA_1 / W_1}{2}$
Area Foliar Especifica (SLA)	$mm^2 \times mg^{-1}$	$SLA = \frac{LA}{W_L}$

W - Peso seco total

$W_R$  - Peso seco raiz

$W_S$  - Peso seco parte aerea (tallo y hojas)

$W_L$  - Peso seco hojas

$LA$  - Area foliar

T - Tiempo

Tabla 6.- Formulas utilizadas en el analisis de crecimiento.

## 5.- ANALISIS DE RESULTADOS

## 5.1 SOBREVIVENCIA.

Para la sobrevivencia se realizó la prueba de Peto & Peto (Peto & Peto's Logrank Test) que es un prueba no paramétrica para comparar dos curvas de sobrevivencia. (Pyke & Thompson, 1986; Peto & Peto, 1972). En su calculo se utiliza la siguiente fórmula.

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

donde  $E_1$  y  $E_2$  son el número de muertes esperado. Está basado en la mortalidad total de cada intervalo y la proporción de sobrevivencia para cada curva.  $d_1$  y  $d_2$  son el número total de muertes para cada una de las curvas (ver Pyke & Thompson, 1986). El resultado de esta fórmula se compara como un valor de  $\chi^2$  (1 grado de libertad y .05 de confianza) (Sokal, 1969; Zar, 1974).

## 5.2 CRECIMIENTO.

Utilizando los valores de los pesos y el área foliar se hizo un análisis de varianza de una entrada (ANOVA  $p < 0.05$ ) entre cada uno de los tratamientos para cada tiempo de observación, y posteriormente una prueba de comparación múltiple de medias de Tukey para determinar las diferencias entre los tratamientos. En el análisis estadístico de los otros índices (R, R/S, E, E y SLA)

se realizó un análisis de varianza no paramétrico (Kruskall Wallis  $p < 0.05$ ), debido a que los índices obtenidos no cumplían con las condiciones supuestas para aplicar un ANOVA (existe desigualdad en las varianzas según la prueba de Bartlett) (Sokal, 1969; Zar, 1974).

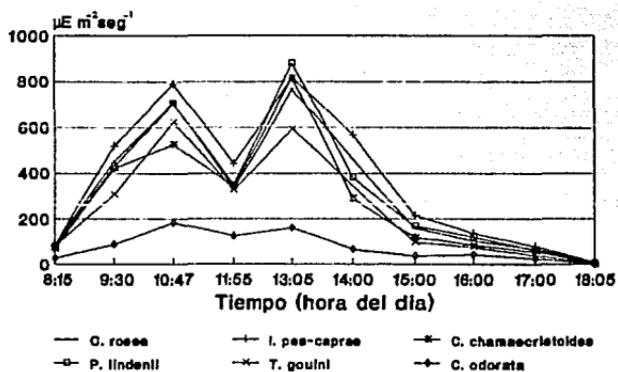
## V. RESULTADOS

## 1.- MEDICIONES DE TEMPERATURA, HUMEDAD Y LUZ.

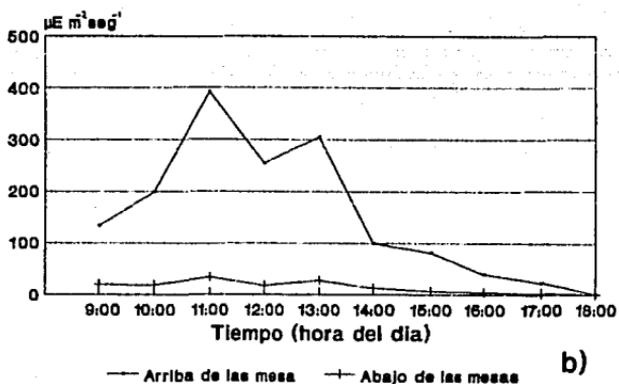
En la Tabla 7 se muestran los resultados obtenidos en las mediciones de temperatura y humedad que se realizaron durante dos días. Con los datos obtenidos es posible comprobar que las diferencias en estas dos condiciones son mínimas dentro y fuera del invernadero, así como en cada uno de los sitios donde se aplicaron los tratamientos (arriba y abajo de las mesas). Con respecto a la cantidad de luz presente en los sitios donde se encuentran las seis especies es importante indicar que para C. odorata la cantidad de luz es mucho menor que la que incide sobre las otras especies (Fig. 4a). Las mediciones de luz realizadas dentro del invernadero (Fig. 4b) reflejan que la cantidad arriba y abajo de las mesas fue diferente. Cabe señalar que la cantidad de luz dentro del invernadero se reduce aproximadamente en un 50% debido al sombreado producido por la paredes y el techo del invernadero (Fig. 4a y 4b).

Tabla 7.- Mediciones de Temperatura y Humedad

	Temperatura		Humedad	
	Máxima	Mínima	Máxima	Mínima
Sobre las mesas	30° C	20° C	89 %	60 %
Debajo de las mesas	30° C	19° C	88 %	60 %
Fuera del invernadero	29° C	17° C	80 %	56 %



a)



b)

Fig 3.- Intensidad de luz a)Especies b)Invernadero

## 2.- SOBREVIVENCIA Y CRECIMIENTO DE PLANTULAS

La sobrevivencia, y el crecimiento de las seis especies estudiadas fueron afectados significativamente por los tratamientos. En general la intensidad de luz baja repercutió aumentando la mortalidad de las plantas y disminuyendo su crecimiento. La magnitud en las respuestas a los cuatro tratamientos de las seis especies se describen a continuación.

C. chamaecristoides, P. lindenii y I. guini presentaron una alta mortalidad de plantas en algunos tratamientos, tanto en el experimento de sobrevivencia como en el de crecimiento. Por esta razón, no se reportan resultados en Peso, Proporción Raíz-Parte Aerea (R/S), Tasa Relativa de Crecimiento (R) Tasa de Asimilación Netea (E), Proporción de Área Foliar (F) y Área Foliar Específica (SLA), para el tiempo 100 en estas tres especies y para el tiempo 70 en I. guini y P. lindenii.

### 2.1 SOBREVIVENCIA.

#### Alta-Alta y Baja-Baja

La Tabla 8 muestra las diferencias que existen entre las seis especies para todos los tratamientos de luz. La sobrevivencia de plántulas fue mayor en Alta-Alta para todas las especies, siendo diferente significativamente a los otros tratamientos como se muestra en la Figura 5. Excepto en I. guini y C. odorata donde la mortalidad fue igual a la de Alta-

Baja para la primera especie y Baja-Alta para la segunda (Fig.5).

En el tratamiento de Baja-Baja también la tasa de sobrevivencia difiere entre especies. C. chamaecristoides, P. lindeni y I. gouini son las que mayor mortalidad presentaron, de tal manera que al final del experimento no quedaron plántulas vivas (Tabla 8 y Fig.5). En general, se observa que para este tratamiento se obtuvieron los valores más bajos en la sobrevivencia de las seis especies (Fig.5).

#### Alta-Baja y Baja-Alta

En la Tabla 8 se puede observar que el cambio repercutió en distinto grado sobre la sobrevivencia en las seis especies. C. rosea fue la especie con menos mortalidad en los dos tratamientos, mientras que en el otro extremo C. chamaecristoides (Alta-Baja) y I. gouini (Baja-Alta) fueron más susceptibles a estos tratamientos. Con respecto al tratamiento de Alta-Baja en todas las especies se incrementó la mortalidad de plántulas al ser trasladadas a intensidad de luz baja (Fig.5). La respuesta más drástica se presentó en C. chamaecristoides y P. lindeni, en las otras especies no fue tan severa la mortalidad de individuos en condiciones de luz baja (Tabla 8).

