



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**SOBREVIVENCIA Y ESTABLECIMIENTO DE PLANTULAS
DE UNA ESPECIE COLONIZADORA DE DUNAS
COSTERAS: Chamaecrista chamaecristoides.**



T E S I S

**BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A:

BIOL. MARIA LUISA MARTINEZ VAZQUEZ

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. PATRICIA MORENO CASASOLA BARCELO

MEXICO, D. F.

1994

000216521



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 esta 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.

*A la memoria de mi pequeño Michael,
cuyo recuerdo será fuente inagotable de
fuerza y amor para el resto de mi
vida... Es maravilloso haberte conocido*



*Do you know how hard it is to
think like a plant?*

(Herbert y Ransom, 1988)

INDICE

Agradecimientos

Resumen

Abstract

I. Introducción al trabajo

II. La especie en estudio

III. La zona de estudio

IV. Dinámica de la vegetación en la zona móvil de un sistema de dunas costeras de Veracruz: un modelo markoviano.

V. Martínez, M.L. y Moreno-Casasola, P. 1993. Survival of seedling cohorts of a tropical legume on a sand dune system along the Gulf of Mexico: influence of germination date. *Canadian Journal of Botany* 71: 1427-1433.

VI. Martínez, M.L. y Moreno-Casasola, P. 1995. Effects of burial by sand on seedling growth and survival in six tropical sand dune species. *Journal of Coastal Research* 11(2): (en prensa).

VII. Martínez, M.L., Moreno-Casasola, P. y Rincón, E. 1994. Sobrevivencia de una especie endémica de dunas costeras ante condiciones de sequía. *Acta Botánica Mexicana* 26: 53-62.

VIII. Martínez, M.L. y Rincón, E. 1993. Growth analysis of *Chamaecrista chamaecristoides* (Leguminosae) under contrasting nutrient conditions. *Acta Oecologica* 14(4): 521-528.

IX. Discusión General.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis es producto del trabajo de varios años y de la interacción con una gran cantidad de personas. Espero que todas estén en mi memoria y que ninguna quede sin mencionar. Sin embargo, si así ocurriera, no es por no apreciar su ayuda y apoyo, sino por un descuido de mi memoria.

La Dra. Patricia Moreno-Casasola Barceló jugó un papel muy importante en esta investigación, como asesora y, más que nada, como la excelente amiga que es. Las discusiones con ella siempre fueron muy enriquecedoras, las dos nos emocionamos al ver los diferentes resultados que iban saliendo y, poco a poco, fuimos compartiendo el desarrollo de esta tesis. En los momentos difíciles Paty me animó, me impulsó hacia adelante y nunca me permitió darme por vencida. ¡Gracias Paty por todo tu apoyo, y sobre todo, por tu gran amistad!

El jurado revisor de la tesis estuvo conformado por los Doctores: Miguel Franco Baqueiro, Emmanuel Rincón Saucedo, M. Anwar Maun, Jorge Meave del Castillo, Miguel Martínez Ramos y Elena Alvarez-Buylla Rocés. Todos ellos contribuyeron de manera importante al mejoramiento de este trabajo. En particular, los miembros de mi comité tutorial (los doctores Franco y Rincón), junto con el Dr. Carlos Vázquez Yanes (quien no pudo estar en el jurado por haber salido del país en su año sabático) participaron en el desarrollo de esta investigación desde sus inicios y me fueron ayudando a lo largo de toda mi formación como investigadora. También tuve discusiones muy interesantes con el Dr. Maun durante mi estancia en su laboratorio en la Universidad de Western Ontario, en London, Canadá, así como con personal del Departamento de Plant Sciences. El Dr. Maun me hizo numerosas observaciones sobre los manuscritos en inglés que realmente mejoraron el estilo y me enseñaron mucho. Finalmente, quiero agradecerle al Dr. Miguel Martínez Ramos su interés en mi trabajo. Los meses en que estuvimos corrigiendo las diversas partes de la tesis fueron de gran aprendizaje para mí y de verdad le agradezco todo su esfuerzo e interés.

Muchos de mis amigos participaron de manera importante en las diferentes etapas de esta tesis. En especial quiero mencionar a mi gran amigo Octavio. Octavio me brindó su ayuda en muchas ocasiones, tanto en el trabajo de campo como en el de laboratorio. Durante gran parte de 1993 me vi forzada a guardar reposo y la ayuda de Octavio permitió que no perdiera ningún dato de campo. Así mismo, me brindó su apoyo incondicional durante los momentos más difíciles de mi vida y me recordó lo mucho que me gusta la Biología, cuando yo pensaba que ya nada me iba a volver a entusiasmar. Gracias Octavio, para siempre.

Las amistades que hice durante mi estancia en Canadá (Ruth, Kim, Tim, Jana, John, Richard, Angelo, Ming y Jackie) fueron maravillosas y esos nuevos amigos siempre se mantuvieron interesados en el desarrollo de mi tesis. Todos ellos hicieron mi estancia en Canadá muy agradable y sus continuas preguntas sobre el avance de mi trabajo me mantenían con la presión necesaria para ir terminando cada uno de los capítulos. Otros amigos que igualmente me presionaban cariñosamente fueron Simone, Alfredo, Paty, Carlos, Helga, René y Luis, a quienes conozco desde hace más de diez años y quienes me han dado muestras de una gran amistad.

Todos los estudiantes y personal académico del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM, donde se llevó a cabo gran parte de este trabajo, siempre me brindaron su amistad e interés por mi trabajo. Gracias pues a Javier Alvarez, Silvia, Octavio, Gude, Roberto, Bety, Irma, Nérida, Paty, Adriana O., Adriana F., Margarita, Gaby, Sofia, Ricardo, Georgina, Rodolfo, Irene, Sergio, Armando, Claudia y Noé. Cuando trabajé en el Centro de Ecología en el Laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento a cargo del Dr. Emmanuel Rincón, el apoyo de Pilar Huante fue esencial.

Aunque ya se están alargando mucho estos agradecimientos, no quiero dejar de mencionar a todas las personas del Instituto de Ecología, A.C. en Xalapa, quienes siempre estuvieron dispuestos a echarme una mano. Las personas que siempre me hicieron saber que contaba con ellos fueron: el Dr. Sergio Guevara, Javier, Bianca, Gaby, Graciela, Oscar, Mara, Gonzalo y Pepe. ¡¡Gracias a todos ustedes!! También como parte del Instituto, pero en la Estación de Biología (CICOLMA), Enrique y Tacho mantuvieron en buen estado las plantas que tenía en el invernadero, y siempre estuvieron dispuestos a brindarme su ayuda. Gracias también a ustedes dos.

Finalmente, aunque no por ello en último lugar, quiero mencionar a mi familia. A pesar de no ser biólogo, Peter me ayudó en muchos experimentos del invernadero y aguantó junto conmigo esas horas de calor "estilo dunas de Veracruz". También me dictaba datos que tenía que capturar en la computadora y se emocionaba con cada uno de mis pequeños logros. ¡Gracias Peter! Mis padres, mi madrina, mi hermana Any, mis dos sobrinas (Alejandra y Carolina), Alberto, Ma. Luisa Villa y la memoria del Abuelo siempre me brindaron una gran cantidad de cariño y amor que les agradezco desde el fondo de mi corazón. Todos son plenamente correspondidos.

Este proyecto contó con apoyo de CONACYT y DGAPA IN-203389, UNAM. También se me otorgó una beca de DGAPA para realizar mis estudios doctorales.

RESUMEN

En las dunas costeras del Golfo de México y el Caribe, los vientos fuertes del norte (comúnmente denominados "nortes"), predominantes durante el invierno, producen grandes movimientos de arena, los cuales ocasionan una gran mortalidad de plantas y por lo tanto, disminuyen la cobertura vegetal. Probablemente este movimiento de arena es un factor que ha ejercido una presión de selección importante en las especies colonizadoras de estos sistemas. Las respuestas que presentan pueden ser a nivel funcional (por ejemplo mecanismos de tolerancia fisiológica como cambios en la tasa fotosintética, o bien una plasticidad morfológica). También pueden evadir la temporada de mayor movimiento de arena por medio de una germinación diferencial distribuida a lo largo del año. En sistemas dinámicos como las dunas costeras es interesante estudiar los mecanismos de colonización desde su fase inicial más móvil. En el presente trabajo se usa como sistema de estudio a Chamaecrista chamaecristoides, un arbusto tropical, endémico de las costas mexicanas y que predomina en las dunas móviles.

El objetivo general de este trabajo es entender algunas respuestas morfológicas y de historia de vida que presenta C. chamaecristoides var. chamaecristoides ante fluctuaciones ambientales que se presentan durante los "nortes". El problema se aborda desde diferentes puntos de vista, haciendo énfasis en diferentes niveles de organización (desde comunidades hasta individuos).

De manera general, los resultados se resumen como sigue:

1. C. chamaecristoides es la primera especie en colonizar las zonas de arena móvil y parece funcionar como planta facilitadora de la entrada de otras especies. La cobertura de C. chamaecristoides disminuye cuando aumenta el número de especies y eventualmente llega a extinguirse localmente. Sin embargo, los disturbios abren claros donde esta especie puede iniciar nuevamente la colonización. Los disturbios mantienen una dinámica en el sistema que se ve reflejada en la vegetación en mosaico. Por otro lado, los modelos matriciales utilizados para analizar la dinámica de la vegetación indican que la colonización es un proceso rápido y dinámico en el que C. chamaecristoides juega un papel muy importante.

2. A nivel poblacional se observó que la germinación es mayor en dos temporadas (finales de nortes - abril- y durante las lluvias -julio). El mayor movimiento de arena que ocurre durante los nortes produce una mayor mortalidad de plántulas. Se observó que la probabilidad de sobrevivencia durante los nortes está en función de la talla de las plántulas al inicio de esta temporada y que la época de germinación juega un papel importante en la posibilidad de alcanzar tallas grandes las cuales sobreviven más.

3. Los individuos de C. chamaecristoides incrementan significativamente tanto su biomasa total como su área foliar cuando son cubiertos con arena. Además, son tolerantes a condiciones de sequía total durante más de tres meses, y crecen en condiciones de poca disponibilidad de nutrientes. Se desconocen los mecanismos fisiológicos que permiten estas respuestas.

La información obtenida en los trabajos presentados en esta tesis se integra a través de un modelo conceptual de las respuestas de C. chamaecristoides ante disturbios periódicos ocasionados por los "nortes". Algunos de los aspectos más importantes del modelo propuesto y que, precisamente por ellos puede ser útil son: 1) Abarca diferentes niveles de organización y pretende integrarlos por medio del efecto de las respuestas a los disturbios en cada nivel. 2) Puede servir como una herramienta que ayude a entender la dinámica de las comunidades de las dunas móviles, tomando como base una especie clave dentro del sistema. En el caso de comunidades con pocas especies, donde una es predominante, es posible sugerir que la autoecología de la especie clave es la base de la dinámica de dicho sistema. 3) Dado que las condiciones ambientales de estas primeras etapas de colonización son similares para diferentes sistemas de dunas costeras, podría ser aplicable a otras especies colonizadoras de dunas.

ABSTRACT

Coastal sand dunes are characterized by a sandy substrate with different degrees of mobility, depending on the wind speed, plant cover and the topography of the dune system. Along the coasts of the Gulf of Mexico and the Caribbean, strong northerly (cold fronts) may move large amounts of sand which greatly influence plant cover. Only colonizing species of sand dunes are able to tolerate these environmental fluctuations. Studies show that plants may either respond functionally (through physiological tolerances to sand movement or drought) or avoid the time of the year in which sand movement is greatest (through different germination patterns). Most of these responses have been observed for temperate species and few studies have used tropical sand dune colonizing species. In this research project we studied a tropical species endemic to the dunes of the Mexican coasts (*Chamaecrista chamaecristoides* var. *chamaecristoides*). It is reasonable to assume that this species has been subject to selective pressures such as substrate mobility and drought, may have developed different mechanisms to tolerate these environmental fluctuations. Since the species is a primary colonizer of foredunes, a study of its biology will allow a better understanding of the successional process in tropical mobile sand dunes, during and after local disturbances, caused by the nortes.

The general objectives of this thesis were to understand the responses of *Chamaecrista chamaecristoides* var. *chamaecristoides* to environmental fluctuations caused by disturbances such as the nortes. The problem is approached from different points of view, covering different levels of organization (from communities to individuals).

In general, the results can be summarized as follows:

1. *C. chamaecristoides* is the first species to start the colonization process in bare sand and once it has reached a plant cover of 25-50%, it facilitates the growth and survival of other species. As the number of species increases, plant cover of *C. chamaecristoides* is reduced until it becomes locally extinct. However, sand movement during the nortes creates open patches with bare sand and allows *C. chamaecristoides* to start the colonization process once again. Obviously, these periodic disturbances play an important role in the dynamism of the dune systems and are partially responsible for the vegetation mosaic typical of these habitats.
2. We detected germination of *C. chamaecristoides* throughout the year. However, there are two clear germination peaks (the end of the nortes, and during the rainy season). The high sand movement detected during the nortes was the major cause of mortality. The probability of survival during this season was directly related to individual sizes, more than their age. Thus, germination date has an important impact on the probability of survival since it would allow a seedling to become large enough to survive the following nortes season. We conclude that in such a spatially and temporally heterogeneous environment, different cohorts guarantee the maintenance of its populations in the system.
3. *C. chamaecristoides* individuals significantly increased their biomass and total leaf area when they were covered by small amounts of sand. Further, 1-3 month old seedlings of *C. chamaecristoides* were tolerant of drought for more than 3 months, and were able to survive

with low nutrient availability in the substrate. The physiological mechanisms underneath these responses are not known.

The information produced in all these research projects is integrated through a conceptual model of the responses of C. chamaecristoides to periodic disturbances such as the nortes. The model considers the individual and demographic responses, and their impact on the community dynamics, and may be useful in the understanding of the dynamics of species that grow on mobile dunes. It may also be used as a stepping stone to develop a theoretical framework that would allow an understanding of the community dynamics in mobile dunes. In mobile dune communities with few species it may be suggested that the autoecology of a key-species such as C. chamaecristoides may form the basis of the dune system.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGÍA

CAPITULO I

INTRODUCCION GENERAL

1. Generalidades de las dunas costeras.

Las dunas costeras son grandes acumulaciones de arena que se encuentran a lo largo de costas, ya sea marinas o lacustres. La orientación, altura y forma de las dunas están determinadas por la velocidad y dirección de los vientos dominantes, así como por el tamaño de las partículas de arena que las conforman (Carter *et al.* 1990). Se desarrollan en cualquier zona costera donde exista una fuente natural de sedimento suelto de tamaño pequeño (0.2 a 2 mm de diámetro). El sedimento puede migrar por la acción del viento, y se acumula al chocar con diferentes obstáculos, formándose de esta manera las masas no consolidadas de arena que distinguen a las dunas (Ranwell, 1972; Carter *et al.*, 1990).

Las dunas costeras se localizan en un amplio ámbito de latitudes, desde templadas hasta tropicales, lo que les confiere características ambientales particulares para cada región. Así, por ejemplo, en las dunas de latitudes templadas el invierno es frío y con nieve; en las zonas con clima mediterráneo el verano es seco y las lluvias ocurren en el invierno; y en el trópico puede haber una marcada estación de lluvias en el verano y de secas en el invierno. A pesar de estas diferencias climáticas, todos los sistemas de dunas costeras tienen un sustrato arenoso (estabilizado en mayor o menor grado) que está sujeto a la acción del viento. En las costas occidentales de Europa los vientos predominantes provienen del oeste y ocurren de manera relativamente constante a lo largo del año, lo que implica un movimiento de arena más o menos constante, aunque puede ser mayor en los meses secos del verano. En cambio, en las costas atlánticas de los Estados Unidos de Norteamérica y de Canadá los vientos fuertes se presentan sólo durante la época de tormentas en el invierno y son los principales responsables de la formación y movimiento de las dunas (Barnes, 1977). En el Golfo de México y el Caribe, las tormentas de invierno ("nortes") producen grandes movimientos de arena durante

esta estación del año.

La vegetación que se desarrolla sobre las dunas costeras está frecuentemente expuesta a condiciones ambientales que suelen ser limitantes para muchas especies. Los factores que de acuerdo con la literatura tienen un mayor efecto sobre la sobrevivencia y el crecimiento de las plantas que habitan las dunas son:

- el movimiento de arena (tanto acumulación como erosión) (Crawford y Wishart, 1966; Moreno-Casasola, 1982, 1986; Harris y Davy, 1987; Maun, 1990; 1994)
- la sequía (baja capacidad de retención de agua en la arena) y fluctuaciones del manto freático (Ashenden *et al.*, 1975; De Jong y Klinkhamer, 1988)
- cambios en el pH del suelo y en la cantidad de nutrientes disponibles (Eldred y Maun, 1982; Moreno-Casasola, 1982; Schat, 1984; Meltzer y van Dijk, 1986)
- aspersión salina (Ranwell, 1960; 1972; Avis y Lubke, 1985; Sykes y Wilson, 1989; Blits y Gallagher, 1991; Maun, 1990; 1994)
- alta radiación solar (lo que implica altas temperaturas en las hojas cercanas a la superficie de la arena) (Ayyad, 1973; Moreno-Casasola, 1982; Barbour, 1992; Maun, 1994)
- la herbivoría por conejos (Harris y Davy, 1986; Barker *et al.*, 1989).

