

140
2ej

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



**BANCO DE SEMILLAS EN MATORRALES
DE DUNAS COSTERAS DEL MORRO DE LA
MANCHA, VERACRUZ.**

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 :
NERIDA LETICIA PEREZ VAZQUEZ



MEXICO, D. F.,

1993

**TESIS CON
FALTA 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

INTRODUCCION Y OBJETIVOS	1
ANTECEDENTES	5
I. Sucesión	5
II. Sucesión en dunas	7
III. Banco de semillas	9
IV. Banco de semillas en dunas	11
DESCRIPCION Y LOCALIZACION DEL AREA DE ESTUDIO	16
HIPOTESIS	21
METODOLOGIA	23
RESULTADOS	30
I. Aspectos cuantitativos	30
a. Abundancia	30
b. Riqueza	39
c. Abundancia y riqueza acumulativas	39
d. Indices de similitud	44
e. Indices de agregación	47
f. Relación numero de especies-numero de individuos	50
II. Aspectos cualitativos	52
a. Permanencia temporal de las especies	52
b. Comportamiento temporal de algunas especies	55
c. Permanencia espacial de las especies	55
d. Proporción de especies residentes y ajenas en cada ambiente	59
e. Proporción de individuos de especies mono y dicotiledóneas en cada ambiente	60
f. Distribución espacial de algunas especies mono y dicotiledóneas	63
g. Formas de crecimiento por ambiente	64
h. Relación de fenología con banco de semillas	65
i. Taxonomía y procedencia de las especies	68
DISCUSION	70
I. Aspectos cuantitativos	70
II. Aspectos cualitativos	80
BIBLIOGRAFIA	86

INTRODUCCION Y OBJETIVOS

Las dunas costeras se encuentran localizadas por encima de la línea de marea alta detrás de las playas arenosas. Están presentes en océanos, estuarios y lagos litorales desde las zonas polares hasta el Ecuador (Carter et al, 1990). Las dunas son más abundantes en el barlovento de las costas, por ejemplo sobre las costas del Atlántico del noroeste de Europa, en el Pacífico al noroeste de América, al sureste de Australia y al suroeste de África (fig. 1). Las dunas pueden formarse en casi cualquier zona climática. En México, se encuentran en ambos litorales aunque las que abarcan mayor extensión están principalmente en la parte central del Golfo de México.

Sobre las dunas se desarrolla un tipo de vegetación muy particular, capaz de soportar la erosión y acreción de arena (Moreno-Casasola, 1982). Por esta razón, y además porque en general los sistemas de dunas costeras tienen una marcada zonación en cuanto a ambientes, llegándose a encontrar en ellos gradientes bien marcados tanto en función de condiciones físicas como a la biota presente, resultan de un gran interés en estudios ecológicos. El sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz, es un buen ejemplo de este tipo de ambientes. El clima de la zona es cálido subhúmedo, por lo que es posible la presencia de una selva mediana subperennifolia y baja caducifolia sobre los suelos arenosos (Moreno-Casasola et al, 1982). Por tal motivo, resulta un lugar adecuado para entender los procesos de sucesión y estabilización de las dunas, ya que se pueden

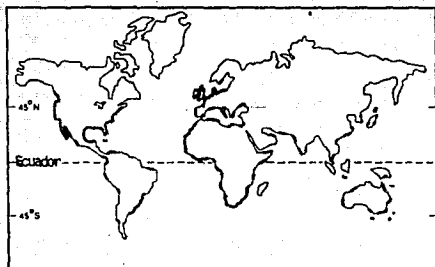


Figura 1. Distribución mundial de las dunas más grandes del mundo (adaptado de Nordstrom, 1990)

encontrar todos los niveles del gradiente sucesional de las dunas (pastizales, matorrales y selva).

Los estadios sucesionales varían de acuerdo con el grado de estabilidad que presentan los diferentes microambientes que las forman. La estabilidad se va dando al incrementarse la cobertura y complejidad de la estructura vegetal. Las zonas más estabilizadas (representadas por pastizales y matorrales) son aquellas con una cobertura vegetal mayor, mientras que las zonas móviles (representadas por dunas desnudas) son las menos estabilizadas. Esto hace posible una zonación dentro del sistema de dunas con lo que se tiene representado un mosaico de vegetación en el mismo (Moreno-Casasola et al. op. cit.).

Desde hace ya algunos años (diez aproximadamente), en las dunas del Morro se han venido realizando una serie de estudios ecológicos encaminados a conocer la estructura y dinámica de las comunidades. En esta tesis se aborda el tema de banco de semillas en pastizales y matorrales de estas dunas, como una necesidad de comprender lo que sucede con la disponibilidad de propágulos en el suelo y el papel que pueden jugar en la sucesión, estabilización y regeneración del sistema. También se evaluó el banco de semillas como una fuente importante de diversidad dentro del funcionamiento de estos ambientes, desde un punto de vista sucesional. El estudio del banco de semillas en las comunidades vegetales es importante ya que representa uno de los mecanismos de regeneración de las especies, participando en la sucesión ecológica de las comunidades (Templeton y Levin 1979; Thompson y Grime 1979; Venable 1989). Además mantiene la diversidad genética de las especies, tanto a nivel poblacional como de comunidad.

El objetivo general planteado para este trabajo fue evaluar el papel ecológico del banco de semillas en la zona estabilizada (pastizales y matorrales) de las dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz. A partir de este se consideraron los siguientes objetivos particulares:

- 1) Conocer la disponibilidad de propágulos (semillas y/o frutos) en pastizales, matorrales abiertos, matorrales cerrados y selva del sistema de dunas costeras.
- 2) Determinar las diferencias en el contenido y en la composición del banco de semillas bajo la influencia de la copa de los^{árboles} (matorrales y selva) y fuera de ésta (pastizales) dentro del sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha, Ver., tanto espacial como temporalmente (durante un periodo anual).
- 3) Determinar la relación entre pastizales y matorrales de acuerdo al flujo de semillas entre ambos ambientes a partir del banco de semillas.

ANTECEDENTES

I. Sucesión

Desde hace unos noventa años la teoría de la sucesión ha adquirido un papel central en la ecología vegetal, aportando un esquema predictivo y funcional de las comunidades (Peet y Christensen, 1980). El punto de vista de la sucesión como una secuencia de reemplazamientos de especies en las comunidades, a partir de cambios ambientales, ha sido rechazado (Connell y Slatyer 1977, Drury y Nisbet 1973, Egler 1954, 1976, Niering y Egler 1955).

Peet y Christensen (1980) plantean que existen varias alternativas para explicar el proceso de sucesión, las cuales se pueden integrar en tres grupos. Uno de ellos, es el que se refiere a la sucesión como un gradiente en el tiempo. Este implica tres aspectos: un gradiente de "stress" al cual están adaptadas las plantas (Drury y Nisbet, 1971, 1973), un gradiente a lo largo del cual las especies son competitivamente desplazadas (Picket, 1976) y una estrategia evolutiva que involucra historias de vida (Noble y Slatyer, 1977, 1980).

Guevara (1982) propone que los cambios de composición y estructura de la vegetación se han explicado a partir de varios procesos o mecanismos: sucesión (primaria y secundaria), regeneración, reposición, colonización, etc. De estos el de la sucesión es el que ha sido más estudiado, siempre intentando reconstruir la secuencia de

cambios temporales (composición de especies y estructura horizontal y vertical) de la comunidad vegetal para describir el desarrollo direccional de la misma. Tomando como objeto de estudio a la vegetación de costas arenosas del Golfo y Caribe mexicanos, considero que los cambios vegetacionales se deben interpretar de acuerdo a su dinámica. Para ello es necesario acoplar y confrontar los datos del análisis de la información aportada por los componentes básicos del proceso: disponibilidad, perturbación y atributos vitales los cuales dan como resultante a la vegetación.

La disponibilidad de especies puede ser definida como la presencia de propágulos (semillas, frutos, bulbos, rizomas, plántulas, juveniles o renuevos) viables en un sitio o su vecindad, capaces de colonizar un sitio después de alguna perturbación (Guevara, 1986).

La perturbación es un mecanismo que limita la biomasa vegetal causando destrucción parcial o total por métodos bióticos o abióticos (Grime, 1979). Guevara (1982) dice que es un acontecimiento cotidiano que ocasiona discontinuidad o heterogeneidad ambiental que se traduce en un comportamiento atípico o excepcional de las poblaciones (caída de elementos arbóreos, inundaciones, fuegos, rayos, deslizamientos de tierra, actividades humanas, etc.). Es necesario conocer la frecuencia, predictibilidad y magnitud de las perturbaciones para determinar si estas son cotidianas o catastróficas (White, 1979). Para Pickett (1976) la perturbación crea parches sucesionales, cuyo tamaño depende del tipo e intensidad de la misma.

Los atributos vitales son características esenciales de las especies para su desempeño durante una secuencia de reemplazamientos de la vegetación. Los atributos de vidas más importantes son: la forma

de llegada y persistencia en algún sitio durante y después de la perturbación, la capacidad de establecerse y crecer hasta la madurez en la comunidad, y, el tiempo en que cada especie tarda en alcanzar etapas de vida críticas (Noble y Slatyer, 1980).

II. Sucesión en dunas costeras

Los cambios en composición de especies y estructura de la comunidad de dunas costeras, en forma predecible y direccional en el tiempo, aún permanece como una de las áreas de mayor controversia en la investigación ecológica de estos ambientes (Ehrenfeld, 1990). González y Moreno-Casasola (1982), demuestran que existen escasos estudios sobre sucesión y regeneración de vegetación de dunas costeras, los cuales, principalmente, se han realizado en regiones templadas. Generalmente el análisis se efectúa comparando áreas contiguas, correlacionándolas en función de su historia y manejo.

Además, estos trabajos (Ranwell 1960, Wohlrab et al 1965, Kumler 1969, Crawford y Wisahrt 1966, McBride y Stone 1976) se basan en asociaciones de las cuales se derivan las tendencias sucesionales. Estas tendencias se describen a partir de la secuencia de diferentes estadios sucesionales ordenados a lo largo de un gradiente, cada uno representado por diferentes comunidades. A las secuencias sucesionales se les ha relacionado con el desarrollo geomorfológico, con el grado de estabilización, con la acumulación de arena ó con la topografía de las dunas.

Para dunas costeras templadas, Yarranton y Morrison (1974) plantean que la sucesión procede de un mecanismo denominado

"nucleación". Este involucra la participación de una especie que funciona como un centro y como un núcleo de establecimiento para nuevas especies. Estas últimas aparecen bajo la especie nucleadora (*Juniperus virginiana*) donde un factor importante es la acumulación de humus.

Para Ehrenfeld (1990) la idea de sucesión sobre las dunas costeras se basó en la sorprendente zonación de la vegetación sobre ellas, que asume que la secuencia espacial de los tipos de comunidades está determinada por las secuencias temporales. Tomando como ejemplo tres diagramas sucesionales representativos de este tipo de ambientes, encontró las siguientes características generales: la playa es colonizada por especies herbáceas pioneras pero a medida que van desarrollando las primeras dunas aparecen otros tipos de vegetación herbácea que a su vez da lugar al establecimiento de matorrales que se pueden transformar en bosques. Afirma que cualquier cambio ambiental (cambio fisiográfico o eventos de perturbación) tiene influencia sobre el cambio secuencial en las comunidades vegetales. También postula que los cambios sucesionales ocurren gradualmente, sobre un amplio rango de escalas de tiempo.

En lo que respecta a México, González y Moreno-Casasola (1982) realizaron un primer trabajo sobre la dinámica de la vegetación de dunas costeras tropicales a través del efecto de una perturbación artificial en hondonadas húmedas, secas y en la playa. Sin embargo, su estudio sólo se enfocó a la regeneración del componente herbáceo de las comunidades. En su trabajo se destaca que son varios los factores que influyen en la regeneración: las variaciones en el comportamiento fenológico de las especies, características de germinación, velocidad

de crecimiento de raíces y tallos, tipo de reproducción, capacidad de reproducción vegetativa, etc.

III. Banco de semillas

Banco de semillas se refiere al reservorio o agregación de semillas y frutos, tales como aquenios y cariopsides, viables y sin germinar, que se encuentran en el suelo, (dentro de él o asociados a la hojarasca), potencialmente capaces de reemplazar a las plantas adultas (Thompson y Grime 1979; Roberts 1981; Fenner 1985; Leck, Parker y Simpson 1989).

Simpson et al (1989) exponen que desde hace varios años algunos investigadores (entre ellos Darwin) han reconocido que la presencia de una reserva de semillas latentes confiere un potencial para la recuperación de las poblaciones después de una perturbación de la vegetación establecida. Así, el banco de semillas puede ser incorporado en modelos generales de sucesión vegetacional y de respuesta cíclica a las perturbaciones de los hábitats. Esto no quiere decir que un banco de semillas por sí sólo sea capaz de determinar la sucesión de algún lugar. Es necesario tomar en cuenta otros factores, como por ejemplo la frecuencia de "sitios seguros" que aporten las condiciones requeridas por una semilla en particular (Harper, 1977).

Desgraciadamente el estudio del banco de semillas ha sido una colección de trabajos aislados en los que se usan enfoques variados y que tienen diferentes objetivos, más que un programa de investigación

coordinado con metas, enfoques y fundamentos bien definidos (Venable, 1989).

El banco de semillas presenta una dinámica que incluye la participación de la lluvia de semillas. En una comunidad predomina la dispersión local, pero también ocurren y pueden tener una contribución mayor a la vegetación, entradas de fuentes de semillas distantes (Harper, op. cit.). Por otro lado, las pérdidas del banco de semillas resultan de: 1) respuestas fisiológicas controladas genéticamente por indicaciones ambientales (temperatura, luz, H₂, O₂, tensión, estímulos químicos), las cuales llevan a la germinación, 2) procesos principalmente de enterramiento profundo o redispersión, 3) interacción con animales y patógenos que llevan a la muerte, y, 4) senescencia o muerte fisiológica (Simpson et al., 1989). Estas entradas y salidas controlan la densidad de semillas, la composición de especies y la reserva genética del banco de semillas.

Para el caso de la germinación es importante analizar los mecanismos de latencia de las semillas que favorecen la sobrevivencia de plántulas donde y cuando las condiciones para su establecimiento sean adecuadas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1986). Con respecto a esto, el banco de semillas puede ser transitorio, con semillas que germinan antes del siguiente año a la dispersión, o persistente, con semillas que permanecen en el suelo por más de un año (Simpson et al., 1989). Para Grime (1980) cuando se comparan las plantas con flores con respecto al destino de las semillas se pueden reconocer dos grupos contrastantes: uno en el que la mayoría -si no es que todas las semillas- germina poco después de su liberación, y el otro en el que se incorporan a un banco de semillas en latencia (este banco se puede detectar en todo momento en el hábitat durante el año y pueden

representar una acumulación de muchos años). Los grupos corresponden a un banco transitorio y a uno permanente o persistente, respectivamente.

IV. Banco de semillas en dunas costeras

Se pueden encontrar bancos de semillas en varios hábitats: bosques tropicales, bosques templados, pastizales anuales, pastizales perennes, tierras cultivables, lugares abandonados, tierras inundables, etc. (Baker, 1989). La persistencia de un banco de semillas en suelos de dunas costeras ha sido estudiado por pocos investigadores quienes encontraron que era escaso o inexistente (Ehrenfeld, op. cit.). A continuación se reseña la información encontrada por varios autores:

- a) Mack (1976) encontró que en poblaciones de *Cerastium atrovirens* (especie anual) en Anglesey, Gran Bretaña, después de un periodo de germinación explosivo no quedaron remanentes de la población de semillas en el suelo.
- b) Watkinson (1978) estudiando *Vulpia fasciculata* (especie anual) demostró que las semillas o bien germinaron o fueron depredadas, eliminándose por completo del banco de semillas.
- c) Symonides (1978) encontró que el número de semillas en el suelo de una comunidad de un sistema de dunas fue más pequeño que el que se esperaría de acuerdo con la alta producción de semillas por parte de los individuos reproductivos. Esto parece deberse a que la arena y la escasa vegetación del sistema no pueden retener a las

semillas. Además, la combinación de las altas temperaturas del aire con la escasa cantidad de lluvia, aun los vientos debiles, arrastran los bancos de arena por completo a distancias considerables, y con ellos las semillas.