La mortalidad de plantas en el tratamiento de Baja-Alta se presenta durante el tiempo que estuvieron en luz baja. En C. rosea, I. pes-caprae, C. chamaecristoides, y C. odorata esta mortalidad se detiene después del cambio; en P. lindeni, sucede lo mismo al final del experimento. Por otro lado, I. gouini es la única especie en la que la mortalidad sigue en aumento a pesar

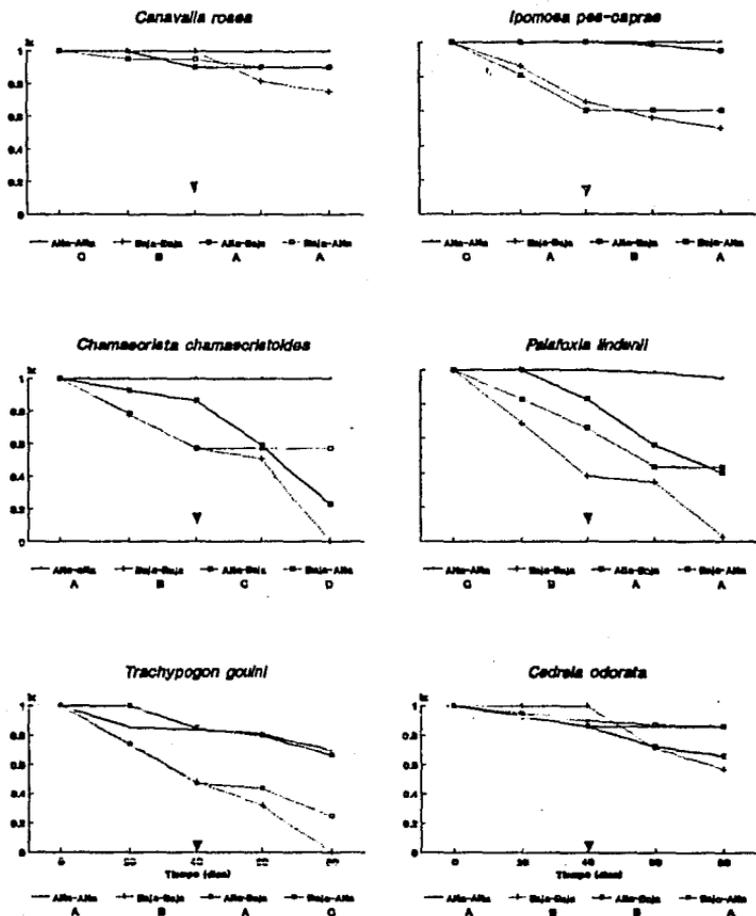


Fig. 5.- Curvas de sobrevivencia de los cuatro tratamientos para cada una de las especies, las flechas señalan el tiempo en el que se realizó el cambio en la condición luminica de los tratamientos Alta-Baja y Baja-Alta. Las letras indican diferencias significativas entre los tratamientos (Prueba de Peto & Peto  $p < 0.05$ )

Sobrevivencia	ALTA-ALTA	BAJA-BAJA	ALTA-BAJA	BAJA-ALTA	
	<i>C. rosea</i> <i>I. pes-caprae</i> <i>C. chamaecristoides</i> <hr/> <i>P. lindenbergii</i> <hr/> <i>C. odorata</i> <i>T. gouini</i>	a <hr/> b <hr/> c	<i>C. rosea</i> <hr/> <i>I. pes-caprae</i> <hr/> <i>C. odorata</i> <hr/> <i>P. lindenbergii</i> <hr/> <i>C. chamaecristoides</i> <hr/> <i>T. gouini</i>	a <hr/> b <hr/> c <hr/> d	<i>C. rosea</i> <hr/> <i>C. odorata</i> <hr/> <i>I. pes-caprae</i> <hr/> <i>C. chamaecristoides</i> <hr/> <i>P. lindenbergii</i> <hr/> <i>T. gouini</i>

TABLA 8.- Comparación entre especies de las curvas de sobrevivencia en cada tratamiento. En cada tratamiento se realizó una prueba de Feto a Feto (Puke & Thompson 1986). Las letras diferentes en cada tratamiento indican diferencias significativas entre especies ( $p < 0.05$ ).

del cambio (Fig.5).

En la Tabla 8 se puede observar que en general, las especies más tolerante a la intensidad de luz baja fueron Canavalia rosea, Ipomoea pes-caprae, y Cedreia odorata. Las otras tres especies se vieron más afectadas por el hecho de exponerlas en alguna etapa de su vida a intensidades lumínicas bajas.

## 2.2 CRECIMIENTO

### 2.2.1 Peso Total

#### Alta-Alta y Baja-Baja

En Alta-Alta, las plántulas presentaron la mayor ganancia en biomasa y en Baja-Baja fue donde se encontró el menor peso para todas las especies, excepto C. odorata en donde no se observaron diferencias significativas desde el día 70 entre estos dos tratamientos (Tabla 9).

#### Alta-Baja. y Baja-Alta

El cambio de luz alta a baja produjo menor ganancia de biomasa en C. rosea, I. pes-caprae, C. chamaecristoides, P. lindeni y I. guini, ya que se encontraron diferencias significativas entre este tratamiento y el de Alta-Alta. En C. odorata el tratamiento de Alta-Baja no presentó cambios en cuanto a la cantidad de biomasa acumulada con respecto a los otros tratamientos.

PESO SECO TOTAL (mg)
----------------------

### Canavalia rosea

TRAT./TIEMPO	SEMILLA	0 DIAS	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	609.9	439.22 (46.13)	1602.4 (339.5) a	3159.2 (299.9) a	4580 (916.6) a
BAJA			927.8 (473.7) b	1389 (636.5) b	990.6 (120.2) b
ALTA-BAJA				1643 (182.71) b c	1550 (750.9) b c
BAJA-ALTA				2415 (696.2) a c	3210 (720.2) c

### Ipomoea pes-caprae

TRAT./TIEMPO	SEMILLA	0 DIAS	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	155.2	62.14 (3.486)	633.8 (119.6) a	1716.1 <sup>3</sup> (351.2) a	3901.2 (213.7) a
BAJA			94.8 (44.06) b	121.2 (56.5) b	344.8 (177.9) b
ALTA-BAJA				879.2 (301.02) c	966.2 (172.6) c
BAJA-ALTA				648.4 (141.59) c	2213.6 (1234.1) d

### Chamaecrista chamaecristoides

TRAT./TIEMPO	SEMILLA	0 DIAS	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	89	4.66 (.816)	146.4 (37.59) a	284.6 (211.0) a	3112 (1176) a
BAJA			151.8 (3.929) b	54.86 (49.29) b	
ALTA-BAJA				142.8 (22.45) b	120.8 (35.17) b
BAJA-ALTA				148.6 (73.55) b	1892.2 (934.72) b

TABLA 9.- Peso Seco Total de las seis especies para los cuatro tratamientos. El cambio en la condición de luz de los tratamientos Alta-Baja y Baja-Alta se efectuó a los 40 días. Los valores dentro de los parentesis indican la desviación estándar de las medias obtenidas para este valor. Las letras indican diferencias entre cada tratamiento (ANOVA,  $p < 0.05$ ).

### Palafoxia lindenii

TRAT./TIEMPO	SEMILLA	0 DIAS	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	2.1	1.2 (.316)	128.44 (28.39) a	678.6 (85.26) a	1856.2 (958.6) a
BAJA			7.58 (2.77) b		
ALTA-BAJA				341.6 (206.5) b	294.2 (219.6) b
BAJA-ALTA				255.6 (18.04) b	982.25 (625.32) a b

### Trachypogon gouini

TRAT./TIEMPO	SEMILLA	0 DIAS	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	1.16	1.04 (.000)	18 (1) a	51 (13) a	399.25
BAJA			8.18 (3.2) b		
ALTA-BAJA				21.68 (18.4) b	
BAJA-ALTA				15.97 (7.4) b	

### Cedrela odorata

TRAT./TIEMPO	SEMILLA	0 DIAS	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA		8.8 (1.5)	138.6 (14.8) a	176 (51.6) a	627 (458) a
BAJA			67.2 (38.7) b	76 (59.4) a	329.8 (21.8) a
ALTA-BAJA				121.6 (38.5) a	312.8 (181.8) a
BAJA-ALTA				137 (77.5) a	496 (154.4) a

C. rosea e I. pes-caprae tienen un incremento significativo en el peso después de cambiarlas a luz alta. Las diferencias que se encontraron entre este tratamiento y el de Baja-Baja, nos permite suponer que para estas dos especies dicho cambio resultó favorable. En C. rosea inclusive los valores de peso alcanzados para este tratamiento llegan a ser similares a los de Alta-Alta. Para P. lindenii el cambio a luz alta favoreció la ganancia de biomasa, ya que al final del experimento también tiene valores en los cuales no hay diferencia significativa con los del tratamiento de Alta-Alta. Por otro lado en C. chamaecristoides y I. guini la luz Baja durante los primeros días, repercute seriamente sobre el peso de las plántulas, de tal manera que aún después del cambio se observan valores bajos en el peso de estas dos especies. C. odorata no presentó diferencias en cuanto al peso de este tratamiento y los otros.

#### 2.2.2 Proporción Raíz-Parte Aérea.

##### Alta-Alta y Baja-Baja

C. rosea y P. lindenii fueron las dos únicas especies en las que siempre hubo una mayor asignación de biomasa hacia parte aérea (valores menores de 1). A diferencia de esto, en las otras especies se asignó mayor biomasa hacia raíz en alguna etapa del experimento (Tabla 10). En luz baja, la asignación siempre fue mayor hacia parte aérea en todas las especies.

En general los valores de R/S siempre son mayores para el tratamiento de Alta-Alta comparado con Baja-Baja. Sin embargo no se encontraron diferencias significativas en C. rosea a los 40 días y en C. odorata al final del experimento.