Clark (1986) y Barbour (1992) añaden los disturbios a esta lista de factores ambientales. Ambos autores consideran que los sistemas costeros presentan una alta variabilidad temporal y espacial donde los disturbios juegan un papel importante en la dinámica de la vegetación (González-Loera y Moreno-Casasola, 1982; Tyndall *et al.*, 1986; Moloney, 1988; Barbour, 1992; Chapman, 1992). En el presente trabajo los disturbios se consideran como eventos repentinos (súbitos) que alteran la estructura y dinámica de la comunidad o de la población,

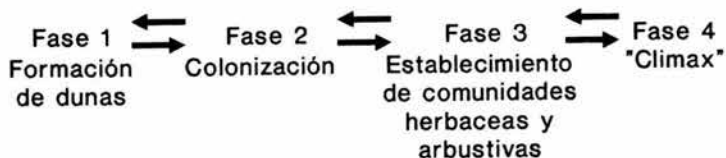
así como la disponibilidad de los recursos y las condiciones ambientales (Bazzaz y Sipe, 1987).

2. Las dunas costeras como sistemas dinámicos.

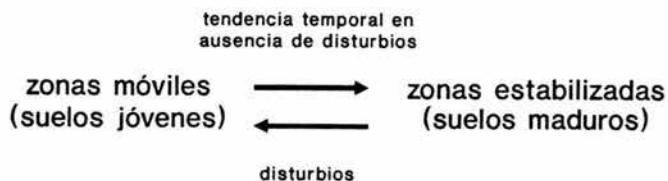
La apariencia general de los sistemas de dunas costeras es la de un paisaje extremadamente diversificado con muchos tipos de vegetación cuya estructura y composición florística son muy contrastantes. Dicha vegetación en mosaico está estrechamente relacionada con la topografía y con la sucesión cíclica característica de estos sistemas (Fig. 1) (Ranwell, 1972; De Raeve, 1989). Tal proceso de sucesión es inferida a partir de la distribución espacial de la vegetación, bajo la suposición de que la secuencia temporal está representada en la secuencia espacial (Cowles, 1899; Clark, 1986).

En el presente estudio se considera a la sucesión como al patrón no estacional, direccional y continuo de la colonización y reemplazo de especies en un lugar determinado, a lo largo del tiempo (Begon *et al.*, 1990). En los sistemas de dunas costeras la sucesión primaria puede seguir diferentes caminos, dependiendo de las posibles combinaciones de condiciones iniciales y el desarrollo posterior de la vegetación (Ranwell, 1972). No obstante, se pueden hacer ciertas generalizaciones sobre la sucesión en estos sistemas (Fig. 1). El proceso da inicio en las dunas incipientes con la acumulación de arena y la formación de dunas. Posteriormente, se coloniza la arena desnuda por especies pioneras, las cuales suelen ser herbáceas en sistemas templados (Cowles, 1899; Olson, 1958; Ranwell, 1972) y arbustivas en los tropicales (observaciones de campo). Conforme el sustrato se va estabilizando, entran otras especies herbáceas y arbustivas, llegando a formar matorrales, los cuales pueden desarrollarse en un bosque templado o en una selva tropical (comunidades "climax"), dependiendo de la latitud (Cowles, 1899; Olson, 1958; Ranwell, 1972; Moreno-Casasola, *et al.*, 1982). En presencia de disturbios, esta tendencia temporal puede regresar a fases previas, lo que da lugar a que se inicie una sucesión secundaria dentro de la misma sucesión primaria (sucesión cíclica o recurrente). El ambiente y la vegetación cambian durante el proceso sucesional: el sustrato se estabiliza mientras que la biomasa y la diversidad de especies

a) Sucesión en dunas costeras



b) Ambiente



c) Vegetación



Fig. 1. Esquematación del proceso sucesional en un sistema de dunas costeras.

van en aumento. Al incrementarse la cobertura vegetal las primeras colonizadoras se van extinguiendo localmente, aparentemente debido a su poca capacidad competitiva por luz y por espacio (Silander y Antonovics, 1982; Ehrenfeld, 1990). Así, la permanencia de las especies colonizadoras dentro del sistema depende de la apertura de claros por efecto de los disturbios. Los disturbios aseguran una regeneración de la vegetación de las etapas colonizadoras.

En los diferentes esquemas sucesionales que se han sugerido para sistemas de dunas costeras se hace énfasis en el papel importante que juega la movilidad del sustrato en la sucesión. Por ejemplo, se ha observado que la vegetación que se desarrolla sobre arena desnuda sujeta a una acreción continua es diferente a la de zonas adyacentes donde la erosión es predominante (Ehrenfeld, 1990).

Los cambios en la composición de la vegetación a lo largo del tiempo resultan de los cambios en las condiciones ambientales físicas, de la historia de vida de las diferentes especies y de las interacciones entre las especies. Algunas interacciones que se han asociado con el proceso sucesional son la facilitación (el grupo colonizador de especies promueve el crecimiento de otras más tardías); inhibición (las primeras especies impiden el crecimiento de otras más tardías) y tolerancia (no hay un efecto estimulador ni inhibitorio sobre el crecimiento de especies tardías). En este caso el recambio de especies en el tiempo es aleatorio (Connell y Slatyer, 1977). En el proceso de la colonización de arena desnuda (sucesión primaria) se ha sugerido que la facilitación es un tipo de interacción frecuente. Por ejemplo, Allen y Allen (1988) observaron que *Salsola kali*, una especie colonizadora de dunas, facilita el establecimiento de otras especies, mientras que Morris et al. (1984) determinaron el papel facilitador de una especie fijadora de nitrógeno (*Myrica pensilvanica*) en la sucesión.

En resumen, la sucesión en los sistemas de dunas costeras ocurre episódicamente, en respuesta a cambios fisiográficos y a los disturbios frecuentes. Los patrones sucesionales descritos para dunas costeras sugieren que el cambio desde las primeras colonizadoras hasta

un bosque bien desarrollado puede durar desde cientos hasta miles de años, dependiendo del desarrollo del suelo (Clark, 1986; Ehrenfeld, 1990). La sucesión en las dunas puede ser primaria (colonización de la arena desnuda) o bien secundaria (en zonas donde la vegetación ha sido total o parcialmente removida, pero que están afectadas por dicha vegetación previa: hay propágulos en el suelo).

3. El papel de los disturbios en la dinámica de las dunas costeras.

Las dunas costeras se encuentran afectadas por una gran cantidad de disturbios. Algunos de los más importantes son los vientos fuertes (que producen movimientos intensos de arena) y las inundaciones en las partes bajas del sistema, como las hondonadas y las playas. Estas inundaciones son como consecuencia de la elevación del manto freático y las mareas altas durante tormentas y huracanes. Los agentes de disturbio se presentan con intensidades, magnitudes y frecuencias muy variadas (Sousa, 1984), creando heterogeneidad en el ambiente al afectar diferencialmente a los distintos microhábitats que componen a un sistema de dunas. Por ejemplo, el movimiento de arena varía en función de la topografía: en las cimas y pendientes externas hay acreción, mientras que en las pendientes internas y brazos hay una mayor erosión (Moreno-Casasola, 1982). De esta manera un solo agente de disturbio (i.e. movimiento fuerte de arena durante un día) puede afectar diferencialmente los distintos microhábitats de una duna, así como las condiciones ambientales y las especies colonizadoras de cada microhábitat. A nivel del paisaje, el sistema de dunas presenta zonas con diferentes grados de movimiento de arena (desde estabilizadas hasta móviles) donde el efecto del viento es totalmente diferente, afectando más aquellas partes del sistema con baja cobertura vegetal.

La apertura de claros por efecto de los disturbios varía en el tiempo y en el espacio, lo que trae como consecuencia la conformación de un mosaico de vegetación en distintos estadios sucesionales (Moreno-Casasola *et al.*, 1982; Acosta, 1993; Pérez, 1993). Los parches que conforman este mosaico tienen características diferentes (factores ambientales, disponibilidad de recursos, cercanía a otros parches), de manera que las especies capaces de colonizar y establecerse en cada uno de ellos también pueden ser diferentes. En cada parche

ocurre una sucesión de especies a pequeña escala, la cual está determinada por el tamaño del parche, los mecanismos de colonización de las especies, las fluctuaciones ambientales, la historia de vida de las especies y la migración de propágulos de un parche a otro. Los disturbios retrasan la sucesión o la regresan a etapas anteriores y funcionan como un factor clave que mantiene la dinámica en parches de la comunidad (Pickett y White, 1985). La frecuencia con que se dan los disturbios locales afecta la entrada de otras especies al sistema: si son muy recurrentes se mantiene una etapa seral temprana, y si ocurren muy esporádicamente, la vegetación tardía puede ser la predominante (Connell, 1978).

Los efectos de los disturbios varían en los diferentes niveles de organización:

- i) Individuos: cambios en los atributos funcionales y morfológicos en los individuos y, en última instancia, en la posibilidad de sobrevivir y dejar descendencia.
- ii) Poblaciones: cambios en los procesos demográficos (tasa de natalidad, de mortalidad y de migración) que pueden resultar en cambios en la estructura y dinámica de las poblaciones.
- iii) Comunidades: cambios en la estructura (distribución e interacción de las especies en el tiempo y en el espacio), en la dinámica de la comunidad y en los flujos de energía y materiales que ocurren a través de ella.

A pesar de la importancia de los disturbios en los sistemas de dunas costeras, los estudios sobre su efecto en la dinámica de la comunidad han sido escasos. Algunos de los trabajos que se han realizado con este enfoque se mencionan a continuación. Barbour (1992), analiza las respuestas morfológicas de las plantas que crecen en la playa y que están sujetas a disturbios como el oleaje y las mareas altas. Weller (1989) por su lado, se enfoca al efecto de diferentes niveles de disturbio (en su caso considerados como movimiento de arena) sobre la germinación de semillas de distintos tamaños. Pammenter *et al.* (1985) estudian la regeneración después del fuego en un bosque templado que crece sobre dunas costeras, y Maun (1994) hace una recopilación sobre las respuestas de las plántulas de especies de dunas

costeras ante factores limitantes para su crecimiento y sobrevivencia.

En términos generales, se han detectado atributos fisiológicos y de historia de vida que pueden ser importantes en los procesos sucesionales que ocurren en las dunas. En la Tabla 1 se presentan algunas de las tendencias observadas en especies características de dunas móviles y de zonas estabilizadas (Ehrenfeld, 1990; Maun, 1994).

Tabla 1. Características observadas para plantas predominantes en la fase de colonización y en la de estabilización.

| | Fase de colonización | Fase de estabilización |
|-------------------------------|---|--|
| Atributos de historia de vida | <ul style="list-style-type: none"> - anuales o perennes de vida corta - reproducción temprana - mecanismos de latencia que favorecen una germinación más abundante en la temporada de bajo movimiento de arena | <ul style="list-style-type: none"> - perennes de vida larga - reproducción tardía |
| Atributos fisiológicos | <ul style="list-style-type: none"> - Tolerancia al enterramiento y la sequía - Uso eficiente de nitrógeno y agua | <ul style="list-style-type: none"> - Tolerancia de las plántulas a condiciones de sombra - Alta capacidad competitiva por luz y nutrientes |
| Atributos morfológicos | <ul style="list-style-type: none"> - Crecimiento clonal y rizomatoso extensivo, rápido. Se favorece la adquisición de espacio y la emergencia de un sustrato móvil - Semillas grandes que producen plántulas robustas tolerantes al enterramiento y la sequía | <ul style="list-style-type: none"> - Crecimiento rizomatoso intensivo y compacto que favorece la retención del espacio ganado |

No obstante la información que se tiene de las plantas de dunas, existen importantes lagunas en el conocimiento sobre la fisiología y ecología de las plantas en los procesos de colonización del sustrato móvil. Por ejemplo, en pocos casos (i.e. Eldred y Maun, 1982; Disraeli, 1984; Maun, 1981; 1985; De Jong y Klinkhamer, 1988) se ha estudiado si el proceso sucesional en las dunas móviles es facilitado por las primeras colonizadoras. También se desconocen los mecanismos de resistencia y tolerancia al movimiento de arena que presentan las especies colonizadoras, y no se ha estudiado el papel de los disturbios en la

dinámica de la comunidad de dunas móviles.

4. Presentación del proyecto de investigación.

El presente trabajo se realizó en la Estación Biológica CICOLMA (Centro de Investigaciones costeras La Mancha), la cual pertenece al Instituto de Ecología, A.C. Dicha estación se encuentra ubicada en la costa del Golfo de México en el Estado de Veracruz.

En la zona de estudio la precipitación es abundante (alrededor de 1,000 mm) durante los meses del verano (junio a septiembre), seguida por una temporada de sequía (250 mm) que puede prolongarse hasta por 5 ó 6 meses. Esta temporada de baja precipitación se caracteriza, además, por la presencia de tormentas de invierno, conocidas como "nortes". Los "nortes" se producen cuando los frentes fríos de origen polar se mueven hacia el sur, atravesando el Golfo de México y áreas circundantes (Thom, 1967). Durante el invierno estos frentes provocan un descenso en la temperatura y los vientos alcanzan, en ocasiones, velocidades de más de 40 km/h, provocando grandes movimientos de arena en las zonas carentes de vegetación (Poogie, 1962; Moreno-Casasola, 1982). Normalmente, se presentan entre 20 y 25 "nortes" de octubre a marzo (Thom, 1967).

Los grandes movimientos de arena producto de estos vientos producen cambios repentinos en la comunidad: muchas plantas mueren al ser cubiertas con la arena o cuando sus raíces quedan expuestas por la erosión. En las zonas sin vegetación, la temperatura sobre la superficie de la arena aumenta (Moreno-Casasola, 1982), con lo que las fluctuaciones diurnas de temperatura se hacen más amplias (en marzo de 1989 se midió 25-50°C al sol vs. 25-35°C en la sombra) (Moreno-Casasola *et al.*, 1994), la humedad en el sustrato disminuye sensiblemente y, puesto que no hay obstáculos que retengan la arena, el movimiento de ésta aumenta considerablemente. De esta manera, los "nortes" pueden considerarse como agentes que producen disturbios periódicos que se dan en las dunas costeras del Golfo de México, los cuales pueden tener un mayor impacto en la vegetación y morfología de las costas que los huracanes que son menos frecuentes (Thom, 1967).

Las comunidades de zonas móviles de las dunas costeras del Golfo de México están formadas por pocas especies, como son: Commelina erecta, Croton punctatus, Palafoxia lindeni, Chamaecrista chamaecristoides, Pectis satureioides, Trachypogon gouini, Schyzachirium scoparium, Macroptillum atropurpureum, Metastelma pringlei y Cnidosculus sp. (Moreno-Casasola, 1982). Dentro de éstas, Chamaecrista chamaecristoides es la especie predominante en cobertura y en abundancia (Moreno-Casasola, *et al.*, 1982; Moreno-Casasola, 1986). C. chamaecristoides generalmente inicia el proceso de colonización y, al parecer, facilita la entrada posterior de las otras especies (observaciones de campo). De hecho, puede considerarse como una especie clave (según la definición de Meffe y Carroll, 1994) dentro de la comunidad de dunas móviles, ya que juega un papel importante en la estructura de la comunidad (Moreno-Casasola, 1986). Siendo una especie clave, se puede sugerir que un estudio autoecológico de la especie aportaría información importante sobre la dinámica de la comunidad durante las primeras etapas del proceso de colonización y estabilización de las dunas móviles.

C. chamaecristoides es una leguminosa arbustiva que crece predominantemente en zonas sin cobertura vegetal donde el sustrato tiene una gran movilidad. La especie es la primera en colonizar la arena móvil y, gradualmente, va estabilizando el sustrato al disminuir el efecto del viento sobre la arena y cubrir la arena con sus ramas postradas cerca del origen y erectas en su extremo más apical (ver capítulo II). Posteriormente van entrando otras especies menos tolerantes al movimiento de arena hasta que C. chamaecristoides se extingue localmente, aunque sólo para iniciar la colonización en otro claro de arena desnuda abierto por los nortes.