- d) Altamirano y Guevara (1982) mencionan que en los suelos arenosos de las dunas costeras cerca de Veracruz, encontraron un pequeño número de especies y de semillas almacenadas. Siete especies de perennes con distintas distribuciones y abundancias a lo largo del año produjeron una densidad promedio de 629 semillas m². La densidad es comparable con la de pantanos pero menor que la de otros ecosistemas herbáceos (Silvertown, 1982). La falta de reservorios de semillas para las especies anuales y la presencia de uno para las comunidades vegetales perennes, contrasta con la presencia de grandes bancos de semillas para especies de corta vida y pequeños para especies longevas (Barbour et al. 1987)
- e) Planisek y Pipen (1984) encontraron que el suelo del primer cordón de dunas del Lago Michigan virtualmente no tiene semillas, y los suelos de bosques de dunas tuvieron un reservorio muy pequeño (3 semillas por muestra de suelo en promedio).

El total de semillas en el estudio de Altamirano y Guevara (op. cit.) varió en forma notable, tanto entre fechas de muestreo como entre sitios. Se incrementó, coincidiendo con el periodo de fructificación (octubre) del 87% de las especies que ocupan las distintas zonas del sistema de dunas del lugar. Las cantidades de semillas fueron en aumento siguiendo la línea de barlovento, alcanzando su máximo en la cima. En los brazos fue mayor que en los extremos cercanos a la cima y menor en la parte posterior; la

explicación es que hay una fuerte influencia del viento en la distribución de las semillas, acumulándose desde las hondonadas hacia el borde de la cima. Además proponen que las semillas son arrastradas por el viento y se acumulan en depresiones del terreno o bajo la cobertura vegetal ya establecida, encontrando en este recorrido gran cantidad de microhábitats o sitios seguros para germinar.

Debido a la constante y alta perturbación de la zona, sería de esperarse grandes poblaciones de semillas en el suelo que permitiesen la ocupación de hábitats impredecibles para evitar la extinción local de poblaciones (Moore, 1981), pero no ocurre así, como ya fue observado por Mack (1976) en las dunas del oeste de Gran Bretaña (Anglesey), ocupadas por una mayoría de especies perennes rizomatosas y sólo algunas anuales. Tal vez el ambiente de dunas ofrece hábitats estables seguros y a salvo para germinar y por lo tanto no requieren contar con poblaciones persistentes de semillas en el suelo (Watkinson et al, 1979).

Cabe mencionar que el trabajo llevado a cabo por Altamirano y Guevara (op. cit.), se hizo en las dunas semimóviles y móviles del Morro de la Mancha, Veracruz, lugar donde también este trabajo de tesis se elaboró tomando como sitios de estudio pastizales y matorrales del sistema. Ellos sugieren que el conocimiento de las poblaciones de semillas, requiere de un muestreo más amplio durante varios ciclos anuales, que involucre las hondonadas húmedas y zona de matorrales, así como el estudio de los mecanismos de dispersión de las especies y de su germinación en condiciones naturales.

Ehrenfeld (1990) propone que si se usan los datos que se tienen de banco de semillas para predecir patrones, ellos sugerirían

que su tamaño puede incrementarse con la distancia a la playa, en tanto las especies herbáceas perennes se vayan incorporando a la flora a lo largo de un transecto sobre el sistema de dunas. También afirma que la escasez del banco de semillas en la flora de dunas probablemente refleja la inestabilidad del suelo: la continua acreción y erosión de la arena puede enterrar las semillas tan profundamente que impide que puedan emerger, o bien, removerlas completamente. Por lo tanto, los hábitats con movimiento interno del sustrato pueden seleccionar en contra de la evolución de mecanismos de latencia a largo plazo.

Así, pareciera ser cierto que en sistemas de dunas costeras no hay un banco de semillas en el suelo. Sin embargo, Zhang y Maun (1990) no comparten esta idea y proponen que el hecho de que en muchos estudios se haya estimado un escaso banco de semillas en el suelo en sistemas de dunas costeras, se puede deber a varias razones: dispersión irregular de las semillas, inestabilidad del sustrato, erosión o acreción de arena y/o técnicas inapropiadas de muestreo. Ellos encontraron que con un método artificial (colocando semillas en el suelo) algunas especies de dunas tienen el potencial de mantener un banco de semillas persistente, especialmente a mayores profundidades de enterramiento (más de 15 cm).

De los pocos estudios en los que se relaciona el banco de semillas con la regeneración de la vegetación en dunas costeras, se ha encontrado que después de alguna perturbación las especies que participan en la reposición de la vegetación pueden o no provenir del banco de semillas (González y Moreno-Casasola, 1982). Dependiendo de cual sea el ambiente perturbado, el tipo de regeneración es diferente: en hondonadas secas y zonas de pioneras la regeneración se da

principalmente por semillas, mientras que en hondonadas húmedas predomina la reproducción vegetativa.

Por otro lado, se ha encontrado que el banco de semillas de dunas costeras en sus diferentes ambientes no muestra el mismo gradiente sucesional encontrado en la vegetación establecida, lo cual se ha asociado con el régimen de perturbación característico de cada uno de los sitios (Pierce & Cowling, 1991).

DESCRIPCION Y LOCALIZACION DEL AREA DE ESTUDIO

Este estudio de banco de semillas se realizó en el sistema de dunas costeras de la zona de la Laguna de la Mancha en la Estación Ecológica del Morro de la Mancha, Ver. (Instituto de Ecología). La Estación se localiza en la planicie costera de sotavento que se extiende al suroeste del Golfo de México, en una porción casi recta comprendida de la punta de Villa Rica, al noroeste del puerto de Veracruz, hasta las estribaciones de la Sierra de San Martín Tuxtla (Moreno-Casasola, 1982). Se encuentra ubicada a los $96^{\circ}22'40''$ de longitud oeste y $19^{\circ}36'$ de latitud norte, a 30 kms, aproximadamente, al noroeste de Ciudad José Cardel en el Municipio de Actopan, Veracruz (Novelo, 1978). El mapa de ubicación puede observarse en la figura 2.

El clima de la región corresponde al tipo AW_2 , cálido subhúmedo con lluvias en verano y un P/T mayor de 55.3. La temperatura máxima extrema es de $34^{\circ}C$, la mínima extrema $16^{\circ}C$ y su media anual está entre 22 y 26° . La precipitación oscila entre 1200 y 1500 mm anuales (Gómez-Pompa et al., 1972).

Las dunas costeras están constituidas por grandes acumulaciones de arena cuya forma, tamaño y orientación son particulares para cada zona, de acuerdo a la dirección y velocidad del viento dominante y al tamaño de las partículas; así, las dunas costeras se pueden definir como una formación topográfica de origen eólico compuesta por granos depositado por el viento a partir de una fuente natural de arena (Moreno-Casasola, op. cit.). Sobre este sustrato se presenta un tipo de vegetación muy particular que se

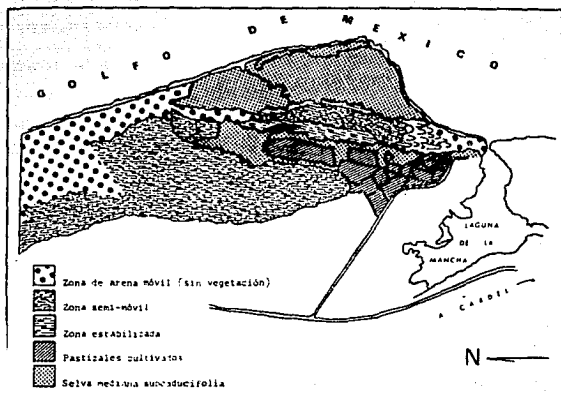


Figura 2.- Ubicación del sitio de estudio, mostrando la zonación que se presenta en el sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz.

distribuye de acuerdo a gradientes de factores físicos tales como humedad y movimiento de arena, principalmente (Moreno-Casasola, op.cit.)

El mosaico vegetacional que se encuentra en estas comunidades indica la existencia de una estrecha relación entre los parámetros físicos y el conjunto de especies presente (Moreno-Casasola et al., op. cit). Las condiciones físicas de la zona y la descripción de las agrupaciones de plantas que se dan en el sistema, se encuentran explicadas detalladamente en Moreno-Casasola (op. cit.) y Moreno-Casasola et al (op. cit.), respectivamente.

Las dunas de la región están cubiertas parcialmente por vegetación, presentando distinto grado de movilidad (Moreno-Casasola et al, op. cit.). Se pueden observar manchones de matorrales intercalados con la vegetación de dunas, los cuales tienen estructura y composición diferentes; algunos de ellos llegan a constituir una selva mediana subperennifolia (Novelo, 1978). El extremo norte se encuentra estabilizado y el extremo sur, tocando la Laguna de la Mancha, es móvil. En la zona estabilizada la topografía es menos irregular y la composición florística menos heterogénea. Aquí, el efecto del viento sobre la arena disminuye con lo cual no hay movimiento de dunas y la cobertura vegetal es casi continua; en esta zona se encuentran manchones de mayor tamaño con vegetación arbórea (selva) mezclada con pastizal (Moreno-Casasola, op. cit.). La zona semiestabilizada es semejante pero la cobertura vegetal se encuentra interrumpida por zonas de arena desnuda y la topografía y forma parabólica de las dunas son más marcadas.

Este estudio se lleve a cabo tanto en la zona semimevil como en la estabilizada, específicamente en los ambientes de pastizales, matorrales (abiertos y cerrados en cuanto a cobertura vegetal) y en selva. De acuerdo con Moreno-Casasola et al (op. cit.) los matorrales se establecen en las zonas más planas y son muy diversos desarrollándose a partir de las hondonadas húmedas, a las que, poco a poco, van llegando especies arbustivas y arbóreas. Estos matorrales presentan muchas especies con distribución amplia y pocas con una distribución restringida. Los matorrales forman manchones de vegetación rodeados por pastizales.

Esto es importante (sobre todo en el caso de los árboles), ya que hay lugares con una riqueza alta y estructura compleja, bastante similares a la selva presente en la zona. Especies como *Enterolobium cyclocarpum*, *Nectandra loeseneri*, *Cedrela odorata*, *Bursera simaruba*, y *Coccoloba barbadensis*, son componentes importantes de la selva. En matorrales de altura mediana no muy ricos, estas especies estuvieron representadas, indicando una cierta tendencia hacia comunidades de mayor complejidad estructural y de riqueza. Por otro lado, la especies más ampliamente distribuidas y comunes entre los matorrales fueron *Opuntia stricta* y *Randia laetevirens*, dos arbustos (uno suculento y el otro espinoso).

Es necesario hacer la aclaración de que aunque el trabajo de banco de semillas se llevó a cabo en pastizales, matorrales y en selva, son los los dos primeros tipos de ambientes los que son el objeto de estudio más importante del mismo, ya que representan etapas sucesionales intermedias en las dunas del sistema. Sin embargo, se incluyó a la selva para poder tener un marco de referencia con etapas

posteriores en la dinámica sucesional del sistema. Al mismo tiempo, los matorrales son una fase muy importante de esta dinámica, ya que algunas de sus especies (probablemente *Diphyssa robinoides* y *Randia laetevirens*), actúan como especies nucleadoras, permitiendo la entrada de nuevas especies a los matorrales, enriqueciéndolos y facilitando la sucesión.

HIPOTESIS

Para las dunas del Morro de la Mancha, Veracruz, sólo se ha hecho un estudio (Altamirano y Guevara, op. cit.) sobre banco de semillas, el cual incluyó únicamente la zona móvil del sistema, muestreando dos dunas a lo largo de un año (en cuatro ocasiones). En este trabajo se menciona que se requiere de un muestreo más amplio durante varios ciclos anuales (incluyendo la zona estabilizada) para conocer a las poblaciones de semillas que pueden formar un banco de semillas. De tal manera, se realizó este trabajo en el cual se incluyeron varios ambientes de la zona estabilizada.

Se plantearon tres hipótesis para tratar de explicar el banco de semillas en las dunas del Morro:

- 1) La estructura, composición y dinámica de las comunidades vegetales localizadas en la zona estabilizada del sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha, Ver., (como lo son pastizales y matorrales) permiten la formación de un banco de semillas en ellas.
- 2) Debido a la existencia de un mosaico de vegetación en las dunas costeras, será de esperarse un flujo de semillas entre los diferentes manchones, lo que influirá en el banco de semillas de cada uno de ellos.

3) Existirán diferencias tanto cuantitativas como cualitativas entre los bancos de semillas de pastizales y matorrales, ya que presentan características físicas y biológicas muy particulares que influyen en la dinámica de las semillas almacenadas en el suelo.

METODOLOGIA

El método utilizada para evaluar el banco de semillas fue por germinación. No se llevó a cabo un conteo directo de semillas dado el alto número de muestras obtenidas. Antes de iniciar el estudio se hizo una prueba piloto en diciembre de 1989 con la finalidad evaluar el almacenamiento de semillas en el suelo de las dunas del Morro, y tomarlo como referencia para el estudio anual planteado. Se tomaron 24 muestras de suelo (de 20X20 cm a 5 cm de profundidad). 12 de un matorral y 12 de un pastizal; la mitad de ellas se dejó para que germinaran en un vivero de la estación y la otra en el invernadero de la Facultad de Ciencias (UNAM). En el primer caso, al cabo de un mes, se obtuvieron 46 plántulas de la especie *Iresine calosia*. En el invernadero germinaron 31 plántulas de la misma especie. De esta manera, aunque germinaron menos plántulas en el invernadero, se decidió mantener las muestras en este lugar con fines prácticos (mayor frecuencia de observación).

El muestreo consistió en cuatro colectas a lo largo de 1990 en el sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz. Se tomaron muestras de suelo en cuatro ocasiones, para tener representada la estacionalidad de la zona (figura 3). Los meses en los que se colectaron las muestras fueron: enero (época de nortes), abril (secas), julio (principios de lluvias) y octubre (finales de lluvias).

Se seleccionaron cuatro tipos de ambientes para estudiar el banco de semillas: pastizal, matorral abierto (con un dosel abierto y pobre en especies), con presencia de la leguminosa *Diphysa robinoides*, matorral cerrado (con un dosel cerrado y rico en

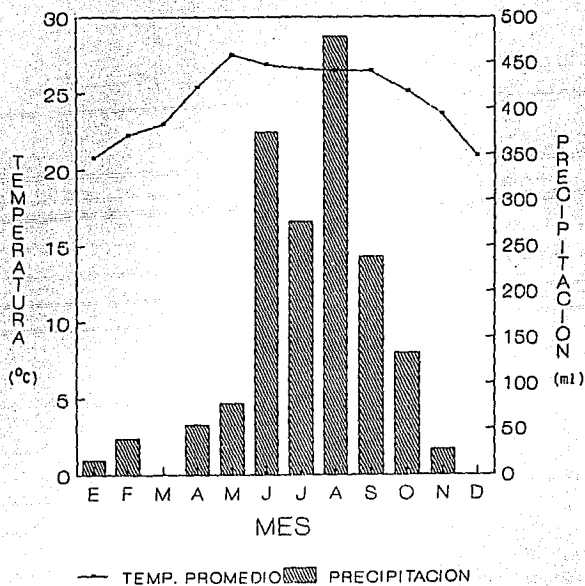


Figura 3.- Climograma de 1990 de la Estación Biológica del Morro de la Mancha, Veracruz.

especies). y selva; tales ambientes fueron estudiados, partiendo de la idea de que cada uno representa una diferente fase sucesional dentro del sistema de dunas de éste lugar (ver introducción). Se trabajó en dos sitios para cada ambiente, de tal manera que se tuvieron ocho sitios bajo estudio. Cabe mencionar que se incluyó la selva porque representa el último estadio sucesional dentro de la dinámica que se da en el lugar, y así poder comparar los resultados con los de los demás ambientes. La figura 4 representa la localización de cada uno de los ambientes estudiados así como las distancias aproximadas entre ellos; esto ilustra el tipo de vecindades entre los sitios, así como sus cercanías.