C. rosea e I. pes-caprae presentan una tendencia clara. En luz Alta los valores de P/S van aumentando conforme pasa el tiempo, mientras que en luz Baja la asignación va siendo cada vez mayor a parte aérea. C. odorata responde de manera contraria, a través del tiempo los valores de R/S van disminuyendo. Aunque en las otras especies no se detecta una tendencia clara, creo que es importante señalar los valores mayores de 1 que tienen C. chamaecristoides, I. gouini y C. odorata en los primeros días.

#### Alta-Baja y Baja-Alta

C. rosea e I. pes-caprae tuvieron valores significativamente menores para R/S como consecuencia del cambio a luz baja con respecto al tratamiento de Alta-Alta. Las diferencias se mantienen para las dos especies al tiempo 100. En P. lindeni también se observa el mismo comportamiento pero solo al final del experimento. Esto implica que cuando las plantas son colocadas en luz baja, incrementan más la asignación de biomasa hacia parte aérea. C. chamaecristoides, I. gouini y C. odorata llegaron a presentar valores más altos en el tratamiento Alta-Baja con respecto a Alta-Alta después del cambio. Sin embargo no se encontraron diferencias significativas.

PROPORCION RAIZ-PARTE AEREA (R/S)

**Canavalia rosea**

TRAT./TIEMPO	0 DIAS	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	1163 (.0304)	3423 (.4142) a	5871 (.0509) a	6732 (.0580) a
BAJA		2987 (.0309) a	2794 (.0666) b	2584 (.0750) b
ALTA-BAJA			3616 (.0589) b c	3485 (.1345) b
BAJA-ALTA			4658 (.0882) a c	5759 (.0512) a

**Ipomoea pes-caprae**

TRAT./TIEMPO	0 DIAS	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	2347 (.0729)	6827 (.0572) a	1120 (.1579) a	1165 (.2368) a
BAJA		4273 (.0700) b	2047 (.0327) b	2274 (.0229) b
ALTA-BAJA			5407 (.0586) c	3179 (.0547) c
BAJA-ALTA			6934 (.1064) d	7678 (.1435) a

**Chamaecrista chamaecristoides**

TRAT./TIEMPO	0 DIAS	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	2114 (.0527)	12855 (.2788) a	8744 (.2659) a	2148 (.2796) a
BAJA		7685 (.1264) b	3537 (.1405) b	
ALTA-BAJA			3210 (.4166) c	2930 (.3447) a
BAJA-ALTA			5555 (.1495) abc	6941 (.0882) a

TABLE 10.- Proportion Root-Part Aerea (R/S) of the six species for the four treatments. The change in the condition of light of the treatments Alta-Baja y Baja-Alta se efectuó a los 40 días. Los valores dentro de los parentesis indican la desviación estándar de las medias obtenidas para este índice. Las letras indican diferencias entre cada tratamiento (Fruskal, Wallis,  $p < 0.05$ ).

### Palafoxia lindenii

TRAT/TIEMPO	8 DIAS	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	$\frac{4616}{(.8841)}$	$\frac{7410}{(.1939)}$ a	$\frac{4259}{(.2673)}$ a	$\frac{6392}{(.1920)}$ a
BAJA		$\frac{1129}{(.0464)}$ b		
ALTA-BAJA			$\frac{4219}{(.1236)}$ a	$\frac{1928}{(.2873)}$ b
BAJA-ALTA			$\frac{3899}{(.1112)}$ a	$\frac{6226}{(.2893)}$ a

### Trachypogon gouini

TRAT/TIEMPO	8 DIAS	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	$\frac{1.111}{(.118)}$	$\frac{1.63}{(.316)}$ a	$\frac{362}{(.238)}$ a	$\frac{365}{(.455)}$
BAJA		$\frac{.5}{(.39)}$ b		
ALTA-BAJA			$\frac{1.21}{(.425)}$ a	
BAJA-ALTA			$\frac{1.25}{(.654)}$ a	

### Cedrela odorata

TRAT/TIEMPO	8 DIAS	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	$\frac{1857}{(.234)}$	$\frac{1.39}{(.245)}$ a	$\frac{1.05}{(.288)}$ a	$\frac{844}{(.290)}$ a
BAJA		$\frac{853}{(.239)}$ b	$\frac{422}{(.125)}$ b	$\frac{624}{(.267)}$ a
ALTA-BAJA			$\frac{1.33}{(.559)}$ a	$\frac{724}{(.287)}$ a
BAJA-ALTA			$\frac{800}{(.225)}$ a	$\frac{863}{(.175)}$ a

C. rosea e I. pes-caprae (tiempo 70 y 100), y C. odgrata el (tiempo 70) tuvieron valores significativamente más altos de R/S como consecuencia del cambio a luz alta en comparación con el tratamiento de Baja-Baja. Aunque en P. lindeni y T. gouvini no se pueden comparar los valores Baja-Alta con los de Baja-Baja (debido a la alta mortalidad en este último tratamiento), estas dos especies también tienen un aumento considerable en R/S, llegando a ser mayores de 1 para T. gouvini.

### 2.2.3 Tasa Relativa de Crecimiento Promedio.

#### Alta-Alta y Baja-Baja.

La intensidad de luz Alta durante los primeros 40 días, produjo valores en la tasa de crecimiento promedio (R) significativamente mayores a los de luz baja en las seis especies. Sin embargo, posteriormente no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las seis especies para estos dos tratamientos (Tabla 11).

#### Alta-Baja y Baja-Alta.

Con relación al cambio a luz alta en todas las especies la velocidad de crecimiento promedio (R) se incrementó notablemente después del cambio. Sin embargo, solo se encontraron diferencias significativas en I. pes-caprae y P. lindeni con los otros tratamientos.

## TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO ( $\bar{R}$ ) (mgmg<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>)

### Canavalia rosea

TRAT./TIEMPO	40 DÍAS		70 DÍAS		100 DÍAS	
ALTA	0.33374 (.034383)	a	0.32654 (.007560)	a	0.31262 (.005827)	a
BAJA	0.31444 (.015262)	b	0.31773 (.027047)	a	0.30751 (.015354)	a
ALTA-BAJA			0.00866 (.008772)	a	0.00511 (.016121)	a
BAJA-ALTA			0.02546 (.000009)	a	0.01267 (.015436)	a

### Ipomoea pes-caprae

TRAT./TIEMPO	40 DÍAS		70 DÍAS		100 DÍAS	
ALTA	0.5596 (.005465)	a	0.52055 (.007022)	a	0.51144 (.007134)	a
BAJA	0.3074 (.012756)	b	0.32330 (.011191)	a b	0.36468 (.017124)	a
ALTA-BAJA			0.07724 (.010452)	b	0.05556 (.007293)	b
BAJA-ALTA			0.26743 (.014233)	c	0.23517 (.011196)	a b

### Chamaecrista chamaecristoides

TRAT./TIEMPO	40 DÍAS		70 DÍAS		100 DÍAS	
ALTA	0.3558 (.00336)	a	0.356 (.00624)	a	0.341 (.0052)	a
BAJA	0.357 (.03421)	b	0.352 (.0382)	a b		
ALTA-BAJA			0.00214 (.00566)	b.	0.00434 (.01123)	b
BAJA-ALTA			0.001 (.015)	a	0.254 (.023)	a

TABLE 11. - Tasa Relativa de Crecimiento ( $\bar{R}$ ) de las seis especies para los cuatro tratamientos. El cambio en la condición de luz de los tratamientos Alta-Baja y Baja-Alta se efectuó a los 40 días. Los valores dentro de los paréntesis indican la desviación estándar de las medias obtenidas para este índice. Las letras indican las diferencias entre cada tratamiento (Kruskal Wallis,  $p < 0.05$ )

### Palafoxia lindenii

TRAT./TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	$\frac{117}{(0.0113)}$ a	$\frac{279}{(0.0235)}$ A	$\frac{311}{(0.025)}$ a
BAJA	$\frac{245}{(0.0146)}$ b		
ALTA-BAJA		$\frac{264}{(0.0257)}$ b	$\frac{206.7}{(0.0267)}$ a
BAJA-ALTA		$\frac{13}{(0.02)}$ c	$\frac{214}{(0.026)}$ a

### Trachypogon gouini

TRAT./TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	$\frac{277}{(0.0096)}$ a	$\frac{695}{(0.011)}$ a	$\frac{829}{(0.022)}$
BAJA	$\frac{253}{(0.019)}$ b		
ALTA-BAJA		$\frac{365}{(0.026)}$ a	
BAJA-ALTA		$\frac{340}{(0.02)}$ a	

### Cedrela odorata

TRAT./TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	$\frac{2671}{(0.0237)}$ a	$\frac{5245}{(0.0111)}$ a	$\frac{331}{(0.029)}$ a
BAJA	$\frac{241}{(0.025)}$ b	$\frac{253}{(0.025)}$ a	$\frac{253}{(0.025)}$ a
ALTA-BAJA		$\frac{2345}{(0.013)}$ a	$\frac{264}{(0.011)}$ a
BAJA-ALTA		$\frac{293}{(0.025)}$ a	$\frac{287}{(0.021)}$ a

Para el otro tratamiento (Alta-Baja) los valores que se registraron después del cambio (tiempo 70), son menores que los que presentan las plantas de Alta-Alta. I. pes-caprae, C. chamaecristoides y P. lindenbergii son las tres especies en donde estas diferencias fueron significativas.