A lo largo de su ciclo de vida, los individuos de C. chamaecristoides se ven expuestos a fuertes movimientos de arena (especialmente durante la temporada de nortes) a sequías y a poca disponibilidad de nutrientes. Estas condiciones podrían considerarse como limitantes para la sobrevivencia y crecimiento de muchas plantas. Sin embargo, C. chamaecristoides es abundante y predomina en las dunas móviles, por lo que puede esperarse que presente un conjunto de atributos que le permitan crecer en estos ambientes. Por ejemplo, es posible suponer que la especie tenga mecanismos de tolerancia al movimiento de arena, es decir, que

los individuos sean capaces de emerger después de haber sido cubiertos total o parcialmente por la arena. También se plantea la posibilidad de que, al igual que otras especies colonizadoras, C. chamaecristoides tenga mecanismos de evasión para sobrevivir las condiciones adversas, germinando cuando la sequía y el movimiento de arena son menos drásticos. Así mismo, se propone que la especie en estudio tiene mecanismos de recuperación y la capacidad de recolonización de los sitios perturbados, lo mismo que se ha observado en otras especies tolerantes a diferentes tipos de disturbios (Harper, 1977; White, 1979; Spurr y Barnes, 1980; Sousa, 1984; Pickett y White, 1985; Pickett y McDonell, 1989; Maun, 1994). En caso de presentar alguna respuesta de tolerancia o de evasión se plantea que estos pueden ocurrir a través de mecanismos fisiológicos, cambios morfológicos o por medio de un acoplamiento del ciclo de vida con la temporada favorable para el crecimiento (en este caso, la temporada de menor número de disturbios - lluvias, evitando de esta manera los nortes-) (Crawford, 1989). A su vez, estos cambios morfológicos y fisiológicos pueden afectar la capacidad colonizadora de la especie, así como la dinámica de la vegetación de las zonas móviles.

Indudablemente, aún queda mucho por comprender acerca de los procesos de colonización y la dinámica de la vegetación que habita las dunas costeras del Golfo de México. Este trabajo se enfoca en la fase móvil donde se inicia el proceso de colonización y pretende explorar y documentar algunos aspectos que han sido poco estudiados, tomando como sistema de estudio a C. chamaecristoides. En particular, intenta entender las respuestas de Chamaecrista chamaecristoides ante las fluctuaciones ambientales causadas por agentes de disturbio como los "nortes", y el papel de esta especie en la dinámica de la comunidad. Como se señaló en párrafos anteriores, estas respuestas pueden darse a nivel de individuos, poblaciones o comunidades, por lo que el problema se aborda también desde estos diferentes niveles, los cuales serán tratados por separado en los capítulos que conforman esta tesis. Los resultados obtenidos se discuten de manera integral en la discusión general.

En el capítulo II se presenta información general sobre la especie en estudio, mientras que en el III se describe la ubicación geográfica de la zona de estudio, así como sus características

particulares.

El capítulo IV se enfoca al estudio de la dinámica de la comunidad y al papel que juega C. chamaecristoides en dicha dinámica, especialmente durante la fase de colonización y estabilización de la arena móvil. Para entender la dinámica de la vegetación se empleó un modelo markoviano de transición, y se hicieron simulaciones con el objetivo de proyectar el estado futuro de la vegetación, dadas una serie de supuestos característicos de estos modelos. Se observó que C. chamaecristoides es la primera especie en colonizar la arena desnuda y que juega un papel importante en la colonización de la duna móvil muestreada. Por otro lado, el modelo predice que la riqueza de especies tiende a aumentar en un tiempo relativamente corto (2 a 3 años).

El capítulo V presenta la sobrevivencia diferencial de cohortes de plántulas de C. chamaecristoides germinadas en distintas épocas del año. En este capítulo se estudia, en condiciones naturales, el efecto del momento de la germinación sobre la sobrevivencia de plántulas y juveniles. Así mismo, se evalúan los factores de mortalidad más importantes. Se hacen comparaciones de las curvas de sobrevivencia de las cohortes de plántulas germinadas en diferentes épocas del año, así como de plántulas con diferentes tamaños. La probabilidad de sobrevivencia durante la temporada de "nortes" está más relacionada con la talla que con la edad de los individuos, siendo mayor la mortalidad de los más pequeños.

Los capítulos VI, VII y VIII muestran los resultados de 3 experimentos de crecimiento de individuos de C. chamaecristoides expuestos a diferentes condiciones ambientales. Todos se realizaron en invernaderos. En el VI se estudió el efecto del enterramiento en la sobrevivencia y el crecimiento de plántulas de la especie en estudio. Se hacen comparaciones con otras especies. El VII, por otro lado, presenta un experimento donde se evaluó la capacidad de sobrevivencia de C. chamaecristoides en condiciones xéricas y con diferentes tipos de riego (por aspersión, riego simulando la escasa lluvia que ocurre durante la temporada de secas). Finalmente, el capítulo VIII trata sobre las respuestas de plántulas de esta especie expuestas a diferentes aportes de nutrientes. Se observó que las plántulas de C.

chamaecristoides incrementan su vigor (medido en biomasa y área foliar) cuando son cubiertas con arena y que son tolerantes a la sequía y la escasez de nutrientes.

En el último capítulo, el IX, se integra la información obtenida en los trabajos presentados en la tesis, por medio de un modelo conceptual de las respuestas de C. chamaecristoides ante los disturbios periódicos como los "nortes". El modelo propuesto puede ser útil para entender la dinámica de las especies que crecen en las zonas móviles de las dunas costeras. Considera las respuestas individuales, algunas características poblacionales y los efectos de estos dos en el proceso de colonización y estabilización de dunas costeras móviles. El modelo puede servir como herramienta que ayude a desarrollar un marco conceptual para entender la dinámica de las comunidades en las dunas móviles e integrar la información generada para diferentes niveles de organización.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Acosta, I. 1993. Lluvia de semillas en matorrales de dunas costeras. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Allen, E.B. and Allen, M.F. 1988. Facilitation of succession by the nonmycotrophic colonizer *Salsola kali* (Chenopodiaceae) on a harsh site: the effects of mycorrhizal fungi. *Am. J. Bot.* 75: 257-263.
- Ashenden, T.W., Stewart, W.S. and Williams, W. 1975. Growth responses of sand dune populations of *Dactylis glomerata* L. to different levels of water stress. *J. Ecol.* 63: 97-107.
- Avis, A.M. and Lubke, R.A. 1985. The effect of wind-borne sand and salt spray on the growth of *Scirpus nodosus* in a mobile dune system. *S. Afr. J. Bot.* 51(2): 100-110.
- Ayyad, M.A. 1973. Vegetation and environment of the western mediterranean coastal land of Egypt. I. The habitat of the sand dunes. *J. Ecol.* 61: 509-523.
- Barbour, M.G. 1992. Life at the leading edge: the beach plant syndrome. In: Seeliger, U. (ed.) *Coastal Plant Communities of Latin America*. Academic Press Inc. San Diego, California, USA. p. 291-308.
- Barnes, R.S.K. (ed). 1977 *The Coastline*. John Wiley and Sons. England, 356 pp.
- Barker, J.R., Herlocker, D.J. and Young, S.A. 1989. Vegetation dynamics along a grazing gradient within the coastal grassland of central Somalia. *Afr. J. Ecol.* 27: 283-289.
- Bazzaz, F.A. y Sipe, T.W. 1987. Physiological Ecology, Disturbance and Ecosystem Recovery. En: Schulze, E.D. and Zwolfer, H. (eds). *Potentials and limitations of ecosystem analysis*. Springer-Verlag, Berlin. 203-227.
- Begon, M., Harper, J.L. and Townsend, C.R. 1990. *Ecology*. Blackwell Scientific Publications. Massachusetts, USA. 945 pp.
- Blits, K.C. and Gallagher, J.L. 1991. Morphological and physiological responses to increased salinity in marsh and dune ecotypes of *Sporobolous virginicus* (L.) Kunth. *Oecologia* :330-335.
- Carter, R.W.G., Nordstrom, K.F. and Psuty, N.P. 1990. The study of coastal dunes. In: Nordstrom, K., Psuty, N. and Carter, B. (eds.) *Coastal Dunes: Form and Process*. John Wiley Sons. Chichester, England. p. 1-14.

- Chapman, A.R.O. 1992. Vegetation Ecology of rocky shores. In: Seeliger, U. (ed.) Coastal Plant Communities of Latin America. Academic Press Inc. San Diego, California, USA. p. 3-30.
- Clark, J.S. 1986. Dynamism in the barrier-beach vegetation of Great South Beach, New York. *Ecol. Monogr.* 56(2): 97-126.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell, J.H. and Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *Am. Nat.* 111: 1119-1144.
- Cowles, H.C. 1899. The ecological relations of the vegetation of the sand dunes of Lake Michigan. *Bot. Gaz.* 27: 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.
- Crawford, R.M.M. 1989. *Studies in plant survival.* Blackwell Scientific Publications. Great Britain. 296 pp.
- Crawford, R.M.M. and Wishart, D. 1966. A multivariate analysis of dune slack vegetation in relation to coastal accretion at Tentsmuir Fife. *J. Ecol.* 54: 729-743.
- De Jong, T. and Klinkhamer, P.G. 1988. Seedling establishment of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a sand-dune area: the importance of water for differential survival and growth. *J. Ecol.* 76: 393-402.
- De Raeve, F. 1989. Sand dune vegetation and management dynamics. In: van der Meulen, F., Jungerius, P.D. and Visser, J.H. (eds). *Perspectives in Coastal Dune Management.* SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. 99-110.
- Disraeli, D., 1984. The effect of sand deposits on the growth and morphology of *Ammophila breviligulata*. *J. Ecol.* 72: 145-154.
- Ehrenfeld, J.G. 1990. Dynamics and processes of barrier island vegetation. *Aquatic Sciences* 2(3,4): 437-480.
- Eldred, R.A. and Maun, A.M. 1982. A multivariate approach to the problem of decline in vigor of *Ammophila*. *Can. J. Bot.* 60: 1371-1380.
- González-Loera, J. y Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: efecto de una perturbación artificial. *Biotica* 7(4): 533-550.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of plants.* Academic Press. Orlando, USA.

- Harris, D. and Davy, A.J. 1986. Strandline colonization by Elymus farctus in relation to sand mobility and rabbit grazing. *J. Ecol.* 74: 1045-1056.
- Harris, D. and Davy, A.J. 1987. Seedling growth in Elymus farctus after episodes of burial with sand. *Ann. Bot.* 60: 587-593.
- Maun, M.A. 1981. Seed germination and seedling establishment of Calamovilfa longifolia on Lake Huron sand dunes. *Can. J. Bot.* 59(4): 460-469.
- Maun, M.A. 1985. population biology of Ammophila breviligulata and Calamovilfa longifolia on Lake Huron sand dunes. I. Habitat, growth form, reproduction and establishment. *Can. J. Bot.* 63(1): 113-124.
- Maun, M.A. 1990. Ecology of seedling establishment on coastal and lacustrine sand dune systems. In: Proceedings of the Symposium on Coastal sand dunes. September 12-14, Guelph, Ontario. p. 251-276.
- Maun, A.M. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. *Vegetatio* 111: 59-70.
- Meffe, G.K. and Carroll, C.R. 1994. Principles of Conservation Biology. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts. 600 pp.
- Meltzer, J.A. and van Dijk, H.W.J. 1986. The effects of dissolved macro-nutrients on the herbaceous vegetation around dune pools. *Vegetatio* 65: 53-61.
- Moloney, K. A. 1988. Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial bunchgrass. *Ecology* 69(5): 1588-1598.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biotica* 7(4): 577-602.
- Moreno-Casasola, P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio* 65: 67-76.
- Moreno-Casasola, P., van der Maarel, E., Castillo, S., Huesca, M.L. and Pisanty, I. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructura y composición en el Morro de La Mancha, Ver. I. *Biotica* 7(4): 491-526.
- Moreno-Casasola, P., Grime, J.P. and Martínez, M.L. 1994. A comparative study of the effects of fluctuations in temperature and moisture supply on hard coat dormancy in the seeds of coastal tropical legumes. *J. Trop. Ecol.* 10: 67-86.

Morris, M. Eveleigh, D.E. Riggs, S.C. and Tiffney, W.N. Jr. 1984. Nitrogen fixation in the bayberry (*Myrica pensilvanica*) and its role in the coastal succession. *Am. J. Bot.* 61: 867-875.

Olson, J.S. 1958. Rates of succession and soil changes in southern Lake Michigan sand dunes. *Bot. Gaz.* 119(3): 125-170.

Pammenter, N.W., Berjak, M. and Macdonald, I.A.W. 1985. Regeneration of a natal coastal dune forest after fire. *S. Afr. J. Bot.* 51(6): 453-459.

Pérez, N. 1993. Banco de semillas en matorrales de dunas costeras. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Pickett, S.T.A. and McDonnell, M.J. 1989. Changing perspectives in community dynamics: theory of successional forces. *TREE* 4(8): 241-245.

Pickett, S.T.A. and White, P.S. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett, S.T.A. and White, P.S.(eds.) *The ecology of natural disturbances and patch dynamics.* Academic Press, USA 3-13

Poogie, J.J. 1962. Coastal Pioneer plants and habitat in the Tampico Region, Mexico. (Tech. Rep. 17A). Coastal Studies Institute, Florida State University, Baton Rouge, FA. p. 1-62.

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

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

Schat, H. 1984. A comparative ecophysiological study on the effects of waterlogging and submergence on dune slack plants: growth, survival and mineral nutrition in sand culture experiments. *Oecologia* 62: 279-286.

Silander, J.A. and Antonovics, J. 1982. A perturbation approach to the analysis of interspecific interactions in a coastal plant community. *Nature* 298: 557-560.

Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-391.

Spurr, S.H. and Barnes, B.T. 1980. *Ecología Forestal.* AGT Editor, S.A. México. 690 pp.

Sykes, M.T. and Wilson, J.B. 1989. The effect of salinity on the growth of some New Zealand sand dune species. *Acta Bot. Neerl.* 38(2): 173-182.

- Thom, B.G. 1967. Mangrove ecology and deltaic geomorphology: Tabasco, Mexico. *J. Ecol.* 55: 306-343.
- Tyndall, R.W., Teramura, A.H., Mulchi, C. and Douglass, L. 1986. Seed burial effect on species presence along a Mid-Atlantic beach. *Can. J. Bot.* 64: 2168-2170.
- Weller, S.G. 1989. The effect of disturbance scale on sand dune colonization by Lithospermum carolinense. *Ecology* 70(5): 1244-1251.
- White, P.S. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45(3): 229-299.

LA ESPECIE DE ESTUDIO

Chamaecrista chamaecristoides (Colladon) I. & B. var. chamaecristoides (Leguminosae: Caesalpinoideae)

1. Descripción Taxonómica (tomada de McVaugh, 1987)

Arbusto perenne, con ramas postradas basalmente, ascendentes hacia el ápice; las ramas nuevas se producen de las bases de las anteriores. Raíz pivotante; raíces adventicias ocasionalmente en las ramas enterradas. Planta perenne; decidua, ramas y follaje de escaso a densamente puberulento-ceniciento, con-coloro; estípulas relativamente pequeñas, erectas, submembranosas, débilmente estriadas, triangulares, de 3-7 mm de largo y 0.7-2.2 mm de ancho; hojas plnnadas que se cierran fácilmente, comúnmente extendidas en posición natural, ovadas, las caulinares más grandes de 1.5-5 cm de largo y 1-3 cm de ancho; peciolo con pulvinus corrugado de 2-6.5 mm de largo; glándula cercana a la parte media del peciolo, obcónica en perfil a ligeramente infundibuliforme, 0.2-0.8 mm de largo; de 8-15(-19) pares de folíolos en las hojas más grandes, los mayores cerca de la mitad de la lámina, (3-) 10-17 mm de largo, 1-3.5 mm de ancho, oblicuamente lineares, a menudo incurvado, falcado, obtuso en el ápice, cordado en la base, costilla fuertemente excéntrica, 0.1 a 0.5 mm del margen, mucronados; pedúnculos supra-axilares, con el eje del racemo hasta de 2 cm de largo, adnados hasta 1-1.5 cm; flores 1-3; pedicelos 5-15 mm de largo; botones ovoides, agudos, 1-1.3 cm de largo; sépalos delgados, amarillentos o con tonos café, lanceo-acuminados, 7-13 mm de largo; pétalos amarillos, cuando se secan adquieren un tono café o rosado, generalmente muy desiguales, 3 de ellos más cortos, oblongos u oblongo-ovados por debajo de la uña, el más largo (abaxial) flabelado, 13-19 mm de largo; anteras 10, rojas o rojizas, las más largas de 6.5-11 mm de largo; ovario generalmente pálido pubescente; estilo filiforme, 4.5-9 mm de largo; óvulos 10-14; fruto linear, (2.5-) 4-6.5 cm de largo, 5-7 mm de ancho, negro al secarse; semillas comprimidas, café claro, ocaadas, agudas en el extremo adherido, ligeramente punteada, 3.5-5 mm de largo (McVaugh, 1987).



2. Variabilidad de la especie.

Chamaecrista es un género con más de 250 especies, la mayoría en la América tropical, con un grupo en África tropical y algunas especies en Sudáfrica, Madagascar, Japón y el norte de Australia (McVaugh, 1987).

