



159
24
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“HETEROMORFISMO EN SEMILLAS DE *Palafoxia lindenii* GRAY, UNA ESPECIE ENDEMICA DE LAS DUNAS COSTERAS DEL GOLFO DE MEXICO”.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
S O L O R T I Z G A R C I A

MEXICO, D. F.

1992

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

CONTENIDO	PAG.
AGRADECIMIENTOS	i
INDICE	iii
RESUMEN	v
1. INTRODUCCION	1
1.1. Presentación	1
1.2. Heteromorfismo y germinación	2
1.2.1. Heteromorfismo	5
1.2.2. Germinación	8
1.3. Ciclo de vida y establecimiento	20
1.4. Descripción e importancia de las dunas costeras	23
1.5. Objetivos	32
1.5.1. Objetivos generales	32
1.5.2. Objetivos particulares	33
2. DESCRIPCION DE LA ESPECIE	34
3. ZONA DE ESTUDIO	37
4. METODOLOGIA	40
4.1. Condiciones climáticas	40
4.2. Descripción del heteromorfismo	41
4.2.1. Muestreo piloto	41
4.2.2. Colectas periódicas	43
4.3. Germinación	44
4.3.1. Germinación por posición	45
4.3.2. Germinación por madurez	47
4.3.3. Germinación por categorías de tamaños	47
4.3.4. Germinación por categorías de tamaño en distintas condiciones	48
4.3.5. Germinación de individuos para distintas colectas	50
4.4. Crecimiento de plántulas	51
4.5. Efecto del riego y del aporte de nutrientes a la planta progenitora en la producción de semillas	53
4.6. Análisis de datos	56
4.7. Fenología, ciclo de vida y establecimiento en condiciones naturales	58
5. RESULTADOS	62
5.1. Condiciones climáticas	62
5.2. Descripción del heteromorfismo	62
5.2.1. Muestreo piloto	62
5.2.2. Colectas periódicas	67
5.3. Germinación	72
5.3.1. Germinación por posición, madurez y categorías de	

tamaños	72
5.3.2. Germinación por categorías de tamaño en distintas condiciones	75
5.3.3. Germinación de individuos para distintas colectas	81
5.4. Crecimiento de plántulas	84
5.5. Efecto del riego y del aporte de nutrientes a la planta progenitora en la producción de semillas	88
5.5.1. Efecto en la longitud y peso de las semillas	88
5.5.2. Efecto en la germinación	88
5.5. Fenología, ciclo de vida y establecimiento en condiciones naturales	96
5.4.1. Fenología	96
5.4.2. Ciclo de vida y establecimiento	100
6. DISCUSION	103
6.1. Heteromorfismo en semillas de <i>Palafoxia lindeni</i>	103
6.2. Germinación	106
6.3. Crecimiento de plántulas.....	112
6.4. Efecto del riego y nutrientes en la producción de semillas	113
6.5. Ciclo de vida y establecimiento	115
6.6. Conclusiones	119
7. BIBLIOGRAFIA	121
8. APENDICE	131

RESUMEN

Palfoxia lindenii una especie endémica de los sistemas de dunas costeras del Golfo de México es una planta arbustiva de la familia Compositae. Presenta gran variación en su germinación. El propósito del presente trabajo fue explorar cuales podrían ser las causas de dicha variabilidad y su relación con la ecología de la especie. Se realizaron pruebas de germinación de semillas tomando en cuenta diferentes criterios: categorías de tamaño, posición en la cabezuela, estado de madurez alcanzado al momento de la colecta, diferentes condiciones de termoperiodos y regímenes de luz/obscuridad, así como la proveniencia de las semillas. Se evaluó también la influencia de tratamientos experimentales de riego y aporte de nutrientes sobre las plantas progenitoras y sus efectos en la producción de semillas.

Los resultados muestran que parte de la respuesta germinativa tan variable de *P. lindenii* es reflejo de la influencia del ambiente, sobre todo de la humedad, sobre la planta progenitora al momento del desarrollo y maduración de las semillas. Se exploraron aspectos relativos al establecimiento de plántulas en el campo así como de la fisiología floral de esta especie en donde se hizo patente su capacidad de respuesta plástica.

1. INTRODUCCION.

1.1. Presentación.

El estudio de la ecología de los sistemas de dunas se ha desarrollado en los países templados, tanto en Norte América como en Europa, donde es común encontrar sistemas de dunas topográficamente complejos (Ranwell, 1972). En las regiones tropicales predominan sistemas simples que bordean la costa y tienen alturas de 2 a 5 metros. Estos sistemas comúnmente se asocian con manglares y esteros, lo que provoca que la vegetación costera sea muy variada. En los últimos 10 años el estudio de la vegetación costera asociada a los sistemas de dunas en México ha avanzado y producido descripciones de flora y vegetación (Moreno-Casasola, 1990).

La presente investigación forma parte de los trabajos realizados en los Laboratorios de Ecología y Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, enfocados al conocimiento de los sistemas de dunas costeras, dentro del Proyecto "Ecología de Dunas Costeras". Dicho proyecto durante su primera fase se enfocó en la descripción general de las dunas costeras del Golfo de México mediante el conocimiento de los factores físicos del ambiente (Moreno-Casasola, 1982) y su influencia en la composición y estructura de la vegetación (Moreno-Casasola et al., 1982). Otros aspectos estudiados para algunas comunidades fueron la fenología (Castillo y Carabias, 1982) y el banco de semillas (Altamirano y Guevara, 1982).

El proyecto actualmente se centra en profundizar en el conocimiento de la autoecología de especies vegetales características de determinadas zonas de los ambientes de dunas. Se han tratado, sobre todo, aspectos relacionados con la germinación (Moreno-Casasola,

1986; Martínez, 1988; Valverde, 1988), el crecimiento (Salinas, 1992; Pérez, 1992), la demografía (I. Pisanty, com. pers. y M.T. García, com. pers.) así como de interacciones (M. Salas, com. pers.; Córdoba, 1991), historias de vida (Valverde, 1992) y ecofisiología de plantas con crecimiento modular (E. Martínez, com. pers.).

El presente trabajo surgió de la necesidad de entender cuáles podrían ser las características o rasgos de las semillas de *Palafoxia lindenii* Gray (Compositae) que expliquen la variabilidad en respuesta germinativa que se ha observado (Valverde, 1988; P. Moreno-Casasola, com. pers.) para esta especie. Se planteó como hipótesis de trabajo que dicha variabilidad en la germinación probablemente se relaciona con la existencia de heteromorfismo en el tamaño de las semillas. Además, con el propósito de relacionar lo anterior con otros aspectos de la ecología de *Palafoxia lindenii* se exploraron también el establecimiento de plántulas y la fenología en condiciones de campo.

1.2. Heteromorfismo y germinación.

Un aspecto importante en la adaptación de las especies es la manera como sus estructuras responden a los diversos factores del medio. La naturaleza de las respuestas es generalmente específica de cada órgano, está relacionada con un factor particular del ambiente y puede ser muy diferente aún entre especies relacionadas (Lloyd, 1984).

Al clasificar las diversas formas de variación en estructuras que desempeñan la misma función, se ha desarrollado una amplia terminología que pretende describir diversos patrones o fenómenos, por ejemplo *fenotipos alternativos*, *polimorfismo*, *heteromorfismo*,

elecciones condicionadas, polifenismo, estrategias múltiples, plasticidad, etc. Tanto el desarrollo de una terminología apropiada como la clasificación de las formas de variación no han sido tareas sencillas. En ocasiones se describen las mismas formas de variación con diferente terminología, otras veces, los tipos de estrategias no son plenamente "distinguibiles", unas clases caen dentro de otras y también llegan a ocurrir combinaciones entre los diferentes tipos de estrategias (Lloyd, 1984).

Los patrones de variación en estructuras que desempeñan la misma función se consideran estrategias que maximizan la adecuación relativa de los individuos que las presentan (Lloyd, 1984). Levins (1968) considera que las estrategias variables responden a un ambiente heterogéneo en donde cada una es seleccionada cuando es apropiado. Los organismos, en particular las plantas, desarrollan las estrategias variables en ambientes en los que la adecuación se maximiza si se tienen dos o más tipos de respuesta.

El tratamiento que da Levins (1969 en Harper, 1977) a la biología evolutiva de las poblaciones se basa en la conceptualización del ambiente como de grano fino o de grano grueso. El grano describe la manera como un individuo experimenta la heterogeneidad del medio. La heterogeneidad puede ser temporal -que se refiere a un punto en el espacio y varios puntos en el tiempo- por ejemplo, buenas o malas estaciones, buenos o malos años, eventos favorables, desfavorables o letales. Ejemplos de heterogeneidad espacial -que se refiere a un punto en el tiempo y varios puntos en el espacio- pueden ser sitios ricos en materia orgánica y sitios pobres o lugares con mucha cobertura ve-

getal o poca cobertura vegetal dentro de una misma localidad (Kolasa & Rollo, 1991).

En un ambiente de grano fino el individuo está expuesto a la variación de los factores ambientales en pequeñas dosis, percibe fluctuaciones a corto plazo o cambios a lo largo de muchos parches de un mosaico ambiental. En el caso extremo, cada individuo experimenta el rango de ambientes en la misma frecuencia en la que se encuentran y por lo tanto no existe una incertidumbre respecto al ambiente.

En un ambiente de grano grueso cada individuo pasa su vida entera, o al menos un periodo largo de ella, en una única alternativa, ya sea porque el ambiente cambia de generación en generación o porque los parches espaciales del mosaico ambiental son grandes. El organismo no percibe la heterogeneidad del medio.

Se pueden encontrar varias estrategias posibles para los ambientes heterogéneos:

(i) Si los ambientes alternativos no son muy diferentes en la manera como afectan un determinado sistema biológico, la estrategia óptima es un solo fenotipo bien adaptado a un ambiente intermedio.

(ii) Si los ambientes alternativos son muy diferentes y el ambiente se experimenta como de grano fino, el óptimo es un solo fenotipo especializado al ambiente más común. Si la frecuencia de los ambientes alternativos cambia la forma óptima puede cambiar abruptamente.

(iii) Si los ambientes son muy diferentes y se experimentan como de grano grueso la estrategia óptima es un polimorfismo.

Las ventajas potenciales que tiene la diversificación de estructuras similares producidas por un individuo en respuesta a un ambien-

te heterogéneo deben someterse a prueba para comprobar si se trata efectivamente de una característica con valor adaptativo.

1.2.1. Heteromorfismo.

Dentro de las estrategias recientemente estudiadas está el heteromorfismo de semillas. Este se define como la producción de semillas (o diásporas) con diferentes formas, tamaños, estructuras internas y/o latencias (que producen diferentes comportamientos en la germinación) por los individuos de una misma especie (Harper et al., 1970; Venable, 1985). Puesto que las semillas han sido reconocidas como el órgano apropiado para el desempeño de una amplia variedad de funciones como son: perennación, multiplicación, dispersión y latencia (Harper et al., 1970), el hecho de que presenten o no heteromorfismo puede tener efectos importantes en la ecología de las especies.

El heteromorfismo en la germinación es un fenómeno bastante común que puede ser ignorado cuando no está asociado con semillas de diferentes formas o tamaños (Silvertown, 1984). Muchas especies presentan heteromorfismo críptico, es decir, un gradiente de variación continua en forma, tamaño y/o tiempo de germinación (Venable, 1985). Un heteromorfismo muy marcado puede ser el producto de un heteromorfismo floral y estar condicionado genéticamente, en tanto que el heteromorfismo críptico puede originarse por las condiciones durante el desarrollo de las semillas que se dan dentro del fruto, entre ramas, o entre diferentes microambientes, aunque no puede descartarse la posibilidad de que parte del heteromorfismo críptico sea también condicionado por factores hereditarios (Puchet & Vázquez-Yanes, 1987).

El significado ecológico del heteromorfismo en la germinación ha sido expresado por Harper et al. (1965) quienes plantean que esta ca-

racterística capacita a las especies que la presentan a explotar diferentes "sitios seguros" que son los lugares donde la semilla puede germinar y llegar a establecerse.

Con respecto al tamaño de las semillas existe una amplia evidencia de la gran variabilidad presentada por plantas de una misma especie para este carácter. Se pueden encontrar casos donde el tamaño es casi constante hasta otros en donde se difiere en varios órdenes de magnitud (Harper et al., 1970; Fenner, 1985). Esta variabilidad en los tamaños de las semillas ha demostrado tener para muchas especies una relación importante con las condiciones del ambiente (Baker, 1972). El tamaño de la semilla o diáspora está relacionado también con su capacidad de dispersión, latencia, germinación, establecimiento de plántulas e incluso con la habilidad reproductiva de los adultos (Wulff, 1973; Stergois, 1976; Baker & O'dowd, 1982; Stanton, 1984; Venable 1985; Jianhua & Maun, 1990).

Algunos autores (Baker, 1972; Mazer, 1989) han evaluado la relación del peso de las semillas con su hábitat, historia de vida y forma de vida. Las relaciones encontradas sugieren que la selección natural favorece a los individuos con semillas de determinado tamaño dentro de hábitats particulares y que la historia de vida está asociada con la estrategia reproductiva.

Se han propuesto básicamente dos causas para la gran variabilidad fenotípica en el comportamiento germinativo. Una primera causa tiene relación con la manera como se estudia la germinación, cuando se utilizan semillas provenientes de individuos con diferentes genotipos, la variabilidad genética entre individuos se refleja en la germi

nación de sus semillas. Esto se conoce como *Polimorfismo genético* (Harper et al., 1970; Silvertown, 1984; Lloyd, 1984).

Otra causa de variabilidad fenotípica se debe a *variación somática* o heteromorfismo (conocido también como polimorfismo somático). Esta ocurre entre las semillas de una sola planta progenitora (Silvertown, 1984), y puede tener dos orígenes: *Plasticidad fenotípica* -definida como la habilidad de un sólo genotipo de producir más de una forma alternativa de morfología, estado fisiológico, y/o comportamiento en respuesta a condiciones ambientales (West-Eberhard, 1989)- o *Estrategias múltiples* -cuando existe en una población una sola clase de individuos, que son capaces de producir simultáneamente dos o más tipos de estructuras que desempeñan la misma función, en este caso, semillas con diferentes características-. Aquí la presencia de las diferentes estructuras no está directamente relacionada con las condiciones del medio, es decir, no se trata de una respuesta inmediata sino de una capacidad que se manifiesta continuamente (Lloyd, 1984).

Cavers & Harper (1966) reflexionan sobre la validez de las conclusiones que se obtienen de los resultados de pruebas de germinación realizadas con muestras de colectas donde se mezclan las semillas, ya que se enmascara el origen de la variabilidad observada. Por ejemplo, si en una prueba de germinación en obscuridad, de una colecta con semillas mezcladas, se obtiene que sólo germinan 5% de las semillas, puede ser que estas semillas sean la contribución de una sola planta dentro de la población y por lo tanto la interpretación de esta respuesta a nivel poblacional es quizá equivocada.

La variación observada en la germinación, independientemente de que se deba a la presencia de diferencias genéticas, somáticas o a la combinación de ambas y la influencia del ambiente, es un fenómeno que requiere del conocimiento tanto del proceso de germinación como de los mecanismos que la facilitan o inhiben.

1.2.2. Germinación.

La germinación, la cual inicia cuando la semilla empieza a absorber agua y termina con la elongación de la radícula, es regulada de manera precisa por varios factores del entorno. Primeramente es necesario que la semilla se encuentre en un medio suficientemente húmedo y sea capaz de absorber agua. Con esto se activa su metabolismo, dicha activación requiere además oxígeno, y como en muchos procesos fisiológicos, la temperatura es un factor muy importante. En algunas semillas la luz puede también influir en la germinación. Sin embargo muchas semillas son incapaces de germinar aún en presencia de oxígeno y agua a temperaturas moderadas. A esta incapacidad para germinar se le conoce como latencia (Côme & Thevenot, 1982).

La latencia es un mecanismo que previene la germinación bajo condiciones que pueden ser inconvenientes para el establecimiento. Mientras la semilla se mantiene viable existe la posibilidad de que eventualmente se encuentre en un lugar favorable (Fenner, 1985).

Harper (1977) distingue tres tipos de latencia: 1) latencia innata, que presenta una semilla viable cuando deja la planta progenitora y le impide germinar por alguna propiedad del embrión, del endospermo asociado o de estructuras maternas; 2) latencia inducida (o secundaria), que se adquiere debido a alguna condición experimentada después de la maduración; y 3) latencia forzada, que se presenta cuando la se

milla está privada de sus requerimientos para germinar por alguna restricción ambiental. Algunas especies pueden presentar semillas con más de un tipo de latencia, e incluso presentar periodos de latencia y no latencia durante un ciclo anual (Fenner, 1985).

Existen muchas formas de romper la latencia, entre las más estudiadas se encuentran la escarificación (Stergois, 1976; Pukittayacamee & Hellum, 1988), la alternancia de temperaturas (Cohen, 1958; Harty & Macdonald, 1972; Salisbury & Ross, 1978; Probert, 1992), el fotoperiodo y la calidad de la luz (Salisbury & Ross, 1978; Gutterman, 1974, 1982; Corkidi, 1989; Corkidi et al., 1990; Pons, 1992), la estratificación (Schat, 1983; Keeley, 1986) y la presencia de hormonas (Salisbury & Ross, 1978; Gutterman, 1982). Todos estos mecanismos de ruptura de latencia se asocian con las características del ambiente donde se distribuyen las especies y se relacionan con la manera como la semilla "percibe" una época favorable o el paso de una desfavorable mediante diferentes mecanismos fisiológicos y moleculares.

Una de las especies más estudiadas en cuanto a los mecanismos que regulan la germinación de sus semillas es *Lactuca sativa*, la lechuga. Para esta especie de la familia Compositae, los mecanismos que se han sugerido causantes de la estimulación de la germinación cuando hay alternancia de temperaturas, incluyen la presencia de una estructura organizada o del arreglo de un complejo macromolecular, que previene la germinación de una fracción de semillas y que es destruido o desnaturalizado con el aumento de la temperatura (Cohen, 1958).

El mecanismo con que se asocia la sensibilidad a la luz para la germinación es el sistema del fitocromo. Este se relaciona con la

composición del espectro lumínico y la duración del tiempo de exposición a la luz. El fitocromo es un pigmento que se localiza en el embrión y puede encontrarse en forma activa o inactiva dependiendo de la longitud de onda que recibe. Cuando ocurre exposición de luz en periodos cortos (menos de una hora), con longitudes de onda de alrededor de 660 nm (rojo) el fitocromo se convierte a la forma activa P₇₃₀ e inicia todos los procesos que llevan a la radícula a emerger. En longitudes de onda cercanas a 730 nm (rojo lejano) el fitocromo pasa a la forma inactiva P₆₆₀ y la semilla entra en estado de latencia impuesta. Los efectos son reversibles dentro de cierto tiempo. Algunas especies no responden a periodos cortos de exposición sino que requieren más tiempo de exposición para romper la latencia. Las especies difieren en la cantidad de fitocromo en la forma activa necesaria para iniciar la germinación. La respuesta de las semillas a la luz depende también de otras condiciones ambientales (Black, 1973; Gutterman, 1975; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1984; Pons, 1992).

El significado ecológico del requerimiento de luz para germinar se asocia primeramente como un mecanismo para impedir la germinación de semillas que se encuentren enterradas muy profundo y que por esa razón sus plántulas no logren alcanzar la superficie antes de agotar sus reservas (Pons, 1992). Un requerimiento de luz para germinar también es importante en la detección de claros del dosel en las comunidades arbóreas (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1984 y 1990). En el caso de las plantas que habitan en las dunas costeras, la presencia de un requerimiento de fluctuación de temperatura para la germinación, se considera como un mecanismo mediante el cual las semillas "monitorean" la profundidad a la que están enterradas en la arena.

Si existe una fuerte fluctuación diurna de temperatura, se estimula la germinación, ya que esta fluctuación funciona como un indicador de que se encuentran sobre la arena o muy cerca de la superficie. Si las semillas están enterradas a mayor profundidad la fluctuación de temperatura que perciben es menor y la germinación se mantiene inhibida (Keeley, 1986; Probert, 1992). La respuesta germinativa a tratamientos de luz/obscuridad en especies de dunas es variable, Pemadasa & Lovell (1975) reportaron para especies anuales que hay mayor germinación en condiciones de exposición a la luz, lo mismo encontró Shat (1983) para algunas especies pioneras. En cambio Harty & McDonald (1972) encontraron que en algunas especies ocurre mayor germinación en condiciones de obscuridad.

En muchas especies (sobre todo leguminosas) se ha reportado que las semillas recién colectadas son capaces de germinar si se siembran inmediatamente después de colectadas bajo condiciones adecuadas de humedad y temperatura. En cambio, si se almacenan por un tiempo entran en estado de latencia (Silvertown, 1984; Pukittayacamee & Hellum, 1988) difícil de romper aún si se siembran en condiciones adecuadas. Este fenómeno se ha relacionado con la pérdida paulatina de agua y el endurecimiento debido a la desecación de las cubiertas de la semilla.

En la mayoría de los experimentos sobre la ruptura de la latencia el tratamiento no produce un efecto de "todo o nada". Aún en termoperiodos o fotoperiodos desfavorables, una porción de semillas logra germinar. Como se ha mencionado, existe claramente un espectro de requerimientos presente en las semillas de una sola muestra que refleja diferentes genotipos, diferentes edades y/o condiciones durante la maduración, así como influencias distintas de la planta materna

(Harper, 1977). Probablemente hay muchos estados fisiológicos intermedios entre un embrión considerado como latente y uno considerado como no latente (Côme & Thevenot, 1982).

Puesto que la germinación juega un papel muy importante en el establecimiento y sobrevivencia de las plantas, es obvio que no solo las condiciones ambientales en las que las semillas germinan y las plántulas crecen determinan la sobrevivencia futura de la planta, también el ambiente de la semillas desarrollándose en la planta madre tiene influencia en el destino de la siguiente generación y este hecho es de gran importancia ecológica (Evenari et al., 1966 en Gutterman 1974).

Se han detectado efectos de ambos progenitores sobre el embrión durante su desarrollo y crecimiento. No es fácil determinar cual de los dos progenitores tiene el mayor peso en fijar las características de las semillas, pero en general los efectos de la planta madre son mayores (Nakamura & Stanton, 1989). El endospermo está determinado por una contribución genética paterna y dos maternas, mientras que la contribución genética de los dos progenitores al embrión es igual; el pericarpio, la testa y el perispermo son por completo de origen materno además de que el aporte de nutrientes a toda la diáspora corre a cargo únicamente por parte de la madre (Harper et al., 1970). Cuando las características de la germinación de una semilla se fijan durante el transcurso de su desarrollo, es generalmente la planta materna la que controla el comportamiento de la germinación de sus descendientes proporcionando cubiertas que regulan el desarrollo del embrión (Silvertown, 1984), así como el alimento para las semillas. Aunque

también se han encontrado efectos paternos importantes (Kiesselbach, 1926 y 1946; en Harper et al., 1970).

Gutterman (1974, 1975, 1982, 1992) ha investigado de manera muy intensa la influencia de las condiciones ambientales bajo las cuales se desarrollan y maduran las semillas con su respuesta en germinación. Diferentes ambientes llevan a la producción de semillas con diferente germinación. Reporta que los factores que se sabe tienen influencia en la germinación de la semilla en maduración son los siguientes: temperatura, fotoperiodo, calidad de luz, altitud, presencia de hormonas y posición de la semillas en la inflorescencia o en el fruto. Las maneras en las que estos factores ejercen su influencia son muy variadas. Pueden tener un efecto en el tamaño y peso de la semilla, pueden cambiar las características que presentan las cubiertas y también el contenido hormonal. En experimentos que realizó para evaluar la influencia del fotoperiodo en la germinación, encontró que la influencia de este factor sobre los atributos de las semillas se ejerce durante los últimos 8 días de la maduración.

Las condiciones de humedad y nutrientes influyen también en la producción de semillas y sus características (Karssen & Hilhorst, 1992). Para el caso de la vegetación de dunas costeras, algunos autores (e.g. Ranwell, 1972; Boorman, 1982;) han enfatizado que la deficiencia de nutrientes es la causa primaria de la baja productividad y los tamaños pequeños de las plantas. Sin embargo, la cantidad de nutrientes puede variar dependiendo de la estacionalidad. Existen épocas del año en las que llegan a la playa cantidades considerables de detritus, que consisten en plantas muertas, cangrejos, peces e insectos, que se depositan por la acción de las olas, esto crea microsi-

tios ricos en nutrientes. Una semilla que germine en la vecindad de uno de estos micrositios, tiene mayor probabilidad de llegar a establecerse (Hawke & Maun, 1988).