En estos dos tratamientos se encontraron dos tipos de respuesta después del cambio en el ambiente lumínico. Por un lado C. rosea, C. odorata y T. quinquefolia no modificaron significativamente su tasa de crecimiento con respecto a los otros dos tratamientos (Alta-Alta y Baja-Baja). Al parecer en estas tres especies la R después de cierta edad es independiente de la cantidad de luz en las cuales se desarrollan, sin embargo, esta cantidad de luz tiene importancia durante los primeros días de vida.

Por otro lado, se encontró que I. pes-caprae, P. lindenbergii y C. chamaecristoides (esta especie solo en Alta-Baja) modifican significativamente su R después del cambio.

#### 2.2.4. Tasa de Asimilación Neta Promedio.

##### Alta-Alta y Baja-Baja

Todas las especies presentaron diferencias significativas en la Tasa de Asimilación Neta (E) dentro de los primeros 40 días, siendo mayor para aquellas plantas que estuvieron en luz alta. Aunque esta tendencia se mantiene con el tiempo, C. rosea y C.

TASA DE ASIMILACION NETA (E) (mg X MM<sup>-2</sup> X día)

## Canavalia rosea

TRAT./TIEMPO	48 DIAS	78 DIAS	108 DIAS
ALTA	$\frac{151.425}{(22.115)}$ a	$\frac{17.222}{(15.925)}$ a	$\frac{15.864}{(20.882)}$ a
BAJA	$\frac{40.829}{(42.699)}$ b	$\frac{2.233}{(19.233)}$ a b	$\frac{5.288}{(15.288)}$ a
ALTA-BAJA		$\frac{-3.871}{(10.211)}$ b	$\frac{-1.017}{(11.561)}$ a
BAJA-ALTA		$\frac{36.147}{(22.751)}$ a b	$\frac{16.384}{(22.267)}$ a

## Ipomoea pes-caprae

TRAT./TIEMPO	48 DIAS	78 DIAS	108 DIAS
ALTA	$\frac{113.867}{(29.468)}$ a	$\frac{57.247}{(17.747)}$ a	$\frac{72.443}{(17.388)}$ a
BAJA	$\frac{8.331}{(28.403)}$ b	$\frac{6.251}{(11.425)}$ b	$\frac{30.831}{(16.311)}$ b
ALTA-BAJA		$\frac{10.996}{(11.511)}$ b	$\frac{2.210}{(1.328)}$ c
BAJA-ALTA		$\frac{104.540}{(23.241)}$ a	$\frac{79.874}{(17.327)}$ a

## Chamaecrista chamaecristoides

TRAT./TIEMPO	48 DIAS	78 DIAS	108 DIAS
ALTA	$\frac{181.077}{(49.233)}$ a	$\frac{149.321}{(66.857)}$ a	$\frac{113.481}{(34.783)}$ a
BAJA	$\frac{18.842}{(3.234)}$ b	$\frac{37.898}{(47.898)}$ b c	
ALTA-BAJA		$\frac{-1.676}{(13.519)}$ b	$\frac{-5.643}{(15.538)}$ b
BAJA-ALTA		$\frac{171.423}{(66.233)}$ a c	$\frac{122.180}{(26.357)}$ a

Tabla 12.- Tasa de Asimilación Neta (E) de las seis especies para los cuatro tratamientos. El cambio en la condición de luz de los tratamientos Alta-Baja y Baja-Alta se efectuó a los 48 días. Los valores dentro de los parentesis indican la desviación estándar de las medias obtenidas para este índice. Las letras indican las diferencias entre cada tratamiento (Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ )

*Palafoxia lindenii*

TRAT/TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	22.253 (25.867) a	65.017 (19.858) a	21.535 (21.535) a
BAJA	17.553 (2.127) b		
ALTA-BAJA		24.013 (23.902) b	17.561 (25.133) a
BAJA-ALTA		96.477 (24.777) c	21.424 (27.224) a

*Trachypogon gouini*

TRAT/TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	31.020 (7.937) a	36.021 (18.255) a	27.427 (23.622)
BAJA	19.443 (8.977) b		
ALTA-BAJA		7.021 (21.912) b	
BAJA-ALTA		43.427 (5.427) a	

*Cedreia odorata*

TRAT/TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	29.547 (8.227) a	27.264 (23.443) a	24.332 (24.332) a
BAJA	23.788 (12.574) b	27.271 (21.774) a	16.722 (16.632) a
ALTA-BAJA		4.782 (5.267) a	27.337 (21.334) a
BAJA-ALTA		17.777 (25.227) a	27.337 (27.337) a

odorata no tuvieron diferencias en estos dos tratamientos posteriormente (Tabla 12).

#### Alta-Baja y Baja-Alta

El cambio a luz baja reduce significativamente la E en todas las especies, excepto en C. rosea, P. lindenii y C. odorata al final del experimento. Si las plantas son trasladadas a luz alta, los valores de E son muy similares a los de Alta-Alta en todas las especies. En P. lindenii inclusive llegan a ser significativamente mayores a los de Alta-Alta (tiempo 70) (Tabla 12).

Por ultimo es importante destacar que C. odorata no presentó diferencias en ninguno de los cuatro tratamientos después del tiempo 40.

#### 2.2.5 Proporción de Área Foliar.

##### Alta-Alta y Baja-Baja

La Proporción de Área Foliar presentó claras diferencias entre las plantas de Alta-Alta y las de Baja-Baja para las seis especies en todos los tiempos. De tal manera que los valores significativamente más altos se encontraron para el segundo tratamiento (Tabla 13).

#### Alta-Baja y Baja-Alta

En las seis especies existe una tendencia clara de modificar la Proporción de Area Foliar después del cambio en el ambiente lumínico. Esto es, cuando las plantas se cambian de Alta a Baja hay un incremento en el valor de éste índice, y en el tratamiento de Baja-Alta sucede lo contrario. En todas las especies excepto P. lindenii, se encontró que hay diferencias significativas entre los tratamientos de Alta-Alta con Alta-Baja y en los de Baja-Baja y Baja -Alta, ya sea después del cambio (70 días) o al final del experimento (Tabla 13).

#### 2.2.6 Area Foliar Específica .

##### Alta-Alta y Baja-Baja.

La Proporción de Area Foliar está directamente relacionada con el Area Folia Específica (SLA). De esta manera, los valores que se obtuvieron en SLA reflejan en cierta medida los que se presentaron en F. En los tratamientos de Alta-Alta y Baja-Baja hay valores significativamente más altos para este último tratamiento en todas las especies (excepto C. odorata al tiempo 100) (Tabla 14).

PROPORCION DE AREA FOLIAR (F) ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ )

Canavalia rosea

TRAT./TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	(.00000) a	(.00000) a	(.00000) a
BAJA	(.00000) b	(.00000) b	(.00000) b
ALTA-BAJA		(.00000) c	(.00000) b
BAJA-ALTA		(.00000) b c	(.00000) a

Ipomoea pes-caprae

TRAT./TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	(.00000) a	(.00000) a	(.00000) a
BAJA	(.00000) b	(.00000) b	(.00000) b
ALTA-BAJA		(.00000) a	(.00000) c
BAJA-ALTA		(.00000) a b	(.00000) d

Chamaecrista chamaecristoides

TRAT./TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	(.00000) a	(.00000) a	(.00000) a
BAJA	(.00000) b	(.00000) b	(.00000) b
ALTA-BAJA		(.00000) b	(.00000) b
BAJA-ALTA		(.00000) c	(.00000) a

TABLA 13.- Proporción de Área Foliar (F) de las seis especies para los cuatro tratamientos. El cambio en la condición de luz de los tratamientos Alta-Baja y Baja-Alta se efectuó a los 40 días. Los valores dentro de los parentesis indican la desviación estándar de las medias obtenidas para este índice. Las letras indican las diferencias entre cada tratamiento: (Muskal; Hall, 1957, p. 25-26).