El género está dividido en seis secciones: Apoucouita, Absus, Grimaldia, Chamaecrista, Caliciopsis y Xerocalyx. C. chamaecristoides pertenece a la sección Chamaecrista, la cual contiene 75 especies. De ellas, 51 son de América, tanto de zonas templadas como tropicales. El resto de las especies se encuentra distribuido en África, Asia, Australia y Oceanía (Irwin y Barneby, 1982). Además, el género se caracteriza por la presencia de nódulos en las raíces, mismos que están ausentes en otros géneros de la tribu Cassinae.

A su vez, Irwin y Barneby (1982) dividieron a la sección Chamaecrista en 6 series: Coriaceae, Flexuosae, Prostratae, Bauhinianae, Greggianae y Chamaecrista. En América hay pocas especies verdaderamente arbustivas y algunas son subarborescentes, pero la mayoría, como las del Viejo Mundo, son hierbas de rápido crecimiento y vida corta, inclusive muchas monocárpicas. Casi todas las especies son muy polimórficas en su hábito de crecimiento, pubescencia, tamaño de las flores y longitud del estilo (y como consecuencia, en mecanismos de polinización). Basados en la morfología y hábitos de las especies, estos autores sugieren que la diferenciación de la sección Chamaecrista ocurrió en una sabana alta, en la parte este de Sudamérica tropical. A partir de este núcleo, surgieron diferentes líneas evolutivas en diferentes ambientes de Norte América, África y Asia. En los climas templados hay especies anuales de flores pequeñas capaces de sobrevivir el invierno en forma de semillas.

Existen algunas especies endémicas con una distribución muy restringida. La mayoría de los miembros de la sección Chamaecrista crece en hábitats perturbados o inestables, donde una madurez temprana y una vida corta con producción abundante y continua de semillas puede ser ventajosa (Irwin y Barneby, 1982). Estas condiciones, que conllevan la

colonización rápida de territorios y una rápida especiación, se ven reflejados en la controversial historia taxonómica del grupo (Irwin y Barneby, 1982).

La taxonomía de la serie Chamaecrista es muy compleja, tanto en el trópico americano como en el africano. En ambos continentes, y en menor grado en Asia tropical, el grupo está en un proceso de "fermentación evolutiva" (Irwin y Barneby, 1982), acelerado por la apertura de nuevos hábitats perturbados donde las chamaecristas son abundantes. Basados en la gran variabilidad de las especies de este género, estos autores afirman que se ha avanzado poco desde que Bentham, en 1871 (citado en Irwin y Barneby, 1982), afirmó que "las chamaecristas pasan tan gradualmente de una a otra especie, que la delimitación entre especies es muchas veces muy poco satisfactoria".

Los parientes más cercanos de C. chamaecristoides son, por un lado, C. rufa, que reemplaza a la primera a altitudes mayores de 850 m.s.n.m. a lo largo de la Cordillera Oriental de México, y C. pedicellaris, de tierras bajas también, pero con distribución claramente disyunta en el este de Cuba. En términos de la similitud morfológica global, se podrían combinar a C. chamaecristoides y C. rufa en una especie más amplia. Sin embargo, ambas difieren principalmente en la proporción de flores con respecto a hojas en una planta. Así, basados en estas características y considerando que la delimitación ecológica de C. chamaecristoides está tan claramente definida (ambientes costeros) y debido al hecho de que la var. chamaecristoides se distingue fácilmente por la presencia de una raíz perenne, Irwin y Barneby (1982) prefirieron mantener la separación entre ambos taxa. Estos autores sugieren que puede tratarse de una megaespecie multirracial.

3. Distribución geográfica.

Chamaecrista chamaecristoides var. chamaecristoides es una especie endémica de México. Se distribuye en ambas costas, en el Pacífico y en el Golfo de México. En el Golfo se le localiza desde el sur de Tamaulipas hasta Campeche, mientras que en el Pacífico tiene

una distribución local en Jalisco y Michoacán. Es menos abundante en estas costas que en las del Golfo (Irwin y Barneby, 1982; McVaugh, 1987; Moreno-Casasola, 1986; Castillo *et al.*, 1991; revisiones de herbario: MEXU y XAL). En la Fig. 1. se presenta la distribución de la especie en ambos litorales. Es importante aclarar que los individuos del Golfo de México son mucho más erectos que los del Pacífico (Fig. 2), ya que estos últimos son postrados y sólo alcanzan 15 cm de altura (Moreno-Casasola, com. pers.). Esto puede implicar diferencias en las tolerancias a diferentes factores, como por ejemplo el enterramiento con arena, pero hasta la fecha no hay estudios donde se hagan comparaciones de este tipo.

4. Distribución local.

Tanto en el Pacífico como en el Golfo de México, la especie habita ambientes costeros (Irwin and Barneby, 1982; McVaugh, 1987; Moreno-Casasola *et al.*, 1982; Moreno-Casasola, 1986). En estos, se le encuentra en muchos microambientes, desde playas y dunas embrionarias hasta zonas móviles y semimóviles, hacia tierra adentro. Sin embargo, se puede decir que la especie predomina (en términos del número de individuos y por el vigor que estos presentan) en las zonas donde hay un mayor movimiento de arena, como son las cimas, los brazos y las pendientes internas de las dunas (Moreno-Casasola, *et al.*, 1982; Moreno-Casasola, 1986).

En el Golfo, esta leguminosa colonizadora de dunas móviles puede formar parches monoespecíficos de 50-60 cm de altura en las pendientes de barlovento (internas) y en las cimas, mientras que en las pendientes de sotavento (externas) y en los brazos forma parches junto con *Croton punctatus* (Euphorbiaceae); *Palafoxia lindenii* y *Pectis satureioides* (ambas de la familia Compositae). Cuando la arena está más estabilizada, se establecen otras especies como *Trachypogon gouini* y *Andropogon scoparius* (ambas de la familia Gramineae) (Moreno-Casasola *et al.*, 1982; Moreno-Casasola, 1986). Se tiene mucha menos información para las poblaciones del Pacífico. En este caso, los individuos de *C. chamaecristoides* se encuentran en el primer cordón de dunas en zonas muy perturbadas por pisoteo de personas (Moreno-Casasola, com. pers.)

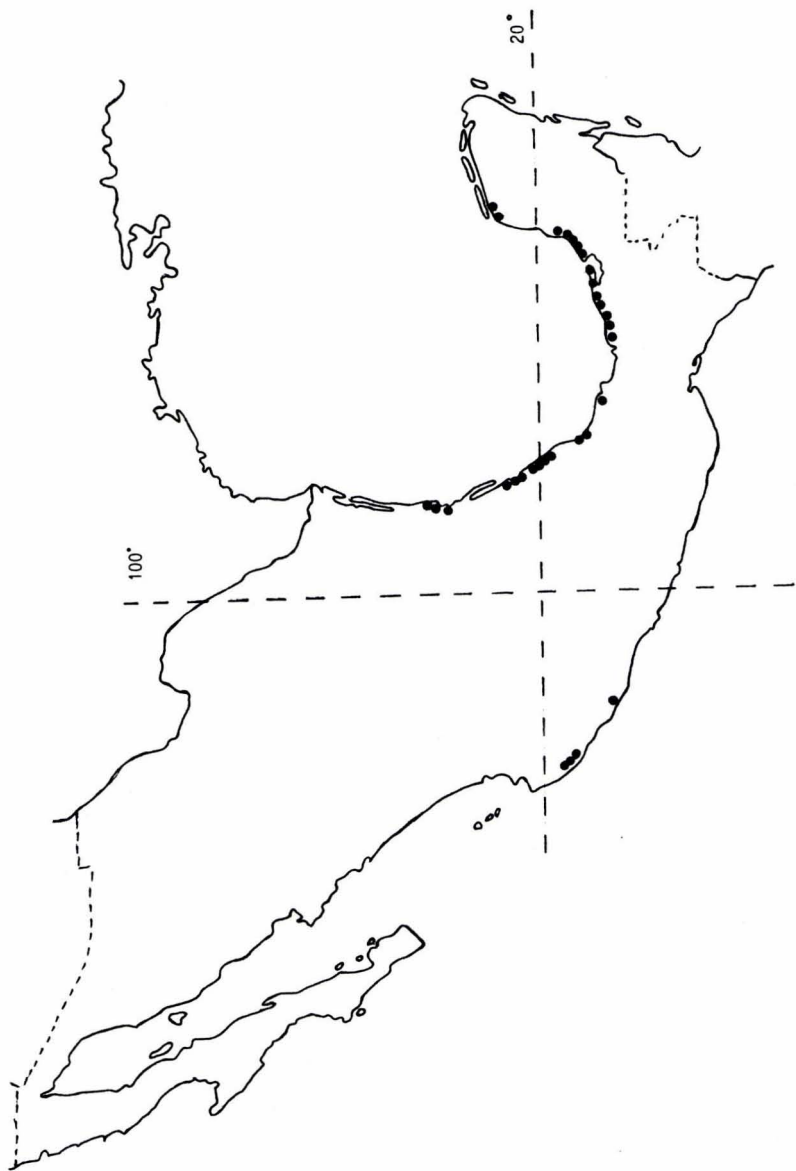


Fig. 1. Distribución de *Chamaecrista chamaecristoides* var. *chamaecristoides*, especie endémica de México, en las costas del Golfo de México y del Pacífico. Nótese que dicha distribución es más amplia en el Golfo. (Datos S. Castillo y P. Moreno-Casasola)

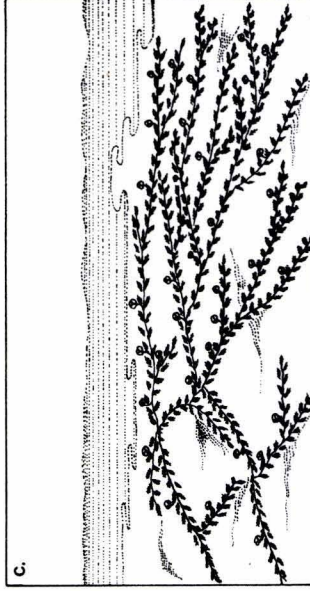
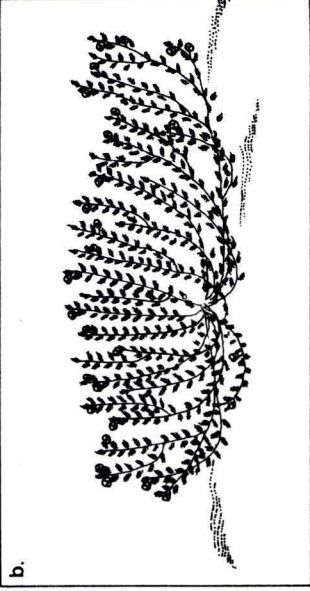
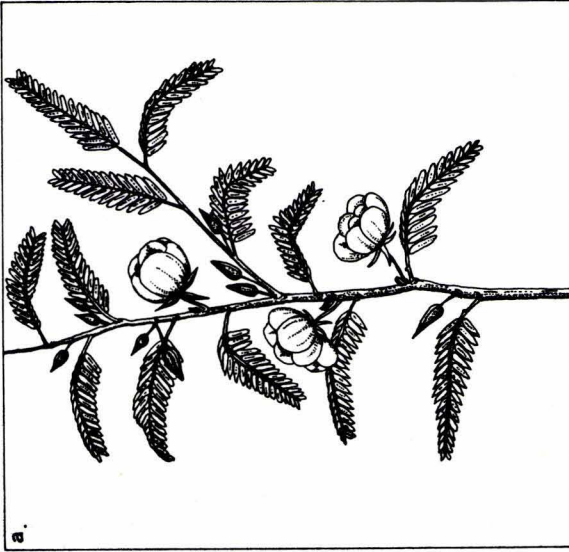


Fig. 2. Esquema de *Chamaecrista chamaecristoides* var. *chamaecristoides* (Collad.) I. & B. (Leguminosae: Caesalpinioideae). a) Detalle de flores y hojas; b) crecimiento arbustivo en las dunas del Golfo de México y c) crecimientos rastroero en las dunas de la costa de Jalisco. (Dibujos C. Vanegas).

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.

Castillo, S., Popma, J. and Moreno-Casasola, P. 1991. Coastal sand dune vegetation of Tabasco and Campeche, México. *Journal of Vegetation Science* 2: 73-88.

Irwin, H.S. and Barneby, R.C. 1982. The American Cassiinae. A synoptical Revision of Leguminosae, Tribe Cassieae, subtribe Cassinae in the New World. *Memoirs of the New York Botanical Garden* Vol. 35 part 2 895 p.

McVaugh, R. 1987. *Flora Novo Galiciana*. A descriptive account of the vascular plants of western Mexico. Vol. 5 Leguminosae. The University of Michigan Press, USA. 786 p.

Moreno-Casasola, P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio*, 65: 67-76.

Moreno-Casasola, P., van der Maarel, E., Castillo, S., Huesca, M.L. y Pisanty, I. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructura y composición en El Morro de La Mancha, Ver. I. *Biotica* 491-526.

CAPITULO III

DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO

El trabajo de campo de la presente investigación se desarrolló en la Estación Biológica CICOLMA (Centro de Investigaciones Costeras "La Mancha"), perteneciente al Instituto de Ecología, A.C. La estación se localiza en la planicie costera del Golfo de México a los 96° 22' 40" de longitud oeste y 19° 36' de latitud norte. Está aproximadamente a 30 km en dirección noreste de Ciudad José Cardel, en el Municipio de Actopan, Veracruz.

El clima corresponde al tipo Aw2, cálido, subhúmedo con lluvias en verano. La temperatura máxima es de 34°C, la mínima 16°C y la media anual está entre los 22 y 26°C, siendo 24°C el promedio anual. La precipitación oscila entre los 1200 y 1500 anuales (García, 1988). En la Figura 1 se presenta la precipitación y la temperatura media mensual, promedio de 10 años de datos registrados en la estación meteorológica, ubicada en la misma zona donde se realizó este estudio. En la gráfica puede observarse que hay una marcada estación de lluvias (de mayo a octubre) y otra de secas (noviembre a abril). En esta última, además de haber precipitación escasa, se aprecia que ocurre solamente durante 2 a 5 días del mes, lo que implica que existe poca disponibilidad de agua durante estos meses. La temporada de secas coincide con la de nortes (septiembre a marzo), como se puede observar en la Figura 2. La presencia de estos vientos de mayor intensidad (5.5 - 10.8 m/seg) (Moreno-Casasola, 1982) provenientes del norte durante la temporada en que ocurre una menor precipitación, ocasiona que haya grandes movimientos de arena, que pueden afectar a la vegetación, encubriéndola o desenterrándola totalmente (observaciones de campo).

La costa del Estado de Veracruz es una región emergida que presenta numerosas playas arenosas (Coll, 1969). Es baja y con una playa angosta, casi toda rodeada por manglares y dunas móviles.

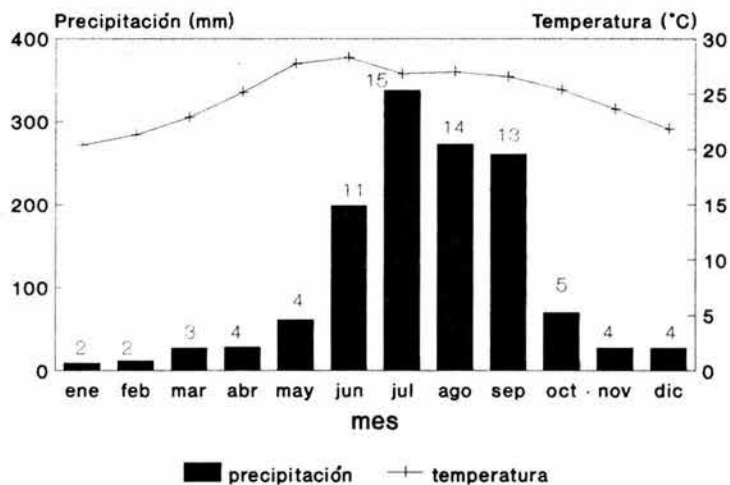


Fig. 1. Promedio de los datos de precipitación y temperatura media mensual (1982-1992) para la estación meteorológica de La Mancha, Municipio de Actopan, Veracruz. Los valores encima de las barras de precipitación indican el número promedio de días al mes en que se registró lluvia.

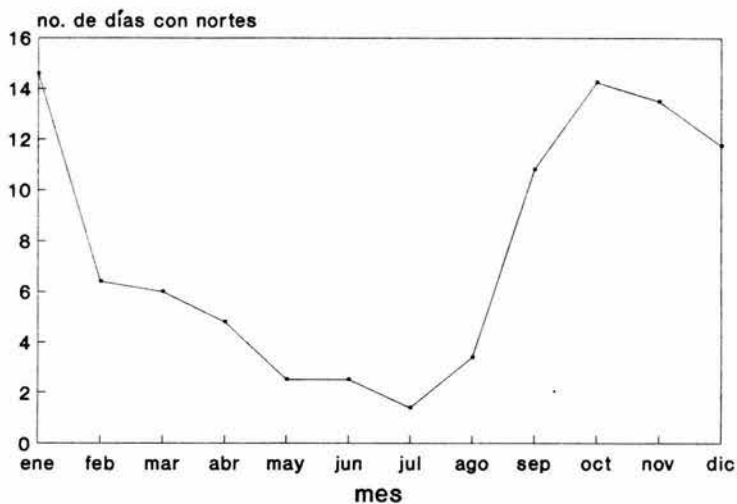


Fig. 2. Número promedio de días con vientos fuertes del norte (nortes), registrados en cada mes. NOTA: De acuerdo con los registros meteorológicos de la SARH los vientos pueden ser: en calma, débil, moderado, algo fuerte, fuerte, violento (temporal) y tempestuoso (tempestad o huracán). Los "nortes" fueron considerados como días con vientos de moderado en adelante y que provienen del Norte. No hay registros de la velocidad del viento que puedan hacer estos datos menos cualitativos.