Moore & Keddy (1988) estudiaron la germinación de 24 especies que crecen a la orilla de los lagos. Reportan que el tipo de sustrato (arena o suelo orgánico), así como el contenido de materia orgánica en este, puede influenciar la germinación de varias especies lo cual relacionan con la capacidad de establecimiento.

Una planta adulta puede aprovechar un micrositio rico en nutrientes para crecer y reproducirse, lo que además probablemente influye a sus semillas y las características de estas.

Aunque existen muchos ejemplos de los efectos de las condiciones de crecimiento de las plantas progenitoras en la germinación, se ha hecho poco trabajo para determinar las consecuencias ecológicas para las semillas involucradas. Para poder determinar si las diferencias en latencia observadas tienen un significado adaptativo se requiere de un monitoreo, en condiciones naturales, del destino de las semillas producidas bajo diferentes condiciones parentales (Fenner, 1995).

Distintas estrategias de germinación pueden ser exitosas en los hábitats inestables de las dunas. Schat (1983) estudió la germinación de tres especies pioneras de dunas costeras, y su respuesta a varias condiciones relacionadas con su ambiente. Los resultados que obtuvo muestran que la germinación de un grupo bajo determinadas condiciones fue o rápida y completa o totalmente inhibida. En otros casos se ha observado una germinación espaciada, la germinación simultánea es ecológicamente desventajosa, (sobre todo en las anuales) pues-

to que un grupo de plántulas que germinan simultáneamente puede ser destruido completamente por alguna catástrofe ambiental (Salisbury, 1929 en Pemadasa & Lovell, 1975). Una gran variación en la latencia puede asegurar que por lo menos parte de la población germine dentro de un rango de las condiciones cambiantes del medio (Farmer & Hall, 1970).

En varias especies anuales de la zona cercana a la línea de mareas, se ha observado que una estrategia adaptativa en la germinación es que ésta ocurre en el momento en el que se evade el periodo de mayor inestabilidad ambiental (Ignaciuk & Lee, 1980). La estructura de las plantas características de los sistemas de dunas, refleja tanto respuestas evolutivas a largo plazo a los factores ambientales, como respuestas plásticas a corto plazo a las condiciones locales del medio (Ehrenfeld, 1990).

La respuesta germinativa de las semillas de una misma planta está a menudo relacionada con la posición de la semilla dentro de la inflorescencia. En algunos casos la planta puede producir, en distintos sitios de la inflorescencia dos o más tipos distintos de semillas que difieren entre sí por la forma, tamaño y color, así como en sus requerimientos para la germinación. Este fenómeno está particularmente bien desarrollado en las familias Compositae, Chenopodiaceae y Gramineae (Harper et al., 1970; Silvertown, 1984; Fenner, 1985).

Muchas compuestas tienen dos tipos de flores relacionados con la posición que ocupan dentro de la cabezuela: las flores del disco que se encuentran en el centro del receptáculo y las flores de la periferia que están en el perímetro del receptáculo. Estas flores producen dos tipos de aquenios que difieren en forma y tamaño. La estructura

de la cabezuela es lo que lleva a la diversificación de las flores y las semillas que nacen de estas. Silvertown (1984) relaciona las diferencias en las semillas observadas para varias especies de la familia Compositae, además de con la posición en la cabezuela, con el tiempo relativo de antesis dentro de ésta.

Son muchos los ejemplos dentro de la familia Compositae para los que se ha descrito y experimentado en torno al heteromorfismo. A continuación se revisarán brevemente algunos de ellos.

En el género *Dimorphotheca*, los aquenios más grandes son producidos por las flores del centro y los más pequeños por las flores de la periferia. En cambio en el género *Synedella* ocurre al contrario; las flores del centro producen los aquenios más pequeños mientras que las de la periferia los más grandes (Salisbury, 1942 en Harper et al., 1970).

Otro ejemplo de diversificación debida a la posición en la cabezuela ocurre en la compuesta *Hypochoeris gabra* (Baker & O'dowd, 1982), una herbácea anual. Esta especie no tiene una diferenciación floral dentro de la cabezuela, pero sí produce dos tipos de aquenio relacionados con su posición en el receptáculo. El número y la proporción de aquenios producidos cambia dependiendo de la densidad a la que se desarrollan y crecen las plantas progenitoras (a baja densidad el número de aquenios por cabezuela es de 10 a 78 y a alta densidad es de 1 a 62 aquenios). Los aquenios no difieren en la germinación en diferentes termoperiodos y condiciones de luz y obscuridad, y tampoco existe una diferente capacidad competitiva de las plantas que producen; sin embargo hay diferencias importantes en el potencial de dispersión de cada tipo de aquenio, tanto en dispersión por viento co

mo por animales. La dispersión de semillas es la manera como las plantas escapan en el espacio hacia nuevos sitios donde germinar, mientras que la latencia representa un escape en el tiempo en espera de las condiciones adecuadas para la germinación y el establecimiento (Venable & Lawlor, 1980).

Un caso interesante es el girasol (*Helianthus annuus*) en el que existe una respuesta del tamaño de semillas a la densidad. En plantas cultivadas se han observado cambios hasta de 6 órdenes de magnitud; mientras que en plantas silvestres, muy diferentes densidades muestran diferencias en peso de escasos 1.25 órdenes de magnitud (Harper et al., 1970).

Otra compuesta, *Heterosperma pinnatum*, produce aquenios heteromórficos. Por un lado están los aquenios periféricos los cuales son cóncavos, dorsalmente comprimidos, planos con un ala delgada. Por el otro, están los centrales que son largos y delgados con dos (en ocasiones tres o una) aristas en forma retrorsa. Además existe todo un gradiente entre ambos (Morales, 1986). Las variaciones morfológicas de los aquenios no están determinadas por flores de diferente tipo. La proporción que se produce de los distintos aquenios es variable geográficamente, lo mismo que el "éxito relativo" de su progenie, lo cual tiene importantes consecuencias ecológicas para esta especie. Se ha observado una respuesta diferencial de la germinación en condiciones de luz y obscuridad dependiente de la posición del aquenio en la cabezuela. Los aquenios centrales germinaron en condiciones de obscuridad (23%), mientras que los aquenios periféricos no germinaron en obscuridad. Esto se relacionó con una pérdida posterior de la latencia en las semillas periféricas (Venable et al, 1987).

Corkidi *et al.* (1990) investigaron la capacidad de germinación de los diferentes tipos de aquenios que produce *Bidens odorata* y encontraron que las semillas pequeñas (< 4mm) tienen mayores requerimientos para romper la latencia que las semillas más grandes (> 7mm). Además, el porcentaje final de germinación, así como la velocidad de germinación, se incrementan en las semillas más largas.

La especie anual *Heterotheca latifolia* presenta también marcadas diferencias en el desempeño de los aquenios provenientes del centro y los de la periferia. Los aquenios del centro presentan un papus bien desarrollado para la dispersión por viento, tienen un pericarpo delgado y el embrión es más pesado, cuando están frescos presentan una germinación completa y rápida. En cambio los aquenios de la periferia carecen de papus, su embrión es más ligero, presentan germinación retardada, fraccionaria y que se ve afectada por la obscuridad y el enterramiento (Venable & Levin, 1985a). También existen diferencias respecto a su viabilidad en el banco de semillas y la sobrevivencia de plántulas en condiciones naturales (Venable & Levin, 1985b). Además las plántulas provenientes de los distintos tipos de aquenios mostraron grandes diferencias en su desempeño cuando crecieron en distintos tratamientos experimentales relacionados con la disponibilidad de agua (Venable & Levin, 1985c).

La longitud de las semillas de algunas especies de la familia Compositae es una buena medida del tamaño del embrión ya que la mayoría de las compuestas carecen de endospermo (Heywood, 1985). Otros géneros para los que se ha reportado variación en este sentido, son: *Calendula*, *Crepis* y *Gymnarrhena* (Harper, 1977).

Las poblaciones que presentan la capacidad de producir dos o más tipos de semillas con diferentes comportamientos en respuesta del ambiente pueden aumentar, por este mecanismo, la sobrevivencia y crecimiento de sus plántulas (Wulff, 1973).

El tamaño de las semillas dentro de una misma especie es una característica que se ha asociado mucho con patrones de germinación. En la gran mayoría de las especies reportadas las semillas consideradas "grandes" germinan más rápido que las pequeñas (Wulff, 1973; Jianhua & Maun, 1990) y en general tienen requerimientos menos estrictos para germinar (Corkidi *et al.*, 1990). Symonides (1978) encontró en tres especies de dunas que las semillas pequeñas germinan de uno a dos días antes que semillas grandes, pero estas últimas alcanzan porcentajes de germinación mayores.

La relación entre las semillas de distinto tamaño y el crecimiento de las plantas que estas producen ha sido muy estudiada sobre todo en el campo de la agricultura. En general las semillas más grandes producen plántulas mayores que las de las semillas pequeñas (Wulff, 1973; Symonides, 1978). Estas diferencias además se han relacionado con la capacidad de emerger durante el enterramiento y con la sobrevivencia. Se han observado distintos patrones. Por ejemplo, algunos estudios reportan que las semillas más grandes producen plántulas competitivamente superiores incluso hasta la madurez. En otros estudios se concluye que la ventaja durante el crecimiento temprano de las plantas provenientes de semillas grandes se pierde con el paso del tiempo (Stanton, 1984). Se ha reportado también la existencia de fluctuaciones en la tasa de crecimiento a lo largo del tiempo (Jianhua & Maun 1990).

Las semillas pequeñas presentan una capacidad de dispersión mayor (Stergois, 1976; Stanton, 1984). Stanton (1984) sugirió que el tamaño de las semillas está sujeto a presiones de selección conflictivas, y que el balance entre ambas dependerá de las condiciones locales, es decir, de si es mayor ventaja la dispersión a "larga" distancia o el mayor tamaño para el establecimiento. Para entender el impacto ecológico que tiene la variación intraespecífica del tamaño de las semillas y/o de la germinación que presentan en las poblaciones silvestres, se debe trabajar en ambientes que sean muy semejantes a las condiciones naturales de crecimiento o también con transplantes recíprocos. Esto permite relacionar las respuestas observadas con la distribución de la especie, así como estimar el valor adaptativo de dichas repuestas.

1.3. Ciclo de vida y establecimiento.

El ciclo de vida de un organismo comprende el paso por diferentes etapas que ocurren desde el momento en que nace hasta su muerte. En las plantas superiores el ciclo de vida presenta los estadios que se muestran en la Figura 1.

El inicio, duración y rasgos particulares de cada etapa del ciclo de vida de los diferentes grupos de organismos, en relación con las características de su ambiente, es lo que comprende el estudio de las historias de vida.

La importancia de los diferentes factores ambientales depende en como influyen estos en la fisiología, sobrevivencia y reproducción de los individuos. Cada ambiente plantea diversos problemas a los organismos, siendo la "solución" a los mismos una estrategia adaptativa,

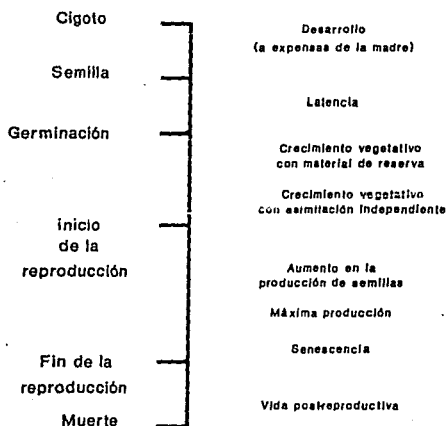


Figura 1. Ciclo de vida idealizado de una planta superior (modificado de Harper, 1977).

es decir, un conjunto de adaptaciones en el ciclo de vida que llevan al máximo la probabilidad de que los organismos sobrevivan y dejen descendientes (Morales, 1988).

Cada individuo, cada población y cada especie tiene su propia y única estrategia de historia de vida. Dentro de esta multiplicidad se pueden observar determinados patrones, que generalmente responden a compromisos en la asignación de la energía total con la que cuentan para los distintos aspectos del ciclo de vida (Begon & Mortimer, 1986).

Un individuo que dedica gran cantidad de su energía a un aspecto de su estrategia de vida, lo hace a expensas de algún otro aspecto. En situaciones donde los recursos son limitados, es claro que cuando un individuo incrementa su esfuerzo reproductivo, disminuye su probabilidad de sobrevivencia y/o su tasa de crecimiento, y por lo tanto su potencial de reproducción futura decrece (Begon & Mortimer, 1986).

Los aspectos más importantes del ciclo de vida incluyen la longevidad, la edad a la primera reproducción, el número de descendientes por evento reproductivo y su tamaño, el número de eventos reproductivos y la cantidad de energía que se invierte en ellos. Algunos de ellos pueden estudiarse mediante la elaboración de tablas de vida.

Con la obtención de una tabla de vida se puede determinar la mortalidad y fecundidad específicas de las distintas etapas del ciclo de vida. Para realizar una tabla de vida se requiere seguir el destino de un grupo de individuos, todos nacidos durante el mismo intervalo de tiempo, a los que se les llama una cohorte, desde su nacimiento hasta su muerte.

En cada etapa del ciclo de vida los individuos tienen distinta probabilidad de pasar a la siguiente. La etapa más vulnerable en el ciclo de vida de muchas plantas es en el estadio de plántula (Harper, 1977). Las plántulas recién germinadas son muy vulnerables a los diferentes factores del medio. En los ambientes de dunas la erosión y la acumulación de arena son eventos que pueden devastar poblaciones completas de plántulas (Maze & Whalley, 1992). Además, en general en esta etapa las condiciones de salinidad o sequía afectan más al individuo.

Otro aspecto importante de las historias de vida es el estudio de la temporalidad de los eventos biológicos y su relación con los cambios del ambiente biótico y abiótico, es decir el estudio de la fenología. Este se puede realizar a varios niveles: comunidad, especie, población individuo (Lieth, 1974). En el presente estudio nos interesa conocer la variabilidad presentada, en el tiempo de inicio y duración, de los procesos biológicos entre distintos individuos.

La importancia que puedan tener las diferencias temporales en la fenología de distintos individuos, la relación entre el tamaño de la semilla y el tamaño de la plántula o alguna otra característica importante para el desarrollo futuro de una población viable, es un aspecto relevante de estudiar para ubicar la germinación y su ocurrencia temporal dentro de las historias de vida.

1.4. Descripción e importancia de las dunas costeras.

Los sistemas de dunas han sido reconocidos desde los inicios de la ecología como ambientes propicios para tratar de entender la dinámica de la vegetación. Henry Cowles (1899) plantea que las dunas de arena son un sitio favorable para la investigación ecológica debido a la ausencia, en términos relativos, de la complejidad de problemas que acarrea la presencia de la vegetación previa: "... el avance de las dunas hace que todas las cosas sean nuevas. Enterrando el pasado la duna ofrece a la vida de las plantas un mundo por conquistar, sujeto casi completamente a las condiciones físicas existentes" (Cowles, 1889 pag. 96). Se ha valorado también la importancia de factores bióticos, tales como las interacciones de competencia y depredación, pa-

ra la dinámica de la vegetación en las dunas (Zeevalking & Fresco, 1977).

Las dunas costeras son grandes acumulaciones de arena cuya forma, tamaño y orientación están en función de la velocidad y dirección del viento dominante, del tamaño de las partículas de arena y de la zona en la que se encuentran (Moreno-Casasola, 1982). Como su nombre lo indica son formaciones que bordean la costa y las principales diferencias con las dunas desérticas son la presencia de una cobertura vegetal de densidad variable (Paskoff, 1989) y la influencia de las olas al dar forma a la playa, ya que reabastecen las fuentes de sedimento y limitan o favorecen el crecimiento de las primeras dunas. Las dunas se pueden formar en casi cualquier zona climática y presentan desde formas pequeñas y efímeras hasta formaciones masivas y persistentes. Las dunas pueden ganar o perder material o bien mantener un volumen constante. En general, el potencial de mantenerse se incrementa con el volumen de la duna (Carter et al., 1990).

Las clasificaciones de las dunas se basan principalmente en su origen, es decir, si se forman de la playa (dunas primarias) o de la erosión de dunas primarias (dunas secundarias), en la cantidad de cobertura vegetal que presentan, en sus formas y en el tipo de sustrato (Davies, 1973; Chapman, 1976).

Se pueden encontrar dunas fijas o móviles y las más estables usualmente están fijadas por la vegetación. La división que existe entre las dunas estabilizadas y las dunas móviles es muy tenue y en muchos sistemas se encuentran gradaciones de una forma a otra. En ocasiones esto es resultado de la actividad humana. A menudo se pue-

de observar un mosaico muy complejo de formas fijas y móviles sobre áreas relativamente pequeñas (Carter et al., 1990).

Las interacciones morfodinámicas en las dunas no están bien entendidas debido, en parte, a que el relieve caótico de muchas dunas costeras desafía la simple descripción. La respuesta de la superficie de la duna a un viento turbulento es difícil de predecir más allá de las formas básicas de las dunas en dos o tres dimensiones. El flujo del viento sobre un relieve complejo y móvil puede resultar en un paisaje estocástico no determinado (Carter et al., 1990).

El interés en el estudio de la vegetación de dunas costeras surge del hecho de que las plantas que crecen ahí están sujetas a condiciones físicas extremas provocadas por la aspersión salina, las mareas altas y la exposición al agua salada, el movimiento de arena y la carencia de nutrientes debido a la pobreza de los suelos. Incluso algunos factores pueden actuar sobre la vegetación de manera ambivalente, la aspersión salina por ejemplo, es fuente de estrés y mortalidad por un lado y por el otro es considerada una fuente primaria de nutrientes. La combinación de todos estos factores separa a la vegetación costera de otros tipos de vegetación (Ehrenfeld, 1990).

Las dunas costeras pueden ser caracterizadas con base en zonas biotopográficas. Desde el mar hacia tierra adentro, estas son: zona de playa, duna frontal (sinónimo de embrionaria y duna litoral) y primer cordón de dunas. Además, dependiendo de la extensión y complejidad del sistema, se pueden encontrar hondonadas húmedas y secas, así como dunas con diferente cantidad de cobertura vegetal, que pueden reconocerse como dunas móviles, semimóviles y dunas estabilizadas

(Ranwell, 1958). Muchos gradientes ambientales están asociados con esta variación fisiográfica (Figura 2).

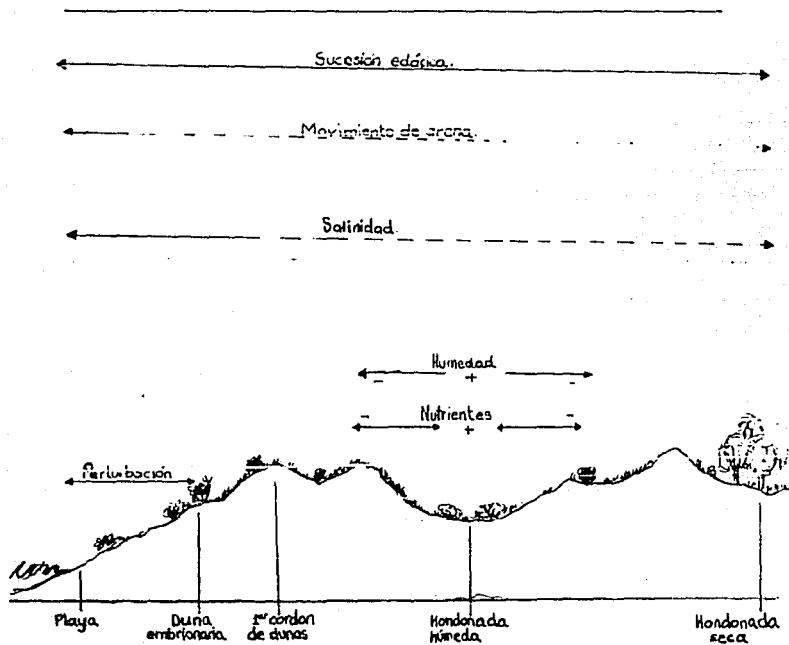


Figura 2. Relieve de las dunas costeras y gradientes ambientales asociados. (Modificado de Carter, 1988)

Descripción de las dunas costeras.

i) La zona de playa.

La playa comprende la parte de sustrato arenoso que va de la línea de mareas media hasta la duna frontal o, en ausencia de la duna embrionaria, hasta la parte tierra adentro más lejana a la que llegan las olas durante una tormenta (Barbour, 1990).

Las comunidades que habitan en la línea de playa muestran una marcada heterogeneidad espacial y temporal. La primera resulta en gran parte por la distribución desigual de la materia orgánica (detritus) sobre la playa y la segunda se debe a la inestabilidad del hábitat (Ignaciuk & Lee, 1980) y a los cambios estacionales.

El estrés ambiental en las playas es causado por varios factores que han sido estudiados por diferentes autores. Barbour (1990) incluye los siguientes: la aspersión salina, el movimiento de sustrato (enterramiento y desenterramiento), deficiencia de nutrientes (particularmente N, P y K [Hawke & Maun, 1988]), sequía (superficie arenosa seca y poca capacidad de retención del agua bajo la superficie), vientos fuertes (los cuales acarrearán rocío salino y arena, además de crear una capa superficial muy delgada que incrementa la evapotranspiración), y por último perturbaciones estocásticas temporales. La distribución de las especies está muy relacionada con los gradientes de algunos de estos factores.

ii) La duna embrionaria.

Las dunas embrionarias se forman por la acumulación de arena a lo largo de la orilla de la playa debido a los efectos del establecimiento de la vegetación pionera la cual que ocupa el límite máximo donde llegan las olas (Carter, 1988).

La zona de playa y el primer cordón de dunas conforman parte del sistema activo del litoral. Ambas zonas mantienen una relación bastante estrecha debida al intercambio de arena y materia orgánica entre ellas (MacLachlan, 1990).

iii) Dunas móviles y semimóviles.

Las dunas móviles se caracterizan por presentar una cubierta vegetal muy escasa, por lo que el movimiento de arena es frecuente y constituye una fuente importante de perturbación. En las dunas semimóviles la cobertura vegetal es relativamente mayor, por lo que el movimiento del sustrato es moderado. El número de especies que se establecen en este microambiente es ligeramente mayor que en las zonas móviles (Davies, 1973; Moreno-casasola, et al. 1982; Valverde, 1992). Es en estas zonas de los sistemas de dunas donde se enfocaron muchos de los primeros estudios de la ecología de la vegetación (Ranwell, 1972).

iv) Zona estabilizada.

Es una parte de las dunas en la que la cobertura vegetal es abundante y densa, el porcentaje de arena descubierta es mínimo y el movimiento del sustrato es prácticamente nulo. En general en estos ambientes se establece un número considerable de especies (Ranwell, 1972; Davies, 1973; Moreno-casasola, et al. 1982; Valverde 1992).

Otros de los ambientes que se encuentran en sistemas de dunas son las hondonadas, hundimientos entre los bordes de las dunas donde el nivel del manto freático se aproxima a la superficie de arena (Ranwell, 1958, 1972). Estas hondonadas se pueden diferenciar en hondonadas húmedas, hondonadas inundables y hondonadas secas dependiendo

de las fluctuaciones estacionales del manto freático y las especies que presentan.

Las distintas zonas de los sistemas de dunas tienen una influencia diferencial de los factores físicos y bióticos; por esta razón las distribuciones de las especies no son homogéneas en todo el sistema. Hay especies características de una determinada zona que no se distribuyen en otra zona, aunque ambas se encuentren relativamente cerca.

Las plantas que habitan en la zona de playa, conocidas como especies pioneras, presentan síndromes en su forma de crecimiento, demografía y atributos fisiológicos que les permiten colonizar y reproducirse en estos ambientes. La mayoría de los taxa presentan las siguientes características: crecimiento postrado, forma de vida herbácea, suelen ser dicotiledóneas tolerantes al estrés, perennes, con raíz central y hojas amplias enteras de textura mésica. Otro síndrome común incluye monocotiledóneas perennes de crecimiento erecto, raíces fibrosas, hojas típicas de pastos, alta producción de rizomas y crecimiento vegetativo muy importante. Síndromes con menos representantes incluyen hierbas anuales y arbustos con gran variedad de características de la hojas. El valor adaptativo de estos síndromes es aún objeto de estudio (Barbour, 1990).