En los tres primeros ambientes se delimitó el Área tomando en cuenta la composición florística, la estructura y la cobertura vegetal, de tal manera que se tuvieron 4 puntos y se formó un rectángulo. Los rectángulos se cuadrícularon con el fin de tener cuadros más pequeños en los que se llevaría a cabo el muestreo. El número de cuadros por ambiente varió entre 15 y 35 y sus dimensiones fueron de 2m X 3m. Del total de cuadros se muestrearon 12 de ellos al azar.

Se acordó muestrear en las esquinas o lados contrarios diferentes en las 4 colectas, para no tomar muestras en el mismo lugar, y así seguir el comportamiento espacio-temporal del banco de semillas. De cada cuadro se tomaron 2 submuestras y se mezclaron; cada submuestra fue de 20 X 20 cm con una profundidad de 5 cm y se introdujeron en bolsas de plástico negras. Así, cada submuestra tuvo un volúmen de 2,000 cm³ y cada muestra 4,000 cm³.

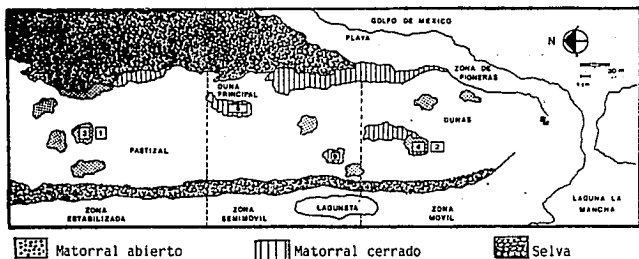


Figura 4.- Mapa de vecindades entre los sitios de estudio: 1= pastizal 1, 2= pastizal 2, 3= matorral abierto 1, 4= matorral abierto 2, 5= matorral cerrado 1, 6= matorral cerrado 2. (Dibujo realizado por Irma Acosta).

El muestreo que se sigue en la selva fue a lo largo de dos transectos dentro de la misma; cada transecto fue de 12 m. y la unidad de muestreo fue de 1m, es decir, de metro en metro se tomaron las muestras (cada una de 4,000cm³) hasta tener un total de 12. En cada colecta se muestreaba en diferentes lados dentro de cada metro.

Se obtuvieron 96 muestras por colecta y 384 en todo el estudio (el número de muestras tomadas estuvo en función del tiempo disponible con el que contó el estudio, ya que un número mayor de ellas hubiese implicado un mayor esfuerzo y tiempo dedicados, además de que se contó con un espacio limitado dentro del invernadero.). Una vez tomadas las muestras, se transportaron al invernadero de la Facultad de Ciencias (UNAM) y colocaron en charolas de plástico que fueron cubiertas con plástico transparente para evitar contaminación de las muestras (semillas ajenas al banco de semillas del lugar de estudio) así como para evitar la evaporación excesiva. Se utilizó un sustrato de arena-vermiculita para mantener la humedad de las muestras el cual estaba separado de ellas por un pedazo de tela de organza, el cual servía como aislador.

Las muestras se regaron semanalmente. Cabe mencionar que se tuvieron charolas descubiertas que contenían arena esterilizada para registrar la germinación de semillas contaminantes y así la presencia de plántulas no pertenecientes al banco de semillas.

Cuando se observó que habían germinado semillas dentro de las charolas, se registró el número de plántulas por especie en cada una de ellas y se extrajeron. Después de esto, se removió el suelo arenoso y se volvió a dejar en condiciones de que nuevas semillas

podieran germinar. En algunos casos existieron plántulas que pudieron ser identificadas rápidamente, pero cuando esto no era posible, se les asignaba un número y se les transplantaba a vasos de plástico para que crecieran y pudieran ser identificadas posteriormente.

Para la identificación de las especies se hicieron consultas con taxónomos vegetales al igual de que se hizo uso de colecciones y fotografías de plántulas de las dunas costeras en estudio.

Se registró mensualmente la fenología (fructificación) y grado de cobertura en los ambientes para conocer las especies que pudieran estar aportando semillas y/o frutos al banco de semillas, así como para poder distinguir a las especies de un banco transitorio de las de uno persistente (incluyendo todo el gradiente que se da entre ambos tipos de bancos).

Los resultados se analizaron desde un punto de vista cuantitativo y otro cualitativo. En el primero se incluyeron aquellos datos a los cuales fue posible hacerles un análisis estadístico u obtenerles variables matemáticas. Aquí se contempló lo siguiente: abundancia (número de plántulas), riqueza (número de especies), índices de similitud, índices de agregación y relación entre número de especies y número de plántulas.

El otro tipo de resultados, los cualitativos, incluyó datos en los que se obtuvieron proporciones o porcentajes involucrando biología de las especies. Aquí se contempló: permanencia temporal y espacial, especies alóctonas-autóctonas, especies monocotiledóneas y dicotiledóneas, formas de crecimiento y fenología.

Ademas, el analisis de los resultados se hizo desde dos escalas: la espacial y la temporal; esto es porque se muestrearon los mismos ocho ambientes en cuatro épocas.

En el caso de la abundancia y de la riqueza el análisis estadístico que se hizo fue mediante MANOVAs (análisis de varianza multifactorial); se analizaron dos factores: el tiempo (muestras) y el espacio (ambientes). Esos análisis se hicieron usando el paquete estadístico STATGRAPHICS.

Debido a que los datos que se tomaron fueron conteos de plantas o de especies (es decir variables discretas) fue necesario hacerles una transformación logarítmica para poderles aplicar una estadística paramétrica (Zar 1984; Steel y Torrie, 1980). Para la abundancia se consideraron dos análisis: uno incluyendo a todas las especies y otro en el que se excluyó a la especie dominante.

RESULTADOS

I. Aspectos cuantitativos

a. Abundancia

El número total de semillas que germinaron en las muestras de suelo fue de 13207 (859.77 semillas/m²). De estas, 2554 (665.10 semillas/m²) pertenecieron al muestreo 1, época de nortes, 3791 (986.98m²) al muestreo 2, época de secas, 3480 (906.25/m²) al muestreo 3, época de inicio de lluvias y 3382 (880.73/m²) al muestreo 4, fin de la época de lluvias. Calculando porcentajes se tendría 19%, 29%, 26% y 26% respectivamente.

A partir también del total de plántulas, se calcularon las densidades de semillas de cada ambiente, esto se puede observar en la tabla 1. Para comparar abundancias y riquezas en el espacio y en el tiempo se utilizaron MANOVAs bifactoriales.

En la tabla 2 se encuentra la lista de las especies encontradas en las zonas de estudio, además se incluye la familia y la forma de crecimiento. También se señala qué especies se encuentran formando parte de la vegetación en pie en las dunas y cuales no. La lista sólo presenta aquellas especies identificadas a nivel especie, género o familia (un total de 45), ya que al resto (38) no se les pudo identificar.

Tabla 1.- Densidad de plántulas (número de plántulas/m²) promedio en los ocho ambientes en cada una de las épocas de muestreo. Los valores entre paréntesis indican los errores estándares.

EPOCA/AMBIENTE	P1	P2	MA1	MA2	MC1	MC2	S1	S2	TOT.
Nortes	81 (22)	156 (28)	512 (210)	242 (55)	3612 (430)	87 (22)	60 (21)	569 (119)	665 (130)
Secas	77 (31)	275 (27)	498 (109)	423 (58)	5065 (744)	185 (67)	129 (22)	1244 (82)	987 (186)
Inicio de lluvias	150 (74)	233 (30)	485 (167)	317 (74)	4938 (664)	110 (24)	94 (23)	923 (105)	906 (180)
Lluvias	94 (28)	317 (27)	294 (83)	385 (65)	4781 (622)	196 (65)	79 (18)	900 (142)	881 (172)
Total	100 (21)	245 (16)	447 (74)	342 (32)	4599 (314)	145 (25)	91 (11)	909 (65)	880 (172)

NOTA: La simbología para cada ambiente se seguirá utilizando a lo largo de los resultados. El significado es el siguiente:

- P1= pastizal 1
- P2= pastizal 2
- MA1= matorral abierto 1
- MA2= matorral abierto 2
- MC1= matorral cerrado 1
- MC2= matorral cerrado 2
- S1= selva 1
- S2= selva 2

Tabla 2.- Lista de especies identificadas (a nivel especie, género o familia) presentes en el banco de semillas. El * indica las especies que forman parte de la vegetación propia de las dunas del lugar. También se indica la familia y la forma de crecimiento para cada especie.

ESPECIE	FAMILIA	FORMA CREC.
* <i>Amaranthus hibridus</i> Powellii	Amaranthaceae	Herbácea
<i>Aster subulatus</i> Michx.	Compositae	Herbácea
* <i>Bideas pilosa</i> H.S.K.	Compositae	Herbácea
* <i>Caldoscolus taxanus</i> (Nutt. Arg.) Snull.	Euphorbiaceae	Herbácea
* <i>Comelina</i> aff. <i>erecta</i> L.	Comeliaceae	Herbácea
* <i>Chamaecrista chamaecristoides</i> (Collad) I. & B.	Leguminosae	Arbustiva
<i>Dioscorea</i> sp.	Dioscoreaceae	Herbácea
* <i>Diphysa robinoides</i> Benth.	Leguminosae	Herbácea
<i>Eclipta prostrata</i> L.	Compositae	Herbácea
<i>Elytraria imbricata</i> (Vahl) Pers. syn.	Acanthaceae	Herbácea
* <i>Vicus</i> sp.	Moraceae	Árborea
* <i>Guzmania ulmifolia</i> Lam. Encycl.	Sterculiaceae	Árborea
<i>Heliotropium angiosperum</i> Murray	Boraginaceae	Herbácea
* <i>Indigofera</i> sp.	Leguminosae	Arbustiva
* <i>Iresine celosia</i> L.	Amaranthaceae	Herbácea
* <i>Macroptilium atropurpureum</i> (DC.) Urban	Leguminosae	Herbácea
* <i>Matatella pringlei</i> A. Gray	Asclepiadiaceae	Herbácea
* <i>Muntingia calabura</i> L.	Elaeocarpaceae	Árborea
<i>Nana biflora</i> (Choisy) Kuntze	Hydrophyllaceae	Herbácea
* <i>Palaeofixis lindesii</i> Gray	Compositae	Herbácea
* <i>Phyla nodiflora</i> (L.) Greene	Verbenaceae	Herbácea
* <i>Porophyllum annularium</i> D. C.	Compositae	Herbácea
<i>Portulaca oleraceae</i> L.	Portulacaceae	Herbácea
* <i>Pseudoconyza viscosa</i> (Will.) D'Arcy	Compositae	Herbácea
* <i>Randia laetevirens</i> Standl	Eubiaceae	Arbustiva
* <i>Schizachyrium scoparium</i> Michx. var. <i>littoralis</i> (Nash) Hitchc.	Graminae	Herbácea
<i>Senecio salignus</i> D. C.	Compositae	Herbácea
<i>Solanum houstonii</i> DuRoi. Hist. Solan.	Solanaceae	?
<i>Solanum</i> sp.	Solanaceae	Herbácea
<i>Solanum</i> sp.	Solanaceae	Herbácea
* <i>Ternstroemia ulmifolia</i> L.	Ternstroemiaceae	Arbustiva
Especie 1	Cactaceae	Herbácea
Especie 2	Convolvulaceae	Herbácea
Especie 3	Leguminosae	?
Especie 4	Leguminosae	?
Especie 5	Moraceae	?
Especie 6	Eubiaceae	?
Especie 7	Scrophulariaceae	?
Especie 8	Graminae	Herbácea (G)
Especie 9	Graminae	Herbácea (G)
Especie 10	Graminae	Herbácea (G)
Especie 11	Graminae	Herbácea (G)
Especie 12	Graminae	Herbácea (G)
Especie 13	Graminae	Herbácea (G)
Especie 14	Graminae	Herbácea (G)

Las figuras 5, 6 y 7 muestran las abundancias para cada época y para cada ambiente incluyendo a la especie dominante (*Pseudoconyza viscosa*) y excluyéndola.

a1. Abundancia incluyendo a todas las especies

El análisis estadístico no mostró efecto de la interacción ($P > 0.05$) entre los muestreos y los ambientes. Los resultados de la MANOVA se encuentran en la tabla 3. También se incluye el análisis de rango múltiple para cada uno de los factores.

El muestreo que fue diferente significativamente ($P < 0.01$) del resto fue el de la época de nortes, mientras que los otros tres muestreos no difirieron en cuanto al número de plántulas. En cuanto a la variación espacial, los ambientes más diferentes significativamente ($P < 0.01$) fueron el pastizal 1 y el matorral cerrado 1. Los ambientes que no tuvieron diferencias significativas se agruparon en dos grupos: por un lado el pastizal 1, la selva 1 y el matorral cerrado 1, y por el otro el pastizal 2, el matorral abierto 1 y el matorral abierto 2.

a2. Abundancia excluyendo a la especie dominante

El análisis estadístico presentó un efecto de la interacción entre los muestreos y los ambientes ($P < 0.01$). Los resultados de la MANOVA se encuentran en la tabla 4. También se da el análisis de rango múltiple para cada uno de los factores.

Las variaciones temporales y espaciales fueron las mismas que cuando se incluyó a *Pseudoconyza viscosa*, sólo que en este caso se agruparon los ambientes matorral cerrado 1 y la selva 2.

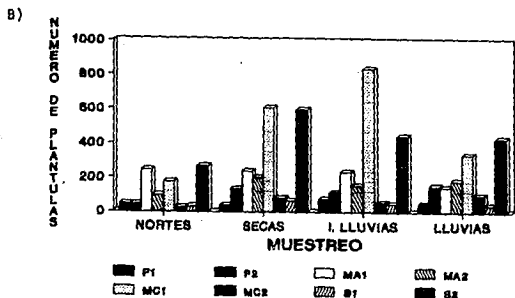
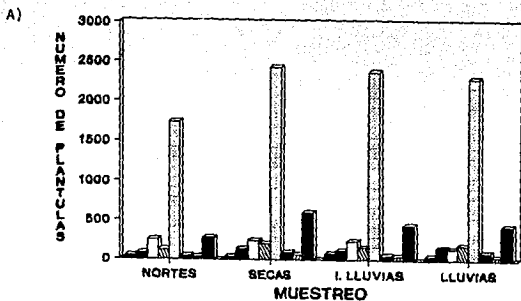


Figura 5.- Abundancia (número de plántulas) espacial en cada uno de los muestreos. En A) se tomaron en cuenta a todas las especies y en B) se excluyó a la especie dominante.

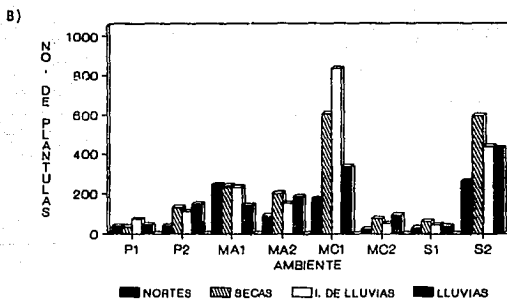
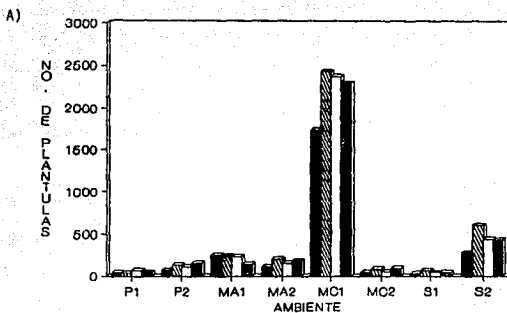


Figura 6.- Abundancia (número de plántula) temporal en cada uno de los ambientes. En A) se tomaron en cuenta a todas las especies y en B) se excluyó a la especie dominante.