### Palafoxia lindenii

TRAT./TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	$\begin{matrix} 00175 \\ (.000566) \end{matrix}$ a	$\begin{matrix} 00211 \\ (.000546) \end{matrix}$ a	$\begin{matrix} 00071 \\ (.000215) \end{matrix}$ a
BAJA	$\begin{matrix} 00387 \\ (.000544) \end{matrix}$ b		
ALTA-BAJA		$\begin{matrix} 000970 \\ (.000105) \end{matrix}$ a	$\begin{matrix} 00154 \\ (.000518) \end{matrix}$ a
BAJA-ALTA		$\begin{matrix} 00089 \\ (.000232) \end{matrix}$ b	$\begin{matrix} 00078 \\ (.000558) \end{matrix}$ a

### Trachypogon gouini

TRAT./TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	$\begin{matrix} 00043 \\ (.000544) \end{matrix}$ a	$\begin{matrix} 00050 \\ (.00050) \end{matrix}$ a	$\begin{matrix} 00070 \\ (.00014) \end{matrix}$
BAJA	$\begin{matrix} 00096 \\ (.00091) \end{matrix}$ b		
ALTA-BAJA		$\begin{matrix} 00010 \\ (.00017) \end{matrix}$ a	
BAJA-ALTA		$\begin{matrix} 00010 \\ (.0001) \end{matrix}$ b	

### Cedrela odorata

TRAT./TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	$\begin{matrix} 00117 \\ (.000250) \end{matrix}$ a	$\begin{matrix} 00130 \\ (.00015) \end{matrix}$ a	$\begin{matrix} 00129 \\ (.000510) \end{matrix}$ a
BAJA	$\begin{matrix} 00092 \\ (.00014) \end{matrix}$ b	$\begin{matrix} 00070 \\ (.00035) \end{matrix}$ b	$\begin{matrix} 00041 \\ (.00043) \end{matrix}$ b
ALTA-BAJA		$\begin{matrix} 00016 \\ (.000166) \end{matrix}$ c	$\begin{matrix} 00014 \\ (.000530) \end{matrix}$ b c
BAJA-ALTA		$\begin{matrix} 00021 \\ (.00021) \end{matrix}$ c	$\begin{matrix} 00113 \\ (.00025) \end{matrix}$ a c

## Alta-Baja y Baja-Alta.

En el cambio de ambiente lumínico, existe una tendencia a incrementar los valores de SLA al ser transferidas las plantas a luz baja (comparado con Alta-Alta). Por el contrario, en Baja-Alta los valores de SLA son menores cuando se colocan las plantas en luz alta (comparado con Baja-Baja). Estas diferencias se dan en todas las especies excepto C. odorata los 100 días. (Tabla 14).

AREA FOLIAR ESPECIFICA (SLA) (MM<sup>2</sup> MG<sup>-1</sup>)

*Canavalia rosea*

TRAT/TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	98.653 (18.513) a	127.553 (20.533) a	138.170 (18.278) a
BAJA	345.767 (164.312) b	382.487 (68.435) b	452.511 (72.511) b
ALTA-BAJA		284.259 (18.531) b	408.511 (72.511) b
BAJA-ALTA		441.612 (18.531) a	468.511 (72.511) c

*Ipomoea pes-caprae*

TRAT/TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	145.327 (48.229) a	169.297 (31.188) a	178.118 (11.914) a
BAJA	269.265 (55.475) b	378.528 (134.756) b	412.118 (21.363) b
ALTA-BAJA		233.201 (11.914) b c	264.118 (18.223) b
BAJA-ALTA		163.265 (11.914) a c	148.741 (11.914) c

*Chamaecrista chamaecristoides*

TRAT/TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	106.867 (17.137) a	55.553 (12.283) a	111.731 (12.134) a
BAJA	431.783 (146.633) b	278.483 (22.753) b	
ALTA-BAJA		116.268 (20.287) b	327.327 (40.701) b
BAJA-ALTA		39.267 (12.283) c	127.633 (12.283) a

TABLA 14.- Area Foliar Especifica (SLA) de las seis especies para los cuatro tratamientos. El cambio en la condición de luz de los tratamientos Alta-Baja y Baja-Alta se efectuó a los 40 días. Los valores dentro de los parentesis indican la desviación estándar de las medias obtenidas para este índice. Las letras indican las diferencias entre cada tratamiento (Druskall Hallis,  $p < 0.05$ ).

### Palafoxia lindenii

TRAT./TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	175.110 (18.568) a	227.229 (34.236) a	128.827 (58.357) a
BAJA	82.231 (89.738) b		
ALTA-BAJA		77.828 (66.874) b	54.155 (13.359) b
BAJA-ALTA		282.801 (14.730) a	332.165 (58.416) a

### Trachypogon gouini

TRAT./TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	163.254 (48.795) a	157.117 (6.463) a	120.571 (19.703)
BAJA	155.128 (27.463) a		
ALTA-BAJA		218.439 (75.337) a	
BAJA-ALTA		251.511 (14.777) a	

### Cedrela odorata

TRAT./TIEMPO	40 DIAS	70 DIAS	100 DIAS
ALTA	111.628 (37.938) a	119.471 (27.150) a	448.828 (124.75) a
BAJA	202.482 (38.823) b	251.264 (31.367) b	525.821 (23.821) a
ALTA-BAJA		718.827 (27.167) b c	527.165 (17.575) a
BAJA-ALTA		428.231 (43.333) c	464.123 (137.344) a

## VI. DISCUSION

### 1.- SOBRE LA METODOLOGIA.

En condiciones naturales las plantas se desarrollan bajo la influencia de un gran número de factores tanto bióticos como abióticos. Cuando se realizan trabajos experimentales es muy difícil tener un control de todos estos factores, por lo que con los resultados obtenidos no se puede conocer el efecto de todos estos. Sin embargo, el trabajo experimental permite analizar el efecto de uno o varios factores con cierto grado de precisión. Lo anterior se logra homogeneizando aquellos que pueden influir de una manera importante en el desarrollo de las plantas y controlando el factor que se quiere analizar. Esto con el fin de que la influencia de otros factores sea la misma para todas las plantas y el efecto del factor que uno desea conocer sea más claro. Los factores que se homogeneizaron en este trabajo (nutrientes, agua, talla, tipo de sustrato etc.) permitieron deslizar su efecto en la respuesta a los tratamientos realizados con luz.

Al trabajar dentro de un invernadero fue posible controlar algunos factores ambientales (p.e. herbivoría y lluvia) que pudieran afectar en el crecimiento y sobrevivencia de las plantas. Algunas condiciones ambientales como temperatura y humedad no fue posible controlarlas dentro del invernadero. Los resultados que se obtuvieron para estas dos condiciones (Tabla 7) muestran que no hubo mucha diferencia entre los valores obtenidos en los tratamientos y los de afuera del invernadero. Por lo tanto

se puede pensar que para estas dos condiciones las plantas estuvieron en un ambiente similar a donde crecen naturalmente. Sin embargo hay que tener precaución con la interpretación de estos datos, ya que al realizarse solo durante dos días la representatividad de lo que sucede durante períodos de tiempo más largos no se contempla. Además hay que considerar que dentro de cada uno de los ambientes existen diferencias en temperatura y humedad.

Con las mediciones de luz sucede lo mismo, no se tienen los valores para todo el tiempo de experimentación. Para fines de este trabajo solo se deseaba tener dos condiciones de luz contrastantes con las que se realizaron los tratamientos. Al respecto la cantidad de luz alta que se obtuvo dentro del invernadero en proporción sólo es la mitad de la que se encuentra en los sitios abiertos (Fig. 4). No obstante, la cantidad de luz con la que se experimentó fue suficiente para que existieran diferencias en la respuesta de las plantas a los cuatro tratamientos.

## 2.- SOBRE LAS VARIABLES DE RESPUESTA

### 2.1. SOBREVIVENCIA

Los valores de sobrevivencia que se obtuvieron en este trabajo, deben de ser considerados como una variable de respuesta a los cuatro tratamientos. Lo anterior es importante señalarlo ya que en condiciones naturales la sobrevivencia se ve afectada por un gran número de factores abióticos y bióticos (herbivoría, competencia, temperatura, salinidad, movimiento de arena, etc.).

En el trabajo experimental todos estos factores se trataron de controlar y por lo mismo se atribuye que en gran medida los resultados de sobrevivencia obtenidos fueron reflejo de los tratamientos. También es importante señalar que la sobrevivencia durante los experimentos se puede ver afectada por algunos factores no controlados. Por ejemplo es posible que existieran diferencias en el vigor de las plántulas durante el trasplante y/o que algunas condiciones dentro del invernadero afectara en el mismo. Con lo anterior se puede explicar el comportamiento de especies como Trachypogon gouini y Cedrela odorata que aún en condiciones de luz alta presentaron cierta mortalidad (Fig. 5).