Ehrenfeld (1990) llevó a cabo una amplia revisión de los trabajos que se han centrado en el estudio de la dinámica de la vegetación de las islas de barrera, que en su mayoría incluyen ambientes de dunas costeras. A partir de esto propone algunas generalizaciones, en las que pueden basarse investigaciones futuras, acerca de las adaptaciones que distinguen a las plantas que ocupan los ambientes de pla

ya y de las primeras dunas: (1) habilidad de utilizar agua de mar para la dispersión de semillas, (2) tolerancia -y en algunos casos estimulación- de la germinación y el crecimiento por la exposición al agua salada, (3) adaptaciones para sobrevivir al enterramiento por la arena, tales como el tener semillas grandes, crecimiento profundo de raíces y capacidad de elongación con la acumulación de arena, (4) formas de crecimiento que minimicen la acumulación de sal, y (5) un alto grado de plasticidad fenotípica, más que diferenciación genética entre poblaciones. Estas adaptaciones no necesariamente deben presentarse todas en una sola especie y algunas especies pueden tener solamente algunas de ellas, el número de adaptaciones que presenta cada especie depende de la especie en particular y se relacionan con su rango de distribución. Por ejemplo en las zonas inestables de los sistemas de dunas, un incremento en el tamaño de la semilla puede ser muy ventajoso para permitir la emergencia de plántulas después del enterramiento de arena (Weller, 1989) pero también puede limitar la dispersión en agua de mar. Las plantas que se distribuyen en estas zonas y que presentan tolerancia al enterramiento incluyen dos características básicas: sobrevivencia en la obscuridad y crecimiento en respuesta a la acumulación de arena (Sykes & Wilson, 1990) y quizá también se favorece el crecimiento clonal.

La distribución de las plantas que habitan los sistemas de dunas bajo determinadas condiciones climáticas depende de las condiciones particulares del sistema, ya que estas pueden ser muy heterogéneas. Aunque las condiciones físicas sean relativamente uniformes en un sitio, las oportunidades para el reclutamiento, el crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción pueden variar mucho espacialmente den-

tro de una escala pequeña. Esto es un reflejo de la variación en la intensidad de las interacciones biológicas, la disponibilidad de recursos y las condiciones microclimáticas.

Los sistemas de dunas que se encuentran en las costas del Golfo de México presentan complejidad topográfica y ecológica muy diversa. En ellos puede encontrarse gran variación en factores como la humedad, la salinidad, la temperatura y el movimiento de arena. Estas variaciones en las condiciones físicas provocan a su vez diversidad en la composición florística dando lugar a un mosaico de microambientes con rasgos particulares (Moreno-Casasola, 1985).

Dentro de las dunas del Golfo de México se encuentran especies con una distribución muy amplia. Hay también especies cuya distribución no es específica de estos sistemas de dunas pero se han desarrollado en ellos alcanzado una abundancia considerable. Un tercer grupo de especies son aquellas que se encuentran restringidas a ciertas zonas, por ejemplo la zona de playa o de pioneras y la zona móvil (Moreno-Casasola, 1985). Estas dos últimas zonas de los sistemas de dunas, como se ha dicho, presentan gran variación estacional en la distribución e intensidad de ciertos factores físicos, ya que están sometidas a cambios periódicos de la línea de mareas, la profundidad del manto freático, la salinidad aérea y el movimiento de arena principalmente. Una de las especies que caracteriza la zona de playa y las dunas móviles y semimóviles es *Palafoxia lindenii* Gray (Turner & Morris, 1976; Moreno-Casasola, 1986 y 1988).

Palafoxia lindenii (Compositae) junto con *Chamaecrista chamaecristoides* (Leguminosae), es considerada como una pionera capaz de iniciar el proceso de estabilización de las dunas. Además una vez esta-

blecida en ellas favorece la entrada de otras especies y por lo mismo su participación es importante en proceso de sucesión (Moreno-Casasola, 1986). En esta especie se ha observado gran variación en la germinación, esta variación no se ha asociado con ninguna característica de sus semillas sino con el tiempo mantenidas en almacenamiento (Valverde 1988). El propósito de este trabajo fue relacionar la germinación con diferentes características de las semillas que pudieran influir en la respuesta observada. También se consideró necesario explorar el crecimiento de plántulas, su establecimiento en el campo y algunos aspectos de la fenología de la especie.

1.5. Objetivos.

1.5.1. Objetivos Generales.

Los objetivos generales de este trabajo son los siguientes:

1. Corroborar la existencia de heteromorfismo en las semillas de *Palafoxia lindonii*.
2. Explorar la respuesta en patrones de germinación con las variables utilizadas para describir el heteromorfismo.
3. Describir algunos aspectos de fenología y establecimiento de plántulas en el campo, que permitan entender la ecología de la especie.

1.5.2. Objetivos Particulares.

Los objetivos particulares que guiaron la realización de las distintas pruebas, experimentos y registro de datos son los siguientes:

1. Describir la variación en tamaños de las semillas de *Palafoxia lindeni*.
2. Explorar la variación temporal (a lo largo del año) y espacial (entre ambientes y localidades) en la producción de semillas con relación a su tamaño.
3. Describir la relación entre algunas características de las semillas como posición en la cabezuela, estado de madurez, procedencia y longitud con sus patrones de germinación.
4. Explorar la relación entre la longitud de las semillas y el crecimiento de plántulas.
5. Evaluar el efecto que tienen el suministro de agua y nutrientes a la planta progenitora sobre la producción de semillas heteromórficas, sus características y su respuesta germinativa.
6. Describir la fenología floral de *Palafoxia lindeni*.
7. Describir algunos aspectos del ciclo de vida de *Palafoxia lindeni*, relevantes para entender sus patrones de distribución y abundancia. En particular se exploran el establecimiento, la sobrevivencia, el crecimiento y el inicio de la etapa reproductiva en condiciones naturales.

2. DESCRIPCION DE LA ESPECIE.

Palafoxia lindenbergii Gray es una de las especies características de la zona de pioneras que comprende la playa, el primer cordón de dunas y las zonas móviles (Moreno-Casasola, 1986, 1988). Es una planta arbustiva de la familia Compositae cuya distribución se limita a las costas del estado de Veracruz (Turner & Morris, 1976; Moreno-Casasola, 1985).

Palafoxia lindenbergii es una planta perenne que produce rizomas que enraizan en la arena a partir de los nodos. Su tallo tiene una base persistente y leñosa, se ramifica espaciosamente y crece de erecto a suberecto. Las hojas son enteras, opuestas, simples en la base y tendiendo a alternadas hacia arriba, en la mitad del tallo son oblongo-lanceoladas y luego elípticas angostas; son puberulentas en ambas superficies, el ápice va de agudo a redondeado y los pecíolos miden de siete a diez centímetros de largo (Turner & Morris, 1976).

La planta produce inflorescencias corimbosas con tres a diez cabezuelas, y cada cabezuela produce de 16 a 32 florecitas. Las flores de la inflorescencia son blancuzcas, y se abren dentro de la cabezuela primero las de la periferia y poco después las del centro. Todas las flores son tubulares regulares y no presentan lígula. La Figura 3 muestra un esquema de esta especie.

Los aquenios son obpiramidales, glabros o casi glabros. Miden de 5 a 7 mm de longitud, presentan un papus con ocho a doce escamas lanceoladas. El número cromosómico es de 11 (Turner & Morris, 1976).

En El Morro de la Mancha *Palafoxia lindenbergii* florece y fructifica a lo largo de todo el año aunque con un ligero pico de fructificación en el otoño (Castillo & Carabias, 1982).



Figura 3. *Palafoxia lindenii* tomada de Turner & Morris, 1976.

La importancia de esta especie para los sistemas de dunas radica en que es una planta colonizadora que se establece en ambientes estresantes y muy dinámicos como la playa y las dunas móviles y semi-móviles.

Estudios realizados sobre la germinación de *P. lindenii* (Valverde, 1988) muestran que esta especie presenta respuestas germinativas muy variables: su porcentaje de germinación, así como su velocidad de germinación, se ven afectadas por varios factores como son luz/obscuridad, temperatura, salinidad, presencia de nitratos, profundidad de siembra y tiempo de almacenaje. Con respecto a la temperatura, se en

contró que el porcentaje más alto de germinación ocurre con una fluctuación de la temperatura de entre 10 y 12 grados mientras que la germinación a temperaturas constantes es muy baja. El mayor porcentaje de germinación se encontró con un termoperiodo de 20°-32°C. Con respecto a la luz, Valverde (1988) encontró que la especie tiene un fotoblastismo positivo cuando son semillas de cinco meses de almacenamiento, pero este patrón no se mantiene en semillas más viejas. La germinación se ve afectada por el enterramiento de arena de manera proporcional a la profundidad de siembra. Distintas concentraciones de salinidad y de nitratos afectan negativamente la respuesta germinativa. La mayoría de las diferencias encontradas ocurren en el porcentaje final de germinación y no en la velocidad. En general la respuesta se relaciona con el tiempo de almacenamiento de las semillas, ya que al hacer este más largo se incrementa tanto la velocidad como el porcentaje final de germinación, pero posteriormente vuelven a disminuir con semillas de más edad.

Se concluye de lo anterior que esta especie no presenta un patrón de respuesta germinativa claro y se puede resaltar que en muchos de los experimentos realizados tanto el porcentaje de germinación como la velocidad de germinación de los lotes testigos varían considerablemente.

En este trabajo se busca relacionar la germinación con características de las semillas que puedan influir en la respuesta observada. También se consideró necesario explorar la germinación de las semillas recién colectadas, el crecimiento de plántulas, el establecimiento de plántulas en el campo y algunos aspectos de la fenología de la especie.

3. ZONA DE ESTUDIO.

El trabajo de campo se llevó a cabo principalmente en la Estación de Biología El Morro de la Mancha del Instituto de Ecología A.C. (referida de aquí en adelante como El Morro). La estación se encuentra sobre la costa del Golfo de México a los $96^{\circ} 22'40''$ de longitud oeste y $19^{\circ} 36'$ de latitud norte, 30 km al noroeste de Ciudad Cardel, Veracruz (Novelo, 1978). El trabajo de colectas se llevó a cabo en tres localidades cercanas además de El Morro, la ubicación se muestra en la Figura 4.

En El Morro existe un sistema de dunas conformado por una zona de pioneras a la orilla de la playa y por un conjunto de dunas en la parte posterior. La zona de pioneras presenta un cordón de dunas bajas (1 a 2.5 m) y angostas longitudinal a la playa, y una zona plana ubicada sobre la misma playa. Parte de esta zona recibe la influencia de las mareas más altas (Moreno-Casasola et al., 1982). Las dunas internas son parabólicas con una orientación aproximada de N-NE. El viento dominante proviene del norte y es el responsable de la orientación y el movimiento de las dunas (Moreno-Casasola, 1982).

El tipo de clima que presenta la región es cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw_2). Las temperaturas promedio máxima y mínima anuales son respectivamente de 34° y $16^{\circ}C$. La temperatura media anual fluctúa entre los 22° y los $26^{\circ}C$. La precipitación oscila entre 1200 y 1500 mm anuales (Gómez-Pompa et al., 1972 en Moreno-Casasola, 1982).

La distribución anual de la precipitación determina fuertemente las características climáticas de la región (Castillo & Carabias, 1982; Valverde, 1992). El mes de mayor precipitación es variable año



Figura 4. Rango de distribución de *Palafoxia lindenii* y ubicación de las localidades de colecta (estrellas) y sitio de estudio (flecha).

con año, siendo los más frecuentes junio y septiembre. Alrededor del 86% de la precipitación anual se presenta en verano. Durante parte del otoño y el invierno llegan masas de aire polar a gran velocidad que causan movimiento de arena y mareas altas; estos fenómenos son bastante comunes en esta época y se conocen en la región como "nortes" (Moreno-Casasola 1982). Estos fenómenos meteorológicos sólo aportan entre el 5 y 10% de la precipitación anual. Se presenta también una temporada muy seca al final del invierno y durante la primavera. Esta serie de cambios climáticos afectan de manera muy directa el comportamiento de las plantas (Valverde, 1992).

Las tres localidades en donde se realizaron las colectas de semillas son: Palma Sola, aproximadamente a treinta km al norte de El Morro y Chachalacas 20 km al sur; Chalchihueca, 2 km al norte de La Antigua, todas ellas en las costas del estado de Veracruz (Figura 4).

Palma Sola y Chachalacas no presentan sistemas de dunas complejos, y *Palafoxia lindenii* sólo se encuentra a la orilla de la playa. Ambos son sitios bastante perturbados con zonas pobladas muy cercanas. Chalchihueca sí presenta un sistema de dunas complejo y aunque también hay perturbación (cerca hay un tiradero de basura y a lo largo de la playa existe una cortina de *Casuarina* sp., una especie introducida y además hay evidencias de ramoneo por ganado) se puede encontrar a *P. lindenii* tanto en la playa sobre el primer cordón de dunas como en las dunas internas.

4. METODOLOGIA.

4.1. Condiciones climáticas

Los datos de temperatura y precipitación de la Estación climatológica de El Morro de la Mancha se utilizaron para describir las condiciones climáticas generales durante el tiempo del estudio. Esto se hizo con el objeto de poder relacionar: 1) características de germinación presentadas por las semillas con las condiciones predominantes antes y durante su desarrollo y maduración y 2) algunos aspectos del ciclo de vida de la especie como respuesta a las condiciones climáticas (Figura 5).

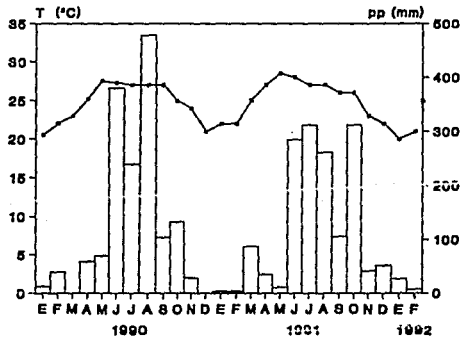


Figura 5. Temperatura media mensual y precipitación mensual para datos de la estación climatológica de El Morro de la Mancha durante el tiempo que duró el estudio (enero 1990- febrero 1992).

4.2. Descripción del heteromorfismo.

Las preguntas que se pretende contestar en esta sección son las siguientes:

- 1) ¿Existe variación en los tamaños de las semillas colectadas en diferentes tiempos?.
- 2) ¿En qué nivel se detecta la mayor variación en los tamaños de semillas?.
- 3) ¿Existen diferencias en los tamaños de las semillas de diferentes localidades?.

4.2.1. Muestreo piloto.

En septiembre de 1989 se realizó un muestreo piloto con el objeto explorar la variabilidad en el tamaño de las semillas de *Palafoxia lindeni*.

Para determinar si existía una relación directa entre la longitud del aquenio, que es el fruto, y la longitud de la semilla, que se encuentra dentro de él, se midieron veinte aquenios proveniente de distintas plantas a los que posteriormente se les removió el exocarpo para medir también la semilla. Los aquenios y las semillas fueron medidos con un portaobjetos calibrado (precisión de 0.05 mm.) y un microscopio estereoscópico. La relación entre estas dos variables se exploró mediante análisis de regresión lineal (Zar, 1984).

Se realizaron colectas de semillas en tres localidades: El Morro de la Mancha, Chalchihueca y Doña Juana. En los dos primeros sitios se colectaron las semillas de dos zonas: playa y dunas internas, mientras que en la localidad Doña Juana sólo se colectaron en la zona de playa.

Los aquenios de una misma cabezuela se guardaron en bolsas de papel y se mantuvieron separadas de otras cabezuelas, además se anotó si las cabezuelas provenían de un mismo individuo. Para cada localidad y zona se colectaron tres cabezuelas (rango 1-6) por individuo (n=10).

De la misma manera como lo han realizado otros autores (Symonides, 1978; Corkidi, 1988) se utilizó la longitud del aquenio (fruto seco) como una medida indirecta de las semillas. Se escogieron al azar cinco cabezuelas de cada zona y se midieron todos los aquenios que no estaban vacíos. En total se midieron 620 aquenios. Con esta muestra se realizó la estadística descriptiva de la longitud de los aquenios. Mediante una prueba de Kruskal-Wallis y un análisis de rango múltiple (programa Statgraphics versión 4.0) se exploró si la longitud de las semillas era diferente entre localidades o zonas. Se compararon además las medidas entre cabezuelas de diferentes individuos y cuando fue posible entre cabezuelas de un mismo individuo. Esto con el fin de conocer en que nivel ocurrían las mayores diferencias en la longitud de semillas.

Los datos del muestreo piloto permitieron determinar el tamaño de muestra necesario para las mediciones posteriores que se obtuvo con la fórmula siguiente (Krebs, 1989):

$$n = \left(\frac{t_{\alpha} s}{d} \right)^2$$

donde

n = tamaño de la muestra necesario para estimar la media,

t_{α} = valor de t "student" para n - 1 grados de libertad para 1 - α nivel de confianza,

s = desviación estándar de la variable

d = error absoluto deseado.

4.2.2. Colectas periódicas.

Se llevaron a cabo colectas en cuatro localidades en marzo de 1990, y en enero, marzo, mayo, julio y septiembre de 1991. En la localidad Doña Juana ya no se continuó con el trabajo puesto que un nor te arrasó la población de *P. lindenii*.

El trabajo de colectas periódicas se llevó a cabo en las siguientes localidades: El Morro de la Mancha, Chachalacas, Chalchihueca y Palma Sola. En cada localidad se colectaron aguénios de por lo menos 20 individuos a lo largo de la playa y sistema de dunas. Los aguénios se removieron manualmente de cada cabezuela y se trasladaron a la Ciudad de México en bolsas de papel cubiertas con una bolsa de plástico.

Para cada localidad se midieron 65 aguénios de submuestras de bolsas donde todas las semillas de una misma localidad y colecta fueron mezcladas. Se efectuaron análisis de varianza (Programa Statgraphics, versión 4.0) para determinar si la proporción de semillas de diferentes tamaños producidas en una misma localidad cambia con el tiempo.

Todas las medidas obtenidas se combinaron para calcular la distribución de frecuencias de longitudes de aguénios de la especie en todas las localidades colectadas. Se realizó el ajuste a una distribución normal usando una prueba de χ^2 (Zar, 1984) y se obtuvieron la media y la varianza que presenta la longitud de los aguénios de esta especie.

4.3. Germinación.

Las preguntas que se pretenden contestar en esta parte son las siguientes:

- 1) ¿Existe algún patrón de germinación de las semillas de *Palafoxia lindenii* relacionado con la posición que ocupan dentro de la cabezuela?
- 2) ¿Hay alguna relación entre la germinación y el estado de madurez de la cabezuela en el momento de la colecta?
- 3) ¿Está relacionada la longitud de los aquenios con la germinación de las semillas y el crecimiento de las plántulas?
- 4) Existe algún patrón de germinación de semillas de diferentes categorías de tamaños relacionado con las condiciones de luz/oscuridad y el termoperiodo a los que se mantienen durante su imbibición?
- 5) ¿Existe algún patrón constante y mantenido en la germinación de las semillas provenientes de un mismo individuo?

En todos los experimentos de germinación se utilizaron cajas de Petri de vidrio con 50 ml de arena previamente lavada durante 24 horas con agua corriente. Salvo donde se indique lo contrario, se trabajó con cuatro réplicas de 25 semillas cada una, lo que dió un total de 100 semillas por tratamiento. Este diseño ha sido usado en varios estudios (Ignaciuk & Lee, 1979, Harty & MacDonald, 1972; Pemadasa & Lovell, 1975; Valverde, 1988; Martínez 1988). Una vez sembradas las semillas, las cajas de Petri se mantuvieron en cámaras de germinación en las instalaciones de la Facultad de Ciencias y/o en el Centro de Ecología de la UNAM. Las semillas se regaron con el agua destilada necesaria para mantener el sustrato saturado pero sin inundarlo.

Las condiciones en las cámaras de germinación fueron: fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad; humedad relativa de

50 a 60 %, y termoperiodo de 20-32°C durante 18-6 horas. Se trabajó con este termoperiodo ya que en trabajos previos fue en el que se encontró el mayor porcentaje de germinación para *Palafoxia lindenii* (Valverde, 1988). Las condiciones mencionadas anteriormente son las que se consideraron "estándar". Los experimentos duraron 30 días. El criterio para considerar a una semilla como germinada fue la emergencia de la radícula. Las semillas germinadas fueron contadas y removidas de la caja de Petri para evitar dobles conteos.

Las semillas de los experimentos de germinación fueron colectadas en El Morro de la Mancha. Posteriormente se trasladaron a la ciudad de México en bolsas de papel dentro de una bolsa de plástico y se mantuvieron a temperatura ambiente en el laboratorio hasta el momento de la siembra. Se sembraron, en la gran mayoría de los casos, dentro de los primeros siete días de colectadas y de manera que la superficie de contacto con el sustrato fuera la máxima posible. Además se verificó que el aquenio estuviera lleno, es decir, que contuviera semilla y que no presentara indicios de depredación o daños.

4.3.1. Germinación por posición.

a) Fuente de semillas.- Se colectaron cabezuelas de 40 individuos a lo largo de la playa. Se tuvo cuidado de que las cabezuelas se estuvieran abiertas y completas, es decir, sin semillas dispersadas. Cuando un aquenio se separa del receptáculo deja una marca, lo cual hace posible distinguir las cabezuelas cuyos aquenios han iniciado la dispersión de las que están aún completas. Cada cabezuela se guardó cuidadosamente en una bolsa de papel para que los aquenios se mantuvieran en su lugar.

En las instalaciones de El Morro se separaron los aquenios provenientes del centro y de la periferia de cada cabezuela. Se definieron como aquenios de la periferia aquellos que se encuentran en contacto con las brácteas que rodean el receptáculo, y como aquenios centrales los que conforman el resto de la cabezuela (ver Figura 6a). Una vez separados se formaron los dos grupos de semillas según su posición, es decir semillas centrales y semillas periféricas.

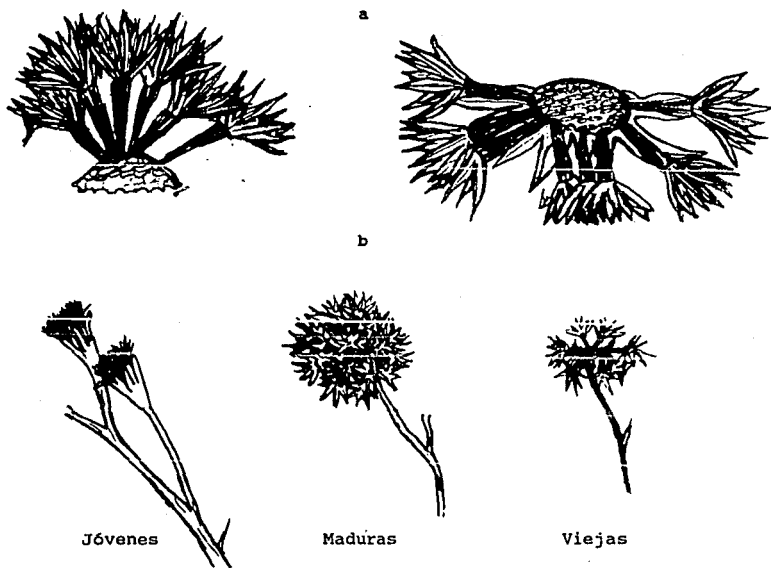


Figura 6. *Palafoxia lindenni*. a. Posición de aquenios centrales y periféricos en la cabezuela de *Palafoxia lindenni*. b. Cabezuelas de *P. lindenni* con aquenios en distintos estados de maduración.

b) Montaje.- Los tratamientos para esta prueba se efectuaron escogiendo, mediante una serie de submuestras, los aquenios centrales y periféricos que posteriormente fueron sembrados en las cajas de Petri. Antes de sembrarse, cada uno de los cuatro grupos de 25 aquenios, fueron pesados.

4.3.2. Germinación por grado de madurez.

a) Fuente de semillas.- De diferentes individuos se colectaron 10 cabezuelas en tres diferentes estados de desarrollo. Las semillas consideradas como jóvenes fueron colectadas de cabezuelas que aún estaban cerradas pero sin restos de flor (Figura 6b); las semillas consideradas como maduras se colectaron de cabezuelas abiertas y completas y las semillas consideradas como viejas fueron colectadas de cabezuelas que tenían el 50 % o menos de sus semillas y el resto ya se había dispersado. Cabe aclarar que estas categorías (jóvenes, maduras y viejas) no se relacionan con el tiempo de almacenamiento sino con el estado de la cabezuela al momento de la colecta. Esta colecta se realizó en el mes de febrero de 1991.

b) Montaje.- Para esta prueba los tratamientos fueron tres, y como ya se mencionó, cada uno tuvo cuatro repeticiones; las semillas seleccionadas mediante submuestras sucesivas de cada estado de madurez se sembraron en las cajas de Petri dos días después de colectadas.