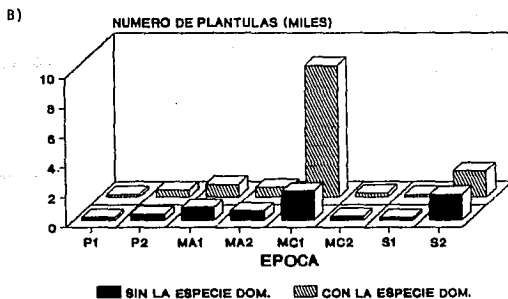
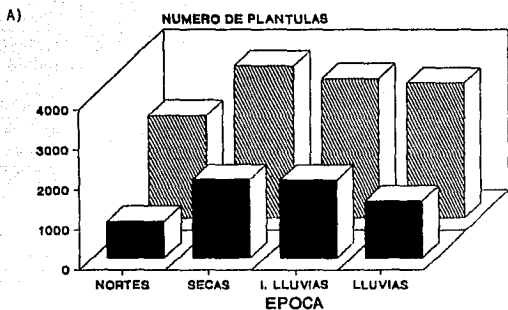


Figura 7.- Abundancias totales espaciales y temporales para cada ambiente y para cada época respectivamente. A) comparación temporal con y sin la especie dominante y B) comparación espacial con y sin la especie dominante.

Tabla 3.- Análisis estadístico para la abundancia incluyendo a la especie dominante. A) Tabla de MANOVA; G.L.= grados de libertad, F= valor del estadístico F y N.S.= nivel de significancia. B) Tabla de rangos múltiples de Tukey para las épocas. C) Tabla de rangos múltiples de Tukey para los ambientes. Gpos. Homog.= grupos homogéneos.

A)

FTE. VARIACION	G. L.	F	N. S.
Efectos Princ.	10	107.113	0.0000
épocas	3	9.154	0.0000
ambientes	7	149.096	0.0000
interacción	21	1.020	0.4875

B)

Época	Promedio	Gpos. Homog.
nortes	2.17	•
i.lluvias	2.52	•
f.lluvias	2.52	•
secas	2.70	•

C)

Ambiente	Promedio	Gpos. Homog.
P1.	1.22	•
S1	1.31	•
MC2	1.57	•
P2	2.29	•
MA1	2.44	•
MA2	2.50	•
S2	3.42	•
MC1	5.07	•

Tabla 4.- Análisis estadístico para la abundancia excluyendo a la especie dominante. A) Tabla de MANOVA: G.L.= grados de libertad, F= valor des estadístico F y N.S.= nivel de significancia. B) Tabla de rangos múltiples de Tukey para las épocas. C) Tabla de rangos múltiples de Tukey para los ambientes. Gpos. Homog.= grupos homogéneos.

A)

FTE. VARIACION	G. L.	F	N. S.
Efectos Princ.	10	47.362	0.0000
épocas	3	19.271	0.0000
ambientes	7	59.401	0.0000
Interacción	21	2.122	0.0031

B)

Epoca	Promedio	Gpos. Homog.
nortes	1.71	.
f.lluvias	2.25	.
l.lluvias	2.39	.
secas	2.47	.

C)

Ambiente	Promedio	Gpos. Homog.
P1	1.22	.
S1	1.31	.
MC2	1.42	.
P2	2.12	.
MA1	2.44	.
MA2	2.44	.
MC1	3.21	.
S2	3.47	.

b. Riqueza

Las figuras 8 y 9 muestran el número de especies para cada época y para cada ambiente, de una manera parcial y otra total.

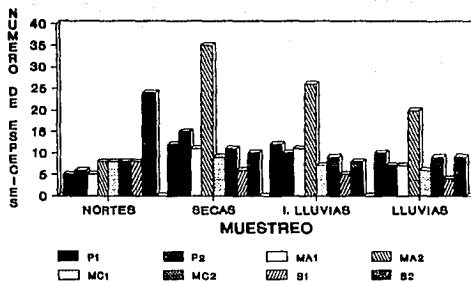
El análisis estadístico no presentó un efecto de la interacción entre los muestreos y los ambientes ($P > 0.05$). Los resultados de la MANOVA se encuentran en la tabla 5. Se anexa el análisis de rango múltiple para cada uno de los factores.

Las variaciones temporales mostraron que las épocas que tuvieron más diferencias significativas ($P < 0.01$) fueron nortes y secas. Las dos épocas de lluvias no fueron diferentes. En cuanto a la variación espacial, los ambientes más diferentes significativamente ($P < 0.01$) fueron el pastizal 1 y la selva 2, mientras que los que no difirieron se agruparon en dos grupos: pastizal 1, matorral abierto 1 y la selva 1 por un lado y por el otro el matorral abierto 1, la selva 1 y el matorral cerrado 2.

c. Abundancia y riqueza acumulativas

Para determinar que época fue la que aportó mayor número de semillas al banco de semillas se calcularon tanto abundancia como riqueza acumulativas. El incremento en abundancia de una época a otra permaneció constante, es decir que aproximadamente se encontró el mismo número de plántulas en los 4 muestreos (figura 10). La riqueza, por el contrario, tuvo su mayor incremento entre la época de nortes y la de secas, ya que después el número de especies nuevas permaneció más o menos constante.

A)



B)

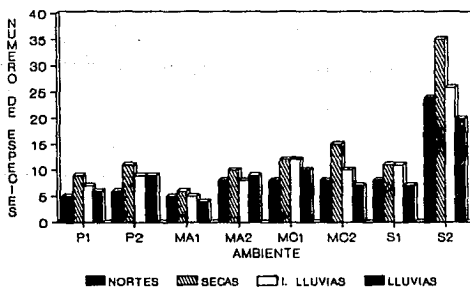


Figura 8.- Riqueza (número de especies) espacial y temporal para cada época y cada ambiente respectivamente. En A) se comparan los ambientes y en B) las épocas.

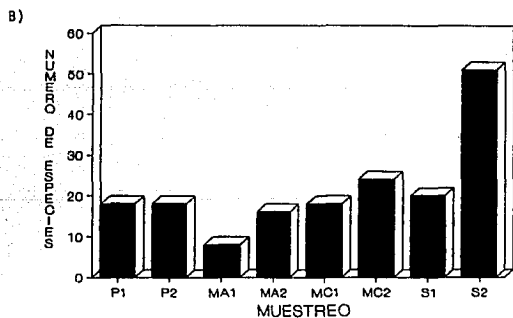
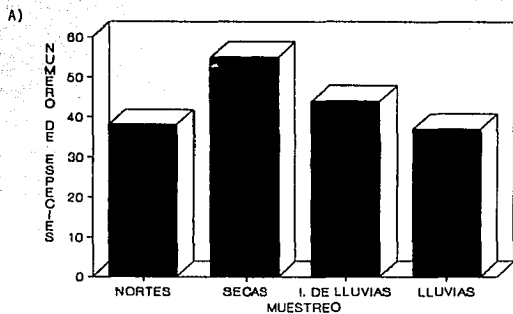


Figura 9.- Riqueza total temporal y espacial. En A) se compara el número de especies registradas en cada época y en B) el número de especies registradas en cada ambiente.

Tabla 5.- Análisis estadístico para la riqueza. A) Tabla de MANOVA; G.L.= grados de libertad, F= valor del estadístico F y N.S.= nivel de significancia. B) Tabla de rangos múltiples de Tukey para las épocas. C) Tabla de rangos múltiples de Tukey para los ambientes. Gpos. Homog. = grupos homogéneos.

A)

FTE. VARIACION	G. L.	F	N. S.
Efectos Princ.	10	64.387	0.0000
épocas	3	16.830	0.0000
ambientes	7	84.768	0.0000
interacción	21	0.980	0.4879

B)

Época	Promedio	Gpos. Homog.
secas	1.13	.
f.lluvias	1.28	.
i.lluvias	1.33	.
nortes	1.50	.

C)

Ambiente	Promedio	Gpos. Homog.
P1	0.80	.
MA1	0.90	..
S1	0.95	..
MC2	1.06	.
P2	1.36	.
MA2	1.50	..
MC1	1.65	.
S2	2.24	.

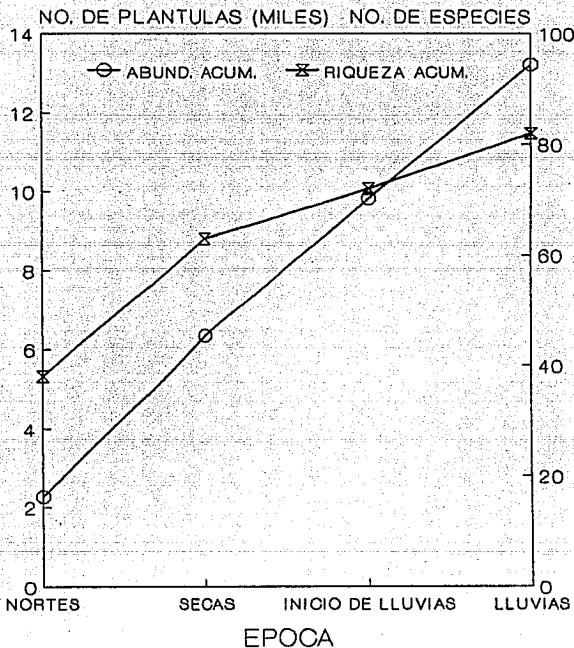


Figura 10.- Abundancia y riqueza acumulativas para el periodo anual de estudio. El número total de plántulas fue de 13,207 y el de especies de 82. El eje vertical izquierdo indica la abundancia (número de plántulas) y el derecho la riqueza (número de especies).

Así, se podría decir que en el período de enero a abril es cuando se tiene representada la mayoría de las especies en el banco de semillas en la zona estabilizada de las dunas. Esto significa que aunque se tiene aproximadamente la misma cantidad de plántulas en cada uno de los muestreos, las especies son más variables en ese período, ya que aquí es donde se obtuvo la máxima riqueza de especies.

d. Indices de similitud

Se calcularon índices de similitud para determinar la semejanza en cuanto a presencia de especies compartidas entre ambientes. De los dos índices de similitud más comunes, el de Jaccard (1912) y el de Sørensen (1948), se escogió este último ya que es el más ampliamente aplicado para estudios de comunidades (Muller-Dombois & Ellenberg, 1974). Además hablando en términos de probabilidad estadística, el de Sørensen es matemáticamente más satisfactorio ya que compara la presencia de especies compartidas observadas con las teóricamente posibles. Su cálculo se hizo a partir de la siguiente fórmula:

$$I.S. = \frac{2C}{A + B} \quad (100)$$

A + B

Las variables de esta expresión son los siguientes: C=número de especies compartidas entre un evento y otro, A=número de especies exclusivas del primer evento y B=número de especies exclusivas del segundo evento. La expresión está dada en porcentaje.

d1. En el espacio

En la época de nortes (muestreo 1) los ambientes que más se parecieron fueron el matorral abierto 2 y el matorral cerrado 1 y el pastizal 2 con el matorral abierto 2. Por el contrario, la selva 1 no se pareció a ningún ambiente excepto a la selva 2 (figura 11 A).

En la época de secas los pastizales fueron los que presentaron el mayor índice de similitud (60%) y le siguieron los ambientes matorral abierto 2 y matorral cerrado 1 con un 54%. Los ambientes que no tuvieron ninguna especie compartida fueron el pastizal 1 con el matorral abierto 1 y el mismo pastizal con la selva 1. La figura 11A muestra estos valores más los del resto de los ambientes.

La figura 11B muestra que en la época de inicio de lluvias se registró una similitud del 75% entre los 2 pastizales y una del 64% entre los matorrales cerrados. Los valores más bajos correspondieron a la selva 2-pastizal 1 y selva 2-pastizal 2 con un 12% y un 11% respectivamente.

En la época de lluvias el pastizal 2 y el matorral abierto 2 tuvieron la similitud más alta (89%), aunque los pastizales se parecieron, un 53%. La selva 1 no comparte ninguna especie con tres ambientes (ambos pastizales y el matorral abierto 2) por lo que tiene un valor de 0% en cuanto a similitud. El resto de los valores pueden observarse en la figura 11B.

A)

		M U E S T R E O 1							
		P1	P2	MA1	MA2	MC1	MC2	S1	S2
M U E S T R E O	P1	-	84%	80%	10%	10%	91%	0%	7%
	P2	60%	-	10%	67%	29%	49%	0%	10%
	MA1	0%	12%	-	40%	40%	40%	0%	21%
	MA2	8%	8%	8%	-	0%	8%	0%	8%
	MC1	10%	8%	44%	64%	-	80%	0%	20%
	MC2	20%	8%	20%	40%	52%	-	12%	20%
	S1	0%	0%	47%	10%	52%	31%	-	30%
	S2	0%	0%	20%	10%	20%	80%	80%	-

B)

		M U E S T R E O 2							
		P1	P2	MA1	MA2	MC1	MC2	S1	S2
M U E S T R E O	P1	-	76%	80%	40%	8%	47%	22%	12%
	P2	68%	-	20%	47%	20%	32%	20%	11%
	MA1	20%	31%	-	40%	80%	40%	20%	10%
	MA2	40%	80%	31%	-	60%	44%	32%	10%
	MC1	12%	32%	20%	42%	-	84%	62%	20%
	MC2	31%	80%	30%	30%	44%	-	37%	22%
	S1	0%	0%	18%	0%	24%	14%	-	80%
	S2	10%	21%	17%	21%	27%	22%	44%	-

C)

TOTAL

	P1	P2	MA1	MA2	MC1	MC2	S1	S2
P1	-	72%	38%	59%	39%	48%	21%	23%
P2	-	-	31%	59%	33%	38%	16%	20%
MA1	-	-	-	42%	38%	38%	29%	20%
MA2	-	-	-	-	41%	35%	17%	21%
MC1	-	-	-	-	-	48%	47%	29%
MC2	-	-	-	-	-	-	36%	35%
S1	-	-	-	-	-	-	-	45%
S2	-	-	-	-	-	-	-	-

Figura 11.- Índices de similitud de Sørensen de las especies del banco de semillas entre ambientes. A) valores para el muestreo 1 (época de nortes) y muestreo 2 (época de secas). B) valores para el muestreo 3 (época de inicio de lluvias) y muestreo 4 (época de lluvias). C) valores totales para cada ambiente. Los valores del muestreo 1 y 3 se encuentran en el ángulo superior derecho del cuadro y los del muestreo 2 y 4 en el inferior izquierdo.

d2. Total en el espacio

Tomando en cuenta la riqueza total de cada ambiente en los cuatro muestreos (figura 11C) se encontró que los pastizales fueron los ambientes más parecidos llegando a registrar un valor del 72% en el índice de similitud de Sørensen. Otros ambientes que se parecieron más del 50% fueron el matorral abierto 2 con el pastizal 1 y el mismo matorral con el otro pastizal (en ambos casos con un 59%). En contraste, los valores más bajos (un 16% y 17%) correspondieron a la selva 1 con el pastizal 2 y con el matorral abierto 2.

e. Índices de agregación

Los índices de agregación se calcularon por medio de la siguiente fórmula estadística:

$$I.A. = \frac{s^2}{\bar{x}}$$

donde s^2 es la varianza de la muestra, y \bar{x} es la media de la misma muestra. Estos índices permiten conocer el arreglo espacial de los individuos (en este caso las plántulas). Si el valor obtenido es mayor de 0.1872 y menor de 1.8128 el arreglo es aleatorio, mientras que si es mayor de 1.8128 es agregado (Ravínovich, 1982).

e1. En cada época en el espacio

En la época de nortes se obtuvieron índices de agregación mayores a 1 (fluctuando entre 2.45-41.18), lo que significa que las

semillas se encontraron distribuidas de una manera agregada. El matorral abierto 1 presentó la mayor agregación, mientras que el pastizal 2 fue menos agregado (figura 12A).