## 2.2. CRECIMIENTO

El análisis de crecimiento resultó ser una herramienta útil con la cual fue posible conocer algunas de las respuestas de las plantas en crecimiento y morfología. El análisis de crecimiento funcional permite ajustar algún tipo de modelo matemático (función) que ejemplifique en cierto grado el crecimiento de las plantas (lineal, exponencial, etc.). En este tipo de análisis se requiere que existan varias cosechas, en donde los datos obtenidos se utilizan para ajustar el modelo. En este trabajo era posible aplicar dicho análisis en algunas especies y para algunos tratamientos, pero hubo casos donde la mortalidad que se presentó en los tratamientos de Baja-Baja y Baja-Alta disminuyó el número de cosechas en C. chamaecristoides, P. lindenii y T. gouini. Por lo tanto no era posible aplicar un análisis funcional en todas las especies. Al respecto, uno de los objetivos del trabajo fue conocer las diferencias en las respuestas de crecimiento y

morfología de las plantas. Con la comparación entre tratamientos a cada tiempo se logró este objetivo. Con el análisis funcional también era factible conocer estas diferencias, ya que existe la posibilidad de hacer comparaciones entre los distintos modelos que se ajusten al crecimiento de las plantas en los cuatro tratamientos. Sin embargo ajustar modelos en los tratamientos de Alta-Baja y Baja-Alta que detectaran las diferencias en el crecimiento de las plantas después del cambio de ambiente lumínico implica que los modelos matemáticos sean polinomios de distinto grado que dificulten su comparación.

Para finalizar esta parte de la discusión es necesario aclarar los valores tan altos que se encontraron en la desviación estandar de R y E (Tablas 11 y 12) . Analizando los datos fue posible determinar el factor por el cual hubo estas desviaciones tan altas. En el cálculo de R y E se necesita establecer la diferencia (resta) de peso entre dos cosechas (ver fórmula en metodología). Al calcular estas diferencias había resultados muy distintos sobre todo en las repeticiones que se tuvieron para los tratamientos de Baja-Baja, Alta-Baja y Baja-Alta. Como consecuencia, esta variabilidad en los resultados se reflejó en los valores de R y E , aumentando la desviación estándar.

Si consideramos que las cosechas fueron destructivas, la cantidad de biomasa acumulada entre una cosecha y otra, estaba calculada con base en los pesos de plantas diferentes. La respuesta de las plantas sobre todo en condiciones de luz baja no fue muy similar. Por ejemplo, se encontró que había plantas en la

segunda cosecha cuyo peso era menor que el de las plantas de la 74 cosecha anterior, aún y cuando las primeras tenían más tiempo de desarrollo.

### 3.- SOBRE LOS RESULTADOS

#### 3.1. SOBREVIVENCIA

Los estudios realizados por algunos autores (Sykes & Wilson, 1991; Augspurger, 1984) demuestran que la capacidad de las plantas para desarrollarse en intensidades lumínicas bajas, varía entre las especies. En este trabajo, se encontró que aunque también existen diferencias entre las especies, es posible agruparlas en dos grandes grupos de acuerdo a su tolerancia a la luz baja.

Especies más tolerantes a la luz Baja: C. rosea, I. pes-caprae y C. odorata

Especies menos tolerantes a luz Baja: C. chamaecristoides, P. lindenbergii, y I. gouvini

Las especies estudiadas presentan historias de vida diferente que les permiten afrontar de distinta forma las condiciones a las que son expuestas. El tamaño, el tipo y periodos de reproducción, la forma de crecimiento, etc. contribuyen de manera importante en la capacidad para desarrollarse en un ambiente determinado.

Grime (1965) plantea que en lugares con poca sombra, secos, donde la desecación y el daño por calor son frecuentes (como es el caso de los sitios donde crecen las especies pioneras en estudio), las características adaptativas pueden ser muchas y variadas. Por ejemplo el crecimiento de tipo rastrero (C. rosea e I. pes-caprae) puede representar una adaptación. Debido a que con este tipo de crecimiento es posible que se conserve mayor cantidad de agua, ya que la transpiración se reduce por la localización del foliaje en un estrato donde la turbulencia del aire es menor y la humedad relativa es más alta.

Con relación a la respuesta a la luz se vió que las especies con crecimiento rastrero fueron dentro de las especies pioneras las que un mayor grado de plasticidad presentaron. Al respecto pienso que esta forma de crecimiento resultó en cierto grado una característica que influyó en gran medida en la respuesta a la disminución de luz. Debido a que cuando la cantidad de luz era poca, en estas especies el desarrollo de las plantas se dirigía a sitios donde la cantidad era mayor (fototropismo positivo). El tipo de crecimiento rastrero facilitaba esta "búsqueda" de luz (similar a lo que sucede en las enredaderas).

Por otro lado C. rosea es una especie que posee una semilla de mayor tamaño comparado con el de las otras especies (Tabla 9). El poseer semillas grandes puede facilitar un aporte de nutrimentos mayor comparado con el que dan las semillas pequeñas (Grime, 1966), compensando la poca producción de estos en condiciones de poca luz. También es factible que el desarrollo de

hojas cotiledonarias sea mayor, y por consiguiente la captura de luz en las primeras etapas de establecimiento también se incrementa, por lo tanto las probabilidades de sobrevivencia serán mayores.

No obstante que I. pes-caprae fue una especie con una tolerancia alta a intensidades bajas de luz, es importante señalar que durante los primeros días la sobrevivencia se vio afectada por esta condición (Fig. 5). Sin embargo, cuando se ha alcanzado un cierto grado de desarrollo, las plantas que llegan a superar las condiciones bajas de luz de los primeros días, son menos susceptibles posteriormente. Después de C. rosea, I. pes-caprae es la especie con semillas de mayor tamaño (Tabla 9). Anteriormente se ha mencionado que el aporte de nutrientes a partir de la semilla es de vital importancia en las primeras fases de establecimiento. Sin embargo, la mortalidad de I. pes-caprae se dio principalmente durante las primeras etapas de establecimiento, por lo que dicho aporte parece ser insuficiente para mantener los requerimientos de I. pes-caprae en esta etapa ante intensidades bajas de luz. La tolerancia que se presentó en I. pes-caprae posteriormente, puede ser consecuencia de la capacidad de producir tejido fotosintético que le permitiera captar con mayor eficiencia la luz disponible.

Los valores bajos de mortalidad que presentó C. odorata, pueden ser consecuencia de una adaptación a ambientes con poca luz. C. odorata es un árbol secundario tardío que se encuentra frecuentemente en selvas medianas tanto costeras como de tierra adentro, donde la cantidad de luz es reducida. Se ha visto que las plantas que se desarrollan en estos ambientes, presentan

diferencias con respecto a las plantas que crecen en sitios con una alta intensidad lumínica. Dentro de estas diferencias, los bajos puntos de compensación (intensidad de luz en la cual la tasa de fotosíntesis y la tasa de respiración son iguales a cero) en plantas de sombra permiten un crecimiento y por lo tanto una sobrevivencia más favorable en ambientes con poca luz (Björkman, 1981) (Tablas 2 y 3).

C. chamaecristoides, P. lindenii, y T. gouini presentaron los valores más bajos de sobrevivencia cuando la intensidad de luz fue Baja-Baja (Tabla 8). C. chamaecristoides y P. lindenii presentan un crecimiento de tipo erecto, que se vio afectado por efecto de la baja intensidad lumínica. Debido a esto se produjo una etiolación en las plántulas de estas dos especies y como consecuencia los tallos se colapsaron. En el caso de las tres especies existe otra posible causa de muerte. En condiciones de luz baja generalmente se produce un adelgazamiento de las paredes celulares, y es factible que se de un ataque por microorganismos (hongos) al interior de la célula y por consiguiente la muerte de la planta (Grime, 1966).

La dependencia de la luz por parte de estas especies durante las primeras etapas de desarrollo es muy alta, y para T. gouini el efecto es más severo. De tal forma que ya no existe capacidad de recuperarse aún cuando posteriormente se le exponga a una intensidad de luz mayor (Fig.5), por lo que el daño producido por la falta de luz durante las etapas iniciales en esta especie tiene un efecto irreversible. C. chamaecristoides y P. lindenii también tuvieron valores bajos en la tasa de

sobrevivencia durante los primeros días, pero a diferencia de I. 78  
quini la mortalidad ya no se incrementó cuando se les trasladó  
a luz alta (Fig.5).

### 3.2. CRECIMIENTO

La cantidad de luz afecta el crecimiento y el comportamiento  
morfogénico de las plantas de muchas maneras.

La condición de luz Baja llegó a ser tan drástica para las  
plantas de C. chamaecristoides, P. lindeni y I. quini que fue  
imposible evaluar el crecimiento de las mismas durante todo el  
experimento, debido a la mortalidad que se presentó en este  
tratamiento. Sin embargo, de acuerdo a los resultados obtenidos  
durante los primeros cuarenta días, es notable que durante la  
primera fase de establecimiento, la cantidad de luz es un factor  
determinante en el crecimiento de las plántulas. Para C. rosea y  
I. pes-caprae que lograron sobrevivir durante más tiempo en  
condición de luz baja, la capacidad de crecimiento (evaluado como  
biomasa acumulada) se afecta negativamente por la falta de luz  
durante las primeras etapas de desarrollo (Tabla 9). C. odorata  
fue la única especie en la que las condiciones de luz durante los  
primeros días no tuvo efecto en el peso secoal final del  
experimento (Tabla 9).