4.3.3. Germinación por categorías de tamaño.

a) Fuente de semillas.- Se realizó una colecta en febrero de 1990. Se escogieron de por lo menos 30 individuos diferentes cabezuelas con las siguientes características: abiertas, con la mayoría de los aquenios presentes y con el pedúnculo todavía fresco.

b) Montaje.- Mediante una serie de submuestras se escogieron semillas provenientes de las cabezuelas y se separaron en tres grupos por categorías de tamaños, dichas categorías representan los tres tratamientos para esta prueba y son: menores o iguales a 6.5 mm, entre 6.6 mm y 7.9 mm y mayores de 8.0 mm. Se escogieron estas categorías a partir del histograma de frecuencias del muestreo piloto. Para el tratamiento de semillas chicas solo se logró obtener dos réplicas.

4.3.4. Germinación por categorías de tamaño en distintas condiciones.

a) Fuente de semillas.- Se colectaron cabezuelas con las mismas características mencionadas para la prueba de categorías de tamaño, en agosto de 1990.

b) Montaje.- Se separaron en las categorías de tamaños establecidas (< 6.5 mm, entre 6.6 y 7.9 mm y > 8.0 mm) y se llevaron a cabo los siguientes tratamientos:

Dos termoperiodos, el estándar de 20-32 °C y otro de 25-35 °C y tres regímenes de luz/obscuridad (Tabla 1). Para cada categoría de tamaño y cada termoperiodo se sembraron un lote testigo en luz y dos lotes con diferentes tratamientos en obscuridad. Para los lotes en luz las condiciones de iluminación fueron las mismas descritas anteriormente (llamadas condiciones estándar) y lo que cambió entre ellos fué el termoperiodo uno de 20-32 °C y otro de 25-35 °C. Las cajas se revisaron diariamente.

En dos de los lotes en obscuridad, las semillas se sembraron con luz, se mantuvieron embebidas durante aproximadamente dos horas y posteriormente se forraron las cajas de Petri con dos pliegos de papel

Tabla 1. Resumen de los tratamientos realizados para cada categoría de tamaño. (Ver texto para explicación de los regímenes de luz/obscuridad.)

Categorías de Tamaños (4 repeticiones)	Termoperiodo (°C)	Luz/Obscuridad
Chicas	20 - 32	Luz(testigo) Luz/Obsc. Obs/Obsc.
	25 - 35	Luz (testigo) Luz/Obsc. Obosc./Obosc.
Medianas	20 - 32	Luz(testigo) Luz/Obsc. Obs/Obsc.
	25 - 35	Luz (testigo) Luz/Obsc. Obosc./Obosc.
Grandes	20 - 32	Luz(testigo) Luz/Obsc. Obs/Obsc.
	25 - 35	Luz (testigo) Luz/Obsc. Obosc./Obosc.

aluminio (Farmer & Hall, 1970; Baker & O'dowd, 1982; Valverde 1988). Además, cada caja fue introducida en una bolsa de plástico para evitar al máximo la pérdida de humedad. Cada uno de estos lotes se mantuvo en las cámaras de germinación con los diferentes termoperiodos.

En los otros dos lotes en obscuridad, desde el inicio de la imbibición las semillas se encontraron a oscuras, ya que se sembraron en un cuarto oscuro con luz verde de seguridad. Las cajas de Petri igualmente se forraron con papel aluminio y se introdujeron en bolsas de plástico. Posteriormente se mantuvieron en las cámaras de germinación correspondientes a los dos termoperiodos.

En los dos tratamientos correspondientes a obscuridad se revisaron las semillas con una periodicidad de entre 3 y 5 días dentro del cuarto oscuro y con la luz verde de seguridad, también en ese momento se regaron con agua destilada si era necesario.

4.3.5. Germinación de semillas de individuos para diferentes colectas.

Se marcaron 15 plantas a lo largo de la playa de El Morro de la Mancha y éstas fueron seleccionadas de manera que fuese posible determinar con seguridad de que se trataba de un solo individuo. Por la forma de crecimiento de *P. lindenii* en ocasiones es difícil distinguir entre individuos ya que las ramas se entierran y en grupos muy numerosos no se puede saber con certeza de cual individuo proviene cada rama. Las plantas que se escogieron estaban relativamente aisladas de otros individuos o bien el origen de sus ramas se podía determinar con precisión.

De cada uno de estos individuos se colectó un mínimo de tres cabezuelas cada dos meses durante 6 meses. Las cabezuelas se colectaron en bolsas de papel por separado y se anotó de cual individuo provenían.

Para las pruebas de germinación se sembraron todas las semillas de cada cabezuela de los diferentes individuos en cajas de Petri en la cámara de germinación bajo las condiciones de termoperiodo y fotoperiodo consideradas como estándar.

4.4. Crecimiento de plántulas.

a) Fuente de semillas.- De una colecta realizada en el mes de agosto de 1990 se obtuvieron 160 semillas de cada categoría de tamaño.

b) Montaje.- Las semillas fueron puestas a remojar durante las 24 horas previas a la siembra. Se prepararon 40 bolsas de plástico con un litro de arena cada una y se regaron primero a saturación con agua destilada y posteriormente con una solución nutritiva de Hoagland al 20% (Salinas, 1992).

En cada bolsa se sembraron 4 semillas de la misma categoría de tamaño. Se tuvo un total de 120 bolsas que se dispusieron aleatoriamente sobre una mesa en el invernadero de la Facultad de Ciencias, de la UNAM. Las bolsas se regaron cada tercer día con agua destilada o con la solución nutritiva.

Las bolsas se revisaron diariamente y cuando se observó el mayor número de semillas germinadas se consideró como el día de inicio del experimento. Esto sucedió a los ocho días de sembradas las semillas. La cohorte fue homogeneizada dejando una sola plántula por bolsa. Para esto, se transplantaron cuidadosamente de una bolsa a otra las plántulas de cada categoría de tamaño cuando fué necesario,.

Se llevaron a cabo cosechas cada cinco días durante un mes. En cada cosecha se obtuvieron al azar cinco plántulas provenientes de cada categoría de tamaño de aquenio. El diseño quedó de la siguiente manera: 3 categorías de tamaño x 6 cosechas x 5 repeticiones.

Los datos que se obtuvieron para cada planta cosechada fueron los siguientes:

- área foliar (mm^2),

- peso seco de tallo, raíz y hojas (mg).

Para cuantificar cada uno de estos parámetros, cada plántula se separó de la bolsa y se lavó para retirar los granos de arena. Inmediatamente se separó cada planta en sus diferentes componentes: hojas, tallo y raíz y las muestras se trasladaron al Laboratorio de Interacción Planta-Animal del Centro de Ecología, en donde se cuantificó el área foliar con un medidor (Delta T Image Analysis Systems). Posteriormente las plantas se mantuvieron en un horno de secado a 75 °C durante tres días y posteriormente se pesó cada parte por separado en una balanza analítica.

c) Análisis de crecimiento.- Se llevó a cabo un análisis de crecimiento convencional en el que se comparó el peso seco del tallo, de la raíz, de las hojas y el total. Para cada grupo de plántulas en cada cosecha se estimó la media y su intervalo de confianza al 95%. La fórmula utilizada para obtener los intervalos de cada media es la siguiente (Sokal & Rohlf, 1969):

$$s_{\bar{X}} = \sqrt{\frac{s^2}{n}}$$

$$\text{Intervalos de confianza} = \bar{X} \pm 2S_{\bar{X}}$$

donde $S_{\bar{X}}$ = error estándar
 s^2 = varianza
 n = tamaño de la muestra
 \bar{X} = media

Además, se obtuvieron los siguientes índices: 1) proporción de peso seco asignado a raíz y a parte aérea (root-shoot ratio R/T) y 2) tasa relativa de crecimiento promedio (\bar{R}). Ambos se compararon para las plantas de las tres categorías, en cada tiempo de cosecha, me-

diante un análisis de varianza de una vía (Zar, 1984). En los casos en los que el ANDEVA resultó significativo, se determinó entre cuáles grupos de plántulas se presentaron las diferencias con los intervalos de confianza.

Las fórmulas utilizadas, basadas en Hunt (1978) fueron las siguientes:

$$\text{Cociente Raíz/Tallo} \quad R/T = \frac{R_W}{T_W} = \frac{\text{Peso seco raíz}}{\text{Peso seco parte aérea (tallo + hojas)}}$$

$$\text{Tasa relativa de crecimiento promedio} \quad \bar{R} = \frac{\log_e W_2 - \log_e W_1}{T_2 - T_1}$$

donde W_i = peso seco total de la cosecha i -ésima

T_i = tiempo transcurrido en días desde la siembra hasta la cosecha i -ésima

La proporción de biomasa en peso seco asignada a tallo, raíz y hojas también se obtuvo para las plántulas de cada cosecha.

4.5. Efecto del riego y del aporte de nutrientes a la planta progenitora en la producción de semillas.

La pregunta que se pretenden contestar en esta parte es la siguiente:

a) ¿Afecta el aporte de agua y nutrientes (como parte de las características de un micrositio) a la planta progenitora en aspectos reproductivos como la producción de semillas, la latencia y/o la germinación?

Con el objeto de evaluar si algunos componente importantes del ambiente puede influir sobre la producción de semillas, se modificaron experimentalmente las condiciones de nutrientes y agua en las que se encuentran las plantas reproductivas.

Se realizó un experimento con tratamientos de riego y nutrientes que se aplicaron a distintas plantas que se encontraban en la playa del Morro de la Mancha. El experimento se inició a principios de febrero de 1991 durante la época de secas para que los tratamientos se pudieran controlar mejor. Se aplicaron los tratamientos durante dos meses hasta finales del mes de abril.

Se escogieron 20 individuos a lo largo de la playa. Los criterios para escoger las plantas fueron los siguientes: un solo individuo relativamente aislado que presentara inflorescencias en las primeras etapas de desarrollo, es decir con flores en botón, y que su tamaño fuera mediano relativamente similar al del resto de las plantas escogidas.

Cada una de las plantas seleccionadas se marcó y caracterizó con las siguientes medidas: diámetro mayor, diámetro menor de la cobertura vegetal, porcentaje de tejido verde, altura máxima, altura promedio, número de cabezuelas en estado de botón, flor y con frutos al inicio del experimento, al final del mismo y al momento de la última cosecha. A las plantas numeradas se les asignó al azar cada uno de los tratamientos. En total fueron cinco plantas para cada tratamiento.

Los tratamientos a los que se sometieron las plantas son los siguientes:

Riego.- Se regaron las cinco plantas con tres litros de agua de la llave al inicio del experimento. Posteriormente se regaron 3 veces más, aproximadamente cada 15 días durante el tiempo que se mantuvo el experimento.

Nutrientes.- Para cada planta se utilizaron 40 gramos de fertilizante químico. Era de marca "Alimento para Rosales" cuya base es nitrógeno orgánico (19%), fósforo (21%), Potasio (14%) y fierro, zinc y azufre (1000 ppm cada uno). Se añadió el fertilizante a la base de la planta rodeando a la rama enraizada principal en un radio de 15 cm en los que se retiró un poco de arena con la cual se tapó posteriormente el fertilizante ya añadido. Para evitar que el agua de lluvia llegara al fertilizante y a las raíces de la planta se puso rodeando a la planta una tela de trenzado de plástico que impide el libre paso del agua. La tela también se cubrió con arena para que no se la llevara el viento. El fertilizante se añadió una sola vez al inicio del experimento.

Riego y Nutrientes.- Se añadieron los 40 gr de nutrientes de la misma manera y además se regaron cada una de las plantas con tres litros de agua, ambos tratamientos al inicio del experimento y posteriormente se regó tres veces más durante el tiempo que duró el experimento. En este tratamiento no se utilizó la tela de plástico para permitir que el agua de lluvia llegara tanto al fertilizante como a las raíces de la planta.

Control.- Cinco plantas más se utilizaron como testigos a las que no se les realizó ningún tratamiento y sólo se les registraron sus características y colectaron sus semillas.

La respuesta a estos tratamientos se midió de tres maneras:

(1) longitud de achenios (se midieron 36 achenios de cada tratamiento para cada una de las dos colectas, excepto para el testigo en el que sólo se midieron para una colecta);

(2) peso promedio de los aquenios (se pesaron cuatro grupos de 25 aquenios cada uno para cada tratamiento excepto del testigo que solo se pesaron cuatro grupos de 20 aquenios)

(3) germinación de las semillas, porcentaje final de germinación y velocidad de germinación.

4.6. Análisis de datos.

El análisis de los datos de germinación se realizó tomando en cuenta tres componentes: porcentaje final de germinación, índice de germinación y coeficiente de velocidad de germinación (Scott et al., 1984). Puesto que los porcentajes así como las proporciones presentan una distribución binomial los datos fueron transformados. Al obtener la raíz cuadrada de cada proporción, p , de una distribución binomial y transformarla en su arco seno, los datos resultantes tendrán una distribución muy cercana a la normal (Zar, 1984). Para llevar a cabo cada análisis se realizó previamente la transformación arco seno del porcentaje final, así como del índice de germinación y del coeficiente de velocidad de germinación calculados para cada repetición de los distintos tratamientos. La transformación realizada es:

$$p' = \arcsen \sqrt{p}$$

en donde p' es el valor transformado en grados, arco seno es el valor del ángulo cuyo seno es \sqrt{p} , y \sqrt{p} es la raíz cuadrada del valor a transformar.

- Porcentaje final de germinación.

El porcentaje final de germinación se calculó para cada repetición con el número total de semillas germinadas, hasta el último día

que duró la prueba, dividido entre el número total de semillas sembradas y multiplicado por cien. Una vez calculado y transformado el porcentaje final de germinación, se realizaron análisis de varianza. Dependiendo del diseño del experimento, se utilizó un tipo particular de análisis de varianza (Sokal & Rohlf, 1969) siempre para probar la hipótesis nula de que $g_1 = g_2 = g_3 = \dots = g_n$; en donde g es la media del porcentaje final de germinación transformado, y el subíndice corresponde al número de tratamientos a comparar.

- Índice de germinación (IG).

El índice de germinación se define como (Scott et al., 1984):

$$IG = \frac{T_i N_i}{S}$$

donde T_i es el número de días después de la siembra, N_i es el número de semillas germinadas el día i , y S es el número total de semillas sembradas. Un IG pequeño nos indica generalmente menor tiempo en germinar.

- Coeficiente de velocidad de germinación (CVG).

El coeficiente de velocidad de germinación se calcula como (Scott et al., 1984):

$$CVG = 100 \left[\frac{N_i}{N_i T_i} \right]$$

donde N_i es el número de semillas germinadas el día i y T es el número de días después de la siembra. El CVG generalmente se incrementa conforme más semillas germinan y menor es el tiempo que tardan en ger

minar. A diferencia del índice anterior el coeficiente de velocidad de germinación no toma en cuenta el número de semillas sembradas.

Una vez calculados el índice de germinación y el coeficiente de velocidad de germinación para cada repetición de cada tratamiento, se transformaron ambos para estabilizar la varianza y se realizó un análisis de varianza. Este análisis permitió detectar si alguno de los tratamientos tenía efectos sobre la repuesta germinativa de las semillas, en lo que se refiere a su velocidad de germinación. En los casos en los que el análisis de varianza detectó efectos de los tratamientos, se utilizaron los promedios del IG y el CVG transformados y la varianza residual del ANDEVA, para realizar una prueba de comparación de medias de Tukey (Zar, 1984). Con esta prueba fué posible saber entre qué tratamientos concretamente existían diferencias significativas en la velocidad de germinación.

4.7. Fenología, ciclo de vida y establecimiento en condiciones naturales.

Las preguntas que se pretenden contestar en esta parte son las siguientes:

- 1) ¿Cómo se presentan, en condiciones naturales, a lo largo del tiempo los diferentes procesos del ciclo de vida de *Palafoxia lindenbergii*?
- 2) ¿Qué consecuencias ecológicas tienen estas características fenológicas y de ciclo de vida?

4.6.1. Fenología.

Se marcaron 15 individuos a lo largo de la playa. A ellos se le tomaron los siguientes datos:

- número de botones, inflorescencias y cabezuelas;

- porcentaje de tejido verde;
- diámetros mayor y menor del follaje y
- alturas media y máxima.

Estas últimas tres medidas se tomaron con el objeto de tener una medida aproximada de su tamaño. Se tomó en cuenta siempre a las mismas plantas para saber si el patrón observado para la población en su conjunto se mantiene a nivel individual. Estas mediciones se hicieron durante un año con una regularidad aproximada de un mes.

4.6.2. Ciclo de vida y establecimiento.

Con el objeto de explorar como ocurre el establecimiento de plántulas, sobrevivencia y crecimiento en *Palafoxia lindenii* bajo condiciones naturales, se llevó a cabo el seguimiento de plántulas marcadas a lo largo de un transecto de 25m de largo por 1m de ancho que se ubicó en la zona intermedia de la playa, paralelo al mar y con una orientación norte-sur.

En octubre y noviembre de 1990 se mapearon y marcaron todas las plántulas de *P. lindenii* menores o iguales a 20 cm dentro del transecto. A cada plántula se le contó el número de hojas y ramas y se midió la longitud de su tallo. Con base en la longitud del tallo, se clasificaron dentro de dos categorías de tamaño: de 0.05 cm a 5 cm (categoría I) y de 5.5 cm a 20 cm (categoría II).

Se hizo la suposición de que las plantas de cada categoría de tamaño provenían de dos cohortes. Las plantas grandes corresponden a la cohorte temprana de semillas que probablemente germinaron durante los meses de julio y agosto, mientras que las de plantas pequeñas corresponden a la cohorte tardía de semillas que hicieron lo propio durante los meses de septiembre y octubre.

Las plantas marcadas dentro del transecto fueron censadas durante poco más de un año. Se obtuvieron los siguientes datos:

- Supervivencia en intervalos de tiempo.
- Número de hojas de cada individuo.
- Número de ramificaciones a partir de la rama principal.
- Número de botones, inflorescencias y cabezuelas.

Con los datos obtenidos se calcularon los siguientes parámetros de tablas de vida (Begon & Mortimer, 1981; Krebs, 1985; Cabrales, 1991) para cada cohorte:

x = intervalo de edad en días.

Dx = duración del intervalo en días.

n_x = número de individuos que sobreviven al inicio del intervalo de edad x .

lx = Proporción de individuos sobrevivientes al inicio del intervalo x . Se calcula como:

$$lx = n_x / n_0$$

dx = número de individuos que mueren durante el intervalo de edad x a $x + 1$. Se calcula como:

$$dx = n_x - n_{x+1}$$

qx = tasa de mortalidad durante el intervalo de edad x a $x + 1$. Se calcula como:

$$qx = dx / n_x$$

qx' = tasa de mortalidad por día del intervalo de edad x a $x + 1$. Se calcula como:

$$qx' = dx / (n_x * Dx)$$

e_x = promedio de esperanza de vida para los organismos vivos al inicio del intervalo x . Se calcula como:

$$e_x = T_x / n_x$$

donde T_x es la sumatoria acumulativa de abajo hacia arriba de la tabla de los valores de L_x :

$$T_x = \sum L_x$$

y L_x es el número promedio de individuos vivos durante el intervalo x a $x + 1$ y se calcula como:

$$L_x = \sum (n_x + n_{x+1}) / 2$$

Para la curva de sobrevivencia se obtiene el logaritmo base 10 de los valores de l_x estandarizados a un cohorte inicial de 1000 individuos.

5. RESULTADOS.

5.1. Condiciones climáticas.

En la Figura 5 se presentan las condiciones de precipitación y temperatura registradas dentro de la Estación El Morro de la Mancha, para el tiempo que duró el presente estudio. Es muy clara la presencia de una época de lluvias que inicia en junio y termina en octubre, seguida por una época de secas que incluye meses fríos (noviembre a febrero) y meses más cálidos (marzo a mayo). También se puede observar que la variación en la cantidad de lluvia mensual entre años es considerable.

5.2. Descripción del heteromorfismo.

5.2.1. Muestreo piloto.

La relación entre la longitud del aqenio y la longitud de la semilla es lineal ($p < 0.001$). Con el análisis de regresión se obtuvo un coeficiente de correlación de 0.887 y el porcentaje de la varianza explicada por el modelo (r^2) es de 78.65% (Figura 7).

El número promedio de aquenios producidos por las cabezuelas seleccionadas del muestreo piloto fue de 25 ($X = 24.88$; $DS = 4.13$; $n = 25$, rango 16-33). No se tomaron en cuenta los aquenios vacíos. La media de la longitud para este primer muestreo fué de 7.03 mm ($D.S. = 0.913$ y $s^2 = 0.834$); se midieron en total 620 semillas. La longitud de los aquenios presentó una distribución platicúrtica ($p < 0.001$, $\chi^2 = 30.01$, g.l. = 9).

Mediante una prueba no paramétrica de Kruskal Wallis se compararon las medias de la longitud de los aquenios provenientes de diferentes cabezuelas de individuos en distintas localidades y zonas.

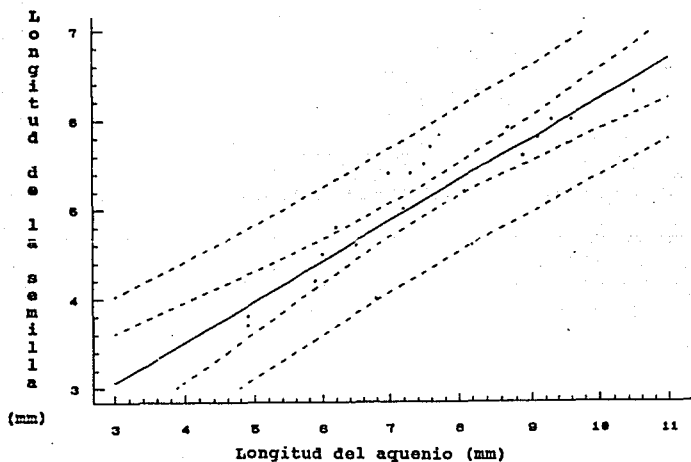


Figura 7. Regresión de la longitud del aguenio contra la longitud de la semilla. Modelo lineal $y = 1.706 + 0.452x$ $p < 0.001$ ($n=20$), $r^2 = 0.79$

Estos resultados se muestran en la Tabla 2. Se encontró, para esta colecta, que las localidades El Morro y Doña Juana difieren significativamente ($p < 0.001$) de la localidad Chalchihueca, pero no entre sí. También existen diferencias significativas ($p < 0.05$) en las longitudes de aguenios entre diferentes individuos. No hay diferencias significativas entre las distintas zonas de una misma localidad, en parte debido a la gran variabilidad en las zonas. Para las longitudes de aguenios de diferentes cabezuelas de un mismo individuo se encontraron diferencias significativas en un caso, pero no en otro. En la Figura 8 se presentan los diagramas de caja para las longitudes de los aguenios de las 25 cabezuelas seleccionadas.

Tabla 2. Longitud de aguenios. Prueba no paramétrica de Kruskal Wallis para comparación de medias. Se presentan los resultados para cuatro niveles: entre localidades; entre zonas de una misma localidad; entre individuos y entre cabezuelas de un mismo individuo.
(*** = $p < 0.001$ y N.S.= no significativa)

NIVEL	n	RANGO PROMEDIO	SIGNIFICANCIA
Localidad			
Morro	254	235.049	
Chalchihueca	255	402.065	
Doña Juana	111	272.802	***
Zona			
Morro			
Playa 1 ^{er} cordon	128	189.789	
Dunas internas	126	132.817	N.S.
Chalchihueca			
Playa 1 ^{er} cordon	132	320.617	
Dunas internas	123	326.386	N.S.
Individuo			
1	27	52.018	
2	24	188.313	
3	26	228.923	
4	20	247.500	
5	31	443.839	
6	24	335.313	
7	16	191.281	
8	28	319.214	
9	25	197.160	
10	33	125.530	
11	30	446.117	
12	30	517.700	
13	26	485.519	
14	22	260.159	
15	24	223.875	
16	24	523.979	
17	23	335.957	
18	25	469.580	
19	23	103.304	
20	28	552.643	
21	17	293.382	
22	27	76.537	
23	24	206.333	
24	24	382.604	
25	19	478.553	***
Cabezuela			
Individuo 1			
Cabezuela 1	27	16.518	
Cabezuela 2	24	36.667	***
Individuo 2			
Cabezuela 1	30	31.150	
Cabezuela 2	26	25.442	N.S.