Las dunas pueden presentar formas muy variadas. En "La Mancha" tienen forma de media luna, y su orientación es aproximadamente norte-sur debido a los vientos predominantes del norte. Por otro lado, dada la gran movilidad del sustrato, las dunas presentan una topografía muy particular en la cual se pueden diferenciar varias zonas o microambientes donde las pendientes, el grado de movimiento de arena, el contenido de humedad en el sustrato, las temperaturas sobre la superficie de la arena, la salinidad, etc., son muy diferentes. Las zonas que se pueden apreciar en una duna son: hondonadas, pendientes de barlovento (interna), de sotavento (externa), cimas y brazos (Ranwell, 1972) (Fig. 3). Conforme el sistema se va estabilizando, muchas de las pendientes se suavizan y las diferentes zonas no se distinguen tan fácilmente.

El mosaico vegetacional de los sistemas de dunas costeros es reflejo de la relación que existe entre los parámetros físicos y las especies que crecen en estas comunidades. Esto ha sido demostrado en numerosos trabajos realizados en dunas costeras templadas (Avis y Lubke, 1985; Barbour, 1992; Boorman y Fuller, 1984; Harris y Davy, 1986, 1987; Sykes y Wilson, 1988; Tyndall, *et al.*, 1986; Weller, 1989; Wilson *et al.*, 1985; Woodell, 1985; Zhang y Maun, 1990, entre muchos otros) y tropicales (Moreno-Casasola, 1986; Valverde, 1992; Pérez-Maqueo, 1992; Salinas, 1992). Así, la estrecha relación vegetación-ambiente, junto con el carácter dinámico del sistema, conforman una vegetación integrada por manchones de diferente estructura y composición, de extensión muy variable. Una descripción detallada de la estructura de la vegetación en este sistema se puede encontrar en Moreno-Casasola *et al.*, (1982) y en Moreno-Casasola (1986).

Además de la heterogeneidad ambiental determinada por la topografía y dinámica del sustrato, las dunas costeras presentan diferentes grados de estabilidad, lo que incrementa aún más dicha heterogeneidad. De esta manera, se definen zonas móviles, semimóviles y estabilizadas, en función de la cantidad de sustrato que está expuesto a la acción del viento.

Moreno-Casasola (1982) analizó diferentes factores ambientales de los distintos microambientes de las dunas. A continuación se presenta una breve descripción del ambiente

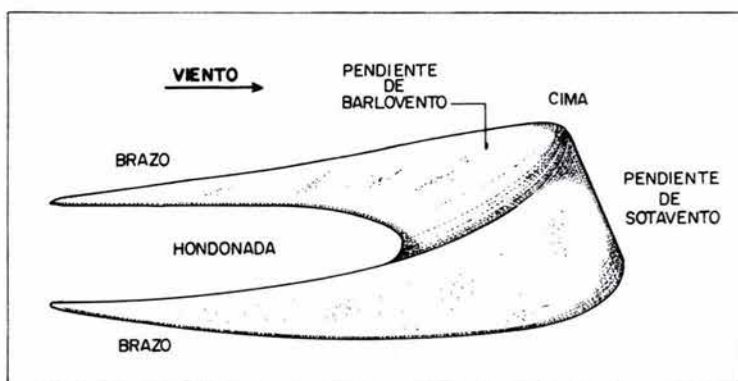


Fig. 3 Zonación de una duna. (Modificado de Moreno-Casasola, 1982).

físico de las dunas costeras, basada en lo obtenido por esta autora.

Aunque existen diferencias en el movimiento de arena entre una duna y otra, debido fundamentalmente a variaciones en la topografía y la vegetación, se pueden hacer varias generalizaciones. La mayor acumulación de arena se da en las pendientes externas, en los brazos cerca de las cimas y en la propia cima. En la pendiente interna hay erosión, mientras que en las hondonadas generalmente no se registra movimiento de arena. Los sistemas móviles del Golfo de México tienen una tasa de avance máximo de 3 m al año (Moreno-Casasola, 1982). Además, existe una relación evidente entre el grado de cobertura vegetal y el grado de movilidad del sustrato. *C. chamaecristoides* var. *chamaecristoides* es más abundante en las zonas donde hay un gran movimiento de arena. Esta especie es la primera en establecerse en las pendientes internas y brazos de las dunas, donde inicia la fijación de la arena. Posteriormente aparecen otras especies como *Palafoxia lindenbergii*, *Pectis satureioides*, *Schizachyrium scoparium*, y *Trachypogon gouini*, que aumentan la cobertura vegetal y disminuyen la velocidad del viento (Moreno-Casasola, et al., 1982), con lo que el movimiento de arena también es menor.

La temperatura sobre la superficie de la arena puede llegar a alcanzar valores muy altos (59 a 62°C) de las 12 a las 14 horas del día. Esta temperatura también se ve afectada por la vegetación. Por ejemplo, a la sombra de *C. chamaecristoides* var. *chamaecristoides*, cuya cobertura es extensa pero abierta, se alcanzan valores más altos (42°C) que bajo otras especies con cobertura más compacta (como *S. scoparium*, 37°C).

Por otro lado, el contenido de humedad en las dunas sin duda es bajo. El promedio del porcentaje de humedad en la arena registrado a lo largo de un día en diferentes microambientes fluctúa entre 1 y 3%. En las hondonadas el manto freático puede llegar a aflorar, formando entonces hondonadas inundables. La profundidad del manto freático fluctúa estacionalmente y cambia dependiendo de la cantidad de precipitación de cada año.

Finalmente, la escasez de macronutrientes puede ser otro factor limitante para el

crecimiento de las plantas. Las zonas móviles y las playas presentan los menores valores de materia orgánica (Salinas, 1992).

No hay evidencia de que un factor tenga un mayor efecto sobre la vegetación que otro. Al igual que en cualquier comunidad, la compleja combinación de los parámetros ambientales y las interacciones bióticas es la que afecta la distribución, el crecimiento y la sobrevivencia de las especies (Salinas, 1992). Sin embargo, se puede decir que el movimiento de arena es uno de los factores que más fuertemente afectan a la vegetación que habita en las dunas costeras (Harris y Davy, 1986; Moreno-Casasola, 1986; Sykes y Wilson, 1988; Avis y Lubke, 1985 y muchos autores más).

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

Avis, A.M. and Lubke, R.A. 1985. The effect of wind-borne sand and salt spray on the growth of Scirpus nodosus in a mobile dune system. *Plant and Soil* 96: 77-84.

Barbour, M.G. 1992. Life at the leading edge: the beach plant syndrome. In: Seeliger, U. (ed.) *Coastal Plant Communities of Latin America*. Academic Press Inc. San Diego, California, USA. p. 291-308.

Boorman, L.A. and Fuller, R.M. 1984. The comparative ecology of two sand dune biennials: Lactuca virosa L. and Cynoglossum officinale L. *New Phytol.* 69: 609-629.

Coll, A. 1969. Estudio geomorfológico preliminar de la costa veracruzana comprendida entre Alvarado y Punta Puntilla. *Bol. Inst. Geogr.* 1: 65-78.

García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Geocentro, México, D.F.

Harris, D. and Davy, A.J. 1986. Strandline colonization by Elymus farctus in relation to sand mobility and rabbit grazing. *J. Ecol.* 74: 1045-1056.

Harris, D. and Davy, A.J. 1987. Seedling growth in Elymus farctus after episodes of burial with sand. *Annals of Botany* 60: 587-593.

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

Moreno-Casasola, P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio* 65: 67-76.

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

Pérez-Maqueo, O. 1992. Sobrevivencia y crecimiento de seis especies de dunas costeras bajo dos condiciones de luz, en El Morro de La Mancha, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

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

Salinas, G. 1992. Crecimiento de especies arbóreas de dunas costeras bajo diferentes condiciones de suelo y cobertura. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Sykes, M.T. and Wilson, J.B. 1988. An experimental investigation into the response of some New Zealand sand dune species to salt spray. *Ann. Bot.* 62: 159-166.
- Tyndall, R.W., Teramura, A.H., Mulchi, C. and Douglass, L. 1986. Seed burial effect on species presence along a Mid-Atlantic beach. *Can. J. Bot.* 64: 2168-2170.
- Valverde, M.T. 1992. Historias de vida de Schizachyrium scoparium var. littoralis en diferentes microambientes de dunas costeras. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Weller, S.G. 1989. The effect of disturbance scale on sand dune colonization by Lithospermum carolinense. *Ecology* 70(5): 1244-1251.
- Wilson, S.D., Keddy, P.A. and Randall, D.L. 1985. The distribution of Xyris difformis along a gradient of exposure to waves: an experimental study. *Can. J. Bot.* 63: 1226-1230.
- Woodel, S.R.J., 1985. Salinity and seed germination in coastal plants. *Vegetatio* 61: 223-230
- Zhang, J. and Maun, M.A. 1990. Effects of sand burial on seed germination, seedling emergence, survival and growth of Agropyron psammophilum. *Can. J. Bot.* 68: 304-310

CAPITULO IV

DINAMICA DE LA VEGETACION EN LA ZONA MOVIL DE UN SISTEMA DE DUNAS COSTERAS DE VERACRUZ: UN MODELO MARKOVIANO

RESUMEN

Durante tres años se mapeó la vegetación de una duna móvil cada seis meses, con la finalidad de estudiar su dinámica y el papel que juega en dicha dinámica la leguminosa de las dunas costeras de México, Chamaecrista chamaecristoides. Además, se midieron el movimiento de arena y el cambio de la topografía en la duna. La alta precipitación ocurrida durante el tiempo que duró el estudio favoreció el establecimiento de las diferentes especies que crecen en este ambiente. C. chamaecristoides es la primera especie en colonizar las zonas móviles y favorece la entrada de otras especies. Su cobertura disminuye conforme aumenta el grado de estabilización, hasta que se extingue localmente. La incidencia de vientos fuertes (por ejemplo, los "nortes") produce la apertura de claros en la vegetación donde puede iniciar nuevamente la colonización de arena desnuda. Las simulaciones llevadas a cabo con un modelo markoviano proyectan un sistema muy dinámico que alcanza un estado estable rápidamente (2 a 3 años), donde los parches formados por C. chamaecristoides y 1 a 2 más son los más frecuentes. Las proporciones de cada estadio vegetacional en el estado estable coinciden con lo observado en el campo.

Palabras clave: dinámica, dunas costeras, trópico, movimiento de arena, modelos markovianos, México.

VEGETATION DYNAMICS IN THE MOBILE DUNES OF A COASTAL SAND DUNE SYSTEM IN CENTRAL GULF OF MEXICO: A MARKOVIAN MODEL.

ABSTRACT

Chamaecrista chamaecristoides is a shrubby legume endemic to the sand dunes along the coasts of Mexico. In this study, the vegetation growing on a mobile dune was mapped, and monitored during three years. Every six months sand movement was registered and dune topography measured. Plant cover of C. chamaecristoides was evaluated and the vegetation was sampled with the Braun-Blanquet scale. The high rainfall that occurred during the three years favored the growth of the vegetation, and thus the stabilization of the dune. C. chamaecristoides was the first species to colonize the mobile dunes, and apparently favored the entrance of different species. Its cover decreases as new species arrive and start growing, and eventually it becomes locally extinct. However, there are always new sites with bare sand, ready to be colonized by C. chamaecristoides. This enables the species to persist in the dunes. The species plays an important role in the dynamics of the vegetation that grows on the mobile sand dunes. Markov simulations showed that the system is very dynamic and it reaches a steady state within 2-3 years. Similar to the observed proportions of the different vegetation states, the model projected C. chamaecristoides plus 1-2 other species as the state with the highest frequency values. Despite the limitations that markovian models have, they were a useful tool that allowed us to make some predictions about the dynamics of the system.

Keywords: vegetation dynamics, tropical sand dunes, sand movement, Mexico.

INTRODUCCION

La vegetación que crece en las dunas costeras está estrechamente relacionada con diferentes factores ambientales tales como la topografía, la movilidad del sustrato, la profundidad del manto freático, los nutrientes y la acumulación de sales solubles en el suelo (Moreno-Casasola, 1982; Maun, 1990). Estos factores son de un carácter muy dinámico y cambian tanto en el tiempo como en el espacio, lo que trae como consecuencia una vegetación integrada por parches de diferentes tamaños y formas, con diferentes estados sucesionales y diferentes tiempos de permanencia. Los parches cambian a lo largo del tiempo y también sus relaciones espaciales con otros parches (Pickett y White, 1985). Por otro lado, los frecuentes disturbios característicos de estos sistemas (tormentas, huracanes, gran movimiento de arena) crean a su vez nuevos sitios donde la colonización empieza de nuevo. Es decir, la comunidad tiene una estructura a manera de parches de diferentes edades desde el último disturbio y es altamente dinámica.

La teoría de la dinámica de parches propuesta por Pickett y White en 1985 ha servido como marco de referencia para muchos estudios de dinámica de las comunidades (por ejemplo, McAuliffe, 1988; Bren, 1992; Caswell y Cohen, 1991; Armesto *et al.*, 1991 entre muchos otros), y también en trabajos de manejo y conservación de recursos (Bren, 1992). Frecuentemente se han utilizado modelos markovianos para interpretar la dinámica de los parches dentro de una comunidad, ya que estos modelos son relativamente simples, y gracias a sus propiedades matemáticas, sirven para predecir cambios, la tasa a la que ocurren, y la estructura estable del sistema, dadas ciertas probabilidades de transición de un estadio vegetacional a otro (i.e. de un parche a otro) (Lippe *et al.*, 1985). Otra ventaja de estos modelos markovianos es que permiten hacer descripciones de los cambios rápidos que se dan en escalas pequeñas dentro de la comunidad (Hobbs, 1983; Hobbs y Legg, 1983). Es decir, las matrices de transición de las cadenas markovianas resumen la dinámica del sistema y aportan información sobre los pequeños patrones de cambio (dinámica de los parches) que subyacen la dinámica de la comunidad como un todo.

En el caso de las dunas costeras del Golfo de México es posible aplicar los modelos markovianos, debido a que: su vegetación es bien conocida; se tiene información relativamente detallada sobre la historia de vida de la especie dominante en los sistemas móviles (Chamaecrista chamaecristoides) (Martínez y Moreno-Casasola, 1993; Martínez y Rincón, 1993; Martínez et al., 1994) y de las fluctuaciones ambientales que tienen un mayor efecto en la dinámica de la comunidad (movimiento de arena durante los nortes) (Moreno-Casasola, 1982). Además, su dinámica es lo suficientemente rápida como para poder observarse y medirse en un tiempo relativamente corto. Se pueden generar hipótesis sobre la dinámica de estos sistemas a partir de las proyecciones generadas por estos modelos.

En las dunas costeras del Golfo de México, Chamaecrista chamaecristoides Collad (I. & B.) es la primera especie colonizadora de arena móvil y frecuentemente está expuesta a los disturbios ocasionados por los nortes. Su cobertura modifica la temperatura sobre la superficie del sustrato, así como el movimiento de arena (Moreno-Casasola, 1982) de manera que probablemente favorece la llegada de otras especies de las zonas móviles, iniciándose así la estabilización de las dunas.

El objetivo general del presente trabajo fue estudiar la dinámica de la vegetación de las dunas móviles y el papel que juega C. chamaecristoides en las primeras etapas de la colonización. Los objetivos partiuculares del estudio fueron los siguientes: 1) Evaluar el movimiento de arena durante la primera fase de colonización de una duna móvil y determinar el momento y las condiciones bajo las cuales disminuye dicho movimiento. 2) Hacer seguimientos de la vegetación con la finalidad de estudiar la colonización durante la fase más móvil de la sucesión primaria que se da en las zonas carentes de vegetación. 3) Determinar si, efectivamente, C. chamaecristoides es la primera colonizadora y si favorece la entrada de otras especies. Así mismo, evaluar si es excluida localmente en el momento en que los disturbios locales (el movimiento de arena) dejan de ser importantes. 4) Evaluar el papel de los "nortes" en la dinámica de la comunidad 5) Proyectar el estado futuro de la vegetación en función de lo observado durante tres años. Para lograr esto, se utilizaron modelos de Markov los cuales son explicados con más detalle en la metodología.