En secas sólo el pastizal 2 registró un índice de 1.31, por lo tanto una distribución espacial aleatoria de las semillas en el suelo, y el resto de los ambientes presentaron distribuciones espaciales agregadas. Fue el matorral cerrado 1 el que presentó el mayor valor de índice de agregación (52.43).

En el tercer muestreo, época de inicio de lluvias, se registraron sólo valores mayores a 1, y así distribuciones agregadas en el espacio, correspondiendo los valores extremos al pastizal 2 (1.84%) y al matorral cerrado 1 (42.80).

En el último muestreo, época de lluvias, al igual que en la época de secas, fue el pastizal 2 el único ambiente que registró una distribución de plántulas aleatoria (1.12), a diferencia de los demás ambientes que tuvieron una distribución agregada.

e2. En cada ambiente en el tiempo

El pastizal 1 registró distribuciones de plántulas agregadas en todos los muestreos. El pastizal 2 por el contrario, en dos épocas registró distribución agregada y las otras dos aleatoria. El resto de los ambientes sólo registraron distribuciones agregadas de plántulas (figura 12A).

A)

AMBIENTE MUESTREO	P1	P2	MA1	MA2	MC1	MC2	S1	S2
NORTES	2.8	2.5	41.1	5.9	24.6	2.6	3.4	12.0
SECAS	5.9	1.3	11.6	3.8	52.4	11.7	1.8	2.6
I. LLUVIAS	17.3	1.8	27.5	8.3	42.8	2.6	2.7	5.8
LLUVIAS	4.0	1.1	11.1	5.3	38.9	10.5	10.5	10.7

B)

MUESTREO O AMBIENTE	IND. DE AGREGACION
NORTES	98.3
SECAS	135.0
I. DE LLUVIAS	136.0
LLUVIAS	129.2
P1	8.9
P2	2.0
MA1	23.5
MA2	5.9
MC1	41.2
MC2	8.3
S1	2.5
S2	9.0

Figura 12.- Valores de Indices de agregación (s^2/\bar{x}). En A) se tienen datos para cada ambiente en cada una de las épocas y en B) datos totales para cada una de las épocas y de los ambientes.

e3. Total en cada época y en cada ambiente

El tamaño de muestra fue de 96 y de 48 para el análisis del tipo de distribución total en el tiempo y en el espacio, respectivamente. En ambos casos los valores de los índices de agregación fueron mayores a 1 (figura 12B), lo que indica que las semillas se encuentran distribuidas en el tiempo y en el espacio de una forma agregada. En el tiempo es cuando se tienen los más altos valores, siendo la época de inicio de lluvias la que presentó el mayor índice de agregación (136.64). Espacialmente, también se tienen únicamente distribuciones agregadas correspondiendo el valor más alto al matorral cerrado 1 (41.22).

Los valores de índices de agregación son altos, porque en ocasiones algunas muestras no presentaron ninguna plántula, pero en otras existieron hasta más de 100.

f. Relación de número de especies-número de individuos

En todas la épocas (figura 13) se registró un mismo patrón al relacionar el número de especies con el número de individuos, ya que se presentó un gran número de especies con un pequeño número de plántulas, y por el contrario un pequeño número de especies con un gran número de plántulas.

Este patrón también se encontró al hacer el análisis incluyendo a todos los ambientes (figura 13E) en cada muestreo. Es necesario hacer la aclaración de que se manejó una escala logarítmica en el número de las plántulas, porque si se manejaban otras, en

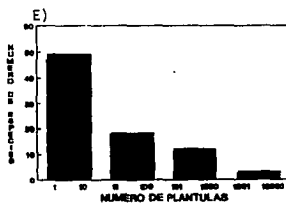
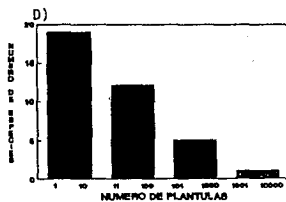
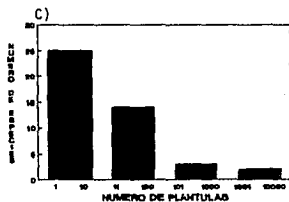
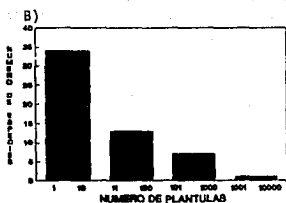
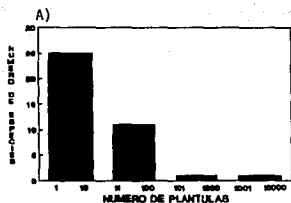


Figura 13.- Relación del número de especies y número de plántulas en las épocas de: A) nortes, B) secas, C) inicio de lluvias, D) lluvias. En E) se tienen los datos totales incluyendo a todas las épocas. NOTA: el eje x se presenta en una escala logarítmica.

algunas ocasiones existían huecos en la distribución.

Así, el número de plántulas está inversamente relacionado al número de especies.

II. Aspectos cualitativos

a. Permanencia temporal de las especies

Se considera que un banco de semillas es permanente cuando las especies permanecen más de un año almacenadas en el suelo (sensu Grime, 1980). En este estudio se supuso que aquellas especies que se encontraran en los cuatro muestreos formarían parte de un banco de semillas permanente o persistente (o una lluvia de semillas en todo el año). Por el contrario, un banco de semillas transitorio es aquel en el que las especies permanecieran almacenadas en el suelo menos de un año; por lo tanto, en el estudio fueron aquellas que sólo estuvieron presentes en 1, 2 ó 3 muestreos.

En todos los ambientes la mayoría de las especies tuvo una permanencia temporal reducida, ya que por lo general se les encontró en uno o en dos épocas (figura 14). Los porcentajes correspondientes a la permanencia en 4 épocas son 6%, 11%, 25%, 26%, 28%, 4%, 15% y 22%, para pastizal 1, pastizal 2, matorral abierto 1, matorral abierto 2, matorral cerrado 1, matorral cerrado 2, selva 1 y selva 2, respectivamente. Por lo tanto los valores complementarios que representarían una permanencia temporal reducida, y por tanto un banco de semillas transitorio, son (siguiendo el mismo orden de ambientes) 94%, 89%, 75%, 74%, 72%, 96%, 85% y 72%.

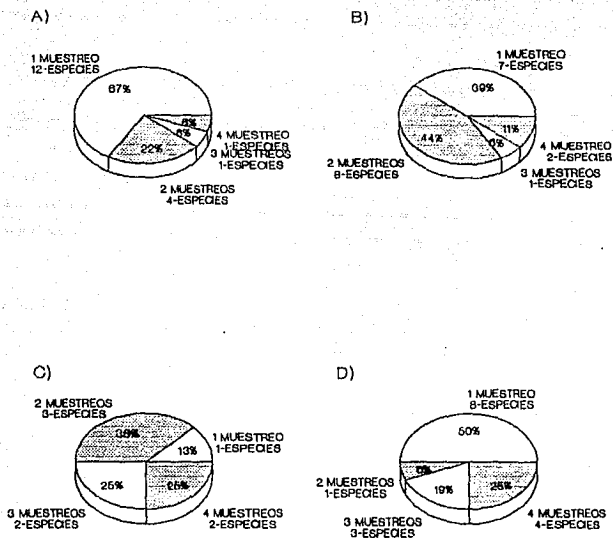
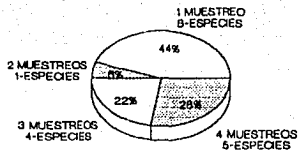
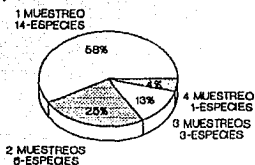


Figura 14.- Permanencia temporal de las especies en 1, 2, 3 ó 4 muestreos. Se dan porcentajes para los ambientes: A) pastizal 1, B) pastizal 2, C) matorral abierto 1, D) matorral abierto 2, E) matorral cerrado 1, F) matorral cerrado 2, G) selva 1, H) selva 2. En I) se dan valores totales para todos los ambientes.

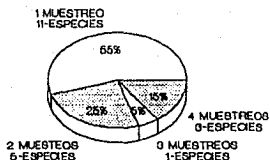
E)



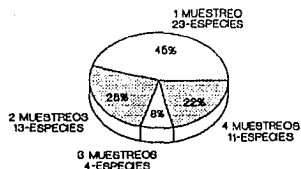
F)



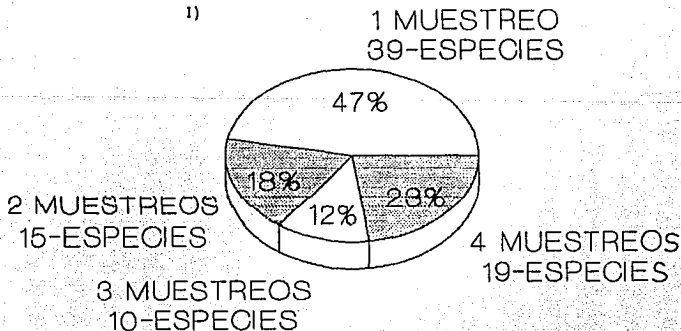
G)



H)



I)



Continuación figura 14

54

Sin tomar en cuenta el ambiente, es decir teniendo una permanencia temporal total de las especies, 19 especies (un 23%) presentó un banco de semillas permanente (permanencia temporal de 4 muestreos), mientras que 64 especies (el 77%) de ellas uno transitorio (permanencia temporal hasta en 3 muestreos). La figura 14I muestra las proporciones para cada caso.

b. Comportamiento temporal de algunas especies

La figura 15 muestra el comportamiento en abundancia de 6 especies a lo largo de los 4 muestreos realizados. Estas especies tienen la particularidad de tener una permanencia temporal larga, ya que son capaces de persistir en el banco de semillas tal vez hasta por un año ó más. *Pseudoconyza viscosa* mantuvo una abundancia relativamente constante a lo largo del año, llegando a tener hasta 2000 plantulas. El resto de las especies (*Schyzachyrium scoparium*, *Bidens pilosa*, *Phyla nodiflora*, *Iresine celosia* y *Ficus sp.*) fueron más fluctuantes en cuanto a abundancia a lo largo de los 4 muestreos.

En la figura 16 se observan los comportamientos de otras especies. *Eclipta prostrata* y una especie de gramínea (no identificada) se encontraron presentes en tres épocas. *Dioscorea sp* y *Palafoxia lindii* se encontraron presentes en dos épocas. Finalmente, *Diphysa robinoides* y *Muntingia calabura* sólo estuvieron presentes en 1 época.

c. Permanencia espacial de las especies

En las 4 épocas de muestreo, la mayoría de las especies presentó una distribución espacial reducida (figura 17). En todas las

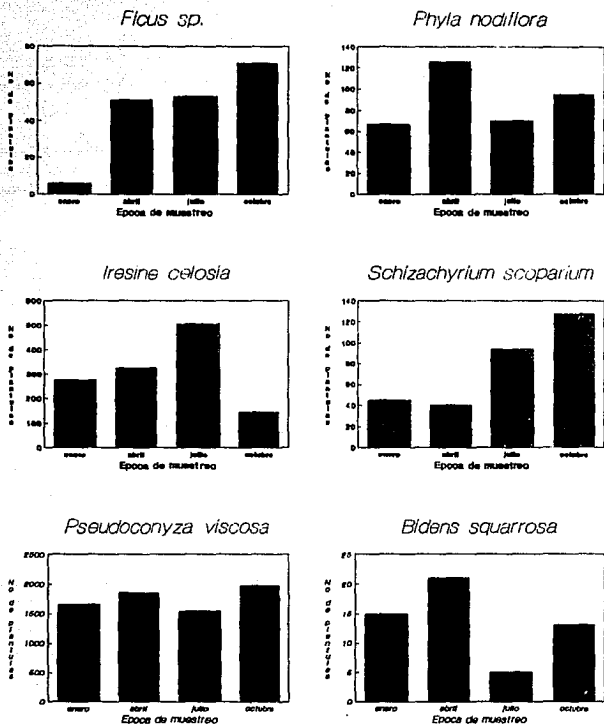


Figura 15.- Comportamiento temporal constante de seis especies encontradas en el banco de semillas, de un total de 82.

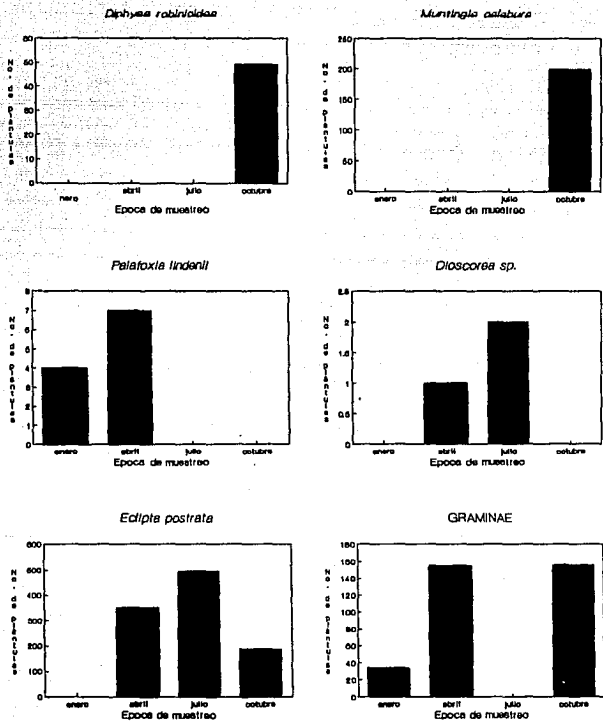


Figura 16.- Comportamiento temporal estacional de seis especies encontradas en el banco de semillas, de un total de 82.

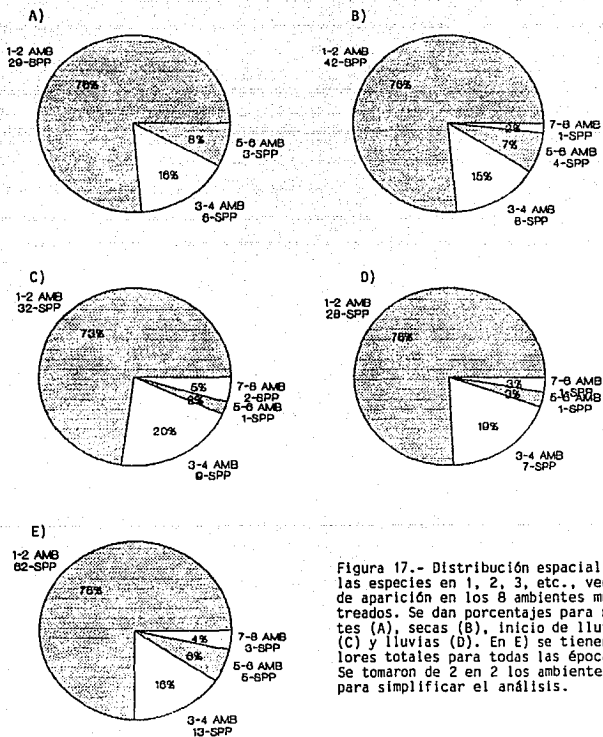


Figura 17.- Distribución espacial de las especies en 1, 2, 3, etc., veces de aparición en los 8 ambientes muestreados. Se dan porcentajes para nortes (A), secas (B), inicio de lluvias (C) y lluvias (D). En E) se tienen valores totales para todas las épocas. Se tomaron de 2 en 2 los ambientes para simplificar el análisis.