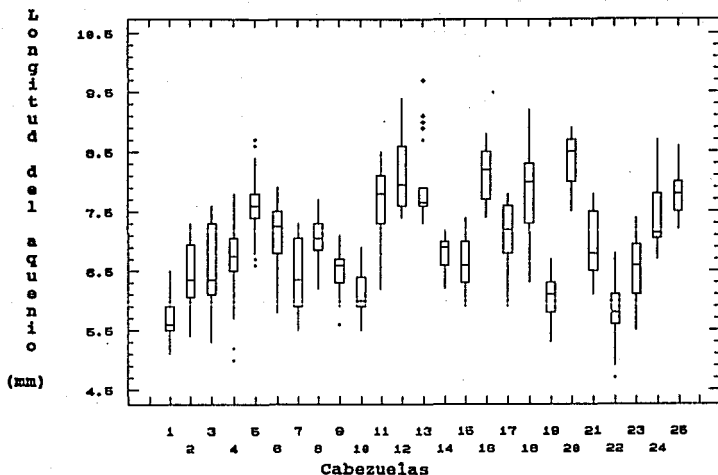


Figura 8. Diagramas de caja para la longitud de aquenios de 25 cabezuelas del muestreo piloto. Cabezuelas 1 a 10 provienen de El Morro de la Mancha, cabezuelas 11 a 20 de Chalchihueca y cabezuelas 21 a 25 de Doña Juana.

Con las medidas de longitud del muestreo piloto y las obtenidas de las colectas periódicas, se elaboró el histograma de distribución de frecuencias para los aquenios de *Palafoxia lindeni* ($n = 2180$). La distribución es simétrica y platicúrtica ($p < 0.05$, $\chi^2 = 18.01$, g.l. = 9). Su distribución difiere muy poco pero significativamente de una normal como se observa en la Figura 8 donde también se presenta la media, la varianza y la desviación estándar para la longitud de aquenios.

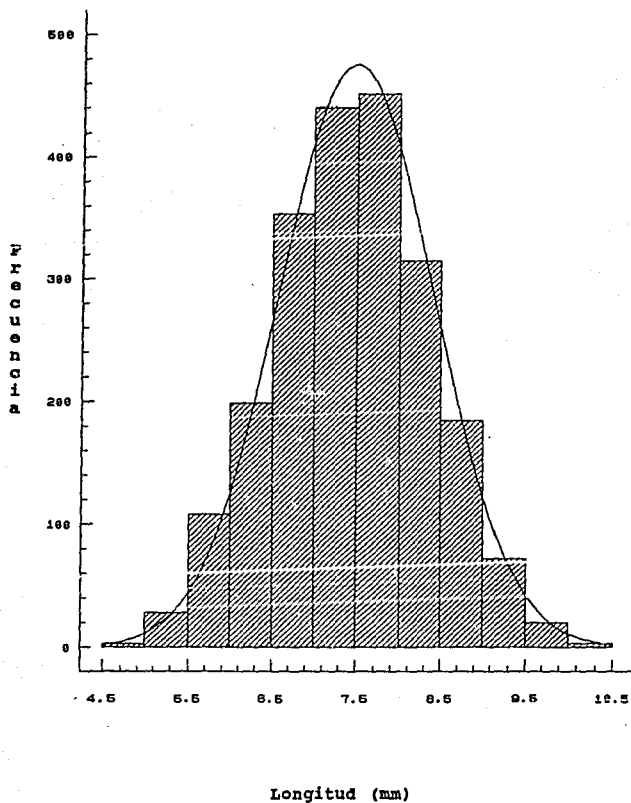


Figura 9. Histograma de distribución de frecuencias para la longitud de achenios (mm) de *Palafoxia lindenii*, y su ajuste a una distribución normal. Mediciones para cuatro localidades en seis tiempos de colecta. $n=2180$; $\bar{x}=7.49$ mm; $s^2=0.84$ mm²; $s=0.91$ mm rango de 4.7-10.5 mm

5.2.2. Colectas periódicas.

Los datos obtenidos de las colectas periódicas en distintas localidades, se analizaron para determinar diferencias en las semillas de esta especie debidas a la población que las produce y a la época del año en la que se lleva a cabo su desarrollo. La Figura 10a muestra las medias e intervalos de confianza para la longitud de aquenios de colectas de diferente época del año. Se ve una ligera tendencia a producir semillas más grandes en épocas más secas; sin embargo, el patrón no es concluyente. El análisis de varianza y los niveles de significancia de la prueba de Tukey ($p < 0.05$) se presentan en la Tabla 3.

El análisis de varianza para las medias de las longitudes de aquenios obtenidos de varias colectas para las cuatro localidades mostró diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.001$) (Figura 10b y Tabla 3). Los aquenios de la localidad Chachalacas fueron los más grandes en todas las colectas, mientras que en Chalchihueca se produjeron los aquenios más pequeños.

Una exploración más detallada dentro de cada localidad nos revela la variación dentro de una misma localidad dependiendo de la época del año en la que se colectan las semillas. La Figura 10 muestra las medias y los intervalos de confianza por fecha de colecta para las cuatro localidades. La Tabla 4 muestra los resultados del análisis de varianza así como de la prueba de Tukey. Para todas las localidades hubo diferencias significativas. De acuerdo a la prueba de Tukey se evidencia entre que colectas existen las diferencias y cuales son los grupos homólogos. La tendencia es que en meses cuando llueve poco o no llueve se producen semillas más grandes y en los meses que

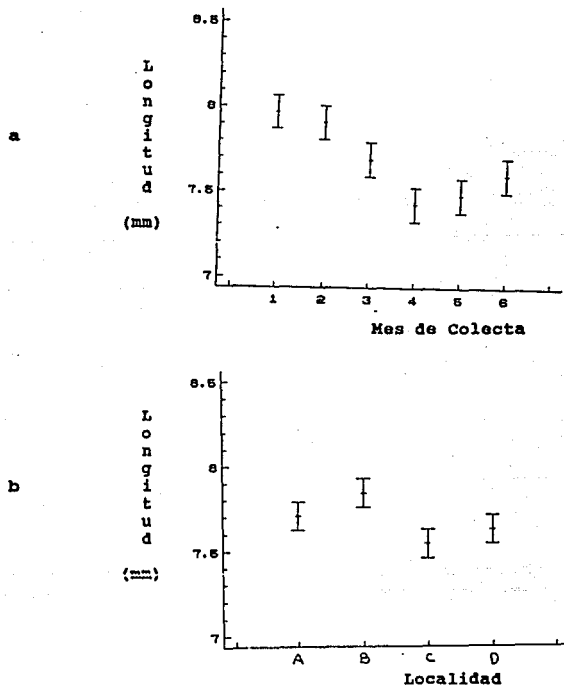


Figura 10. Medias e intervalos de confianza al 95 % para la longitud de achenios. (a) Seis tiempos de colecta: 1. marzo de 1990, 2. enero, 3. marzo, 4. mayo, 5. julio y 6. septiembre de 1991; (n = 260 para cada colecta). (b) Cuatro localidades: A. El Morro de la Mancha, B. Chachalacas, C. Chalchihueca y D. Palma Sola (n = 390 para cada localidad).

llueve mucho o que son inmediatos a meses con lluvia considerable las semillas son más pequeñas (ver Figura 5).

Tabla 3. Análisis de varianza y prueba de Tukey para longitud de achenios. I. Longitud y tiempos de colecta. II. Longitud y localidades.

FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	VARIANZA	F	SIGNIFICANCIA
I.					
Entre colectas	64.446	5	12.889	19.004	0.000
Dentro colectas	1053.976	1554	0.678		
Total	1118.422	1559			
II.					
Entre localidades	18.925	3	6.308	8.927	0.000
Dentro localidades	1099.497	1556	0.707		
Total	1118.422	1559			

Prueba de Tukey ($p < 0.05$).

NIVEL	MEDIA	GRUPOS HOMOGENEOS
Marzo 1990	8.00	c
Enero 1991	7.90	c
Marzo "	7.68	b
Mayo "	7.42	a
Julio "	7.47	a
Sept. "	7.60	ab
A. Morro	7.70	bc
B. Chachalacas	7.84	c
C. Chalchihueca	7.54	a
D. Palma Sola	7.62	ab

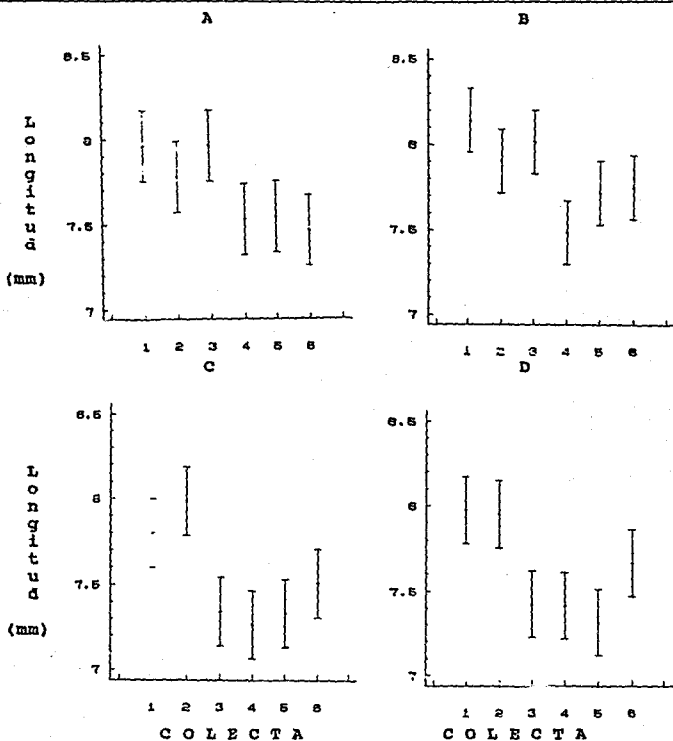


Figura 11. Longitud de aquenios. Medias e intervalos de confianza al 95% para seis colectas: 1) marzo de 1990, 2) enero, 3) marzo, 4) mayo, 5) julio y 6) septiembre de 1991; en cuatro localidades: A) El Morro de la Mancha, B) Chachalacas, C) Chalchihueca y D) Palma Sola. n=65 en todos los casos.

Tabla 4. Longitud de achenios. Análisis de varianza y prueba de Tukey por localidad en seis tiempos de colecta. A. Morro, B. Chachalacas, C. Chalchihueca y D. Palma Sola. (***) = $p < 0.001$)

FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	VARIANZA	F	SIGNIFICANCIA
A.					
Entre colectas	16.32	5	3.26	4.50	***
Dentro colectas	278.25	384	0.72		
Total	294.57	389			
B.					
Entre colectas	17.83	5	3.56	6.04	***
Dentro colectas	226.57	384	0.59		
Total	244.40	389			
C.					
Entre colectas	27.67	5	5.53	8.21	***
Dentro colectas	258.82	384	0.67		
Total	286.49	389			
D.					
Entre colectas	26.86	5	5.37	8.35	***
Dentro colectas	247.18	384	0.64		
Total	274.04	389			

Resultados de Prueba de Tukey ($p < 0.05$):

Tiempo de colecta	Morro	Chachalacas	Chalchihueca	Palma Sola
Marzo 90	b	c	bc	b
Enero 91	ab	bc	c	b
Marzo	b	bc	a	a
Mayo	a	a	a	a
Julio	ab	ab	a	a
Septiembre	a	ab	ab	ab

5.3. Germinación.

5.3.1. Efecto de la posición, madurez y categorías de tamaño.

En la Tabla 5 se muestran los resultados para las pruebas de germinación de semillas por posición dentro de la cabezuela y por estado de madurez al momento de la colecta.

Las semillas que ocupan diferente posición dentro de las cabezuelas de *Palafoxia lindenii* no presentaron diferencias significativas en su porcentaje de germinación después de treinta días ($F_{cal.} = 0.92$ g.l. = 1,6; N.S) y tampoco en la velocidad de germinación calculadas con el Índice de Germinación (IG) ($F_{cal.} = 1.41$; N.S) y el Coeficiente de Velocidad de Germinación (CVG) ($F_{cal.} = 1.18$; N.S). En la Figura 12a se observa la germinación de semillas centrales y periféricas, cada curva representa el porcentaje promedio acumulado de cuatro réplicas. Una prueba de *t* efectuada para comparar los pesos de los grupos de semillas centrales y periféricas tampoco reveló diferencias significativas entre ambas ($t_{cal.} = -0.023$ g.l. = 6; N.S.).

Tabla 5. Resultados de las pruebas de germinación para semillas centrales y periféricas y para semillas jóvenes, maduras y viejas. Cada valor es el promedio obtenido de cuatro repeticiones. El análisis de varianza para cada factor mostró que no hay diferencias significativas en ninguno de los casos.

SEMILLAS	% FINAL DE GERMINACION	INDICE DE GERMINACION	COEFICIENTE VELOCIDAD DE GERMINACION
Centrales	63	0.115	0.090
Periféricas	70	0.157	0.102
Jóvenes	62	0.073	0.080
Maduras	50	0.040	0.061
Viejas	55	0.044	0.061

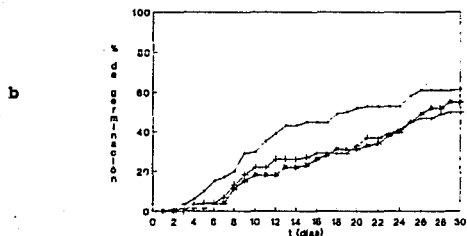
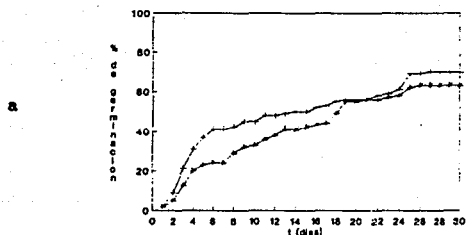


Figura 12. Germinación por estado de madurez y posición en la cabezuela. Porcentaje acumulado de (a) Germinación por posición en la cabezuela: + semillas del centro y * semillas de la periferia y (b) Germinación de semillas con diferente madurez al momento de la colecta: + jóvenes, + maduras y * viejas. (Cada curva es el promedio de 4 repeticiones con 25 semillas cada una).

La germinación de semillas colectadas de acuerdo con su estado de madurez tampoco mostró diferencias significativas ni en el porcentaje final ($F_{cal.}=0.76$ g.l.=2,9; N.S) ni en la velocidad de germinación (para IG, $F_{cal.}= 3.53$ g.l.=2,9; N.S y para CVG, $F_{cal.}= 3.6$ g.l.= 2,9; N.S). Aunque las semillas llamadas jóvenes tendieron a germinar más

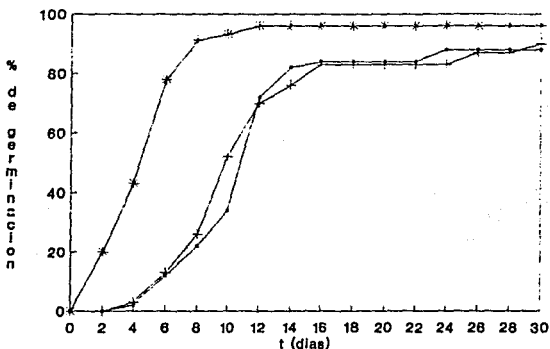


Figura 13. Germinación por categorías de tamaño. Porcentaje acumulado de germinación contra tiempo para las siguientes categorías de tamaño: chicas, menores de 6.5 mm (\cdot); medianas de 6.6 a 7.9 mm ($+$) y grandes, mayores de 8.0 mm ($*$).

rápido, la variación observada dentro de categorías fue grande lo que influyó en que las diferencias no resultaran estadísticamente significativas.

La germinación de semillas de distintas categorías de tamaño mostró diferencias estadísticamente significativas tanto en el Índice de Germinación como en el Coeficiente de Velocidad de Germinación (para IG, $F_{cal.} = 29.73$ g.l.=2,7 $p < 0.001$ y para CVG, $F_{cal.} = 71.47$ g.l.= 2,7 $p < 0.001$). En el porcentaje final de germinación no se encontraron diferencias significativas ($F_{cal.} = 1.2$ g.l.= 2,7; N.S). La Figura 13 muestra las curvas de germinación para semillas chicas, medianas y

grandes. En la Tabla 6 se presentan el porcentaje final de germinación por categoría, los valores de IG y CVG calculados para esta prueba, el resultado del análisis de varianza y la prueba de Tukey. Para esta colecta (febrero 1991) las semillas grandes germinaron significativamente más rápido ($p < 0.001$) que las semillas chicas y medianas mientras que las dos últimas no difirieron entre sí.

5.3.2. Germinación por categorías de tamaño en distintas condiciones.

La germinación de semillas de tres categorías de tamaño sembradas en combinaciones de diferentes termoperiodos (20-32°C y 25-35°C) y regímenes de luz/obscuridad se muestra en la Figura 14. Para estas semillas, provenientes de una colecta realizada en agosto de 1990, no se mantiene el patrón observado anteriormente para las semillas colectadas en febrero, cuando las semillas mayores de 8 mm presentaron una velocidad de germinación significativamente mayor de las semillas de las otras categorías. En la Figura 14, la gráfica ia corresponde a semillas de tres categorías sembradas en las mismas condiciones (estándar) que las que se presentan en la gráfica de la Figura 13; termoperiodo 20-32°C 18/6hrs y fotoperiodo 12/12hrs. Solo difieren respecto a la época del año en la que se colectaron y como puede observarse esto modifica notoriamente su respuesta germinativa. El porcentaje de germinación final no difiere entre las semillas de las distintas categorías y además no rebasa el 80%; mientras que las semillas de las tres categorías de tamaños, colectadas en febrero (Figura 13), superaron el 85% de germinación y mostraron gran diferencia en la velocidad de germinación entre las semillas grandes y las chicas y medianas. Tanto el IG como el CVG (Tablas 7 y 8) para estas condicio

Tabla 6. Pruebas de Germinación por Categorías de tamaños. Análisis de Varianza y prueba de Tukey para porcentaje final de germinación, Índice de Germinación y Coeficiente de Velocidad de Germinación. En la Prueba de Tukey cada valor corresponde al promedio de cuatro réplicas (excepto en categoría de semillas < 6.5, promedio de dos réplicas). Los valores seguidos de letras distintas muestran diferencias significativas en la prueba de Tukey de comparación de medias ($p < 0.05$).

FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	VARIANZA	F	SIGNIFICANCIA
% Final de Germinación					
Entre categorías	221.563	2	110.781	1.2	N.S.
Dentro categorías	645.425	7	92.204		
Total	866.987	9			
Índice de Germinación					
Entre categorías	337.605	2	168.802	29.73	***
Dentro categorías	39.744	7	5.677		
Total	377.349	9			
Coeficiente de Velocidad de Germinación					
Entre categorías	201.931	2	100.965	71.47	***
Dentro categorías	9.888	7	1.413		
Total	211.819	9			

Resultados de Prueba de Tukey

Categorías de tamaños	% FINAL DE GERMINACION	INDICE DE GERMINACION	COEFICIENTE VELOCIDAD DE GERMINACION
< 6.5	88 _a	0.083 _a	0.083 _a
6.6 - 7.9	90 _a	0.088 _a	0.082 _a
> 8.0	96 _a	0.236 _b	0.191 _b

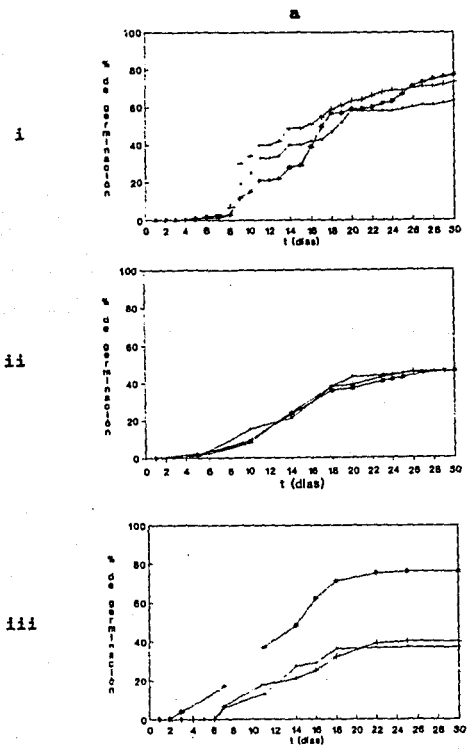


Figura 14. Germinación de semillas por categorías de tamaño. Columna a, termoperiodo 20-32 °C; columna b (página siguiente), termoperiodo 25-35 °C. Fila (i): Semillas sembradas en luz y fotoperiodo 12/12 hrs. Fila (ii): Semillas sembradas en luz y mantenidas en obscuridad. Fila (iii): Semillas sembradas y mantenidas en obscuridad. Categorías de tamaño de las semillas (·) chicas, (+) medianas y (*) grandes. Cada curva es el promedio de 4 réplicas con 25 semillas cada una.

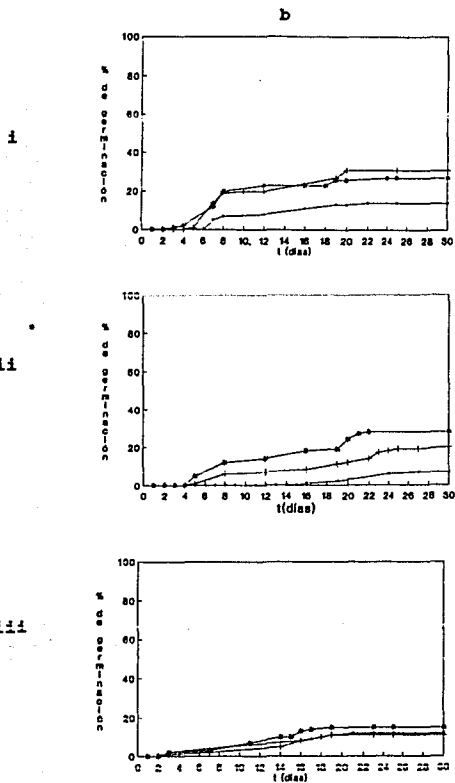


Figura 14. Germinación de semillas por categorías de tamaño.
(Continuación)

nes son muy distintos de los obtenidos anteriormente bajo las mismas condiciones.

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

El mayor efecto sobre la germinación de las semillas está dado por el termoperiodo; la germinación de las semillas, independientemente de su categoría de tamaño, se vió muy disminuida cuando se mantu-

Tabla 7. Prueba de germinación en dos termoperiodos y tres regimenes de luz/obscuridad (ver texto) para semillas de tres categorías de tamaño. Cada valor corresponde al promedio de cuatro réplicas.

Factores	% FINAL DE GERMINACION	INDICE DE GERMINACION	COEFICIENTE VELOCIDAD DE GERMINACION
Tamaños			
20°-32°C LUZ			
< 6.5	63	0.052	0.071
6.6 - 7.9	74	0.064	0.074
> 8.0	77	0.053	0.061
25°-35°C LUZ			
< 6.5	15	0.015	0.065
6.6 - 7.9	31	0.033	0.086
> 8.0	27	0.035	0.113
20°-32°C OBSC			
< 6.5	46	0.033	0.066
6.6 - 7.9	46	0.032	0.061
> 8.0	46	0.032	0.045
25°-35°C OBSC			
< 6.5	7	0.003	0.038
6.6 - 7.9	19	0.015	0.065
> 8.0	28	0.028	0.077
20°-32°C OBSC TOTAL			
< 6.5	37	0.030	0.076
6.6 - 7.9	40	0.032	0.069
> 8.0	76	0.074	0.079
25°-35°C OBSC TOTAL			
< 6.5	12	0.014	0.061
6.6 - 7.9	10	0.009	0.067
> 8.0	15	0.017	0.086

vieron en el termoperiodo de 25-35°C, (ver columna b de la Figura 14 y Tabla 7). Los regímenes de luz también influyeron sobre la germinación, pero en menor medida.

Los análisis de varianza de tres vías (ver anexo) realizados para esta prueba revelan que las interacciones de los tratamientos no son tan importantes como lo es el termoperiodo (Tabla 8), que afecta significativamente ($p < 0.001$) tanto el porcentaje final de germinación como el Índice de Germinación y el Coeficiente de Velocidad de Germinación ($p < 0.05$). La única interacción que muestra diferencias significativas en la velocidad de germinación es termoperiodo y luz/obscuridad (Tabla 8). Las diferencias debidas a la categoría de

Tabla 8. Germinación de semillas por categorías de tamaños en dos termoperiodos y tres regímenes de luz/obscuridad. Niveles de significancia del análisis de varianza de tres vías, para porcentajes finales de germinación (%), Índice de Germinación (IG) y Coeficiente de Velocidad de Germinación (CVG). Las tablas de los ANDEVAS se encuentran en el Anexo 1.

Factores:	%	IG	CVG
Categorías de tamaño	*	*	N.S.
Termoperiodos	***	***	*
Luz/Obscuridad	**	**	**
Interacciones			
Categorías-Termoperiodos	N.S.	N.S.	N.S.
Categorías-Luz/Obsec.	N.S.	N.S.	N.S.
Termoperiodos-Luz/Obsec.	N.S.	N.S.	*

tamaño en las distintas condiciones son mínimas y solo resalta la de la gráfica iiiia de la Figura 14 en la que las semillas grandes germinan notoriamente más rápido que las otras en condiciones de obscuridad total desde el momento de la siembra.