1. Trabajo de campo

El trabajo se realizó en el sistema de dunas costeras de la estación biológica CICOLMA (Centro de Investigaciones Costeras La Mancha) ($96^{\circ}22'40''W$ y $19^{\circ}36'N$), ubicada en la costa del Estado de Veracruz y perteneciente al Instituto de Ecología, A.C. De manera subjetiva se seleccionó una duna tipo, considerando que la parte móvil fuera lo suficientemente extensa como para poder tener un número elevado de cuadros donde se muestreó la vegetación (50 como mínimo). Una duna móvil tipo consta de un frente que va avanzando (cima); brazos, donde hay menor movimiento de arena; y una pendiente interna donde predomina la erosión (Fig. 1). En esta duna tipo se estableció una cuadrícula en toda la parte móvil de la duna donde cada cuadro medía 4 x 4 m. Se trabajó con un total de 139 cuadros, abarcando una superficie de 60 x 64 m. En esta cuadrícula, los transectos perpendiculares a la dirección del viento dominante (del norte) se denominaron con letras de la A a la Q (Fig. 1)

En la zona de estudio se presentan tormentas de invierno o nortes durante la temporada de baja precipitación (Fig. 2). Durante los nortes los vientos alcanzan velocidades de hasta 40 km/h y producen grandes movimientos de arena en las zonas con escasa cobertura vegetal (Pogge, 1962; Moreno-Casasola, 1982). Muchas plantas son cubiertas con arena o quedan con su sistema radicular expuesto, con lo que hay gran mortalidad de individuos y, consecuentemente, la apertura de claros susceptibles de ser colonizados nuevamente. Considerando lo anterior, la vegetación en cada uno de los cuadros fue muestreada cada seis meses (al final de los nortes y de las lluvias -abril y octubre respectivamente), durante tres años (de 1991 a 1993). En cada observación, la cobertura de todas las especies presentes en los cuadros fue estimada utilizando la escala de Braun-Blanquet, modificada por van der Maarel (Westhoff y van der Maarel, 1978). Los valores de la escala son: 1) muy raro (1-2 individuos); 2) raro (3-10 individuos); 3) no numeroso y con baja cobertura vegetal (más de 10 individuos); 4) muy numeroso pero con cobertura menor al 5%; 5) cobertura entre el 5-12.5%; 6) 12.5-25%; 7) 25-50%; 8) 50-75%; y 9) 75-100%. De acuerdo con esta

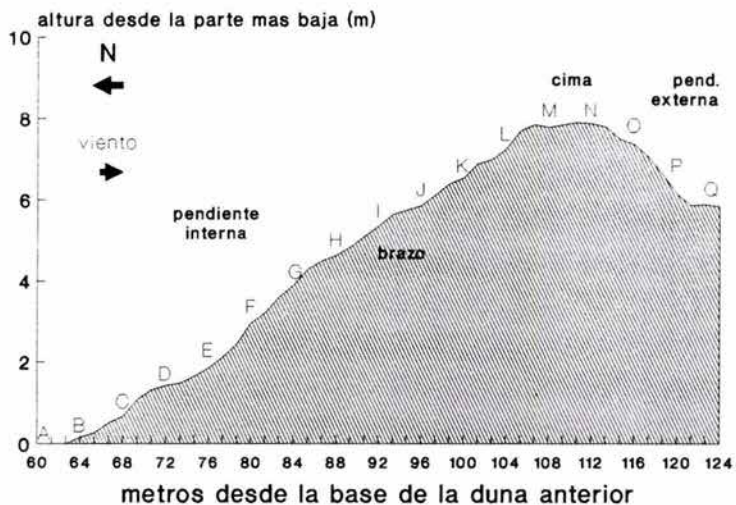


Fig. 1. Perfil de la duna donde se señala la ubicación de los transectos permanentes, así como las diferentes partes de la duna.

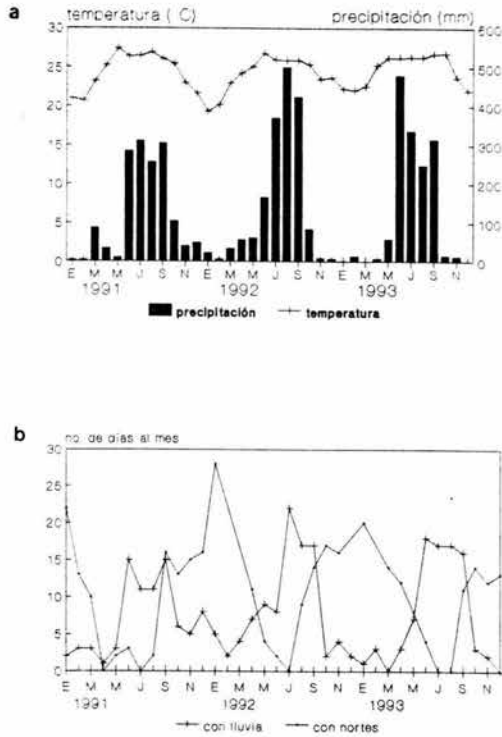


Fig. 2. a) Precipitación y temperaturas mensuales registradas en la zona de estudio durante el tiempo de observación. b) Número de días al mes con lluvia y con nortes (días con vientos provenientes del norte cuya velocidad rebasa los 20 km/hr). Datos de la estación meteorológica de la Estación "La Mancha", municipio de Actopan, Ver.

escala, los valores del 1-4 se utilizan para individuos pequeños, distinguibles como individuos y que tienen una cobertura menor del 5%. Los valores 5-9 son utilizados para manchones monoespecíficos en los que no se distingue un individuo de otro.

El movimiento de arena se midió por medio de varillas enterradas en la arena (las mismas que delimitan cada cuadro), siguiendo la metodología de Ranwell (1972) y Moreno-Casasola (1982). Cada varilla se enterró hasta la marca de cero (ubicada a la mitad de la varilla) y cada vez que se hacía un registro se regresaba a ese valor, ya fuera clavándola de nuevo o bien jalándola en caso de haber sido enterrada. Los registros se realizaron mensualmente en la temporada de nortes (noviembre a mayo) y cada dos meses durante las lluvias, cuando el movimiento de arena es menor.

Cada seis meses se midió la topografía de la duna a lo largo de 17 transectos transversales distribuidos en toda la duna (Fig. 1). Esto se hizo midiendo las diferencias en altura entre un punto y el siguiente, cada metro, por medio de un paralelogramo (Johnson, 1977).

2. El modelo.

La vegetación muestreada en cada uno de los cuadros fue asignada a un "estadio vegetacional" definido con base en la cobertura de la especie dominante (Chamaecrista chamaecristoides) y la presencia de otras especies. Se decidió seguir este criterio en lugar de métodos numéricos de clasificación, debido a que pareció más adecuado definir los estadios en función de la especie dominante en lugar de la composición de especies. Este criterio permitió evaluar el papel de C. chamaecristoides en la dinámica de la comunidad de la duna móvil. Los estadios vegetacionales con que se trabajó fueron:

1. vacío o con C. chamaecristoides con una cobertura < 5%
2. Sólo C. chamaecristoides con cobertura del 5 al 75%
3. C. chamaecristoides (con cualquier cobertura), junto con 1 ó 2 especies.
4. C. chamaecristoides (con cualquier cobertura), junto con 3 a 10 especies. Algunos cuadros llegaron a tener otras especies sin la presencia de C. chamaecristoides.

Las matrices de transición se construyeron una vez que la vegetación de cada cuadro fue asignada a un estadio vegetacional y se hicieron los muestreos. Se calcularon las transiciones desde cada estadio hacia cualquier otro. Así mismo, se calcularon las elasticidades para cada una de las entradas de las matrices de transición, obteniendo de esta manera las respectivas matrices de elasticidad. La elasticidad (e_{ij}) es el efecto relativo que tiene un cambio en uno de los coeficientes de la matriz (a_{ij}) sobre el eigenvector dominante (λ) del sistema:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\delta \lambda}{\delta a_{ij}}$$

Una vez obtenidas las matrices de transición, se utilizaron cadenas de Markov con el objetivo de estudiar la dinámica de los estadios vegetacionales de la duna móvil muestreada, y el papel de *C. chamaecristoides* en las primeras etapas de la colonización. Estos modelos están descritos en Horn (1975), van Hulst (1979), Usher (1981) y Lippe *et al* (1985). La forma básica de un modelo de Markov es:

$$V_{t+1} = \mathbf{A} V_t \quad (1)$$

en donde los vectores V_t y V_{t+1} (de longitud m) representan el estado de la vegetación a los tiempos t y $t+1$ respectivamente, y la matriz de probabilidad \mathbf{A} (cuyas dimensiones son $m \times m$) representa las probabilidades de transición de un estadio i a uno j , durante una unidad de tiempo, en nuestro caso 6 meses. De manera más general, el modelo se puede expresar como función del estado inicial (V_0) y el tiempo transcurrido:

$$V_t = \mathbf{A}^t V_0 \quad (2)$$

Algunas suposiciones fundamentales para este tipo de modelos son que el estado futuro de la vegetación sólo depende del estado presente de la misma (propiedad markoviana) y que las probabilidades de transición se mantienen constantes a lo largo del tiempo (homogeneidad en el tiempo). Las multiplicaciones sucesivas de la ecuación (1) llevan a un estado asintótico de la vegetación en el que nuevas multiplicaciones no dan cambios en las proporciones de

cada estadio vegetacional. Esto es llamado un estado estable, y está representado por el eigenvector derecho de la matriz **A**:

$$V_{t+1} = A V_t$$

$$V_{t+1} = 1 V_t = V_t$$

3. Análisis estadístico.

Se realizaron dos tipos de pruebas estadísticas a las matrices de transición.

Por un lado, se compararon las probabilidades de transición de los diferentes estadios vegetacionales entre sí; las temporadas en que se hicieron los muestreos (nortes y lluvias) y los tres años de muestreo, por medio de una prueba de contingencia (χ^2), utilizando el programa estadístico GLIM (Crawley, 1993). Estos análisis fueron hechos con la finalidad de poner a prueba la hipótesis nula de que los estadios vegetacionales utilizados en los modelos, las temporadas y los años son iguales.

Por otro lado, se probó la propiedad markoviana de las matrices de transición, cuya hipótesis nula es que la matriz de transición es independiente de otras matrices anteriores. La propiedad markoviana supone que las variaciones en las transiciones son un proceso aleatorio e independiente de eventos previos ocurridos en la vegetación. Esta valoración fue propuesta por Harbaugh y Bonham-Carter (1970) y es como sigue:

$$\chi^2 = -2 \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m n_{ij} \ln (P_{ij} / P_i)$$

donde m es el orden de la matriz (número de categorías o de estadios vegetacionales); n_{ij} es el número de cuadros en la categoría i que pasaron a j ; p_{ij} es la probabilidad de transición de i a j y p_i es el número de cuadros que pasaron a la categoría j dividido entre el número total de cuadros (n_j/n). Los grados de libertad para este cálculo son $(m-1)^2$.

RESULTADOS

1. Movimiento de arena.

Como era de esperarse, el movimiento total de arena fue mayor durante la temporada de nortes que en la de lluvias, cuando los vientos tienen mayor velocidad y la precipitación es menor. Esto último trae como consecuencia que la arena de la superficie esté más seca y por lo tanto, tenga mayor movilidad. Los valores de erosión siempre fueron mayores que los de acreción (Fig. 3). Este movimiento de arena no es homogéneo en todas las partes de la duna. En la figura 4 se observa que hay zonas donde predomina el enterramiento (sobre todo en la cima de la duna), mientras que en otras hay una gran erosión (pendiente interna de la duna y en los llamados corredores de viento). Los corredores de viento que se forman por la erosión de arena son depresiones que quedan entre dos brazos formados dentro de la duna misma. En estas zonas se deposita gran cantidad de material acarreado por el viento, como son las semillas de C. chamaecristoides. En las zonas con mayor cobertura vegetal el movimiento de arena fue menor.

Las variaciones espaciales del movimiento de arena también ocurren en las diferentes épocas del año. Tal variabilidad espacial se observa claramente en la Tabla 1a donde las desviaciones estándar alcanzan valores mucho mayores que las medias obtenidas para el movimiento de arena en cada una de las temporadas. Así mismo, los coeficientes de variación tienen valores mayores de 1, lo que indica que el movimiento de arena es heterogéneo en el tiempo y en el espacio. Esta heterogeneidad también se observa para cada transecto (Tabla 1b) a lo largo de las diferentes épocas. Se detecta una tendencia hacia una mayor erosión en las partes bajas de la duna (transectos A a J) y una mayor acreción hacia la cima (transectos K a Q). Lo anterior implica que la duna está avanzando hacia el sur, siguiendo su orientación y la dirección de los vientos predominantes. Cabe aclarar que no se presenta información para los transectos M - Q antes de nortes 1993, debido a que estos fueron montados en octubre de 1992, a medida que la duna se movía en esa dirección.

La diferencia en el movimiento de arena en diferentes áreas de la duna se ve reflejada en

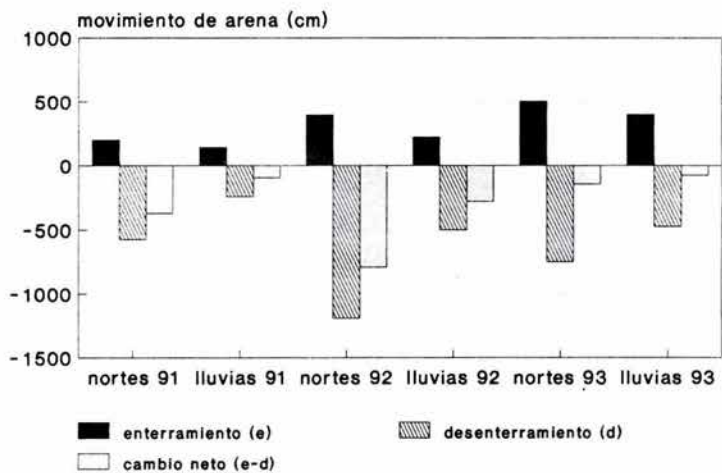


Fig. 3. Movimiento total de arena por temporadas (suma de las mediciones de 170 estacas). Nortes abarca el movimiento total acumulado de noviembre a abril y lluvias el movimiento de mayo a octubre.

N ↓

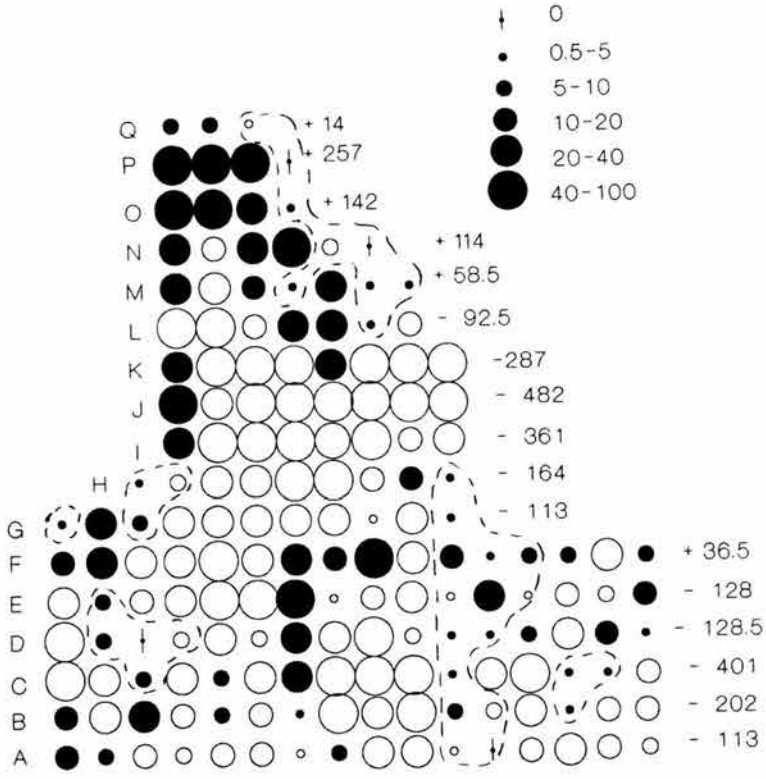


Fig. 4. Distribución espacial del movimiento de arena total. Las letras indican los transectos. Los números a la derecha de cada transecto son el movimiento de arena total (cm) (de abril 1991 a diciembre 1993) registrado en cada transecto. El tamaño de los círculos representa cantidad de movimiento de arena en cm (señalado en la leyenda). Círculos rellenos, enterramiento; círculos vacíos, erosión. Las líneas punteadas delimitan zonas con una mayor cobertura vegetal (50-100%).