épocas el 76% de las especies (29, 42, 32 y 28 especies para la época de nortes, secas, inicio de lluvias y lluvias respectivamente) sólo estuvo presente en 1 ó 2 ambientes. Por el contrario, valores bajos (0%-5%) correspondieron a especies que llegaron a estar presentes hasta en 7 u 8 ambientes). Esto indica que la mayoría de las especies cuyas semillas se encuentran almacenadas en el suelo del sistema de dunas costeras estudiado, presentan una distribución espacial restringida, llegando a existir especies que sólo se registraron en un sólo ambiente.

Haciendo un análisis total de la distribución espacial de las especies, se vuelve a encontrar que la mayoría de las especies (62 que representó un 75%) sólo se encontró en 1 ó en 2 ambientes. Por el contrario, sólo algunas (3 representando un 4%) lo hicieron en siete u ocho ambientes. La figura 17 muestra el número de especies y su porcentaje para el caso en que se encontraran en 1, 2, 3, etc., ambientes.

d. Proporción de especies residentes (autóctonas) y ajenas (alóctonas) en cada ambiente

Se consideraron como especies autóctonas o residentes, a aquellas que se encuentran formando parte de la vegetación en pie. Mientras que las especies alóctonas, ó ajenas son las que no forman parte de esa vegetación (por lo tanto presumiblemente especies dispersadas ó latentes desde hace tiempo).

Todos los ambientes presentaron más especies ajenas que residentes (por más del 50%) en la composición del banco de semillas, al grado que por ejemplo en el matorral cerrado 2 no se encontraron

especies en el suelo que estuvieran representadas en la vegetación en pie (figura 18). Los ambientes que presentaron el mayor porcentaje de especies residentes fueron el pastizal 2 y el matorral abierto 1 (40% aproximadamente). Por el contrario, la selva 2 fue el ambiente que presentó menor proporción de especies residentes (12%).

Estos resultados indican que los propágulos que se encuentran almacenados en el suelo de muchos ambientes que constituyen la parte estabilizada del sistema de dunas que se estudió, no corresponden a las especies que están creciendo sobre ellos. Por el contrario, se encontró que la mayoría de estos propágulos no tienen relación con la vegetación en pie, lo cual está hablando de dispersión activa (altas tasas y distancias de dispersión) y/o de que altos grados de longevidad por parte de las especies.

e. Proporción de individuos de especies monocotiledóneas y dicotiledóneas en cada ambiente.

En el banco de semillas, las especies monocotiledóneas estuvieron representadas principalmente por gramíneas. Las gramíneas que se encuentran como vegetación en pie en las dunas del Morro, se hayan distribuidas sólo en pastizales; de tal manera que si se encuentran en otros ambientes (como lo son los matorrales y la selva) se les considera como especies ajenas.

La mayoría de los ambientes (seis) registraron un mayor número de individuos (1%-26%) de especies dicotiledóneas que de monocotiledóneas (figura 19A). Los ambientes que presentaron una alta proporción de plántulas del grupo de las monocotiledóneas fueron los

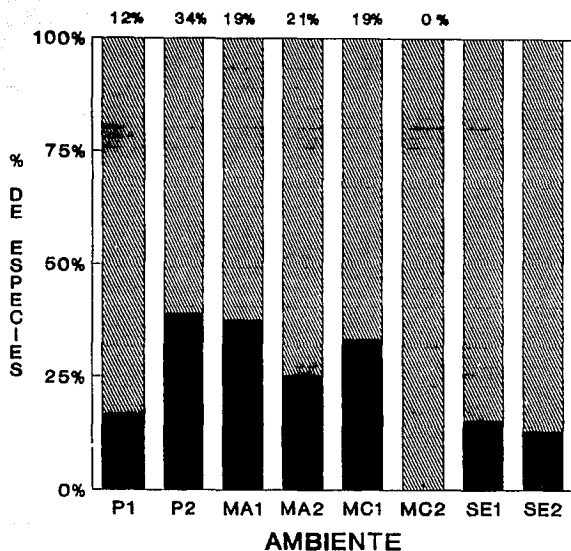


Figura 18.- Proporción total de especies ajenas (alóctonas) y residentes (autóctonas) en cada ambiente. Sólo se incluyen a las especies identificadas. Los valores que aparecen arriba de las barras corresponden al índice de similitud de Sørensen entre la composición florística de la vegetación en pie y del banco de semillas.

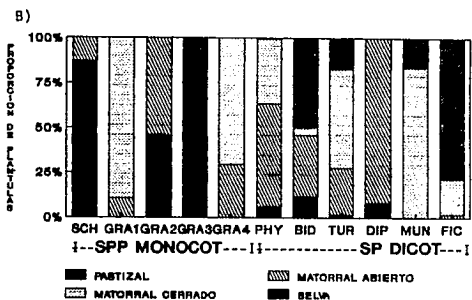
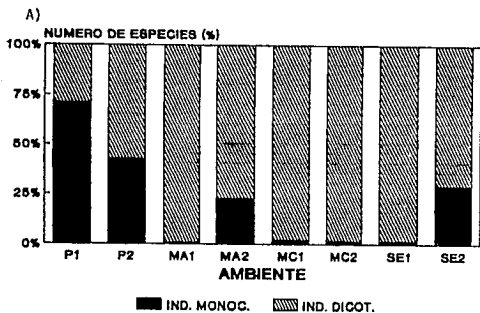


Figura 19.- Comparación espacial de especies monocotiledóneas y dicotiledóneas. En A) se dan porcentajes de individuos de cada uno de los tipos de especies para cada ambiente. Las monocotiledóneas fueron gramíneas. En B) se tiene la distribución espacial de 11 especies: seis monocots y cinco dicots. Las especies tienen sólo algunas iniciales de su nombre, pero en el texto se dan los nombres completos.

pastizales (entre un 70% y 45%). Los ambientes que mostraron menor proporción de especies monocotiledóneas fueron el matorral abierto 1, el matorral cerrado 2 y la selva 1. Es importante hacer notar que aunque en el sotobosque de la selva del sistema de dunas del Morro de la Mancha no existe ninguna especie gramínea creciendo si se encuentran almacenadas en el suelo, tal vez como memoria genética del tipo de vegetación que se desarrolló en estos lugares en tiempos pasados o como resultado de la lluvia de semillas actual.

El número de especies de gramíneas encontradas como plántulas fue de 8, de un total de 82 para el estudio, por lo que conforman una minoría en el banco de semillas estudiado.

f. Distribución de algunas especies monocotiledóneas y dicotiledóneas en cada ambiente

Se tomaron 11 especies para analizar su distribución de semillas en los 8 ambientes que se estudiaron, contrastando entre especies monocotiledóneas y dicotiledóneas y entre formas de crecimiento (figura 19B). Estas especies son: *Schizachyrium scoparium* (AND), GRAM1, GRAM2, GRAM3, GRAM4 (todas ellas especies gramíneas no identificadas), *Phyla nodiflora* (PHY), *Bidens pilosa* (BID), *Turnera ulmifolia* (TUR), *Diphysa robinoides* (DIP), *Muntingia calabura* (MUN) y *Ficus sp* (FIC). Las primeras 5 especies son monocotiledóneas (gramíneas), las siguientes 2, dicotiledóneas herbáceas, la siguiente dicotiledónea arbustiva, y, finalmente las últimas 3 son dicotiledóneas arbóreas.

Se encontraron diversos patrones espaciales en cuanto al almacenamiento de semillas de las especies analizadas: algunas estuvieron presentes en cuatro ambientes y otras sólo en dos 2 o uno de ellos. Algunas especies gramíneas llegaron a invadir ambientes más estabilizados que pastizales (lugar donde se encuentran establecidas), es decir matorrales e inclusive selva, persistiendo en ellos almacenando sus semillas en el suelo. Por el contrario, especies propias de matorrales (como *T. ulmifolia* y *D. robinoides*) llegan a penetrar en los pastizales. *D. robinoides* es una especie arbórea que es capaz de diseminar sus frutos a largas distancias (obs. pers.), con lo cual, las grandes extensiones de pastizales que se encuentran en el sistema de dunas, son ambientes susceptibles de ser invadidos por esta especie, que está considerada como nucleadora en estas dunas.

Cabe mencionar que algunas especies gramíneas ausentes en la selva como vegetación en pie, se encontraron presentes formando parte del banco de semillas.

Así, existe un gran flujo de semillas entre los diferentes manchones que conforman el sistema de dunas, de diferentes tipos de especies.

g. Formas de crecimiento por ambientes

Analizando por separado cada sitio (pastizal 1, pastizal 2, etc.) de estudio o integrándolos por ambientes (pastizales, matorrales abiertos, etc.) se encontraron los cuatro tipos de formas de crecimiento: herbáceas, herbáceas gramíneas, arbustos y árboles

(figura 20 A y B). Sin embargo, existieron especies (incluyendo a las no identificadas) a las que no se logró asignar alguna de las formas de crecimiento. En cada ambiente la mayoría de las especies son herbáceas. Así, el banco de semillas estuvo representado principalmente por especies de hábito herbáceo. El hábito que estuvo menos representado en cada ambiente fue el arbóreo, aunque en algunos matorrales y la selva fue en donde se registró el mayor porcentaje.

El número de especies con forma de crecimiento herbácea fue menor siguiendo el gradiente pastizal-matorral abierto-matorral cerrado-selva.

h. Relación de la fenología con el banco de semillas

De acuerdo con Castillo y Carabias (1982), el comportamiento temporal de las especies en cuanto a fenología (fructificación) puede ser:

- 1) Continuo (si se presentó en todos los muestreos)
- 2) Irregular (si se presentó en algunos muestreos y otros no)
- 3) Estacional (si solo se presentó en algunos muestreos)
 - a) Amplio (en más de un muestreo)
 - b) Corto (en un muestreo: nortes, secas, inicio de lluvias o lluvias).

Estos patrones también se pueden aplicar al banco de semillas. En la tabla 6 se hace una relación entre fenología y banco de semillas con respecto a los porcentajes de cada una de las tendencias arriba señaladas. Los datos de fenología fueron obtenidos

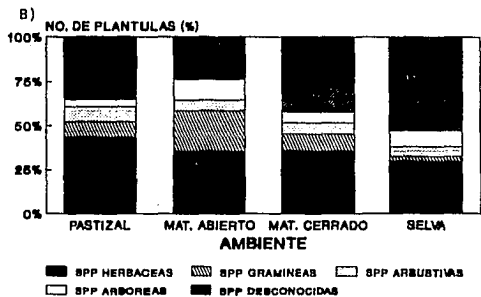
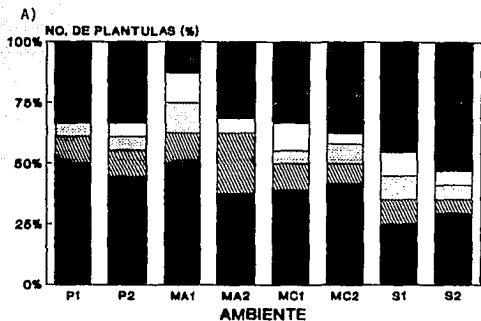


Figura 20.- Porcentajes de formas de crecimiento para cada uno de los sitios estudiados (A) y para cada tipo de ambiente estudiado (B). También se incluye el porcentaje de especies a las cuales no se les pudo asignar el tipo de forma de crecimiento, la mayoría por no estar identificadas a nivel especie.

Tabla 6.- Relación de fenología (fructificación) con banco de semillas. Se dan porcentajes para uno de los patrones en ambos eventos. Los datos fenológicos se obtuvieron del trabajo de Castillo y Carabias (1982).

PATRON/EVENTO	FRUCTIFICACION	BANCO DE SEMILLAS
Continuo	5%	23%
Irregular	11%	5%
Estacional	70%	71%
Temporada amplia	25%	26%
Temporada corta	45%	45%
Nortes	11%	5%
Secas	3%	19%
Inicio de lluvias	10%	9%
LLuvias	21%	12%

del trabajo de Castillo y Carabias (1982) y los de banco de esta tesis. Hay coincidencias en cuanto a los porcentajes de un patrón estacional: para fructificación se tiene un 70% de las especies y para banco un 71%; de estos un 25 y 26%, respectivamente, corresponden a una temporada amplia y un 45% en ambos casos para una temporada corta.

Los datos de fructificación no suman un 100% ya que en ese estudio sólo se consideraron aquellas especies que hubieran producido frutos de un total de 64 (un 85%).

i. Taxonomía y procedencia de las especies

Del total de morfoespecies encontradas en todas las muestras durante el estudio, que fueron 82, se identificaron: 14 a nivel familia, 5 a nivel género y 26 a nivel especie. Por lo tanto 37 morfoespecies no se pudieron identificar (un 45%).

La familia que tuvo más representantes fue Graminae (Poaceae), con 9 especies, seguida por Compositae con 7 y Leguminosae con 6. La tabla 2 muestra el resto de las familias registradas.

La proporción de especies autóctonas y alóctonas en el banco de semillas se puede visualizar a dos niveles:

1) considerando a las dunas como una comunidad vegetal dentro de la cual existen varios tipos de ambientes (pastizales, matorrales abiertos, etc.), una especie autóctona sería aquella que se encontró en uno de estos ambientes y que también se encuentra formando parte de

la vegetación en pie. Por el contrario una aloctona es aquella que habiéndose encontrado en algún ambiente, no forma parte de la vegetación en pie del lugar;

2) o, considerando a las dunas como una comunidad vegetal que se encuentra rodeada por otros tipos de comunidades (pastizales cultivados, manglares, etc.), una especie autóctona sería aquella propia de las dunas y una aloctona aquella que viniera de fuera, es decir de alguna de las comunidades vecinas.

Para el primer caso, ya se hicieron los análisis correspondientes para determinar la presencia de especies ajenas o residentes en cada uno de los ambientes, lo cual se puede apreciar en la figura 18.

Debido a que las dunas se consideran un tipo de comunidad que se encuentra rodeada por otras, se tiene lo siguiente: de las especies identificadas a nivel especie (28) un 68% corresponden a especies autóctonas, mientras que el 32% a especies aloctonas. La tabla 2 muestra esta información.

DISCUSION

Al igual que los resultados, la discusión se separó en aspectos cuantitativos y cualitativos.

I. Aspectos cuantitativos

El método utilizado en este estudio para evaluar el banco de semillas en ambientes estabilizados del sistema de dunas del Morro de la Mancha, Ver., pudo haber subestimando el número real de semillas almacenadas en el suelo. Al haberlo hecho a partir de germinación de plántulas, las condiciones del invernadero pudieron no haber coincidido con los requerimientos de la totalidad de las semillas para romper la latencia y así poder germinar; esto también lo apuntan otros autores (Mallick et al 1984, Manders 1990a y 1990b). Aunque, Martínez et al (1992), en un estudio para diez especies de diferentes sitios de las dunas del Morro, no encontraron un mecanismo estricto de latencia (o requerimientos estrictos para germinar), lo que favoreció una rápida germinación después de la producción de semillas. A partir de esto, se puede esperar que la mayoría de las semillas del banco hayan germinado.

La densidad total de plántulas que emergieron del suelo fue de 880 semillas/m² (promedio por muestra para todas las épocas), de tal manera que se puede considerar una alta densidad si se compara con el trabajo de Altamirano y Guevara, (op. cit.) que también se hizo sobre banco de semillas en suelos de dunas y con el de Planisek y Pipen (1984). Para el primer caso se hallaron de 213 a 629 semillas/m² y para el segundo sólo se encontraron tres semillas por muestra.

Aunque la densidad registrada resulto ser mayor en comparacion con estos trabajos, otros autores han encontrado densidades mayores: Pierce y Cowling (1991) encontraron para un pastizal de dunas costeras una densidad de 4273 semillas/m². Los pastizales del Morro solo presentaron densidades desde 100 a 245 semillas/m². Para el caso de matorrales, Pierce y Cowling (op. cit.) encontraron 3417 semillas/m², mientras que para los del Morro se tuvieron densidades desde 145 semillas/m² hasta de 4599 semillas/m².