Para los distintos regímenes de luz/obscuridad se observan diferencias significativas que están dadas sobre todo entre el tratamiento que tiene luz y los otros dos de obscuridad, independientemente de que las semillas se hayan sembrado con luz o con obscuridad. Las semillas grandes sembradas y mantenidas en obscuridad presentaron uno de los porcentajes de germinación más altos y la mayor velocidad de germinación en el termoperiodo de 20-32°C.

5.3.3. Germinación de semillas de individuos para diferentes colectas.

Tanto los quince individuos que fueron marcados, como sus semillas colectadas y puestas a germinar, mostraron gran variación en la producción de cabezuelas y semillas entre las tres colectas realizadas. En algunos casos no se presentaron cabezuelas maduras y/o completas en el momento de la colecta; en otros, los individuos presentaron menos de tres cabezuelas, o sus cabezuelas, una vez colectadas, presentaron hasta cien por ciento de aquenios vacíos, los cuales no fueron sembrados. Por esta razón no se tienen datos de germinación de todos los individuos para las tres colectas realizadas y se presentan los resultados de germinación de los tres individuos con colectas completas, es decir, los que se pudieron colectar y poner a germinar un mínimo de tres cabezuelas para cada colecta (excepto uno de los

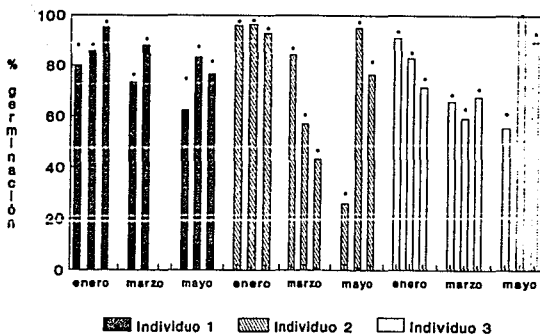


Figura 15. Germinación de las semillas de diferentes cabezuelas del mismo individuo en tres colectas. Se presenta el porcentaje final de germinación y dos errores estándar ($\sigma = + 2S_x$). El número promedio de semillas por cabezuela fue de 24.3 (mínimo = 8; máximo = 35).

individuos que sólo presenta datos de dos cabezuelas en la segunda colecta).

El analizar la germinación de los individuos que se reprodujeron de manera constante obviamente disminuye el rango de variación. Es más probable encontrar diferencias entre individuos que tienen distinto comportamiento en la producción de semillas que entre los que presentan producción parecida y constante. Sin embargo, se decidió hacerlo así para no complicar demasiado el análisis de datos y porque esta información, aunque sesgada, puede ser importante.

La Figura 15 presenta el porcentaje final de germinación de semillas de diferentes cabezuelas de tres individuos que se cosecharon en los meses de enero, marzo y mayo. El número de semillas sembradas

Tabla 9. Resultados de la prueba de χ^2 para el porcentaje final de germinación de semillas de diferentes cabezuelas de tres individuos en tres colectas (tiempo).

EFEECTO	χ^2	Grados de libertad	χ^2 Tablas p=0.05	significancia
Tiempo	6.62	2	5.99	*
Individuo	0.83	2	5.99	N.S.
Tiempo x Individuo	11.15	4	11.14	*
Cabezuelas (error)	7.90	17	27.58	N.S.
Total	26.51	25	37.65	N.S.

para cada cabezuela fue muy variable, desde 8 semillas hasta 35. Las mayores diferencias entre porcentajes de germinación se presentan dentro de un mismo individuo, (el individuo número 2), en la colecta realizada en mayo; en ese mismo individuo se presentan los porcentajes finales de germinación más parecidos entre cabezuelas correspondiente a la colecta de enero.

La Tabla 9 muestra los resultados de una prueba de χ^2 para el porcentaje final de germinación. La prueba en su totalidad resultó no significativa, lo cual indica que no hay diferencias entre los porcentajes finales de germinación observados y los que se esperarían al azar. Los valores esperados se calcularon como el total de semillas germinadas entre el total de semillas sembradas. Es importante notar que existe una diferencia significativa ($p < 0.05$) debida a la interacción tiempo-individuo, dada por el tiempo, que también presenta di-

ferencias significativas. Para el caso del porcentaje final de germinación de las cabezuelas, obtenido como el error del modelo, no se encuentran diferencias significativas pero es importante notar que contribuyen de forma importante al valor total de la ².

Para esta prueba no se calcularon los otros parámetros (IG y CVG) debido a que, como interesaba la variación entre las cabezuelas de un mismo individuo en la misma colecta, las diferentes cabezuelas de un mismo individuo no se consideraron como repeticiones.

5.4. Crecimiento de plántulas.

En la Figura 16 se presentan los valores de peso seco promedio de cinco plántulas, para tallo, raíz, hojas y el peso seco total para seis cosechas realizadas cada cinco días. Como se puede apreciar, existe una tendencia a mayor peso seco en las plántulas provenientes de semillas de la categoría mayor que 8mm. Sin embargo, en casi todos los casos los intervalos de confianza al 95% para las medias de cada categoría en las distintas cosechas se sobrelapan. Esto nos indica que los pesos no difieren significativamente entre las plántulas de semillas de distintas categorías a lo largo del primer mes de crecimiento en las condiciones del invernadero. Los intervalos de confianza con mayor amplitud, indican mayor variación en el peso seco entre las plántulas de una misma categoría y tiempo de cosecha. Los más amplios se observan en el peso seco de hojas y tallos, sobre todo para las últimas cosechas. El peso seco asignado a la raíz presenta menor variación.

En cuanto al área foliar, en la Figura 17 se puede observar que existe una tendencia a presentar una mayor área foliar en las plántu-

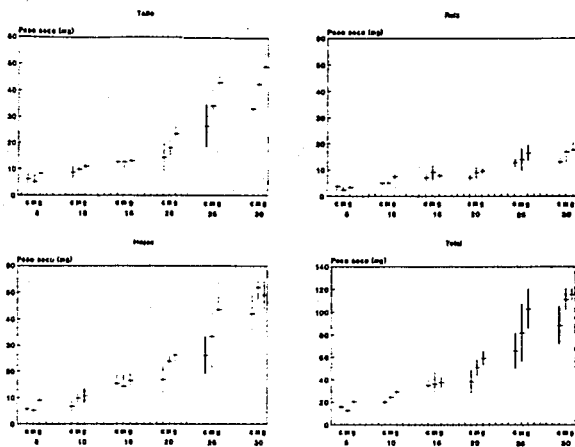


Figura 16. Crecimiento de plántulas provenientes de semillas de tres categorías de tamaño. Se grafica la media del peso seco y los intervalos de confianza al 95% ($n = 5$). (c) semillas chicas, (m) semillas medianas y (g) semillas grandes. Plántulas cosechadas cada cinco días.

las de semillas grandes. Esta tendencia se acentúa conforme pasa el tiempo. Sin embargo, también en este caso los intervalos de confianza se traslapan lo cual indica que las diferencias observadas no son muy marcadas en todos los casos.

La asignación proporcional de biomasa en peso seco total, que se observa en la Figura 18 es semejante para las tres categorías de plántulas. Nuevamente se observó únicamente una tendencia a mayor peso seco de las plántulas de semillas grandes. En general, hay mayor

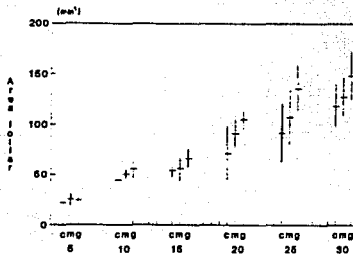


Figura 17. Área foliar de plántulas provenientes de semillas de diferentes tamaños. Media e intervalo de confianza al 95% (n=5).

asignación de biomasa a la parte aérea (tallo y hojas) que a la parte subterránea.

En la Tabla 10 se presenta el cociente raíz/parte aérea (R/S). Los intervalos de confianza al 95% para las medias se sobrelapan y por lo tanto no existen diferencias de la razón R/S entre las plántulas provenientes de semillas de diferentes categorías.

Con respecto a la tasa relativa promedio de crecimiento (R), presentada con sus intervalos de confianza en la Figura 19, se observa que no hay ningún patrón claro, ni entre cosechas ni para las plántulas de las semillas de distintas categorías, sino que hay grandes fluctuaciones de este índice en el transcurso del tiempo.

Los análisis de varianza realizados para cada tiempo de cosecha revelaron que las diferencias en la tasa relativa de crecimiento entre las plántulas de distintas categorías son significativas en dos

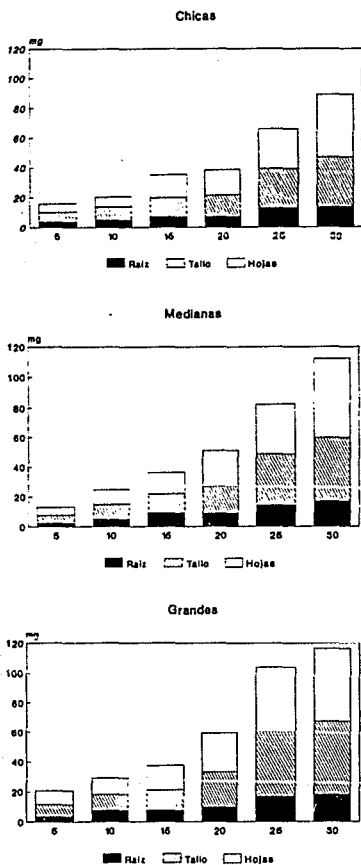


Figura 18. Asignación de biomasa a raíz, tallo y hojas. Peso seco de plántulas provenientes de semillas chicas, medianas y grandes. Se presenta el promedio de cinco plántulas cosechadas cada cinco días.

Tabla 10. Proporción raíz parte aérea para las plántulas provenientes de semillas de diferentes tamaños. Se presenta la media y el intervalo de confianza al 95% para cada cosecha.

Categorías de Tamaño	Tiempo de Cosecha (días)					
	5	10	15	20	25	30
Chicas	0.319 (± 0.110)	0.315 (± 0.067)	0.255 (± 0.053)	0.257 (± 0.104)	0.257 (± 0.073)	0.183 (± 0.046)
Medianas	0.225 (± 0.075)	0.259 (± 0.053)	0.339 (± 0.088)	0.215 (± 0.041)	0.210 (± 0.018)	0.183 (± 0.051)
Grandes	0.197 (± 0.042)	0.347 (± 0.037)	0.273 (± 0.063)	0.194 (± 0.013)	0.195 (± 0.041)	0.184 (± 0.048)

casos. 1) La tasa calculada entre las cosechas de los 5 y 10 días (que es el primer grupo de tres barras en la Figura 19), donde la tasa relativa de crecimiento promedio de las plántulas de semillas medianas difiere de la de las plántulas de semillas chicas y grandes ($F = 5.45$ g.l. = 2,12; $p < 0.05$); y 2) la tasa calculada entre las cosechas de los 15 y 20 días, (tercer grupo de barras en la Figura 19), en la que la tasa de las plántulas de semillas pequeñas es significativamente menor ($F = 9.65$ g.l. = 2,12; $p < 0.01$) que la tasa de las plántulas de las semillas medianas y grandes.

5.5. Efecto del riego y del aporte de nutrientes a la planta progenitora en la producción de semillas.

5.5.1. Efecto de los tratamientos experimentales en la longitud y el peso de aquenios.

El efecto de los tratamientos experimentales evaluado para la longitud de los aquenios producidos, resultó ser altamente significativo ($p < 0.002$). En la Figura 20 se muestran las medias y los inter-

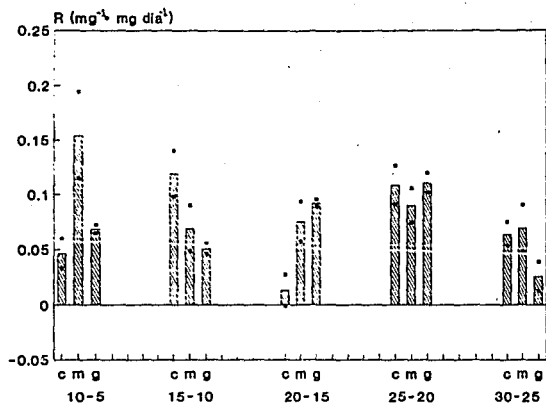


Figura 19. Tasa relativa de crecimiento (R). Tasa promedio con intervalos de confianza al 95% para plántulas provenientes de semillas chicas (c), medianas (m) y grandes (g). ($n=5$ en cada cosecha).

valos de confianza al 95% de la longitud de aquenios. El análisis de varianza para la longitud resultó ser significativo ($F_{cal.} = 5.19$ g.l. = 3,249; $p < 0.01$). Los aquenios provenientes de plantas a las que se les aplicó el tratamiento de nutrientes con riego son las que presentaron una longitud media mayor, aunque no difirieron significativamente de la longitud presentada por los aquenios provenientes de plantas con el tratamiento de riego. La longitud de los aquenios presentados en el lote control resultó ser la menor, aunque su intervalo de confianza es mayor debido a que el tamaño de muestra es menor. Este control únicamente difiere significativamente de la longitud de los aquenios del tratamiento riego más nutrientes. Esto último se observa en

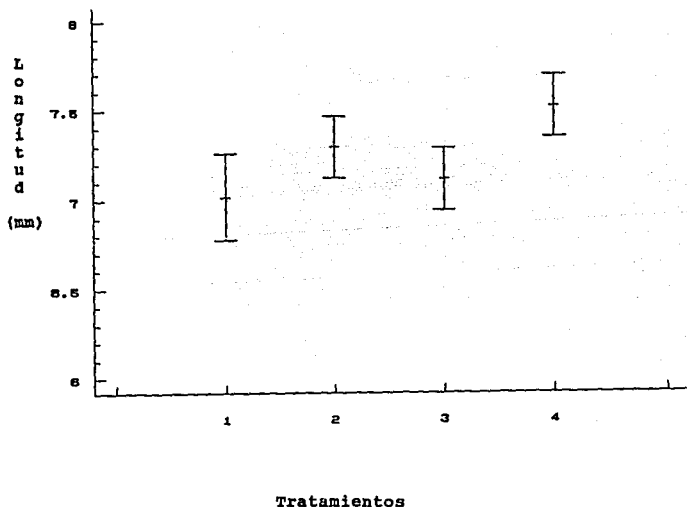


Figura 20. Medias e intervalos de confianza al 95% para la longitud de aquenios producidos por plantas con distintos tratamientos: 1. Control 2. Riego 3. Nutrientes y 4. Riego y Nutrientes. (n=72, excepto control n=37).

la Tabla 11 donde se muestran los grupos homólogos obtenidos de la prueba de Tukey.

El efecto de los tratamientos en el peso de los aquenios se evaluó para los cuatro grupos de 25 aquenios sembrados y puestos a germinar. La Figura 21 muestra las medias y los intervalos de confianza al 95% para dichos grupos de aquenios para cada tratamiento. En los datos del lote control se realizó una corrección debido a que presentó un menor número de aquenios. Los pesos del tratamiento de nutrien

Tabla 11. Tabla de análisis de varianza y prueba de Tukey para la longitud y pesos de achenios producidos por plantas bajo diferentes tratamientos. a. Longitud de achenios. b. Pesos de 4 grupos de 25 achenios por tratamiento.

Análisis de varianza:

FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	VARIANZA	F	SIGNIFICANCIA
a.					
Entre tratamientos	8.53	3	2.84	5.19	0.002
Dentro tratamientos	138.26	249	0.55		
Total	146.79	252			
b.					
Entre tratamientos	2.93	3	0.98	23.299	0.000
Dentro tratamientos	0.50	12	0.42		
Total	3.43	15			

Resultados de Prueba de Tukey ($p < 0.05$).

Tratamiento y variable	MEDIA	GRUPOS HOMOLOGOS
Longitud (mm)		
Control	7.02	a
Riego	7.29	ab
Nutrientes	7.12	a
Riego + Nutr.	7.52	b
Peso ($g \times 10^{-2}$)		
Control	3.52	a
Riego	4.30	bc
Nutrientes	3.92	ab
Riego + Nutr.	4.67	c

tes sin riego y el control no difieren significativamente entre sí, aunque se puede observar que los achenios provenientes de plantas sin

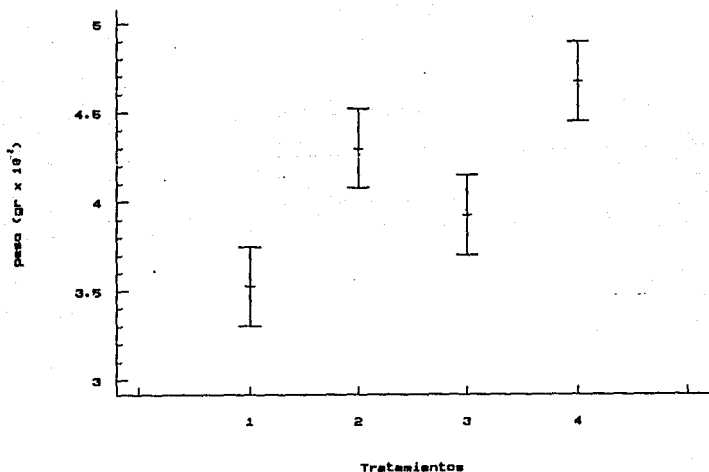


Figura 21. Medias e intervalos de confianza al 95% para el peso de aquenios producidos por plantas con distintos tratamientos: 1. Control, 2. Riego, 3. Nutrientes y 4. Riego + Nutrientes. Se pesaron 4 grupos de 25 semillas cada uno para cada tratamiento.

riego y sin nutrientes (lote control) son los que pesan menos. En cambio, el tratamiento de riego y el de nutrientes con riego, presentan los aquenios más pesados y aunque la diferencia entre ambos no es significativa, la tendencia es que los grupos de aquenios más pesados provienen de las plantas a las que se les añadieron nutrientes y además se regaron. En la Tabla 11a se observan los resultados del análisis de varianza y la prueba de Tukey realizados para la comparación de medias.

5.5.2. Efecto de los tratamientos experimentales en la germinación.

En la Figura 22 se presentan las curvas de germinación de semillas provenientes de plantas con los distintos tratamientos. En la Tabla 12 se presentan los valores promedio obtenidos de los distintos parámetros para cada tratamiento y el resultado del análisis de varianza factorial realizado para esta prueba en la Tabla 13.

La germinación de semillas cuyas plantas progenitoras se regaron y fertilizaron fué mayor ($p < 0.05$) y más rápida ($p < 0.01$ y $p < 0.001$) que la de las semillas cuyas plantas progenitoras no se regaron ni se fertilizaron. Al parecer el mayor efecto de la interacción lo provocó el riego, el hecho de que los valores de germinación mayores se observen en el tratamiento combinado nos sugiere que añadir nutrientes y además regar la planta tiene un efecto mayor que cuando solamente se fertiliza y probablemente que cuando únicamente se riega la planta.

En general en esta colecta realizada a mediados del mes de abril, se obtuvieron porcentajes de germinación relativamente altos incluso para el lote control (72%) al que no se le realizó ningún tratamiento y cuyas semillas eran poco más pequeñas que las de los otros lotes.

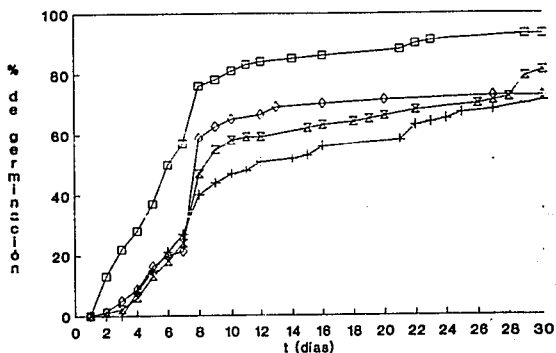


Figura 22. Germinación de semillas provenientes de individuos con diferentes tratamientos. (◇) Control, (⊗) Riego, (+) Nutrientes y (□) Riego y nutrientes.

Tabla 12. Resultados para la prueba de germinación de semillas provenientes de plantas con distintos tratamientos. Cada valor corresponde al promedio de cuatro réplicas de 25 semillas cada una, excepto el lote control que son cuatro réplicas de 20 semillas cada una.

Tratamientos	% FINAL DE GERMINACION	INDICE DE GERMINACION	COEFICIENTE VELOCIDAD DE GERMINACION
Control	72	0.11	0.125
Riego	81	0.10	0.086
Nutrientes	71	0.089	0.090
Riego con Nutrientes	93	0.196	0.142

Tabla 13. Análisis de varianza factorial para prueba de germinación de semillas de plantas sujetas a diferentes tratamientos.

Porcentaje Final de Germinación

FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	VARIANZA	F	SIGNIFICANCIA
Riego	532.11	1	532.11	20.86	***
Nutrientes	93.65	1	93.65	3.67	N.S.
Interacción	143.10	1	143.10	5.61	*
Error	306.06	12	25.51		
Total	1074.93	15			

Índice de Germinación

FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	VARIANZA	F	SIGNIFICANCIA
Riego	62.25	1	62.25	8.24	*
Nutrientes	31.14	1	31.14	4.12	N.S.
Interacción	89.77	1	89.77	11.89	**
Error	90.70	12	7.56		
Total	273.87	15			

Coefficiente de Velocidad de Germinación

FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	VARIANZA	F	SIGNIFICANCIA
Riego	0.81	1	0.81	0.28	N.S.
Nutrientes	2.88	1	2.88	1.02	N.S.
Interacción	67.53	1	67.53	23.81	***
Error	34.04	12	2.84		
Total	105.25	15			

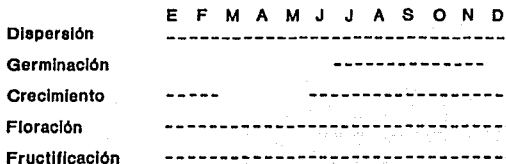


Figura 23. Ciclo fenológico anual de *Palafoxia lindenii*.

5.6. Fenología, ciclo de vida y establecimiento en condiciones naturales.

5.6.1. Fenología.

En la Figura 23 se presenta el ciclo fenológico general de *Palafoxia lindenii*. Durante todo el año, dentro de la población de el Morro de la Mancha, se observa producción de flores, maduración y dispersión de frutos.

La germinación ocurre básicamente durante la época de lluvias mientras que el crecimiento, tomado como incremento en el número de hojas, también se lleva a cabo en época de lluvias pero se prolonga unos meses después durante los nortes. Durante la época de secas no hay un aumento notorio en el número de hojas e incluso llegan a secar

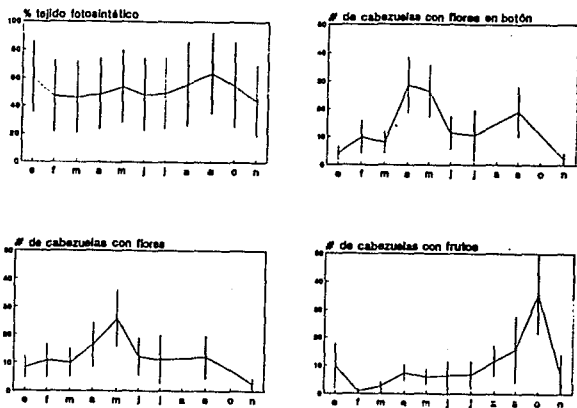


Figura 24. Fenología de *Palafoxia lindenii*. Se grafica la media y los intervalos de confianza al 95% del porcentaje de tejido fotosintético y la producción de cabezuelas con botones, flores y frutos para 15 plantas. Para los meses de agosto y octubre no existen datos de número de cabezuelas con flores en botón ni número de cabezuelas con flores. En la gráfica de tejido fotosintético se muestran para estos dos meses el porcentaje promedio de los meses contiguos (septiembre $n = 10$).

se algunas ramas de las plantas; esta es la época donde ocurre mortalidad importante de plantas juveniles.

Las observaciones fenológicas de los individuos seleccionados a lo largo de la playa reveló que la reproducción individual no es tan constante como la que se observa cuando se toma en cuenta a toda la población en conjunto. La variación en la producción de estructuras reproductivas en distintas etapas de desarrollo (botones, flores y frutos) se puede observar en la Figura 24.