Las diferencias en la cantidad de biomasa acumulada en las  
seis especies durante los primeros cuarenta días se refleja en  
las respuestas de R, E, F, y SLA que presentaron las plantas en  
este tiempo para los tratamientos de Alta-Alta y Baja-Baja

(Tablas 11, 12, 13 y 14) . No obstante, después del día 40, se 79  
encontró un comportamiento diferente entre las especies para E, F  
y SLA de la siguiente manera:

En todas las especies se encontró que el SLA y F se incrementan en condiciones de luz baja (Tabla 13 y 14). Esta respuesta se esperaba según lo propuesto por algunos autores (Chazdon & Fetcher, 1984; Loach, 1970; Pandey & Sinha, 1977 y 1979; Björkman, 1981; Hunt, 1978). Con respecto a la Tasa de Asimilación Neta, solo C. rosea y C. odorata mantuvieron valores similares en los tratamientos de Alta-Alta y Baja-Baja (Tabla 12). Gracias a las respuestas morfológicas y/o a la capacidad de mantener sin diferencias la Tasa de Asimilación Neta bajo las dos intensidades de luz, la tasa relativa de crecimiento no se vio afectada después de los primeros 40 días en ninguna de las seis especies. Sin embargo, las diferencias en crecimiento durante los primeros días en los dos tratamientos es básica en la ganancia de biomasa posterior de las plantas como ya se mencionó. Esto último, al menos para las plantas de C. rosea, I. pes-caprae, C. chamaecristoides, P. lindenii y T. gouvini. Por otro lado, la respuesta que presentó C. odorata en los dos ambientes lumínicos, le permiten optimizar la captura de luz. De tal manera que la ganancia en biomasa acumulada no se ve afectada en ambientes con alta o baja cantidad de luz. Este hecho se puede deber a que en plantas de sombra la capacidad de aumentar el nivel de ribulosa 1-5 bifosfato carboxilasa es reducida. esta enzima esta estrechamente relacionada con la fijación de CO<sub>2</sub>. Cuando los niveles de esta enzima son bajos es casi seguro que aunque exista una gran cantidad de luz no habrá mucha fijación de

CO<sub>2</sub> y por lo tanto el crecimiento no se incrementará (Björkman, 80 1981). Al respecto sería adecuado realizar más estudios de tipo fisiológico que permitieran comprobar lo anterior.

El efecto producido por el cambio en la intensidad de luz, muestra la dependencia de C. rosea, I. pes-caprae, C. chamaecristoides, P. lindeni y T. guini a la luz alta. Esto con base en los resultados, donde se encontró que en estas cinco especies aumentan su crecimiento al pasarlas a luz alta y disminuye al colocarlas en luz baja. Por otro lado C. odorata no presentó modificaciones importantes ante estos cambios, al menos en cuanto a la ganancia de biomasa se refiere (Tabla 9).

Cada una de las especies asigna de manera diferente su biomasa a raíz o a parte aérea (R/S) (Tabla 10). Sin embargo, con intensidad de luz baja registraron los valores más bajos para este índice. Esto quiere decir que cuando existen limitaciones en luz, hay una asignación mayor hacia el tejido de la parte aérea de la planta.

Por último si resumimos la respuesta en sobrevivencia y en crecimiento de las seis especies en condiciones de estrés lumínico (luz baja) podemos sintetizar el comportamiento de las especies de la siguiente manera:

Especies en las que no se afecta la sobrevivencia ni el crecimiento: C. odorata

Especies en las que se afecta el crecimiento pero no la sobrevivencia : C. rosea e I. pes-caprae

Especies en las que se afecta sobrevivencia y crecimiento:

C. chamaecristoides, P. lindenii y T. quini

#### 4.- DISTRIBUCION Y ENTERRAMIENTO

La cantidad de luz durante el establecimiento de especies pioneras es alta, sin embargo, al ser especies colonizadoras favorecen la llegada de otras especies y esto produce que la cobertura vegetal vaya en aumento. Por consiguiente las plantulas de estas especies pioneras no están exentas de crecer en ambientes donde la cobertura vegetal pueda reducir en cierto grado la cantidad de luz. Tomando en cuenta lo anterior, la respuesta plástica de las plantas que favorezca su sobrevivencia y su crecimiento en ambientes con luz escasa juega un papel importante. Dentro de las especies pioneras que se estudiaron, C. rosea e I. pes-caprae tuvieron una respuesta más favorable en comparación a la de C. chamaecristoides, P. lindenii y T. quini. En C. rosea e I. pes-caprae la falta de luz puede modificar el crecimiento de las plantas. Una reducción en el crecimiento puede no repercutir en su establecimiento. Debido a que el mantener cierto estado de latencia (no crecer), permite que la sobrevivencia no se vea afectada durante el tiempo que permanecen las plantas bajo una reducida intensidad lumínica. Sin embargo, lo anterior no implica que tanto C. rosea como I. pes-caprae sean especies que toleren sitios con una cobertura vegetal abundante, puesto que su establecimiento en sitios con mayor cobertura está determinado por otro tipo de factores tanto físicos como biológicos además de la luz. Con relación a esto el tipo de características en la historia de vida de las plantas, que les

puedan conferir alguna capacidad para situarse en lugares con una cobertura vegetal densa juegan un papel importante.

En el caso de C. chamaecristoides, P. lindenii y T. gouini la poca disponibilidad de luz sí es un factor que al parecer puede llegar a restringir su establecimiento en lugares con un cierto grado de cobertura. Por el contrario, en el caso de C. odorata es posible que la respuesta encontrada en crecimiento y sobrevivencia en condiciones de baja intensidad lumínica sea importante en su establecimiento dentro de los matorrales y la selva.

La cantidad de luz que llega a las plantas en los ambientes en los que se desarrollan las especies pioneras puede verse reducida por efecto del enterramiento. Este es el caso de especies como C. rosea, I. pes-caprae, C. chamaecristoides, P. lindenii y T. gouini que se encuentran en sitios donde el enterramiento suele ser alto. Es importante aclarar que durante el enterramiento, las plantas no solo son sometidas a una reducción en la luz. Por el contrario, cuando las plantas son enterradas, se enfrentan a toda una serie de condiciones que pueden influir en su desarrollo. Dentro de éstas podemos citar las diferencias en temperatura a distintas profundidades bajo el suelo, la posible dificultad de realizar el intercambio gaseoso bajo la arena, la barrera física que constituye la arena para su crecimiento, etc. Con los resultados obtenidos no es posible explicar la distribución de las plantas en sitios donde el enterramiento es alto, ya que solo se consideró el factor luz como una de las tantas consecuencias que tiene el enterramiento. No obstante, se esperaría que aquellas plantas que generalmente

son enterradas presentarán algún tipo de respuesta que les 83 permitiera crecer y/o sobrevivir ante condiciones de poca luz, ya que durante el enterramiento existe una disminución en la cantidad de luz. Este hecho resulta interesante y es factible de ser retomado en nuevas investigaciones. Al respecto las interrogantes son variadas. Por ejemplo, en condiciones de enterramiento ¿cómo es posible que las plantas producen mayor biomasa en condiciones de enterramiento si la cantidad de luz disminuye y esto afecta negativamente el crecimiento? ¿es posible que las plantas que no sean enterradas completamente presenten una alta eficiencia en la captura de luz en aquellas hojas que no se enterraron? ¿cuánto tiempo están expuestas las plantas a condiciones de poca luz cuando son enterradas?

Para entender estas respuestas hace falta incrementar trabajos experimentales y de campo en los cuales se correlacione la tolerancia al enterramiento y la tolerancia a luz baja. En estos trabajos sería adecuado tener tratamientos más precisos en cuanto a la cantidad, calidad y tiempo de exposición a luz baja que reflejen lo que sucede en condiciones naturales por efecto del enterramiento. Además sería conveniente incrementar los estudios fisiológicos para conocer con más detalle las respuestas de las plantas ante la disminución de luz. Si se desea establecer con mayor precisión las consecuencias del enterramiento es necesario considerar todos los factores que se involucran cuando las plantas son enterradas.

## VII. CONCLUSIONES

Del presente trabajo podemos concluir lo siguiente:

- En condiciones de luz baja, la respuesta en sobrevivencia y crecimiento difiere en cada una de las especies. En función de estas respuestas, las especies se pueden agrupar de la siguiente manera:

Especies en las que no se afecta la sobrevivencia ni el crecimiento: C. odorata

Especies en las que se afecta el crecimiento pero no la sobrevivencia : C. rosea e I. pes-caprae

Especies en las que se afecta sobrevivencia y crecimiento: C. chamaecristoides, P. lindeni y T. nutui

- La sobrevivencia y el crecimiento de las plantas depende en gran medida de la cantidad de luz disponible, sobre todo durante las primeras etapas de desarrollo.

- C. odorata es la especie en la que la cantidad de biomasa acumulada no presenta diferencias al final del experimento cuando crecen en luz baja o en luz alta. Las otras cinco especies muestran una alta dependencia a la luz alta para su crecimiento.