Tabla 1. Movimiento total de arena. Para cada temporada se presentan datos totales (total de todas las estacas por temporada) y la media por estaca con su respectiva desviación estandar y coeficiente de variación (c.v. = desv. std. / media). En cada año, hay un mayor movimiento de arena durante la temporada de nortes. Los valores tan altos de desviación estandar reflejan la heterogeneidad ambiental, ya que el movimiento de arena es muy diferente en cada una de las estacas. a) valores para toda la duna y b) valores para cada transecto. Se siguen las mismas letras que en la figura 3. Los transectos M a Q se montaron al inicio de la temporada de nortes de 1993, ya que antes de esa fecha formaban parte de la pendiente externa de la duna. Es debido a esto que no hay datos para estos transectos en 1991 y 1992. (Antes de Octubre de 1992, n=145; a partir de entonces y hasta la fecha, n=170)

| | 1991 | | 1992 | | 1993 | |
|-----------|--------|---------|--------|---------|--------|---------|
| | NORTES | LLUVIAS | NORTES | LLUVIAS | NORTES | LLUVIAS |
| a) | | | | | | |
| TOTAL | -370 | -96 | -791 | -277 | -154 | -75 |
| MEDIA | -2.17 | -0.56 | -4.63 | -1.62 | -1.79 | -0.44 |
| DEV. STD. | 5.84 | 4.09 | 11.55 | 5.93 | 12.95 | 9.06 |
| c.v. | -2.7 | -7.3 | -2.5 | -3.66 | -7.25 | -20.66 |
| b) | | | | | | |
| A | | | | | | |
| TOTAL | -34 | -9.5 | -25 | -18.5 | -16.5 | -5 |
| MEDIA | -2.12 | -0.59 | -1.56 | -1.16 | -1.03 | -0.31 |
| DEV. STD. | 3.74 | 1.29 | 4.3 | 5.48 | 4.18 | 1.44 |
| c.v. | -1.75 | -2.17 | -2.75 | -4.74 | -4.07 | -4.63 |
| B | | | | | | |
| TOTAL | -43 | -18 | -51 | -29.5 | -56.5 | -4 |
| MEDIA | -2.69 | -1.12 | -3.19 | -1.84 | -3.53 | -0.25 |
| DEV. STD. | 8.49 | 2.03 | 6.71 | 3.92 | 3.93 | 3.93 |
| c.v. | -3.16 | -1.8 | -2.1 | -2.13 | -1.11 | 15.72 |
| C | | | | | | |
| TOTAL | -52.5 | -25.5 | -123 | -63 | -74 | -31 |
| MEDIA | -3.28 | -1.59 | -7.69 | -3.94 | -4.63 | -1.94 |
| DEV. STD. | 3.89 | 2.44 | 10.97 | 8.61 | 7.95 | 5.62 |
| c.v. | -1.18 | -1.53 | -1.43 | -2.19 | -1.72 | -2.9 |
| D | | | | | | |
| TOTAL | -34.5 | -10 | -17 | 3 | -39 | -19 |
| MEDIA | -2.16 | -0.63 | -1.06 | 0.19 | -2.44 | -1.19 |
| DEV. STD. | 3.57 | 2.18 | 8.38 | 3.28 | 11.1 | 6.00 |
| c.v. | -1.65 | -3.48 | -7.89 | 17.51 | -4.55 | -5.05 |
| E | | | | | | |
| TOTAL | -27.5 | -8 | -45 | -14 | 6.5 | -15 |
| MEDIA | -1.72 | -0.5 | -2.81 | -0.87 | 0.41 | -0.94 |
| DEV. STD. | 5.46 | 2.18 | 10.88 | 3.41 | 7.25 | 7.38 |
| c.v. | -3.19 | -4.36 | -3.87 | -3.9 | 17.85 | -7.87 |
| F | | | | | | |
| TOTAL | -54 | -15 | -10 | -18.5 | 8 | 38 |
| MEDIA | -3.38 | -0.94 | -0.63 | -1.16 | 0.5 | 2.37 |
| DEV. STD. | 5.19 | 2.25 | 9.84 | 3.95 | 7.93 | 6.53 |
| c.v. | -1.54 | -2.4 | -15.75 | -3.41 | 15.87 | 2.75 |
| G | | | | | | |
| TOTAL | -68.5 | -9 | -66 | -6 | -1.5 | 14 |
| MEDIA | -6.23 | -0.82 | -6 | -0.54 | -0.14 | 1.27 |
| DEV. STD. | 7.86 | 2.72 | 7.5 | 1.94 | 3.76 | 3.84 |
| c.v. | -1.26 | -3.33 | -1.25 | -3.55 | -27.58 | 3.02 |
| H | | | | | | |
| TOTAL | -37.5 | -10 | -114 | -13 | -8 | 7 |
| MEDIA | -4.17 | -1.11 | -12.67 | -1.44 | -0.89 | 0.78 |
| DEV. STD. | 2.81 | 3.63 | 14.38 | 4.44 | 4.48 | 2.15 |
| c.v. | -0.67 | -3.27 | -1.13 | -3.08 | -5.04 | 2.76 |

Tabla 1. (cont.)

| | 1991 | | 1992 | | 1993 | |
|-----------|--------|---------|--------|---------|--------|---------|
| | NORTES | LLUVIAS | NORTES | LLUVIAS | NORTES | LLUVIAS |
| I | | | | | | |
| TOTAL | -30 | -25 | -105 | -46.5 | -102.5 | -43 |
| MEDIA | -3.75 | -3.12 | -13.12 | -5.81 | -12.81 | -5.37 |
| DEV. STD. | 4.33 | 3.37 | 14.6 | 8.28 | 18.94 | 10.45 |
| C.V. | -1.15 | -1.08 | -1.11 | -1.42 | -1.48 | -1.95 |
| J | | | | | | |
| TOTAL | -20 | -19 | -161 | -45.5 | -124.5 | -67 |
| MEDIA | -2.5 | -2.37 | -20.12 | -5.69 | -15.56 | -8.37 |
| DEV. STD. | 5.14 | 4.71 | 15.96 | 10.18 | 17.82 | 13.12 |
| C.V. | -2.06 | -1.98 | -0.79 | -1.79 | -1.14 | -1.57 |
| K | | | | | | |
| TOTAL | 3 | 30 | -77 | -20.5 | -113.5 | -44 |
| MEDIA | 0.37 | 3.75 | -9.62 | -2.56 | -14.19 | -5.5 |
| DEV. STD. | 8.72 | 12.99 | 14.31 | 9.21 | 13.9 | 13.47 |
| C.V. | 23.25 | 3.46 | -1.49 | -3.59 | -0.98 | -2.45 |
| L | | | | | | |
| TOTAL | 28 | 23 | 3 | -5 | -47.5 | -45 |
| MEDIA | 4 | 3.26 | 0.43 | -0.71 | -6.79 | -6.43 |
| DEV. STD. | 9.74 | 6.04 | 19.31 | 10.05 | 8.27 | 8.12 |
| C.V. | 2.44 | 1.84 | 45.05 | -14.07 | -1.22 | -1.26 |
| M | | | | | | |
| TOTAL | | | | | 41.5 | -2 |
| MEDIA | | | | | 5.93 | -0.29 |
| DEV. STD. | | | | | 17.77 | 7.36 |
| C.V. | | | | | 3.0 | -25.77 |
| N | | | | | | |
| TOTAL | | | | | 97.5 | 20 |
| MEDIA | | | | | 16.25 | 3.33 |
| DEV. STD. | | | | | 20.12 | 9.79 |
| C.V. | | | | | 1.24 | 2.94 |
| O | | | | | | |
| TOTAL | | | | | 98 | 16 |
| MEDIA | | | | | 24.5 | 4 |
| DEV. STD. | | | | | 15.66 | 9.27 |
| C.V. | | | | | 0.64 | 2.32 |
| P | | | | | | |
| TOTAL | | | | | 23.5 | 101 |
| MEDIA | | | | | 5.87 | 25.25 |
| DEV. STD. | | | | | 7.65 | 18.65 |
| C.V. | | | | | 1.3 | 0.74 |
| Q | | | | | | |
| TOTAL | | | | | 3 | 4 |
| MEDIA | | | | | 1 | 1.33 |
| DEV. STD. | | | | | 1.41 | 0.94 |
| C.V. | | | | | 1.41 | 0.71 |

la topografía dentro de la misma (Fig. 5). Se detectan brazos dentro de la pendiente interna de la duna (ver por ejemplo los transectos I y J). Los perfiles topográficos permiten observar una zonación en la duna muestreada. En los transectos más inferiores (cercanos a la hondonada, lo cuales se ejemplifican en los transectos B y F) el movimiento de arena es menor y la topografía se mantuvo relativamente sin cambios. En la parte media (como ejemplo se presentan los transectos I y J) ha habido una fuerte erosión, con la consecuente desaparición de brazos que en un inicio se encontraban en la pendiente interna. En los transectos más cercanos a la cima (transectos M, N y O) predominó el enterramiento y por lo tanto se empezaron a formar brazos. Finalmente, en los últimos transectos (por ejemplo el P) otra vez vuelve a haber erosión, puesto que ya están cercanos a la pendiente externa.

2. Dinámica de la vegetación.

Los muestreos realizados en los transectos permanentes indican que la vegetación cambió rápidamente a partir de las primeras observaciones (Tabla 2). En un principio, el 18% de los cuadros carecía de una cobertura vegetal, y para la siguiente temporada, la mayoría de ellos ya habían sido colonizados. Posteriormente, el porcentaje de cuadros vacíos aumentó durante los nortes y disminuyó durante las lluvias (Tabla 2). La especie más abundante y frecuente fue C. chamaecristoides, la cual mantuvo una cobertura relativamente constante (80-95% de los cuadros) a lo largo de los tres años de muestreo. Otras especies menos abundantes pero que también han mantenido una cobertura relativamente constante son Palafoxia lindenii (11-15%); Pectis saturejoides (14-22%); Croton punctatus (3-7%) y Aristida adscensionis (7-14%). Andropogon glomeratus, a diferencia de las anteriores, ha aumentado su cobertura (36-54%), mientras que la cobertura de Trachypogon gouini y Triplasis atropurpureum ha variado estacionalmente, aumentando durante las lluvias y disminuyendo en los nortes.

En la Figura 6 se muestra la distribución de los diferentes parches de vegetación en la duna a través del tiempo. En un inicio, los cuadros vacíos predominaban en el centro de la duna, donde ocurre un mayor movimiento de arena (ver Fig. 3), mientras que los de otras categorías abundaban más hacia los brazos de la duna. C. chamaecristoides inicia la

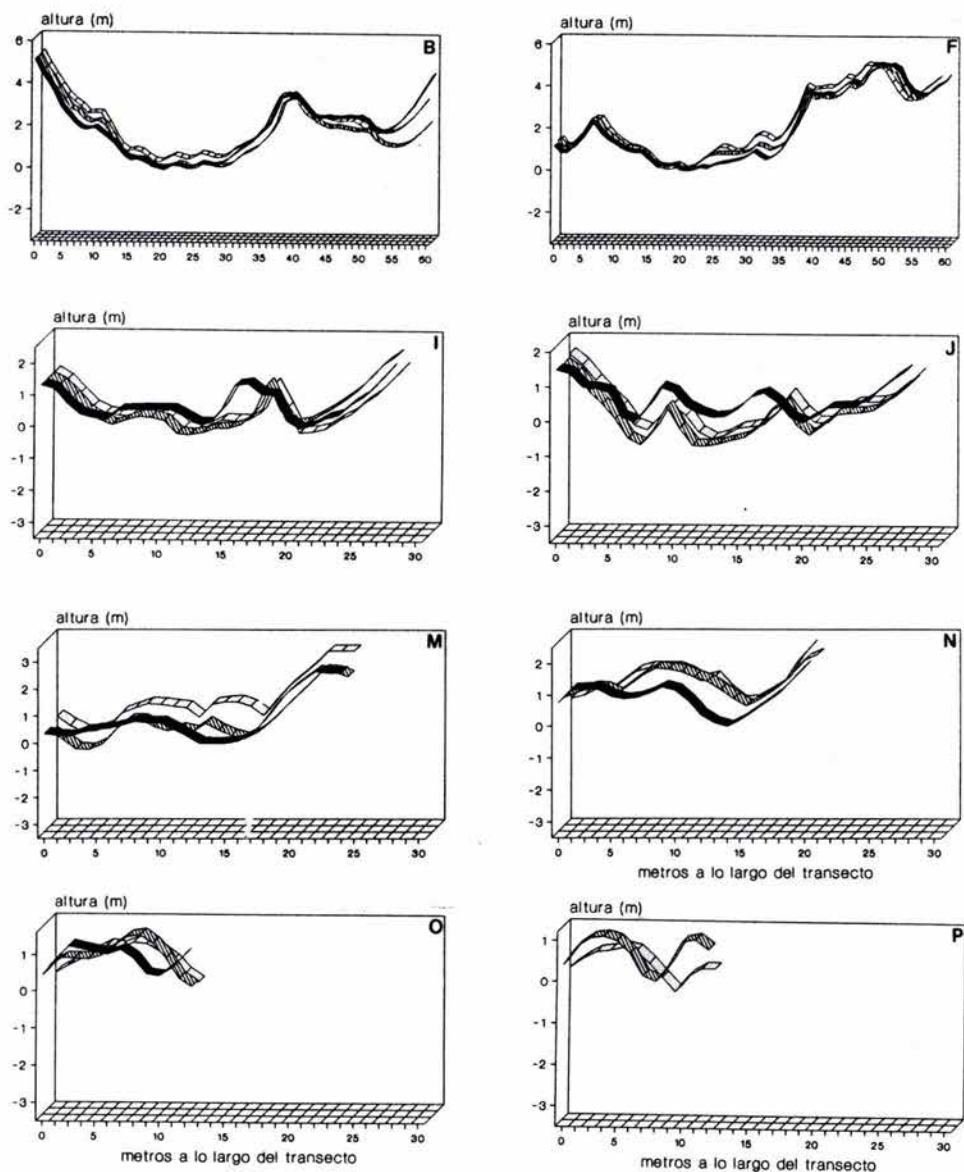


Fig. 5. Perfiles topográficos transversales a lo largo de diferentes transectos de la duna (las letras corresponden a los transectos indicados en las Figuras 1 y 4). ■ dic. 92 ▨ jul. 93 □ dic. 93

Tabla 2. Porcentajes de cuadros en los que se encontraron las especies más abundantes en la duna muestreada, al final de cada temporada. (Cham Chamaecrista chamaecristoides (Leguminosae); Pal Palafoxia lindenii (Compositae); And Andropogon scoparius (Gramineae); Tra Trachypogon gouini (Gramineae); Ari Aristida adscensionis (Gramineae); Tri Triplasis purpurea (Gramineae); Pec Pectis saturejoides (Compositae) y Cro Croton punctatus (Euphorbiaceae)).

| | 1991 nortes | lluvias | 1992 nortes | lluvias | 1993 nortes | lluvias |
|-------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|
| vacío | 18.49 | 0.84 | 3.36 | 0.72 | 5.04 | 0.72 |
| Cham | 79.83 | 96.64 | 95.8 | 97.84 | 89.93 | 97.84 |
| Pal | 11.76 | 12.6 | 15.13 | 12.95 | 11.51 | 12.23 |
| And | 36.13 | 36.97 | 37.81 | 46.76 | 46.76 | 54.67 |
| Tra | 5.04 | 20.17 | 11.76 | 19.42 | 19.42 | 23.74 |
| Ari | 14.28 | 13.44 | 10.92 | 7.92 | 14.39 | 8.63 |
| Tri | 1.7 | 15.97 | 5.04 | 30.22 | 0 | 23.74 |
| Pec | 18.49 | 19.33 | 22.69 | 22.3 | 28.06 | 23.74 |
| Cro | 6.72 | 3.36 | 5.04 | 7.2 | 7.91 | 2.88 |

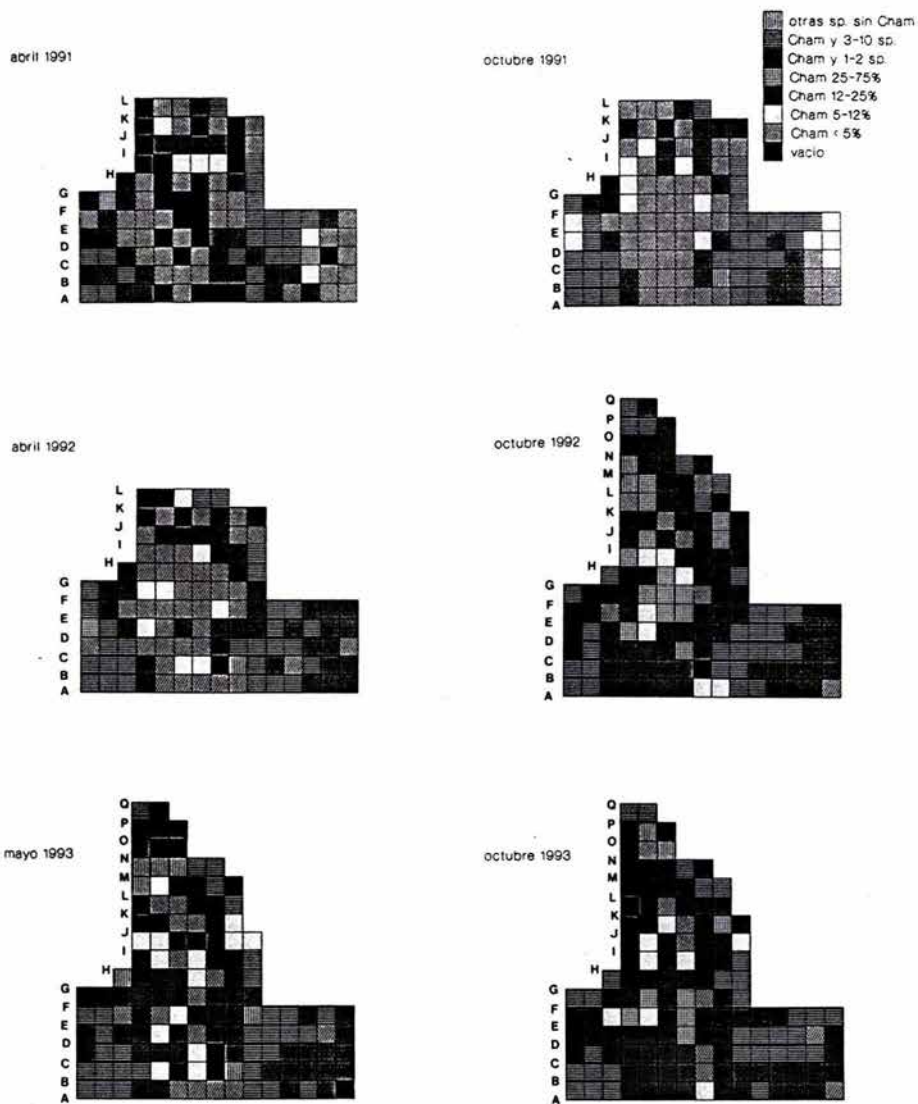


Fig. 6. Dinámica espacio-temporal de la vegetación.

colonización y se hace abundante en estas zonas donde hay un mayor movimiento de arena. Posteriormente, esta distribución de los parches deja de ser clara y la duna más bien se ve como un mosaico heterogéneo donde la presencia de los diferentes estadios vegetacionales cambia en el tiempo y en el espacio. Sin embargo, se observa una cierta secuencia en lo que le ocurre a cada cuadro. Por ejemplo, después de un cuadro vacío, la tendencia es que sea colonizado por C. chamaecristoides. Posteriormente, aumenta la cobertura de C. chamaecristoides y eventualmente entran otras especies hasta que la leguminosa es excluida localmente. Se puede llegar a cualquier estadio vegetacional desde cualquier otro, con la excepción de que siempre C. chamaecristoides es la que inicia la colonización y, por lo tanto, la entrada de otras especies siempre se ha observado después de la presencia de ésta.