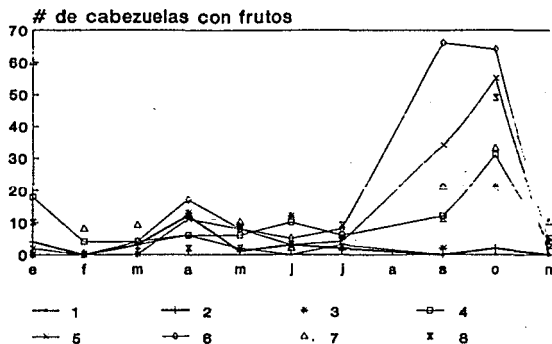


Figura 25. Fenología de *Palafoxia Lindenii*. Se grafica el número de cabezuelas con achenios por individuo. No hay datos en agosto. Se seleccionaron 8 individuos al azar de los 15 marcados.

Aunque los datos no pudieron registrarse de manera más completa, éstos son útiles para dar una idea del comportamiento fenológico a nivel individual. En la Figura 24 se ve que existe una tendencia a producir más flores durante la época de secas, y más frutos al final de la época de lluvias y en la época de nortes. Sin embargo, en algunos momentos del año hay individuos que no presentan estructuras reproductivas mientras que otros individuos presentan más de cuarenta inflorescencias. Se observó que en los individuos seleccionados existe una relación entre la cantidad de tejido verde que presentan y su tamaño, con la cantidad de inflorescencias en los diferentes estadios

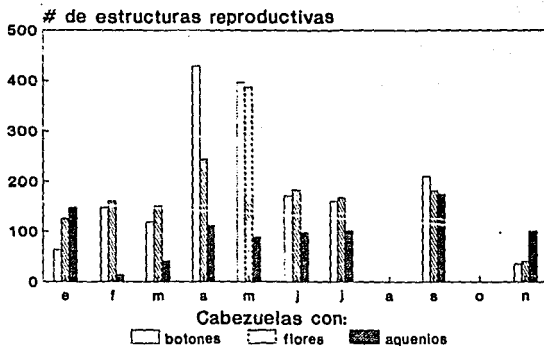


Figura 26. Producción de estructuras reproductivas. n=15 (excepto septiembre n=10 y agosto y octubre n=0).

(flores en botón, flores y frutos) que producen en determinado momento del año. Las plantas pequeñas o con varias ramas secas no se reprodujeron constantemente, y además presentaron menor cantidad de estructuras reproductivas en comparación con las plantas grandes las cuales presentaban muchas ramas verdes enraizadas en distintos puntos. En la figura 25 se muestran las estructuras reproductivas en número absoluto que presentaron los 15 individuos marcados. En general se observa que no todas las inflorescencias que inician el desarrollo logran llegar a formar cabezuelas con frutos, además las barras sugieren que el tiempo que tarda el desarrollo y maduración de

Tabla 14. Tablas de vida para dos cohortes de *Palafoxia lindenii* en El Morro de la Mancha. Octubre 1990 a Febrero 1992. Individuos presentes en un transecto de 25 m² (1x25 m).

Cohorte temprana											
mes	x-x	Dx	n	lx	dx	qx	Lx	Tx	ex	qx'	log
oct	0	43	53	1	13	0.245	46.5	219.5	4.142	0.006	3
nov	43	13	40	0.755	16	0.4	32	173	4.325	0.031	2.878
dic	56	34	24	0.453	9	0.375	19.5	141	5.875	0.011	2.656
ene	90	26	15	0.283	0	0	15	121.5	8.1	0	2.452
feb	116	25	15	0.283	1	0.067	14.5	106.5	7.1	0.003	2.452
mar	141	49	14	0.264	0	0	14	92	6.571	0	2.422
abr	190	19	14	0.264	0	0	14	78	5.571	0	2.422
may	208	39	14	0.264	1	0.071	13.5	64	4.571	0.002	2.422
jun	247	31	13	0.245	0	0	13	50.5	3.885	0	2.39
jul	278	50	13	0.245	0	0	13	37.5	2.885	0	2.39
sep	337	61	13	0.245	0	0	13	24.5	1.885	0	2.39
nov	398	110	13	0.245	3	0.231	11.5	11.5	0.885	0.002	2.39
feb	508		10	0.189							2.28

Cohorte tardía											
mes	x-x	Dx	n	lx	dx	qx	Lx	Tx	ex	qx'	log
oct	0	43	132	1	66	0.5	99	211	1.598	0.012	3
nov	43	13	66	0.5	43	0.652	44.5	112	1.697	0.05	2.699
dic	56	34	23	0.174	6	0.261	20	67.5	2.935	0.008	2.241
ene	90	26	17	0.129	4	0.235	15	47.5	2.794	0.009	2.11
feb	116	25	13	0.098	6	0.462	10	32.5	2.5	0.018	1.993
mar	141	49	7	0.053	2	0.286	6	22.5	3.214	0.006	1.725
abr	190	18	5	0.038	1	0.2	4.5	16.5	3.3	0.011	1.578
may	208	39	4	0.03	1	0.25	3.5	12	3	0.006	1.481
jun	247	31	3	0.023	1	0.333	2.5	8.5	2.833	0.011	1.357
jul	278	50	2	0.015	0	0	2	6	3	0	1.18
sep	337	61	2	0.015	0	0	2	4	2	0	1.18
nov	398	110	2	0.015	0	0	2	2	1	0	1.18
feb	508		2	0.015							1.18

las estructuras reproductivas es variable dependiendo la época del año.

5.5.2. Ciclo de vida y establecimiento.

El seguimiento de dos cohortes durante más de un año a lo largo del transecto permitió observar las distintas etapas del ciclo de vida de *Palafoxia lindenii* y contruir tablas de vida (Tabla 13).

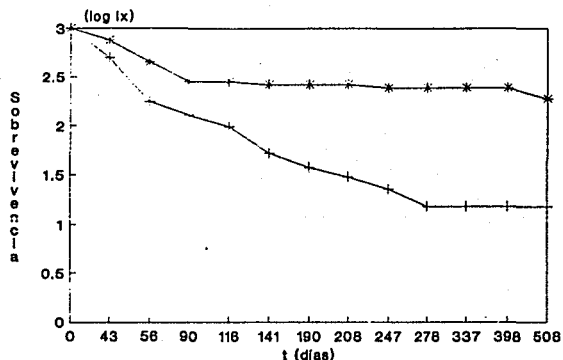


Figura 27. Curvas de sobrevivencia para dos cohortes. (*) Temprana y (+) Tardía.

Aunque ésta no es una especie con ciclo de vida anual, la información que nos proporcionan los datos de poco más de un año de seguimiento que es muy valiosa ya que es en las primeras etapas de desarrollo, los factores ambientales ejercen mayor influencia.

En la Tabla 13 se presentan las tablas de vida para las dos cohortes: la temprana, de principios de las lluvias, y la tardía, de finales de la época de lluvias. Los distintos parámetros obtenidos son diferentes entre las dos cohortes.

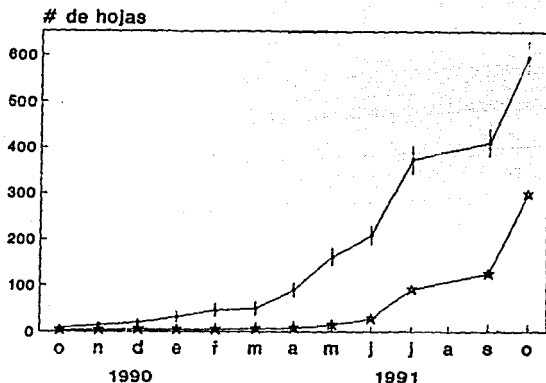


Figura 28. Producción de hojas de plantas reproductivas y no reproductivas. Promedio e intervalos de confianza al 95%. El tamaño de muestra fue diferente en cada mes (ver tabla 13). Los tres últimos valores de las plantas no reproductivas corresponden a un solo individuo.

La Figura 27 muestra las curvas de sobrevivencia obtenidas para cada cohorte. Durante el tiempo de estudio se observó que las plantas que germinaron en el inicio de la época de lluvias lograron sobrevivir más que las que lo hicieron al final de las lluvias.

En la Figura 28 se puede observar que más que la edad de las plantas un factor determinante para que de inicio la etapa reproductiva es el tamaño, medido en términos del número de hojas. Las observaciones realizadas sugieren además, que pasando determinado umbral de número de hojas, además de iniciarse la reproducción aumentan las probabilidades de sobrevivir la época de secas.

6. DISCUSION.

En estudios previos se ha observado gran variación en la germinación de semillas de *Palafoxia lindenii*. Valverde (1988) asoció parte de la variación con el tiempo de almacenamiento que transcurre antes del sembrado de las semillas. Debido a la metodología empleada en su trabajo (muestras de colectas donde las semillas de diferentes progenitores se mezclaron), no fue posible conocer con certeza el origen de la variabilidad observada. En el presente estudio se adoptaron diferentes criterios para agrupar las semillas antes de realizar las pruebas de germinación, "controlando" de esta manera algunas fuentes de variación.

Un primer paso fue cuantificar la variación existente en los tamaños de semillas, para examinar posteriormente si un heteromorfismo en los tamaños se asociaba con un heteromorfismo en la germinación. Otros criterios utilizados al momento de agrupar las semillas para poder relacionar con el heteromorfismo en la germinación fueron: la posición en la cabezuela, el grado de madurez alcanzado hasta el momento de la colecta, su procedencia (individuos y cabezuelas) y el aporte de agua y/c nutrientes de la planta progenitora durante su maduración.

6.1. Heteromorfismo en semillas de *Palafoxia lindenii*.

El análisis de regresión indicó que se puede registrar indistintamente la longitud del aguenio o la longitud de la semilla, ya que ambas variables están fuertemente relacionadas. Las diferencias en la longitud de los aguénios reflejan a su vez diferencias en el tamaño de las semillas. Para esta especie, la longitud de la semilla es

un buen indicador del tamaño del embrión, ya que las semillas de *Palafoxia lindenii* tienen forma elongada. Además como se mencionó anteriormente las compuestas carecen de endospermo o lo presentan muy poco desarrollado.

Medir los aquenios en lugar de las semillas requiere de menos esfuerzo y tiempo, elimina el riesgo de dañar la semilla, proporciona la misma información, y la interpretación de los resultados es más válida ya que se mantiene en el contexto de cómo se encuentran las diásporas en condiciones naturales.

Una medida que refleja mejor la cantidad de recursos de una semilla es el peso; sin embargo en las semillas de *Palafoxia lindenii* no se evaluó consistentemente esta variable por que no fué posible relacionar sin sesgo el nivel de variación observada en la longitud con las variaciones en el peso debido a la precisión de las balanzas utilizadas. De cualquier forma resultó más sencillo cuantificar la longitud.

Las longitudes de los aquenios presentan un rango de variación más amplio que el que presentan las longitudes de las semillas; esto debe tomarse en cuenta al realizar la interpretación ecológica del tamaño de la diáspora. El número de aquenios, producidos por las diferentes cabezuelas de la colecta correspondiente al muestreo piloto, es poco variable. Otros autores han reportado para la producción de aquenios por cabezuela rangos de variación mucho mayores sobre todo para especies anuales.

La longitud de las semillas es un caracter moderadamente variable dentro de esta especie, ya que solamente se encuentran variaciones en poco más de un orden de magnitud. En relación con esta varia-

ble, *Palafoxia lindenii* presenta un heteromorfismo críptico de tamaños ya que la variación observada es gradual y continua. Esto sugiere que esta característica no está condicionada genéticamente, como cuando se presenta asociado un heteromorfismo floral, sino que puede originarse por las condiciones durante el desarrollo de las semillas que se dan entre diferentes ramas de un mismo individuo o diferentes microsítios (Puchett & Vazquez-Yanes).

La exploración de la distribución de las longitudes de aquenios realizada en el muestreo piloto nos permitió afirmar que el gradiente de variación en esta característica es reflejo de variación en varios niveles: entre localidades, individuos y distintas cabezuelas de un mismo individuo. Incluso dentro de algunas cabezuelas el nivel de variación de las longitudes de aquenios es considerable (Figura 8).

Las diferencias en la longitud de los aquenios entre las colecciones o las épocas del año sugieren que la proporción en la que se producen los distintos tamaños de aquenios no es una característica fija en la especie, sino una respuesta a determinados factores probablemente relacionados básicamente con la humedad. Esto permite caracterizar a *P. lindenii* como una especie con plasticidad fenotípica para este rasgo aunque no se puede descartar la presencia de un componente genético.

La tendencia es que en meses cuando llueve poco o no llueve se producen semillas más grandes, mientras que en meses que llueve mucho o en los que le siguen, las semillas son ligeramente más pequeñas. Aunque este patrón no es del todo claro, puede explicarse como una respuesta fisiológica temporal de la planta, la cual acelera o retarda la producción y maduración de las semillas. En épocas favorables

se producen las semillas rápido y por lo tanto alcanzan una talla menor. En épocas desfavorables el desarrollo de la semilla se retarda y por lo mismo las semillas son más grandes, es decir, tienen más tiempo para ganar tamaño. En condiciones mucho más desfavorables cuando la planta llega incluso a presentar decremento en el número de hojas y en la tasa de crecimiento, es común que no se asigne recursos para reproducirse. Aunque las diferencias en longitud parecen muy pequeñas pueden llegar a repercutir en el desempeño de las semillas por ejemplo en su dispersión y establecimiento.

Otros factores incluyendo la interacción de varios asociados con la disponibilidad de agua y el estado hídrico de las plantas, pueden ejercer influencia en el patrón de variación de longitudes observado.

La localidad que muestra la menor media en longitud (Chalchihueca B en la figura 11b), se encuentra bajo un régimen de perturbación intenso por la presencia de ganado. Incluso se ha observado una disminución en el número de individuos reproductivos (Obs. pers.). El ramoneo de ganado puede ser un factor que ejerza una influencia importante en la capacidad reproductiva de esta especie y sería interesante evaluar su influencia.

6.2. Germinación.

- Posición en la cabezuela.

En *Palafoxia lindenii* no se observa diferenciación floral dentro de una misma cabezuela. Las flores que se encuentran en la periferia del receptáculo abren uno o dos días antes que las flores ubicadas en el centro del receptáculo. *Palafoxia lindenii* no produce aguenios de diferentes formas sino que presenta un gradiente continuo de tamaños

incluso dentro de cada cabezuela. Los aquenios que se encuentran en la periferia tienden a ser ligeramente más pequeños que los que se distribuyen en el centro del receptáculo, pero al mismo tiempo los aquenios de la periferia de una cabezuela pueden ser más grandes que los aquenios del centro de otra cabezuela. Esto hace muy difícil relacionar a nivel poblacional el tamaño de los aquenios con la posición que ocupan dentro de la cabezuela.

Aunque en varias especies de la familia Compositae la posición que ocupa la semilla dentro de la cabezuela influye en su comportamiento germinativo, para el caso de *Palafoxia lindeni* no se observó un patrón de germinación diferente para semillas que ocupaban distinta posición dentro de la cabezuela. Probablemente la razón de esto es que no existe una diferenciación fisiológica marcada que se relacione con el tiempo diferencial de apertura de las flores dentro de la inflorescencia que se refleje en la madurez de las semillas dentro de una misma cabezuela. La germinación de las semillas que ocupan diferente posición en la cabezuela sugiere que no existe una competencia importante por recursos entre las semillas de una misma cabezuela.

Los promedios de los porcentajes finales de germinación en esta prueba (Tabla 5) se encontraron en 63 y 70%. Las repeticiones tuvieron un rango de variación mayor (52-87 %), lo que sugiere que hay otras causas de variación en la germinación observada para esta especie que no están asociadas con la posición que ocupan las semillas dentro de la cabezuela.

En otras especies del mismo género, por ejemplo en *Palafoxia rosea* se observa diferenciación floral, así como producción de aquenios

diferentes, unos con papus bien desarrollado y otros sin papus (Turner & Morris, 1976), sin embargo no se han evaluado las características asociadas con este heteromorfismo.

- Madurez.

En este estudio no se encontró un patrón de germinación que se relacione con el estado de madurez alcanzado por las semillas hasta el momento de la colecta. Existe una ligera tendencia de las semillas jóvenes de alcanzar mayores porcentajes de germinación y mayor velocidad de germinación. Esto puede indicar que para esta especie hay una fracción importante de semillas no latentes que entran posteriormente en estado de latencia.

Esta tendencia de las semillas jóvenes a tener porcentajes de germinación un poco mayores que los de las semillas maduras y las viejas puede estar asociada con la cantidad de agua que retienen. Las semillas maduras y las semillas viejas que provienen de cabezuelas abiertas y expuestas a la desecación han sufrido ya la pérdida de agua y esto, de acuerdo con Silvertonw (1984) provoca el endurecimiento del exocarpo que puede funcionar como un mecanismo de latencia impuesta. Si se minimiza la pérdida de agua durante la maduración, y durante el desarrollo de las semillas existe una suficiente humedad en el ambiente, probablemente las diferencias observadas en el comportamiento germinativo entre las semillas jóvenes, maduras y viejas se eliminan. Los porcentajes finales de germinación en donde una fracción de semillas permanece sin germinar no permiten descartar la posible presencia de un mecanismo de latencia innata por lo menos en una parte de las semillas producidas, y también quizá una fracción de

semillas inviables. Sin embargo esto no se pudo conocer porque no se realizaron pruebas de viabilidad.

- Categorías de tamaño.

La germinación de semillas chicas, medianas y grandes de la colecta realizada en el mes de febrero presentó el patrón general observado para otras especies con aquenios heteromórficos. Las semillas grandes germinaron significativamente más rápido que las medianas y chicas. Esto permitió asociar parte de la variabilidad en respuesta germinativa con la variación en tamaños. Esto significa que el tamaño alcanzado por las semillas durante su desarrollo y maduración tiene consecuencias en su germinación. Esto puede aumentar el espectro de condiciones ambientales en las que las semillas en su totalidad germinan, o bien prevenir de la germinación a una fracción de semillas de determinado tamaño.

Cuando se realizan pruebas de germinación con semillas que presentan todo el gradiente de variación en tamaños, se observa también un gradiente en tiempo de germinación. Al separar las semillas por categorías de tamaños se obtienen curvas de germinación distintas, la de semillas grandes muestra un patrón de germinación completa y rápida. Para la colecta de febrero, las curvas de germinación de las semillas medianas y chicas muestran un gradiente de germinación continuo que puede deberse a otros rasgos de las semillas que no se relacionan directamente con el tamaño, sino quizá con la cantidad de agua y la dureza del exocarpo.

El patrón observado para la colecta de febrero no se mantuvo para la colecta realizada en agosto. Esto sugiere que aunque el tamaño de las semillas está relacionado con su germinación, también

existen otros factores que en determinadas circunstancias, tienen un mayor efecto en la respuesta germinativa. Estos pueden ser la cantidad de agua en el ambiente, la permeabilidad del exocarpo y las condiciones de la planta progenitora durante el desarrollo y la maduración de las semillas.

En condiciones más parecidas a las naturales, dentro del invernadero de la Estación El Morro de la Mancha, se ha observado una germinación rápida y completa de estas semillas (Pérez, com. pers.). Sin embargo, este tampoco ha sido un patrón consistente, ya que también se ha observado en estas condiciones una respuesta gradual e incompleta (Moreno-Casasola com. pers.).

- Germinación de semillas de distintas categorías en diferentes condiciones.

Se exploró si existía una tolerancia diferencial a la obscuridad, asociada con semillas de distinto tamaño, como una forma indirecta de evaluar las respuestas al enterramiento de arena. Los resultados obtenidos para *Palafoxia lindeni* sugieren que la época en la que se desarrollan y maduran las semillas ejerce una fuerte influencia en la germinación. Esto se relaciona con las condiciones ambientales que experimentaron las plantas de las que provienen durante su desarrollo y maduración.

Otro factor con una influencia clara es el termoperíodo. En el de 25-35°C nunca se superó el 35% de germinación. El hecho de que las semillas mantenidas en obscuridad, independientemente de si iniciaron la imbibición en condiciones con luz o sin ella, hayan germinado menos que las mantenidas con luz, nos indica la presencia de un re

querimiento por parte de algunas semillas de determinado tiempo de exposición a la luz y que al parecer no es suficiente el de dos horas para desencadenarlo. Este requerimiento evita que las semillas que se encuentran enterradas en la arena y que por esa razón no reciben la luz, germinen.

En la prueba de germinación de semillas que ocurrió completamente en condiciones de obscuridad en el termoperiodo 20-32°C, las semillas grandes tuvieron un porcentaje de germinación mayor que las semillas de las otras categorías pero esta diferencia no se observó entre las semillas sembradas en luz y mantenidas en obscuridad. Este patrón indica que la porción de las semillas grandes que logra germinar en obscuridad puede lograr alcanzar la superficie dentro de un cierto límite de profundidad de enterramiento. El porcentaje final de germinación de las semillas grandes en el tratamiento de obscuridad total fue igual e incluso la germinación fue más rápida que la observada en las semillas grandes en el tratamiento de luz. Esto sugiere que la respuesta a las condiciones de luz y obscuridad relacionadas con el enterramiento puede ser más variable en las semillas grandes que en las semillas de las otras categorías.

El significado ecológico de esta germinación diferencial es de gran importancia, ya que indica que al menos una porción de las semillas grandes que se producen en la población pueden germinar estando enterradas y probablemente logran emerger mientras que las semillas pequeñas permanecen latentes si están enterradas y no reciben luz.

En *Palafoxia lindenii* una fluctuación de temperatura de 12°C estimula la germinación más que una fluctuación de 10°C aún cuando las temperaturas de este último tratamiento fueron más elevadas. Esto

puede indicar que en las dunas, donde ocurren cambios considerables en la temperatura de la superficie de la arena, las semillas presentan un requerimiento de cierta fluctuación quizá como un indicador de las condiciones ambientales, un termoperiodo demasiado amplio o muy estrecho puede indicar condiciones muy extremas o adversas y por lo tanto inhibir la germinación. Probablemente estos factores, termoperiodo y luz y obscuridad, actúan de manera combinada y por lo tanto las respuestas que se presentan son tan variables.

6.3. Crecimiento de plántulas.

El tamaño de la semilla es una característica que se ha relacionado con el desempeño de las plántulas que producen (Wulff, 1973; Harper, 1977; Symonides, 1978; Venable, 1985c). Para el caso de los aguayos de *Palafoxia lindenii* se esperaba que las plántulas provenientes de semillas grandes tuvieran un crecimiento y asignación de biomasa diferente del de las plántulas provenientes de semillas chicas. Aunque los resultados obtenidos nos muestran que las diferencias observadas no son significativas para todas las cosechas, la tendencia a una mayor ganancia en peso seco de las plántulas provenientes de semillas grandes se mantuvo durante todo el experimento. Incluso en los pocos casos en los que se observa que no se sobrelapan los intervalos de confianza, ocurren entre las plántulas de semillas chicas y las de semillas grandes.

Las pruebas de crecimiento para las plántulas de esta especie se realizaron en condiciones cercanas a las óptimas en relación con el estado hídrico y nutricional. Sin embargo dentro del invernadero en la ciudad de México, se tienen condiciones de humedad y temperatura

muy diferentes a las que prevalecen en las dunas. Quizá en su ambiente natural donde las plántulas están sometidas a condiciones de estrés y competencia, la tendencia de mayor ganancia en peso seco observada para las plántulas de semillas grandes represente una ventaja significativa e importante para el establecimiento.

- Germinación de individuos seguidos en el tiempo.

Existe gran variación en la germinación de semillas de diferentes cabezuelas dentro de un mismo individuo, incluso en una misma fecha de colecta. Este es un claro indicio de que el heteromorfismo observado en *Palafoxia lindenii* es en su mayor parte de origen somático y no fijado genéticamente. Además corresponde a una respuesta plástica de los individuos y no a una estrategia múltiple mantenida de forma continua. Una exploración de la genética de la población puede corroborar esta idea.

El hecho de observar una respuesta en germinación tan variable, entre las semillas de diferentes cabezuelas de un mismo individuo, es quizá un reflejo de las condiciones experimentadas por distintas ramas dentro de una planta grande, un diseño en donde se registre la procedencia dentro de un individuo de cada cabezuela permitiría demostrar esto. Hay que notar que las cosechas no se realizaron en épocas muy contrastantes en lo que se refiere a la precipitación, probablemente, una cosecha más en época de lluvias hubiera revelado mayores diferencias.

6.4. Efecto de riego y nutrientes en la producción de semillas.

Los resultados del experimento de aporte de agua y nutrientes manifiestan la importante influencia del estado particular de cada plan

ta en su desempeño reproductivo. Se hace patente que la presencia de agua es un factor clave para varias funciones. Por ejemplo, posibilita la adquisición de nutrientes y además influye en las características de las semillas que se producen.