Los resultados de densidad no coinciden (al igual que el trabajo de Pierce y Cowling, (op. cit.) con el modelo de Thompson (1978) de perturbación/sucesión. El predice que el banco de semillas tiende a disminuir si se sigue el gradiente de sucesión y si disminuye la intensidad de la perturbación. Esto se podría explicar a partir del hecho de que existe una gran variación en la escala de perturbación espacial y temporal, así como en otros factores (producción de semillas, variabilidad a pequeña escala en la densidad de semillas y grado de persistencia del banco de semillas) en las dunas, tal y como lo asumen Zammit y Zedler (op. cit.).

Otro problema del método por germinación de plántulas utilizado, es el que corresponde a la identificación de plántulas, ya que es difícil identificar especies en estados tan tempranos de desarrollo. De todas las morfoespecies encontradas (82) se pudieron identificar: 14 a nivel familia, 6 a nivel de género y 25 a nivel especie. Sin embargo, también el método de extracción de semillas tiene sus desventajas: no se puede determinar si todas las semillas son viables y además no existen claves para identificarlas a nivel de especie. Comparándolo con el método de conteo por extracción, el de germinación es más práctico en cuanto a que sólo se hacen conteos de

plántulas, más no de semillas, lo cual implica una separación bajo el microscopio más laboriosa. Además, por medio de germinación se asegura que las semillas fueron viables.

Lo ideal sería hacer ambos estudios (por conteo de semillas y su posterior germinación), pero como algunos se ha señalado (Pierce y Cowling, op. cit.), es difícil realizarlos al mismo tiempo en estudios sinecológicos.

Symonides (op. cit.) asume que el pequeño número de semillas presentes en dunas costeras es resultado de que el suelo se encuentra desnudo y pobre en vegetación, con lo cual no hay retención de las semillas. Esto parece ser cierto también para el Morro, ya que en la zona estabilizada del sistema de dunas del Morro, se encontró una cantidad de semillas mayor a la ya reportada para zonas móviles (Altamirano y Guevara, op. cit.). Esto pudiera deberse a que en esta zona el efecto del viento sobre la arena disminuye, con lo cual no hay movimiento de arena y la cobertura vegetal es casi continua (González y Moreno-Casasola, op. cit.).

Las densidades citadas anteriormente corresponden a la totalidad de muestreos (épocas de nortes, secas, inicio de lluvias y lluvias) y de ambientes (2 pastizales, 2 matorrales abiertos, 2 matorrales cerrados y 2 transectos de selva). De esta densidad, más de la mitad de las semillas correspondieron a una sola especie, una compuesta, *Pseudoconyza viscosa*, la cual sólo se encontró principalmente en un ambiente (matorral cerrado 1), pero en todas las épocas, se encontró en cantidades altas. De aquí que se pueda hablar de dominancia de especies en el banco de semillas, al menos en uno de los sitios. También se ha encontrado esto en otros estudios (Rabinowitz, 1981; Pierce y Cowling, 1991).

En el campo se pudo constatar que esta especie presenta grandes cantidades de semillas en el suelo, ya que en el mes de agosto, (época de lluvias), el matorral cerrado 2 se inundó, al grado de que el suelo se encontraba a unos 30 cm debajo del agua (esto sucedió porque este matorral se encuentra establecido sobre una hondonada inundable). Conforme el nivel del agua fue disminuyendo, a las orillas del matorral apareció una gran cantidad de plántulas; las semillas probablemente germinaron en respuesta al alto grado de humedad registrada en el suelo. De hecho, Martínez et al (op. cit.) encontraron pocas semillas que permanecieran latentes ya que germinaron cuando la humedad estuvo disponible (aunque también algunas especies fueron fotoblásticas). Algunas de las especies que germinaron en el campo también lo hicieron en las muestras colectadas; una de estas especies fue precisamente ésta compuesta.

En un inicio la riqueza fue alta, pero conforme transcurrió el tiempo, los individuos de *P. viscosa* se hicieron más dominantes respecto al resto de las demás especies. También se pudo detectar que esta especie tiene un ciclo de vida corto, ya que en menos de medio año los individuos de esta especie fueron reproductivos.

Por tal motivo, se puede considerar que esta especie tiene una estrategia reproductiva del tipo ruderal (Grime, op. cit), ya que germinó una gran cantidad de semillas después de una perturbación. En este caso ocurrió una inundación cuya extensión fue de más de la mitad del área ocupada por el matorral y, tal vez, también la caída de las hojas de los árboles que permitieron la entrada de luz (muy importante para semillas fotoblásticas).

Debido a que una sola especie aportó más de la mitad de las plántulas en el estudio, se hicieron dos análisis de los resultados de abundancia, uno incluyéndola y otra eliminándola. En general, se presentaron tendencias similares cuando se tomó en cuenta y cuando se anuló. Así, al incluirla en el análisis espacial el matorral cerrado 1 fue el ambiente que obtuvo el mayor número de plántulas (fue en este ambiente, y durante todos los muestreos, en donde la compuesta se encontraba formando parte del banco de semillas en gran abundancia). Excluyendo a la especie, nuevamente el matorral cerrado 1 junto con el transecto de selva 2 fueron los ambientes con mayor número de plántulas.

Los análisis temporales, incluyendo a la especie de compuesta y excluyéndola, demostraron que la época de nortes fue diferente significativamente del resto.

Pareciera ser que las características particulares de cada ambiente (tanto bióticas como abióticas) están influyendo para que en algunos ambientes se de una gran acumulación de semillas en el suelo, mientras que en otros, pocas semillas se llegan a incorporar a un banco de semillas. Altamirano y Guevara (op. cit.) encontraron diferencias entre los sitios que muestrearon y observaron que la mayor cantidad de semillas se encontraba en los brazos de dunas parabólicas. Así, la topografía de las dunas (así como la forma de las mismas) es un factor que influye en la formación del banco de semillas. Sin embargo en la zona estabilizada ese factor no es tan marcado, ni tampoco la acción del viento, ya que la topografía no es tan marcada.

Por lo tanto, existe una gran heterogeneidad espacial, y por consiguiente diferencias en la dinámica del banco de semillas en los diferentes ambientes estabilizados de las dunas. Hay ambientes que logran tener una mayor cantidad de semillas en el suelo pero otros no. Aún en la selva, existe una gran diferencia entre sitios en cuanto a la acumulación de semillas en el suelo. De igual forma en que se encuentran diferentes condiciones en cada ambiente de las dunas, el banco de semillas también se expresa de diferentes formas.

Moreno-Casasola et al (op. cit.) encontraron que la distribución de la vegetación dentro del sistema de dunas del Morro obedece a un conjunto de factores físicos (humedad, profundidad del manto freático, nutrientes y topografía). Así mismo, su descendencia (entendiéndola aquí como semillas almacenadas) parece seguir la misma tendencia. Sin embargo, tal vez para el banco de semillas entren en juego factores diferentes que para la vegetación en pie (por ejemplo la depredación y el ataque por patógenos, los patrones de germinación, la magnitud y periodicidad de las perturbaciones, etc.).

Las diferencias temporales en el número de plántulas indican que hay sitios en los que en alguna(s) época(s) del año muchas semillas se incorporan al banco de semillas y en otra(s) se pierden por geminación, senescencia, etc. Por el contrario, en otros sitios la pérdida y entrada de semillas al suelo, a través del tiempo, es muy parecida, de tal manera que se presenta prácticamente la misma abundancia a lo largo de todo el año. Así, la disponibilidad de semillas fue muy heterogénea, en cuanto a abundancia, variando de sitio a sitio y de época a época.

La perturbación crea parches de ambientes sucesionalmente diferentes, cuyo tamaño depende del tipo e intensidad de la perturbación (Pickett, 1976). De igual manera, se puede decir que en el suelo también hay "parches de disponibilidad de semillas" en respuesta a diversos factores de perturbación (movimiento del sustrato, inundaciones, etc.).

El número de especies en el banco de semillas, en todos los muestreos, fue mayor en la selva 2 que en el resto de los ambientes. Aunque sólo se recogieron 48 muestras en la selva 2 a lo largo de los cuatro muestreos, se obtuvo una riqueza promedio por muestra de 9 especies. El hecho de haber incluido a la selva en este estudio de banco de semillas solamente fue con el propósito de que sirviera de comparación con los demás ambientes, ya que el número de muestras colectadas en los dos transectos no fue suficiente como para poder interpretar lo que realmente está pasando con el banco de semillas de dicho ambiente.

El que la mayor riqueza se haya registrado en uno de los transectos de selva, podría indicar que la acumulación de semillas de muchas especies en el suelo está muy influenciada por las características y dinámica que se da en ese ambiente. De esta manera, factores o elementos tales como riqueza florística, cobertura, presencia de especies con semillas de latencia prolongada, la vegetación en pie, procesos de dispersión y post-dispersión, etc., de alguna manera aseguran que diversas especies puedan estar representadas en el banco de semillas, mientras que otras no lo están.

El banco de semillas representa una memoria genética, y por lo tanto refleja la historia de la vegetación de algún lugar y

probablemente también contribuya a la del futuro (Fenner, 1982). Muchas especies que forman parte de algún banco de semillas no se les encuentra como parte de la vegetación en pie (Olmsted y Curtis 1947, Mayor y Pyott 1966, Harper, 1977, Thompson y Grime 1979, Rabinowitz 1981). Cuando se calculan ciertas variables (por ejemplo índices de similitud) para comparar las especies presentes en la vegetación establecida y las que conforman un banco de semillas, estos resultan ser bajos. Esto mismo se encontró en este estudio: muchas especies que formaron parte del banco de semillas no se encontraron formando parte de la vegetación establecida, y viceversa, semillas de especies presentes en esta última no se registraron en el suelo.

Tanto la abundancia (en la mayoría de los casos) como la riqueza en el banco de semillas siguen una tendencia estacional común: el mayor número de especies e individuos se presentó en la época de secas, mientras que pocas especies e individuos se registraron en la época de nortes. Esta última se caracteriza por la presencia de vientos que alcanzan altas velocidades (hasta 10.8 m/seg), lo que puede ser el motivo por el cual en esta época se encontró la menor riqueza y abundancia. De hecho, Symonides (1978) afirma que aún los vientos débiles causan una movilización y dislocación de bancos de arena enteros, llevándose consigo los propágulos a distancias lejanas.

Para el caso contrario (abundancia y riqueza altas), la explicación pudiera ser que la época de secas representa una época desfavorable para la germinación de las especies de dunas. Muchas especies vegetales sobreviven la época desfavorable como semillas latentes enterradas en el suelo, hasta que las condiciones se tornan favorables para su germinación (en este caso la época de lluvias).

Se recogieron muestras de dos sitios representando a cada uno de los ambientes, así, se tuvieron 2 pastizales, 2 matorrales abiertos, etc.. Esto se hizo con la finalidad de tener "repeticiones" de los ambientes; el criterio bajo el cual se consideraron repeticiones fue el de semejanza estructural (cobertura, riqueza, etc.). Sin embargo, durante el desarrollo del estudio, se decidió no conjuntar los datos de banco de semillas de un sitio y su "repetición" y manejarlos por ambientes, ya que esos datos fueron diferentes.

Lo anterior significa que las supuestas repeticiones no lo eran; la semejanza estructural entre los ambientes y sus repeticiones sí se pudo determinar, pero el banco de semillas resultó no ser parecido, de aquí que se analizaran los datos de cada sitio por separado. En algunas ocasiones sí se conjuntaron los datos por razones prácticas, principalmente cuando se quiso generalizar sobre la disponibilidad de propágulos entre los ambientes característicos de la zona estabilizada del sistema.

Esto se basa en los valores obtenidos de los índices de similitud, ya que en general fueron bajos (inclusive existieron valores de 0), aún en las supuestas "repeticiones". Los ambientes que más se parecieron fueron los dos pastizales. Los ambientes cercanos dentro del gradiente sucesional fueron más parecidos entre sí que los ambientes más distantes en el gradiente (pastizal-selva). Así, se puede decir que aunque existen diferentes eventos en cada sitio de las dunas, de alguna manera el banco de semillas es más similar en ambientes más cercanos (no solo espacialmente, sino también sucesionalmente) que en los más distantes.

Un aspecto en el que coinciden todos los ambientes

muestreados, es el que se refiere a la distribución de las semillas en el suelo. Realmente los datos que se obtuvieron para calcular índices de agregación pertenecen a plántulas, pero dan idea de la forma en que se encuentran depositadas las semillas en el suelo. La distribución de las plántulas resultó ser agregada (excepto en dos ocasiones), lo cual indica que hay procesos que están determinando que en algunos lugares existan grandes concentraciones de semillas en el suelo, mientras que en otros es casi inexistente la presencia de semillas (en algunas muestras no llegó a germinar ninguna semilla).

Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1990) encontraron para una especie arbórea pionera de una selva tropical un índice de agregación de 440, explicando que este alto valor se debe a que las semillas de esta especie se dispersan en masa por medio de las heces fecales de algunos animales. Esto mismo podría explicar los índices de agregación calculados para las dunas: durante la colecta de las muestras, se pudo observar (obs. pers.) que en algunas se encontraban frutos completos o semicompletos que contenían varias semillas y en otras no.

Hay ambientes y épocas en las que se obtuvieron las máximas agregaciones. Tal vez sea el microambiente (topografía, humedad, etc.) el que determine el que haya una acumulación masiva de semillas en el suelo o por el contrario que no haya tal acumulación. Otro factor que puede estar determinando la agregación de semillas es el grado de inclinación que presenta el suelo. En el ambiente de dunas costeras es común tener una gran heterogeneidad topográfica, y por lo tanto una respuesta de los individuos (sean plantas establecidas o semillas) a cada tipo de mosaico topográfico.

Otro aspecto que se encontró en este estudio fue el alto número de especies con un bajo número de plántulas, y viceversa. La mayoría de las especies contribuyó con pocas semillas (hasta 10), mientras que sólo algunas (por ejemplo *P. viscosa*) llegaron a presentar una alta cantidad (hasta más de 1000). Es aquí donde se muestran claramente las diferentes estrategias reproductivas de las especies: algunas con pocas semillas almacenadas en el suelo (pero tal vez con una germinación inmediata a la dispersión, con un gran potencial de reproducción vegetativa o una población bien establecida) y otras con una gran cantidad de semillas latentes en el suelo. Esta tendencia ya ha sido reportada anteriormente, como en el caso de Rabinowitz (1981).

II. Aspectos cualitativos

Aunque no existió ninguna relación entre la riqueza y la abundancia del banco de semillas con respecto a la cercanía de los sitios muestreados a otras fuentes de propágulos, pareciera ser que existe un flujo de propágulos entre los diferentes ambientes de las dunas.

Al analizar la permanencia espacial de las especies, algunas tuvieron una amplia distribución en los sitios estudiados. Es así, como se puede hablar de cierto efecto de las vecindades (sitios que están rodeando a otros) en el banco de semillas. Además, se encontró que la mayoría de las especies en cada sitio correspondieron a especies alóctonas (especies ajenas a ese lugar). Esto refuerza la idea de que existe un flujo entre ambientes aunque también podría tratarse de especies que presentan una latencia prolongada formando

parte de una memoria genética de la comunidad. Esta proporción de especies autoctonas-alectonas también se encontró cuando se comparó el banco de semillas de especies propias de las dunas con aquellas que vinieron de fuera.

El banco de semillas estuvo representado principalmente por especies de escasa distribución espacio-temporal. La mayoría de ellas sólo se encontró en un ambiente y en una época. En lo que se refiere a la permanencia temporal de las especies, la mayoría presenta un banco de semillas transitorio (considerado aquí como el que permaneció hasta en tres épocas). Existen al menos dos explicaciones para esto: que la mayoría de las especies tienen semillas con períodos de latencia reducidos y que al ser dispersadas son capaces de germinar casi inmediatamente ó que si permanecen almacenadas en el suelo, pero que existan altos niveles de depredación perdiéndose. López (en prep.) hizo pruebas de depredación de semillas para ciertas especies de árboles en las dunas del Morro, encontrando una alta cantidad de semillas depredadas (principalmente por hormigas). Pierce y Cowling (op. cit.) también encontraron en dunas costeras de Cape que los bancos de semillas registrados son relativamente de corta duración, no persistiendo ni en la fase sucesional primera (pastizal) ni en la última (matorral).