- Existen diferentes respuestas morfológicas (en SLA, F, R/S) ante una disminución en la cantidad de luz que en C. odorata le permite mantener sin cambios su crecimiento tanto en condiciones de luz alta como en luz baja.

- Dentro de las pioneras, la forma de crecimiento de las especies juega un papel importante en su capacidad de sobrevivencia ante condiciones de luz baja. Las rastreras fueron más tolerantes que las de crecimiento arbustivo. Estas últimas se etilaron y colapsaron.

- Con los resultados obtenidos no es posible explicar la respuestas de las especies al enterramiento, ya que dicho enterramiento trae consigo otros efectos además de la disminución de la luz.

- La cantidad de luz dentro del sistema puede ser un factor que limite la distribución de las especies.

## VIII. BIBLIOGRAFIA

- Augspurger, C. K. 1984. Light Requirements of Neotropical Tree Seedlings: A Comparative Study of Growth and Survival. *Journal of Ecology* 72: 777-795.
  
- Bannister, P. 1976. *Introduccion to Physiological Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publication. Oxford. 273 p.
  
- Barbour. M.G., R.B.Gray, F.R. Drysdale & M.T. Ghiselin. 1973. *Coastal Ecology: Bodega Head Univ. Calif.Press. Berkeley* 338 p.
  
- Barbour, M.G., T.M. De Jong, and B.M. Pavlik 1985. Marine beach and dune plant communities. pp 296-322. In: Chabot B.F. and H.A. Mooney (eds.). *Physiological ecology of North American plant communities*. Chapman and Hall. New York.
  
- Björkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. pp 57-107 In: Lange OL, Noble PS, Osmond CB, Zielgler H (eds). *Encyclopedia of Plant Physiology (New series) Physiological Ecology I Vol 12A Springer. Berlin Heidelberg New York.*
  
- Boardman, N.K. 1977. Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 355-377.
  
- Brokaw, N.V.L.. 1982. The Definition of Tree Fall Gap and its Effect on of Forest Dynamics. *Biotropica* 14 (12): 158-160.

- Carter, B., K. Nordstrom & N. Psuty. 1990. The study of coastal dunes. pp 1-14. In: Carter, B., K. Nordstrom & N. Psuty (eds). Coastal Dunes Form and Process. John Wiley and sons. Chichester . New York, Brisbane, Toronto, Singapore.

- Chapman, V.J. 1976. Coastal Vegetation. 2nd edition. Pergamon Great Britain. 292 p.

- Charles-Edwards, D.A., D. Doley and G.M. Rimmington. 1986. Modelling Plant Growth and Development. Academic Press. Australia. 235 p.

- Chazdon, R.L. & N. Fetcher, 1984. Light Environments of Tropical Forests. In: Medina, E., Mooney, M.A. y Vázquez-Yanes, C. (eds). Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. W. Junk Publ, La Haya. pp 27-31.

- Disraeli, D.J. 1984. The effect of Sand deposits on the Growth and morphology of Ammophila Breviligulata. Journal of Ecology (72): 145-154.

- Ehrenfeld, J.G. 1990. Dynamics and processes of barrier island vegetation. Reviews in Aquatic Sciences 2: 437-480.

- Evans, G.C. 1972. The Quantitative Analysis of Plant Growth. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- Evans, G. C., T. Whitmore & Y.K. Wong, 1966. The Distribution of Light Reaching the Ground Vegetation in a Tropical Rain Forest. *J. Ecol.*(48):193-204.

- Frankland, B. & R. Taylorson. 1983. Light control of seed germination. In Shropshire & H. Mohr (eds) *Photomorphogenesis*, *Encycl. Plant Physiol.* NS 16A, W., 428-456. Berlin: Springer.

- Geiger, R. 1964. *The climate near the ground* (Translation of the German 4th edn.) Harvard University Press. Cambridge Mass.

- Gomez-Pompa. A. et al. 1972. Estudio preliminar de la vegetación y la flora en la región de Laguna Verde, Veracruz. Informe final del convenio celebrado entre el Instituto de Biología de la UNAM y el Departamento de Zoología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN, dentro del proyecto Estudio Ecológico de Laguna Verde, Ver.; de la Comisión Federal de Electricidad. 278 p. (Publicación de circulación limitada).

- Gerritsen, J. & H.S Greening. 1989. Marsh seed Banks of The Okefenokee Swamp: Effects of Hydrologyc Regime and Nutrients. *Ecology* 70 (3): 756-763.

- Grime, J.P. and D.W Jeffrey 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *J.Ecol.* 53: 621-642.

- Grime, J.P. 1966. Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants. pp 187-207. In: Bainbridge, I.R., G.C. Evans, & D. Rackham (eds.) *Light as an Ecological Factor*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

- Grime, J.P., 1981. Plant strategies in shade. In H. Smith (ed), Plants and the daylight spectrum. 159-86. London. Academic Press.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. London England.
- Hart, J.W. 1988. Light and plant Growth. Uncoin Hyman Ltd. London England. 204 p.
- Hunt, R. 1978. Plant Growth Analysis. Edward Arnold. London. 1-26 pp
- Ignaciuk. R & J. A.Lee, 1980. The germination of four annual strand-line species. *New phytol.* 84: 581-591.
- Iriarte, S. 1987. Análisis del Crecimiento y La Plasticidad Fenotípica de Plántulas de tres Especies Arbóreas de una Selva Alta Perennifolia. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 126 p.
- Larcher, W. 1980. *Physiological Plant Ecology*. Second edition. Springer-Verlog. Berlin Heidelberg.
- Lee, J.A. & R. Ignaciuk. 1982. The physiological ecology of strandline plants. \*\*
- Levitt, J. 1972. Responses of Plants to Environmental Stress. Academic press, New York, London. 697 p.

- Loach, K. 1970. Shade Tolerance in Tree Seedlings. II Growth Analysis of Plants raised under artificial shade. New Phytol. 69: 273-286.
- Maun, M.A, 1990. Ecology of seedling establishment on coastal and lacustrine sand dune systems. pp 251-275. In: Davidson-Arnott, R (ed). Proceedings of the symposium on coastal sand dune 1990.
- Medina, E. 1972. Nutrición y Fotosíntesis. Acta Cient. Venezolana 23 (3): 75-78.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. Biotica. 7(4): 577-602.
- Moreno-Casasola, P. E. van der Maarel, S. Castillo, M.L. Huesca & I. Pisanty 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructura y composición en el Morro de la Mancha, ver. I. Biotica. 7(4): 491-526.
- Novelo, P. A. 1978. La Vegetación de la Estación Biológica El Morro de la Mancha, Veracruz. Biotica 3 (1): 9-23.
- Oosting, H.J. and W. B. Billings. 1942. Factors affecting vegetational zonation on coastal dunes. Ecology 23 131-42.
- Pandey, B.N. & R.P. Sinha. 1977. Light as a Factor of Growth and Morphogenesis. I. Effect of Artificial Shading on Crotalaria juncea L. and C. sericea Retz. New. Phytol. 79: 431-

439.

- Pandey, B.N. & R.P. Sinha. 1979. Light as a Factor of Growth and Morphogenesis. II Effects of Varing Photoperiods on Crotalaria juncea L. and C. sericea Retz. New. Phytol. 83: 395-400.

- Peto, R & Peto J. 1972. Asymptotically efficient rank invariant procedures. Journal of the Royal Statistical Society, Series A 135: 185-207.

- Pyke, D.A. & Thompson J., 1986. Statistical Analysis of Survival and Removal rate Experiments. Ecology 240-245.

- Ranwell, D. 1972. Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman and Hall. London pp 135-200.

- Salinas, M.G. 1992. Crecimiento de Especies Arbóreas de Dunas Costeras Bajo Diferentes Condiciones de Suelo y Cobertura. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM. 137p.

- Salisbury, E.J. 1925. Note on the edaphic succession in some dune soil 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, daylength and salinity by Ammophila breviliquolata from Michigan and North Carolina. Bot. Gaz. 132 (3): 203- 215.

- Schat, H., 1983. Germination Ecology of some dune slack pioneers. Acta Bot. Neerl 32 (3) 203-212.
- Smith, H., 1982. Light Quality, Photoperception, and Plant Strategy. Ann. Rev. Plant Physiol. (33): 481-518.
- Sokal & Rohlf 1969. Biometry. W.H. Freeman & Co.
- Sykes, M.T., & B. Wilson., 1990. Dark tolerance in plants of dunes. Functional Ecology (4): 799-805.
- Woolley, J.T., E. W. Stroller 1978. Light penetration and light-induced seed germination in soil. Plant Physiol. 61: 597-600.
- Zar, T.H. 1974. Biostatistical analysis. Prentice Hall.
- Zhang, J. & M.A. Maun. 1989. Effects of sand burial on seed germination, seedling emergence, survival, and growth of Agropyron psammophilum. Can. J. Bot. 68: 304-310.