El mayor efecto lo provocó el riego, esto sugiere que al añadir agua, los nutrientes pueden absorberse mejor. No se tuvo un control absoluto del estado nutricional en el suelo pero se sabe que la zona de playa es en donde las deficiencias de nutrientes son mayores. El hecho de que en presencia de nutrientes las plantas producen semillas que no difieren en sus características de las que producen las plantas control, sugiere que sin agua disminuye la capacidad de absorber nutrientes, de modo que la planta se encuentra en estado de desnutrición fisiológica.

El heteromorfismo en la germinación observado en las semillas de *Palafoxia lindeni* tiene un importante componente relacionado con la capacidad de la planta progenitora para asimilar recursos, así como para destinarlos a la producción de semillas con determinadas características relacionadas con el tamaño y la respuesta germinativa, esta capacidad es quizá un reflejo de la plasticidad fenotípica presente con la que se enfrenta a los ambientes heterogéneos de las dunas.

Lo anterior significa que dependiendo de las condiciones climáticas del ambiente dadas por las estaciones del año, del micrositio donde se encuentra la planta incluyendo diferencias entre distintas ramas enraizadas y de la capacidad de cada individuo de responder a sus condiciones particulares, tanto bióticas como abióticas y destinar cierta parte de sus recursos a la reproducción, se pueden obtener patrones de germinación variables y heterogéneos o bien claros y homogé

neos, según como estas variables interactúan y se relacionan dentro de toda la población reproductiva.

6.5. Ciclo de vida y Establecimiento.

La germinación de *Palafoxia lindenii* ocurre de manera casi continua durante la época de lluvias, por lo que no se pudo obtener una cohorte donde todas las semillas hubieran germinado el mismo día, pero se logró separar a las dos cohortes tomando en cuenta su tamaño en el momento del censo inicial.

La germinación de *Palafoxia lindenii* en condiciones naturales es claramente dependiente de la disponibilidad de humedad. En época de secas, cuando las fluctuaciones de temperatura son más marcadas y la humedad del ambiente es menor, no se observaron plántulas. Durante toda la época de lluvias ocurre una germinación espaciada, lo que puede ser una ventaja para el reclutamiento de las plántulas, ya que si ocurriera una catástrofe (por ejemplo la entrada de un norte muy fuerte), cabría la posibilidad de que una porción de las plántulas de la zona de playa sobreviviera o de que posteriormente germinaran semillas latentes.

La germinación en el campo de las semillas de *Palafoxia lindenii* ocurre en el periodo en el que se evade la mayor inestabilidad ambiental. Inicia con la época de lluvias cuando ha pasado ya la época de secas y finaliza casi con el inicio de los nortes, cuando los vientos son muy fuertes y las temperaturas son muy bajas. Hay que notar que aunque existe un fuente de semillas constante la germinación no ocurre durante todo el año. Esto reafirma la importancia de los mecanis-

mos de latencia y "detección" de condiciones propicias para la germinación y el establecimiento de plántulas.

Para el año que se mantuvo el transecto, las plántulas que germinaron primero al inicio de las lluvias alcanzaron una talla considerable antes de que iniciaran los nortes y la época de secas, lo cual aumentó la probabilidad de que sobrevivieran hasta las próximas lluvias.

En *Palafoxia lindeni* se observa una gran plasticidad en las características estudiadas, tanto en la germinación de sus semillas, como en el crecimiento de plántulas y en su fenología. La planta tiene una capacidad de responder plásticamente a las condiciones heterogéneas del ambiente donde se distribuye, y esto se refleja en su germinación y en la manera como ocurren los distintos eventos fenológicos a lo largo del año.

No hay duda de que la variación en respuesta al ambiente generada por la plasticidad fenotípica diluye en ocasiones los efectos de la selección natural y retarda el cambio evolutivo; sin embargo, la plasticidad en sí es una característica que se selecciona para ciertos ambientes (West-Eberhard, 1989), sobre todo los ambientes heterogéneos. Por ejemplo, aunque las especies típicas de ambientes con gran cantidad de movimiento de arena, tengan semillas más grandes que les permitan emerger después del enterramiento, su sobrevivencia debe depender de la capacidad para separar los tiempos de germinación de los periodos de movimiento de arena frecuente e intenso, además de poder "escapar" de otros factores causantes de mortalidad de plántulas. Producir una semilla grande que germina rápido no es la mejor estrategia cuando esta no es capaz de captar un ambiente seco y "escapar" de

él manteniéndose latente. Si las condiciones locales que favorecen una u otra estrategia son variables, no conviene "apostar" solamente a una.

En el caso de las semillas heteromórficas, se observan dos estrategias: una de las plantas progenitoras que las producen con determinados atributos debido a los efectos de las condiciones del microambiente (plasticidad fenotípica), y otra de las semillas que a su vez conforman un espectro de rasgos que confieren la habilidad de germinar en un grupo de determinadas condiciones.

Ahora bien, para poder caracterizar el ambiente de los sistemas de dunas en un sentido válido en relación a cómo lo perciben plantas individuales, se requiere del manejo de gran cantidad de información en torno a la ecología de poblaciones y ecofisiología de cada especie.

Es importante definir cuáles son los factores bióticos y abióticos que generan o causan heterogeneidad en el ambiente, se requiere determinar si se trata de heterogeneidad espacial, heterogeneidad temporal o ambas. Posteriormente hay que evaluar cómo perciben los individuos esta heterogeneidad en las diferentes etapas de su ciclo de vida, si se trata de eventos predecibles, y por último se necesita poder relacionar las características observadas y las respuestas a los distintos factores bióticos y abióticos para cuantificar si es que tienen un significado adaptativo para los individuos que las presentan.

Son muchos los factores bióticos que potencialmente pueden afectar de alguna manera a *Palafoxia lindenii* por ejemplo, la herbivoría, la competencia, la presencia o no de polinizadores y micorrizas, pero

en este trabajo no se cuantificaron y por lo mismo faltarían de incorporar para llegar a una interpretación más precisa.

Dentro de los factores abióticos que ejercen influencia sobre *Palafoxia lindenii* se encuentran: el enterramiento y desenterramiento debidos al movimiento de arena, la temperatura, la humedad, la disponibilidad de nutrientes y agua, la salinidad, la insolación, los regímenes de perturbación, etc. Son factores que cambian en espacio y tiempo, cada uno de ellos puede tener diferente influencia sobre la especie y por lo tanto propiciar respuestas más o menos rápidas, dependiendo la etapa de la ciclo de vida más afectada y del signo e intensidad del efecto.

Palafoxia lindenii, por ser una planta perenne, en estado adulto percibe muchas de las condiciones cambiantes del ambiente como de grano fino y la estrategia que presenta es cercana a un óptimo intermedio que se refleja en su plasticidad en varios niveles. Dado que la plasticidad tiene un significado biológico como parte integral de los mecanismos mediante los cuales las plantas controlan el esfuerzo reproductivo y capturan los recursos del ambiente (Grime et al, 1986), el mantenimiento de una respuesta plástica en estos ambientes con la capacidad de presentar cambios fisiológicos reversibles es de gran valor adaptativo para las especies que ahí se distribuyen y es notorio de *Palafoxia lindenii*.

Durante las primeras etapas del ciclo de vida, las semillas y las plántulas quizá perciben el ambiente de manera muy contrastante y como de grano grueso, por lo que su estrategia cae dentro de un polimorfismo. Sin embargo este no ocurre de manera marcada y quizá la influencia del ambiente no ejerza una presión suficiente como para que

esta característica se haga más patente. En el fondo ambas estrategias son generadas en un mismo ambiente percibido de diferente forma. El compromiso entre una y otra estrategia, importantes ambas para cada etapa del ciclo de vida, es un antecedente importante para la discusión en torno a las estrategias adaptativas de las especies de dunas costeras. Esta especie presenta un crecimiento vegetativo incipiente que quizá está evolucionando como un mediador de ambas estrategias.

Cowles (1899) dice "tal vez ninguna otra forma topográfica es más inestable que las dunas. Por esta inestabilidad las comunidades de plantas, sus órganos y sus tejidos están obligados a adaptarse a un nuevo modo de vida en años más que en siglos, el castigo por falta de adaptación es ciertamente la muerte." La historia para *Palafoxia lindeni*, endémica de los sistemas de dunas del golfo de México, no es tan triste.

6.6. Conclusiones.

El heteromorfismo en semillas una característica común en las especies de la familia Compositae se ve favorecido en ambientes heterogéneos. En *Palafoxia lindeni* se presenta un heteromorfismo funcional en la germinación y latencia muy marcados. Sin embargo no fue posible relacionarlo con un heteromorfismo en los tamaños de los aqueñios, ni con otras características de las semillas con las que comúnmente se asocia, tales como la posición que ocupan en la cabezuela y el estado de madurez alcanzado al momento de la colecta.

Las variaciones en la germinación se relacionaron sobre todo con la época de colecta y las condiciones ambientales que prevalecen du-

rante el desarrollo y maduración de las semillas. El estado nutricional e hídrico en el que se encuentra la planta progenitora, es un factor determinante de las características de las semillas que produce. Diferencias en el microsítio pueden causar diferencias en las semillas por lo que la variación tan grande encontrada en la germinación puede ser un reflejo de diferencias entre los microsítios en donde crecen los individuos e incluso de diferencias entre las ramas de un mismo individuo. Al parecer la influencia sobre las semillas se ejerce a nivel de la dureza del exocarpo.

Los aspectos relacionados con la fenología y el establecimiento de plántulas, son un indicador de la plasticidad presentada a varios niveles por esta especie. *Palafoxia lindenii* es capaz de reproducirse durante todo el año si las condiciones de su microambiente le son favorables, o por el contrario, de no producir estructuras reproductivas si las condiciones de su ambiente inmediato le son desfavorables. Incluso puede acelerar o retardar la maduración de las semillas.

Es importante ampliar el estudio de esta especie en aspectos que abarquen el tipo de crecimiento que presenta, la capacidad de las ramas enraizadas de independizarse del resto de la planta, así como las interacciones en las que participa dentro de los sistemas de dunas.

7. BIBLIOGRAFIA.

- Altamirano, R. & S. Guevara, 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: semillas en el suelo. *Biótica* 7: 569-575.
- Barbour, G. M. 1990. The coastal beach plant syndrome. pp 197-214. En Davison-Arnett (ed), *Proceedings of the Symposium on Coastal Sand Dunes*. Guelph University, Ontario.
- Baker, G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997-1010.
- Baker, G. & D. O'Dowd, 1982. Effect of parent plant density on the production of achene types in the annual *Hypochoeris glabra*. *Journal of Ecology* 70: 201-215.
- Begon, M. & M. Mortimer. 1986. *Population Ecology*. 2nd ed. Blackwell. Oxford, 220 p.
- Black, M. 1973. Control processes in germination and dormancy. *Oxford Biology Readers Series* 20: 3-16.
- Boorman, L. A. 1982. Some plant growth patterns in relation to the sand dune habitat. *Journal of Ecology*. 70: 607-614.
- Cabrales, R. 1991. Demografía e historia natural de *Datura stramonium* L. en el pedregal de San Angel con algunas implicaciones evolutivas. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Carter, R. 1988. *Coastal Environments*. Academic Press, London, 617 p.
- Carter, R. W, K. F. Nordstrom, & N. P. Psuty, 1990. The study of coastal dunes. p 1-14. En K. F. Nordstrom, N. P. Psuty and R. W. Carter (eds). *Coastal Dunes: Form and Process*. John Wiley & Sons. England.
- Castillo, S. & J. Carabias, 1982. Ecología de la vegetación de

- dunas costeras: fenología. *Biótica* 7: 551-568.
- Cavers, B. P. & J. L. Harper, 1966. Germination polymorphism in *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. *Journal of Ecology* 54: 367-382.
- Chapman, V.J. 1976. *Coastal Vegetation*. Pergamon Press New York. 272 p.
- Cohen, D. 1958. The mechanism of germination stimulation by alternating temperatures. *Bull. Res. C. Israel*. 8:21-27.
- Côme, D. & C. Thévenot, 1982. Environmental control of embryo dormancy and germination. pp271-297. En *The Physiology and Biochemistry of Seed Development, Dormancy and Germination*. A. Khan (ed). Elsevier Biomedical Press.
- Córdoba, F. 1991. *Ecología y Dinámica de los Matorrales de las Dunas Costeras*. Tesis de Maestría Facultad de Ciencias UNAM.
- Corkidi, L. 1989. *Ecofisiología de la germinación de semillas heteromorfas de Bidens odorata Cav.* Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Corkidi, L., E. Rincón & C. Vazquez-Yanez, 1990. Effects of light and temperature on germination of heteromorphic achenes of *Bidens odorata* (Asteraceae). *Canadian Journal of Botany* 69: 574-579.
- Cowles, C. H. 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of the Lake Michigan. *Bot. Gaz.* 27: 95-117. [Reimpreso en *Foundations of Ecology*, 1991. University of Chicago Press].
- Davies, J. L. 1973. *Geographical variation in coastal development*. Halber, New York. 197p.

- Ehrenfeld, G. J. 1990. Dynamics and processes of barrier island vegetation. *Aquatic Sciences*. 2: 437-480.
- Farmer, E. & G. Hall 1970. Pекweed seed germination: effects of environment, stratification, and chemical growth regulators. *Ecology* 51: 894-898.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall, London 151p.
- Grime, J. P., J.C. Crick, & J. E. Rincón, 1986. The ecological significance of plasticity. pp. 5-29. En Jennings & Trawavas (ed) *Plasticity in plants*. Cambridge.
- Gutterman, Y. 1974. The influence of the photoperiodic regime and Red-Far Red lighth treatments of *Portulaca oleracea* L. plants on the germinability of their seeds. *Oecologia* 17: 27-38.
- Gutterman, Y. 1975. Influences of photoperiodism and light treatments during fruit storage on the phytochrome and on the germination of *Cucumis prophetarum* L. and *Cucumis sativus* L. seeds. *Oecologia* 18: 37-43.
- Gutterman, Y. 1982. Phenotypic maternal effect of photoperiod on seed germination. En Khan A. (ed). *The Physiology and Biochemistry of Seed Development, domancy and germination*. Elsevier Biomedical Press. pp 67-79.
- Gutterman, Y. 1992. Maternal effects on seed during development. pp 27-59. En Fenner M. (ed). *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Redwood Press, London.
- Harper, J. L., J. Williams & G. Sagar, 1965. The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *Journal of Ecology* 53: 273-286.

- Harper, J. L., P. H. Lovell & J. G. Moore, 1970. The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 327-356
- Harper, J. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. 892 p.
- Harty, R. & T. Mac Donald, 1972. Germination behaviour in beach spinifex (*Spinifex hirsutus* Labill.) *Aus. J. Bot.* 20: 241-251
- Hawke, M. & M. Maun, 1988. Some aspects of nitrogen, phosphorus and potassium nutrition of three colonizing beach species. *Canadian Journal of Botany* 66: 1490-1496.
- Heywood, 1985. *Las Plantas con Flores*. Ed. reverté. Barcelona.
- Hunt, R. 1978. *Plant Growth Analysis*. Edward Arnold. London. pp 1-26
- Ignaciuk, R. & A. Lee, 1980. The germination of four annual strand-line species. *New Phytologist* 84: 581-591.
- Jianhua, Z. & M. A. Maun. 1990. Seed size and its effects on seedling growth in *Agropyron psammophilum*. *Botanical Gazette* 151: 106-113.
- Karssen, M. & M. Hilhorst, 1992. Effect of chemical environment on seed germination. pp 327-348. En Fenner M. (ed). *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Redwood Press. London.
- Keeley, J.E. 1986. Seed germination patterns of *Salvia mellifera* in fire-prone environments. *Oecologia* 71: 1-5.
- Krebs, J. C, 1985. *Ecology*. 3rd ed. Harper & Row. New York, 800 p.
- Krebs, J. C., 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row Pub. New York, 654p.
- Kolasa, J. & D. Rollo, 1991. Introduction: The Heterogeneity of Heterogeneity: A Glossary. En Kollasa & Pickett (ed)

- Ecological Heterogeneity*. Springer-Verlag London.
- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press. 120 p.
- Lieth, H. 1974. *Phenology and Seasonality Modeling*. Springer-Verlag London. pp 3-19.
- Lloyd, D. 1984. Variation strategies of plants in heterogeneous environments. *Biological Journal of the Linnean Society*, 21: 357-385.
- Martínez, M.L. 1988. Estudios sobre la germinación de gramíneas de dunas costeras en el estado de Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM
- McLachan, A. 1990. The exchange of materials between beach and dune systems. pp201-215. En K. F. Nordstrom, N. P. Psuty and R. W. Carter (eds) *Coastal Dunes: Form and process*. John Wiley & Sons, London.
- Maze, K. M. & R. D. Whalley, 1992. Effects of salt spray and sand burial on *Spinifex sericeus* R.Br. *Aust. Jour. Ecol.* 17: 9-19.
- Mazer, S. 1989. Ecological, taxonomic and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms: *Ecological Monographs* 59: 153-175.
- Moore, D.R. & P. Keddy, 1986. Effects of water-depth gradient on the germination of lakeshore plants. *Can. J. Bot.* 66: 548-552.
- Morales, E. 1986. Variación intraespecífica en la demografía de *Heterosperma pinnatum* Cav. (Compositae), una especie con aqenios polimórficos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Morales, G. E. 1988. Estrategias de ciclo de vida. En *Ciencias*.

Número especial 2: 37-43

- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biótica* 7: 577-602.
- Moreno-Casasola, P. 1985. Patterns of Plant Species Distribution on Mexican Coastal Dunes Along the Gulf of Mexico. Tesis de doctorado. Universidad de Uppsala.
- Moreno-Casola, P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio* 65: 67-76.
- Moreno-Casasola, P. 1988. Patterns of plant species distribution on coastal dunes along the Gulf of Mexico. *Journal of Biogeography* 15: 787-906.
- Moreno-Casasola, P. 1990. Sand dune studies on the eastern coast of Mexico. pp 215-230. En *Proceedings of the Symposium on Coastal Sand Dunes*. Davison-Arnott (ed). Guelph University. Ontario.
- Moreno-Casasola, P., E. Maarel, S. Castillo, M. Huesca, & I. Pisanty. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructura y composición en el Morro de la Mancha, Ver. I. *Biótica*, 7: 491-526.
- Nakamura, R. & M. Stanton, 1989. Embryo growth and seed size in *Raphanus sativus*: maternal and paternal effects in vivo and in vitro. *Evolution* 43: 1435-1443.
- Novelo, R. A. 1978. La vegetación de la Estación Biológica El Morro de la Mancha, Veracruz. *Biótica* 3: 9-23.
- Paskoff, R. 1989. Les dunes du littoral. *La Recherche*, 20: 888-895.
- Pemadasa, M.A. & H. P. Lovell, 1975. Factors controlling

- germination of some dune annuals. *Journal of Ecology* 63: 41-59.
- Pérez Maqueo, O. 1992. Sobrevivencia y crecimiento de seis especies de dunas bajo dos condiciones de luz, en el Morro de la Mancha, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Pons, T. 1992. Seed responses to light. pp 259- 284. En Fenner M. (ed). *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Redwood Press, London
- Probert, R.J. 1992. The role of temperature in Germination Ecophysiology. pp 285- 325. En Fenner M. (ed). *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Redwood Press, London.
- Pukittayacamee P. & A. K. Hellum, 1988. Seed germination in *Acacia auriculiformis*: developmental aspects. *Canadian Journal of Botany* 66: 388-393.
- Puchet, C. E. & C. Vázquez-Yanes. Heteromorfismo críptico en las semillas recalcitrantes de tres especies arbóreas de la selva tropical húmeda de Veracruz, México. *Phytologia* 62: 101-106 .
- Ranwell, D. 1958. Newborough Warren, Anglesey I. The dune system and dune slack habitat. *Journal of Ecology* 46: 571-601.
- Ranwell, D. 1972. *Ecology of Salt Marshes and Sand Dunes*. Chapman & Hall. London. 258p.
- Salinas, G. 1992. Crecimiento de especies arbóreas de dunas costeras bajo diferentes condiciones de suelo y cobertura. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM.
- Salisbury, F & Ross, C. 1978. *Plant Physiology*. Wadsworth Pub. California, 422 p.

- Schat, H. 1983. Germination ecology of some dune slack pioneers. *Acta Botanica Neerlandica* 32: 203-212.
- Scott, J., R. A. Jones & W. A. Williams. 1984. Review of data analysis methods for seed germination.
- Silvertown, J. 1984. Phenotypic variety in seed germination behavior: the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *American Naturalist* 124: 1-16.
- Sokal, R. & J. Rohlf, 1969. *Biometry*. W.H. Freeman. San Francisco, 776 p.
- Stanton, M. L. 1984. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65: 1105-1112.
- Stergois, B. J. 1976. Achene production, dispersal, seed germination, and seedling establishment of *Hieracium aurantiacum* in an abandoned field community. *Canadian Journal of Botany* 54: 1189-1197
- Sykes M. T. & J. B. Wilson, 1990. Dark tolerance in plants of dunes. *Functional Ecology* 4: 799-805.
- Symonides, E. 1978. Effect of seed size, density and depth of sowing on the germination and survival of psammophyte seedlings. *Ekologia Polska* 26: 123-139.
- Turner, B. L. & M. I. Morris. 1976. Systematics of *Palafoxia* (Asteraceae: Helenieae). *Rhodora*, 78: 567- 628.
- Valverde V., M. T. 1988. Germinación de algunas especies pioneras de dunas costeras del Golfo de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Valverde, V. M. T. 1992. Historia de vida de *Schizachyrium scoparium* var. *littoralis* en diferentes microambientes de

- dunas costeras. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias.
UNAM. México.
- Vázquez-Yanes, C. & A. S. Orozco-Segovia, 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. *Ciencias* 35: 191-201.
- Vázquez-Yanes, C. & A. S. Orozco-Segovia, 1990. Effect of moisture on longevity in seeds of some rain forest species. *Biotropica* 22: 215-216.
- Venable, L. & L. Lawlor, 1980. Delayed Germination and Dispersal in Desert annuals: Escape in Space and Time. *Oecologia* 46: 272-282.
- Venable, L. 1985. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *American Naturalist* 126: 577-595.
- Venable, L. & D. Levin, 1985a. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia* I. Achene structure, germination and dispersal. *Journal of Ecology* 73: 133-145.
- Venable, L. & D. Levin, 1985b. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia* II. Demographic variation within populations. *Journal of Ecology* 73: 743-755.
- Venable, L. & D. Levin, 1985c. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia* III: Consequences of varied water availability. *Journal of Ecology* 73: 757-763.
- Venable, L., A., Búrquez, G., Corral, E. Morales, & F. Espinosa, 1987. The ecology of seed heteromorphism in *Heterosperma pinnatum* in central Mexico. *Ecology* 68 (1): 65-76
- West-Eberhard, M. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annal Rev. Ecol. Syst.* 28: 249-278.
- Wulff, R. 1973. Intrapopulation variation in the germination of

seeds in *Hyptis suaveolens*. Ecology 54: 646-649.

Zar, J. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. 718 p.

Zeevalking, H. & L. Fresco, 1977. Rabbit grazing and species diversity in a dune area. *Vegetatio* 35: 193-197.

8. APENDICE.

Análisis de Varianza de tres vías para experimentos de germinación de semillas por categorías de tamaño en diferentes tratamientos.

Porcentaje Final de Germinación

FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	VARIANZA	F	SIGNIFICANCIA
Termop.	11605.11	1	11605.11	74.85	***
Luz	1761.75	2	880.88	5.62	**
Categorías	1477.29	2	738.64	4.71	*
Interaccion					
Termop / luz	494.05	2	247.03		N.S.
Temp / cat.	117.6	2	58.8		N.S.
Luz / cat.	548.39	4	137.09		N.S.
Residual	9085.52	58			
Total	25089.69	71			

Índice de Germinación

FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	VARIANZA	F	SIGNIFICANCIA
Termop.	399.92	1	399.92	33.76	***
Luz	129.36	2	64.68	5.46	*
Categorías	92.14	2	46.07	3.89	*
Interaccion					
Termop / luz	18.06	2	9.03	.76	N.S.
Temp / cat.	21.63	2	10.81	.91	N.S.
Luz / cat.	34.0	4	8.50	.72	N.S.
Residual	687.15	58	11.85		
Total	1382.26	71			

FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	GRADOS DE LIBERTAD	VARIANZA	F	SIGNIFICANCIA
Termop.	18.74	1	18.74	5.29	N.S.
Luz	44.29	2	22.14	6.24	*
Categorías	10.88	2	5.44	1.53	N.S.
Interaccion					
Termop / luz	23.47	2	11.74	3.31	*
Temp / cat.	21.88	2	10.94	3.09	N.S.
Luz / cat.	4.64	4	1.61	.32	N.S.
Residual	191.43	54			
Total	317.68	67			