Tal vez en las dunas estén representados todos los tipos de disponibilidad de especies que Guevara (1986) encontró para una selva alta perennifolia de México. Sin embargo, para asegurar esto sería necesario contar con estudios de dispersión y de fenología para poder integrarlos con los de banco de semillas. En lo que respecta a la dispersión sólo se tienen datos preliminares (Acosta, en prep.), mientras que para fenología Castillo y Carabias (op. cit.) hicieron el

estudio de sesenta y cuatro especies de las dunas del Morro en la que registraron la mayor producción de frutos en los meses de mayor precipitación (junio-octubre). Así, la temporada más favorable para la reproducción resultó ser la de lluvias. El 45% de las especies estudiadas fructificó en un periodo corto, mientras que sólo un 5% lo hizo de manera continua.

Al comparar fenología (fructificación) con el banco de semillas se encontraron semejanzas, ya que en ambos eventos el patrón que predominó fue el estacional durante una temporada corta. Sin embargo, esa temporada no coincidió: para fructificación el periodo de mayor producción fue el de lluvias, mientras que para banco de semillas fue en secas. Por lo tanto hay un desfase entre producción y almacenamiento de semillas, lo cual podría indicar que la mayoría de las especies produce sus propágulos cuando el recurso agua se encuentra disponible y germinan rápidamente. Los propágulos que no germinan tal vez se almacenan en el suelo, perdiéndose algunos en la época de nortes.

Conjuntando la información de producción y almacenamiento de propágulos en el suelo se obtuvieron los cuatro patrones de disponibilidad que Guevara (1986) encontró en su estudio: producción y persistencia continuas (tipo 1), producción y persistencia estacionales (tipo 2), producción estacional pero persistencia continua (tipo 3), y producción continua pero baja persistencia estacional (tipo 4). Sería necesario integrar estudios de dispersión para poder definir exactamente estos patrones.

Aunque Altamirano y Guevara (op. cit.), registraron una pequeña cantidad de semillas en el suelo, encontraron todas menos una

(producción y permanencia continuas) de las cuatro combinaciones de producción y permanencia de los propágulos. Sin embargo, se puede decir que en las dunas costeras, el banco de semillas es predominantemente estacional.

Al analizar el patrón de almacenamiento de semillas de algunas especies en el suelo, se encontró que hay una gran variedad de tendencias, aunque algunas de ellas predomine. En lo que respecta a distribución espacial, algunas especies estuvieron presentes en pastizales, matorrales (de ambos tipos) y en la selva, mientras que otras solo lo hicieron en alguno(s) de ellos únicamente. Algunas especies propias de pastizales llegaron a invadir ambientes más estabilizados que estos (matorrales e incluso la selva), formando un banco de semillas. Por el contrario, especies que se encuentran formando parte de la vegetación de matorrales (algunas arbóreas), llegan a estar presentes como propágulos enterrados en el suelo de pastizales. Tal vez esto suceda principalmente con especies que tienen semillas y/o frutos con dispersión anemócora capaces de recorrer grandes distancias a partir de la fuente de propágulos.

Haciendo una semejanza entre este estudio y el hecho por Pierce y Cowling (1991) se puede señalar lo siguiente: en ambos la participación del banco de semillas dentro de la dinámica de las dunas, juega un papel importante, aunque principalmente para las especies herbáceas. Sin embargo, de acuerdo al gradiente sucesional (pastizal-matorrales-selva para esta tesis y pastizal-fynbos-matorral para el otro trabajo) se encontraron diferencias. Mientras que el banco de semillas del estadio sucesional intermedio del primer caso presentó especies del primer estadio, para el segundo trabajo no se encontraron. Esto se puede relacionar con los regímenes de

perturbación que presenta cada estadio, ya que pueden determinar la aparición o desaparición de algún tipo de ambiente, lo cual también se refleja en el banco de semillas.

El hecho de encontrar más especies alóctonas que autóctonas en el banco de semillas, pudiera estar hablando de que existen grandes perturbaciones en los ambientes estudiados. En los resultados se señaló que la relación entre especies autóctonas y alóctonas se puede analizar de dos maneras: hacia el interior de las dunas y hacia su entorno. En ambos casos la mayoría de especies encontradas en el banco de semillas fue alóctona o ajena. Esto indica que existe una interacción no sólo entre los diferentes ambientes que conforman a las dunas, sino que también se presenta con las comunidades que rodean a este tipo de vegetación.

Dado que la forma de crecimiento mejor representado en el banco de semillas fue la herbácea, se puede decir que las especies que la presentan tienen mayores longevidades que las demás, son menos susceptibles a los efectos de la depredación, son retenidas por más tiempo en el suelo, etc. Así, pareciera ser que las hierbas siguen la estrategia de almacenarse en el suelo para persistir en el tiempo y en el espacio, mientras que el resto de las especies (con otras formas de crecimiento), tiene otras alternativas para hacerlo (por ejemplo teniendo bancos de estructuras vegetativas, bancos de plántulas, altas producciones de semillas representadas por lluvia de semillas, etc).

González y Moreno-Casasola (op. cit.) encontraron que la regeneración después de una perturbación puede provenir del banco de semillas o de la reproducción vegetativa dependiendo del sitio perturbado. En lo que respecta a esta tesis se propone que la

regeneración de la vegetación de las dunas, se puede dar a partir del banco de semillas encontrado en el suelo (al menos para las especies herbáceas). Acosta (en prep.) encontró un mayor número de especies arbóreas en la lluvia de semillas de los mismos sitios que para el banco de semillas. De tal manera, se puede decir que son varios los mecanismos de regeneración que participan en las dunas dentro del gradiente sucesional presente en la zona estabilizada.

Como conclusión general se plantea la siguiente: el banco de semillas en el sistema estabilizado de las dunas costeras del Morro es estacional durante una temporada corta (tanto en riqueza como en abundancia), presenta dominancia de especies (al menos para algunos ambientes), la mayoría de sus especies son aloctonas con forma de crecimiento herbáceo. Además, las semillas presentan agregación espacial. En cuanto a la interacción de pastizales con matorrales se plantea que existe un flujo o efecto de vecindades de especies herbáceas hacia ambientes sucesionales avanzados (matorrales y selva), más que de especies arbóreas hacia ambientes sucesionales primarios (pastizales). De tal manera que la nucleación en las dunas, no parece estar dada por las semillas que se encuentran almacenadas en el suelo, sino por otros mecanismos de regeneración (tal vez por la lluvia de semillas).

Aunque estudios a lo largo de un año dan información acerca de la disponibilidad de propágulos, para entender mejor la función de estos en los procesos de regeneración y sucesión que se dan en los sistemas de dunas, será necesario: hacer estudios por más de un año para tener variaciones estacionales y anuales y así modelar la dinámica de este tipo de vegetación. Además se deberá relacionar el banco de semillas con otros eventos que participen en la sucesión del sistema.

BIBLIOGRAFIA

Acosta, I. C. (en prep.). Lluvia de semillas en matorrales de dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias. UNAM.

Altamirano, R. M. y S. Guevara. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: semillas en el suelo. *Biotica* 7(4): 569-575.

Baker H. G. 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. In: Leck, M. A., Parker, V. T. & Simpson, R. L. (eds). *Ecology of soil seed banks*, pp. 9-21. Academic Press, San Diego.

Barbour, M. J., J. H. Burk, & W. D. Pitts. 1987. *Terrestrial Plants Ecology*. Benjamin Cummings Publishing Co., Menlo Park, CA.

Castillo, A. S. y J. Carabias. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Fenología. *Biotica* 7(4): 551-568.

Carter, R. W. G., K. F. Nordstrom & N. P. Psuty. 1990. The study of coastal dunes. In: Nordstrom, K. F., Psuty, N. & Carter, B. (eds.) *Coastal dunes. Form and process*, pp. 1-14. John Wiley & Sons, Inglaterra.

Connell, J. H. & R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Natur.* 3: 1110-1144.

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

Drury, W. H. & I. C. T. Nisbet. 1971. Inter-relations between developmental models in geomorphology, plant ecology and animal ecology. *Gen. Syst.* 16:57-68.

Drury, W. H. & I. C. T. Nisbet. 1973. Succession. *J. Arnold Arbor.* 54(3): 331-368.

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

Egler, F. E. 1976. Nature of vegetation. Its management and mismanagement. Connecticut Conservation Association, Bridgewater, Conn.

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

Fenner, M. 1982. *Seed Ecology*. Chapman & Hall. Londres, Gran Bretaña.

González L. J. y Moreno-Casasola B. P. 1982. Ecología de vegetación de dunas costeras: Efecto de una perturbación artificial. *Biótica* 7(4): 533- 550.

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

Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*, XI. John Wiley and Sons. Chichester.

Grime, J. P. 1980. Seeds in the soil. British Association for The Advancement of Science Annual Meeting. Batsalford 105 Sept. England.

Guevara, S. A. S. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: esquema de investigación. *Biótica* 7(4): 603-610.

Guevara, S. A. S. 1986. Plant species availability and regeneration in Mexican tropical rain forests. Ph. D. Thesis, Uppsala University, Sweden.

Harper, J. L. 1977. *Populations biology of plants*. Academic Press, New York. pp. 207.

Jaccard, P. 1912. The distribution of the flora of the alpine zone. *New Phytol.* 11:37-50.

Kumler, M. L. 1969. Plant succession on the sand dunes of the Oregon coast. *Ecology* 50 (4):695-704.

Leck, M. A., Parker, Y. T. & Simpson, R. L. (Eds) (1989). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, Orlando, Florida.

López, R. M. C. (en prep.). Germinación, establecimiento y crecimiento de seis especies arbóreas en matorrales de dunas costeras. Tesis de Maestría. Fac. Ciencias. UNAM.

Mack, R. N. 1976. Survivorship of *Cerastium atrovirens* of Aberffraw, Anglesey. *J. Ecol.* 64:309-312.

Major, J. & W. T. Pyott. 1966. Buried viable seeds in two California Bunch grass sites and their bearing on the definition of a flora. *Vegetatio* 13: 253-282.

Mallick, A. U., R. J. Hobbs, & C. J. Legg, C. J. 1984. Seed dynamics in *Calluna-Arctostaphylos* heath in north-eastern Scotland. *J. Ecol.* 72: 855-871.

Manders, P. T. 1990a. Quantifying soil seed banks. A comparison of physical separation and seedling emergence techniques in Cape fynbos and forest vegetation. *S. Afr. J. Ecol.* 1: 27-30.

Manders, P. T. 1990b. Soil seed banks and post-fire seed deposition across a forest-fynbos ecotone in the Cape Province. *J. Veg. Sci.* 1: 491-498.

Martínez, M. L. T. Valverde & P. Moremo-Casasola. 1992. Germination response to temperature, salinity, light and depth of sowing of ten tropical dunes species. *Oecologia.* 92:243-353.

McBride, J. R. & E. C. Stone. 1976. Plant succession on the sand dunes of the Monterrey Peninsula. *Amer. Midl. Nat.* 96 (1): 118-132.

Moore, P. D. 1981. Opportunism in plant seeds. *Nature*. 291:538.

Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la Vegetación de dunas costeras: Factores físicos. *Biotica* 7(4): 577-602.

Moreno-Casasola, P., Maarel, E. Van Der, S. Castillo, M. L. Huesca, L. & I. Pisanty. 1982. Ecología de la Vegetación de dunas costeras: estructura y composición en El Morro de La Mancha. Ver. I. *Biotica* 7 (4): 491-526.

Muller-Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley: New York.

Niering, W. A. & F. E. Egler. 1955. A shrub community of *Viburnum lentago*, stable for twentyfive years. *Ecology*. 36:356-360.

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

Noble, I. R. y R. O. Slatyer. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plants communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.

Nordstrom, K. F., N. Psuty & B. Carter (eds.). *Coastal dunes. Form and process*, pp. John Wiley & Sons, Inglaterra. 1990.

Novelo, P. A. 1978. La vegetación de la Estación Biológica El Morro de la Mancha, Veracruz. *Biotica* 3 (1): 9-23.

Olmsted, N. W. & J. D. Curtis. 1947. Seeds of the forest floor. *Ecology* 28: 49-52.

Peet, R. K. & N. L. Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio*. 43: 131-140.

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

Pierce, S. M. & R. M. Cowling. 1991. Disturbance regimes as determinants of seed banks in coastal dune vegetation of the southeastern Cape. Journal of Vegetation Science 2: 403-412.

Planisek, S. L. & R. W. Pipen. 1984. Do sand dunes have seed banks? Mich. Bot.. 23. 169.

Rabinovich, J. 1982. Introducción a la ecología de poblaciones animales. CECSA: México.

Rabinowitz, D. 1981. Buried viable seeds in a North American tall-grass prairie: the resemblance of their abundance and composition to dispersing seeds. Oikos 36: 191-195.

Ranwell, D. 1960. Newborough. Warren, Anglesey II; Plant associates and succession cycles of the sand dunes and dune slack vegetation. J. Ecol. 48: 117-141.

Silvertown, J. W. 1982. Introduction to Plant Population Ecology. Longman Group Ltd. New York.

Simpson, R. L., Leck, M. A. y Parker, T. 1989. Seed Banks: General concepts and methodological issues. In: Leck, M. A, Parker, V. T. & Simpson, R. L. (eds). Ecology of soil seed banks. pp. 3-8. Academic Press, San Diego.

Sorensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity in species content. Biol. Skr. K. Dansk. Vidensk. Selsk. 5:1-34.

Steel, R. G. D. & J. H. Torrie. 1980. Principles and Procedures of Statistics. A Biometrical Approach. Secind edition. McGraw-Hill.

Symonides, E. 1978. Numbers, distribution and specific composition of diaspores in the soil of plant association Spergulo-Coryneporetum. Ekol. Pol. 26(1): 111-122.

Templeton, A. R. & D. A. Levin. 1979. Evolutionary consequences of seed pools. *Am. Nat.* 114: 232-249.

Thompson, K. 1978. The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients. *J. Biogeogr.* 5:425-430.

Thompson, K. & J. P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67: 893-921.

Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. *Ciencias.* 35:191-201.

Venable, D. L. 1989. Modeling the evolutionary ecology of seed banks. In: Leck, M. A., Parker, V. T. & Simpson, R. L. (eds). *Ecology of soil seed banks.* pp. 67-86. Academic Press, San Diego.

Watkinson, A. R. 1978. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. The dynamics of seed populations. *J. Ecol.* 66:35-44.

Watkinson, A. R. A. H. Huiskes & J. C. Noble. 1979. The demography of sand dune species with contrasting life cycles. In: Jefferies, R. L. Davy, A. S. (eds). *Ecological Processes in Coastal Environments.* 95-112. Symposium of the British Ecological Society. Blackwell, London.

White, P. S. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45: 229-299.

Wohlrab, G. R. W., Tuvesont, & C. E. Olmstead. 1965. Fungal populations from early stages of succession in Indiana dune sand. *Ecology* 44 (4): 734-740.

Yarranton, G. A. & Morrison. 1974. Spatial dynamics of a primary succession nucleation. *J. Ecol.* 62 (2): 417-428.

Zammit, C. A. & P. H. Zedler. 1988. The influence of dominant shrubs, fire, and time since fire on soil seed banks in mixed chaparral. *Vegetatio.* 75: 175-187.

Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. Second edition. Prentice-Hall, New Jersey, E. U. A.

Zhang, J & M. A. Maun. 1990. Seed banks in sand dunes of Lakes Huron and Erie. In: Davidson-Arnott, R. (ed). Proceedings of the symposium on coastal sand dunes 1990, Guelph, Ontario, Canada.