A pesar de que no se encontró una correlación matemática estadísticamente significativa entre la cobertura de esta especie y el movimiento de arena, sí fue posible observar una cierta tendencia. En la Figura 7 se representa el movimiento de arena promedio por cuadro durante la temporada de nortes de 1991 a 1992 junto la frecuencia de cada estadio vegetacional en cada una de las categorías de movimiento de arena. La presencia de C. chamaecristoides junto con otras especies es más frecuente en los cuadros con poco movimiento de arena, mientras que la proporción de cuadros donde C. chamaecristoides crece sola sin otras especies incrementa conforme el movimiento de arena es mayor.

Las pruebas de contingencia aplicadas a las matrices de transición mostraron que hay diferencias significativas entre las categorías ($\chi^2 = 105.2$; g.l. 20; $p < 0.05$), lo que indica que los estadios vegetacionales con que se hicieron las transiciones fueron grupos diferentes entre sí. Este es un aspecto importante puesto que los estadios vegetacionales deben estar claramente definidos antes de aplicar los modelos de Markov. Por otro lado, la prueba de contingencia también mostró diferencias significativas entre las estaciones (nortes y lluvias) ($\chi^2 = 9.69$; g.l. 19; $p < 0.05$), por lo que las dos matrices no pueden considerarse iguales. No se encontraron diferencias significativas entre los años ($\chi^2 = 2.09$; g.l. 17; $p > 0.05$). Así pues, se decidió trabajar con los estadios vegetacionales propuestos en función del conocimiento biológico de las especies, y el modelo se corrió con dos matrices de transición

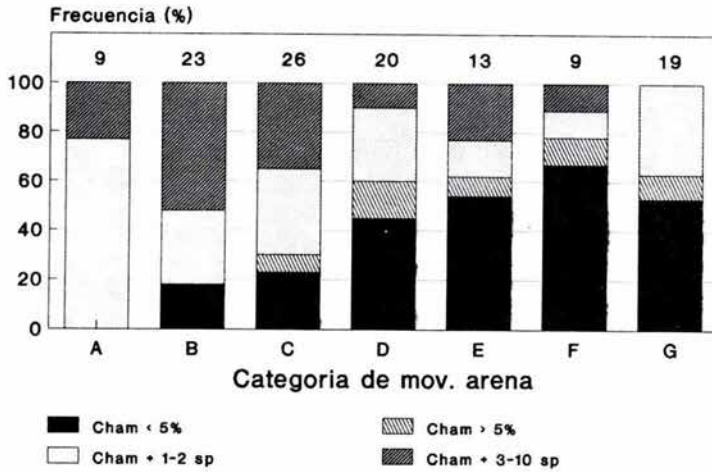


Fig. 7. Frecuencias de los diferentes estadios vegetacionales en relación con el movimiento de arena. Las letras indican categorías de movimiento de arena promedio (cm) por cuadro muestreado durante los nortes de 1991 a 1992: A) 0.0-0.76; B) 0.77-1.53; C) 1.54-2.30; D) 2.31-3.07; E) 3.08-3.84; F) 3.85-4.61 y G) >4.62. Los números arriba de las barras indican el total de cuadros en los que se midió el movimiento de arena correspondiente a cada categoría.

promedio para los tres años: una para la temporada de lluvias y otra para la de nortes.

Las matrices de transición muestran que en las dos temporadas los valores más altos se encuentran en la diagonal (Tabla 3). Es decir, la probabilidad de permanencia en el mismo estadio vegetacional es más alta que la de regresar a un estadio anterior o pasar a uno posterior. En la matriz de lluvias, las probabilidades de pasar a una categoría con más cobertura vegetal fueron mayores que las de regresar a una con menor cobertura. Lo contrario ocurre durante los nortes.

Con el fin de incluir la variación estacional en las simulaciones del modelo markoviano, se utilizaron las dos matrices de transición promedio de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} V_{t+1} &= \mathbf{A}_l V_t \\ V_{t+2} &= \mathbf{A}_n V_{t+1} \\ V_{t+3} &= \mathbf{A}_l V_{t+2} \\ &\cdot \quad \quad \cdot \\ &\cdot \quad \quad \cdot \\ &\cdot \quad \quad \cdot \end{aligned}$$

y así sucesivamente. En este caso, \mathbf{A}_l es la matriz de transición para las lluvias y \mathbf{A}_n para los nortes. Se realizaron 20 multiplicaciones de este tipo para obtener el estado estable del sistema, el cual se alcanza rápidamente, a partir de la cuarta iteración (a los dos años) (Fig. 8). En este estado estable, C. chamaecristoides junto con 1-2 especies es el estadio vegetacional más frecuente (cerca del 50%), seguido por C. chamaecristoides junto con 3-10 especies. Los cuadros con la presencia de C. chamaecristoides con distintas coberturas son menos frecuentes. El estado estable del sistema es fluctuante: durante las lluvias (multiplicaciones nones) la cobertura vegetal tiende a aumentar y la frecuencia de cuadros con baja cobertura disminuye. Lo contrario ocurre durante los nortes (multiplicaciones pares).

Siguiendo la metodología empleada en modelos poblacionales (Caswell, 1989), se

Tabla 3. a) Matrices de transición promedio de los diferentes estadios vegetacionales muestreados a lo largo de 3 años. Las categorías son: 1) vacío ó Chamaecrista chamaecristoides (Cham) con cobertura < 5%; 2) Cham con cobertura de 5-75%; 3) Cham y 1-2 especies; 4) Cham y 3-10 especies, o bien otras especies sin Cham. b) Matrices de elasticidad para las matrices promedio de cada temporada. Los números en negritas indican valores de elasticidad ≥ 0.05 .

a)

Transiciones lluvias (abril a octubre)

| | | t | | | |
|-----|---|------|------|------|------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 |
| t+1 | 1 | 0.46 | 0.05 | 0.04 | 0.03 |
| | 2 | 0.32 | 0.33 | 0.07 | 0 |
| | 3 | 0.20 | 0.56 | 0.66 | 0.33 |
| | 4 | 0.02 | 0.05 | 0.23 | 0.64 |

Transiciones nortes (octubre a abril)

| | | t | | | |
|-----|---|------|------|------|------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 |
| t+1 | 1 | 0.67 | 0.27 | 0.10 | 0.03 |
| | 2 | 0.12 | 0.37 | 0.09 | 0.03 |
| | 3 | 0.17 | 0.32 | 0.66 | 0.34 |
| | 4 | 0.04 | 0.04 | 0.15 | 0.60 |

b)

Elasticidades lluvias (abril a octubre)

| | | t | | | |
|-----|---|-------|-------|------|------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 |
| t+1 | 1 | 0.05 | 0.01 | 0.02 | 0.01 |
| | 2 | 0.03 | 0.04 | 0.03 | 0 |
| | 3 | 0.02 | 0.07 | 0.32 | 0.09 |
| | 4 | 0.002 | 0.006 | 0.11 | 0.19 |

Elasticidades nortes (octubre a abril)

| | | t | | | |
|-----|---|-------|-------|------|------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 |
| t+1 | 1 | 0.11 | 0.03 | 0.05 | 0.01 |
| | 2 | 0.02 | 0.04 | 0.04 | 0.01 |
| | 3 | 0.03 | 0.03 | 0.31 | 0.08 |
| | 4 | 0.007 | 0.004 | 0.07 | 0.15 |

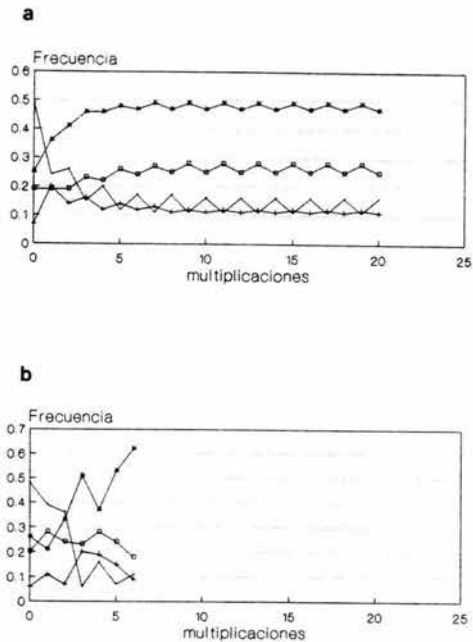


Fig. 8. a) Estado estable del sistema proyectado a partir de las simulaciones del modelo. b) Proporciones de los mismos estadios vegetacionales observados en el campo. Las multiplicaciones pares representan proyecciones cada seis meses. Las multiplicaciones pares representan temporada de nortes y las nones representan las lluvias. Estadios vegetacionales: — baja cobertura de C. chamaecristoides; + alta cobertura de C. chamaecristoides; - C. chamaecristoides junto con 1 a 2 especies y + C. chamaecristoides junto con 3 a 10 especies.

obtuvieron las matrices de elasticidad con la finalidad de detectar las probabilidades de transición que más contribuyen a la dinámica de la comunidad (Tabla 3). Las matrices de las dos temporadas muestran que la permanencia del estadio vegetacional de *C. chamaecristoides* junto con 1-2 especies y *C. chamaecristoides* junto con 3-10 especies son las transiciones con mayor elasticidad. Esto quiere decir que son los estadios vegetacionales en los que cualquier cambio se verá reflejado en la dinámica de la comunidad de la duna móvil.

Finalmente, se probó la aleatoriedad de las probabilidades de transición para ambas temporadas. Los análisis mostraron que las transiciones observadas no pueden considerarse como procesos aleatorios ni en las lluvias ($\chi^2 = 95.24$; g.l. 9; $p < 0.01$) ni en los nortes ($\chi^2 = 76.16$; g.l. 9; $p < 0.01$). Esto quiere decir que las matrices de transición no son independientes entre sí. Las probabilidades de transición no sólo dependen de lo que está ocurriendo en el momento del muestreo, sino también de eventos previos. Esto es lo que se llama efecto histórico. No se sabe qué tanto del pasado está afectando las probabilidades de transición, pero al menos se detecta su presencia.

DISCUSION

1. La heterogeneidad ambiental y la dinámica de la comunidad.

A partir de las mediciones realizadas se puede decir que la duna en estudio tiene un fuerte movimiento de arena, lo que hace que la duna avance hacia el sur a razón de 2 m/año. El movimiento de arena es heterogéneo en el tiempo y en el espacio, lo que se ve reflejado en una alta heterogeneidad espacio-temporal. Sin embargo, se detectó una tendencia hacia menor movimiento de arena en las zonas con mayor cobertura vegetal, como se indica en las figuras 4 y 7.

La heterogeneidad ambiental de las dunas costeras permite considerarlas como ambientes en mosaico, donde los disturbios forman parte de la dinámica de los parches que conforman estas comunidades (Pickett y White, 1985; Pickett, 1990; Kolasa y Pickett, 1991; Kolasa y Rollo, 1991). La asincronía del efecto de los disturbios en diferentes parches es un factor

importante, puesto que puede promover la coexistencia de especies con historias de vida complementarias (Chesson, 1991) o bien, el mantenimiento de especies colonizadoras de los parches con arena desnuda, como C. chamaecristoides.

Esta heterogeneidad afecta de manera importante la dinámica de las dunas móviles así como su colonización. Por ejemplo, si se analiza con cuidado lo que ocurre en los diferentes transectos ilustrados en las figuras 4, 5 y 6, se puede ver que existe una relación entre el movimiento de arena, la topografía y la cobertura vegetal. Las zonas con mayor movimiento de arena son, a su vez, aquellas en las que la topografía ha cambiado de manera más drástica (ver transectos I, J, M y N) y es justamente en estas zonas donde C. chamaecristoides se presenta de manera más frecuente. El hecho de que no se haya encontrado una correlación significativa entre el movimiento de arena y la cobertura de esta especie puede ser debido a varias razones. De ocurrir esta correlación, se esperaría que la cobertura de C. chamaecristoides aumentaría conforme el movimiento de arena fuera mayor y viceversa. Aunque la tendencia observada es que la leguminosa en estudio crece en lugares con mayor movimiento de arena, no siempre presenta los mayores valores de cobertura cuando el movimiento de arena es mayor. Puede ocurrir lo contrario cuando se está iniciando el proceso de colonización, en el que hay un gran movimiento de arena pero la cobertura de C. chamaecristoides es baja. Así mismo, puede ocurrir que la especie tenga un alto valor de cobertura vegetal mientras que el movimiento de arena es muy bajo. Esto sucede debido a que la misma C. chamaecristoides disminuye la movilidad del sustrato conforme va aumentando su propia cobertura. De esta forma hay cuadros con baja cobertura vegetal de C. chamaecristoides y alto movimiento de arena y viceversa, lo que es contradictorio en términos de la regresión esperada de movimiento de arena vs. cobertura de C. chamaecristoides. Finalmente, el hecho de que la especie en estudio sea más abundante en zonas con mayor movimiento de arena no implica necesariamente que esa sea la única causa que afecta su distribución. La dispersión de las semillas, los mecanismos de ruptura de la latencia de éstas así como las interacciones bióticas con otras especies (por ejemplo la competencia) también pueden afectar la distribución local de la especie.

A pesar de que la correlación no fue significativa, es posible decir que la heterogeneidad y dinámica de estas zonas favorece la presencia de la especie en estudio. En aquellas zonas más planas y menos cambiantes (extremos de los transectos, hacia los brazos), hay un mayor número de especies y Chamaecrista chamaecristoides tiene una menor cobertura.

En la zona donde se realizó el presente trabajo, C. chamaecristoides es la especie con mayor cobertura y además, es la primera en colonizar las partes móviles. Aparentemente la entrada de otras especies al sistema se favorece por la presencia de C. chamaecristoides, lo que sugiere la posibilidad de que esta leguminosa modifica las condiciones ambientales a su alrededor, favoreciendo de esta manera la entrada de otras especies. Sin embargo, aún hacen falta estudios experimentales para corroborar esta idea.

Eventualmente, C. chamaecristoides se llega a extinguir localmente en las zonas donde las colonizadoras tardías aumentan su cobertura. Al aumentar la cobertura vegetal el efecto de los "nortes" disminuye, ya que la arena es estabilizada por la vegetación misma. Así, C. chamaecristoides es excluida localmente conforme los disturbios locales dejan de ser importantes. Sin embargo, la misma dinámica del sistema permite que la población de C. chamaecristoides se mantenga en las dunas, donde es frecuente la apertura de claros (lugares sin cobertura vegetal), en especial durante los nortes.

En los tres años de observaciones se detecta que ha habido una tendencia hacia una mayor estabilización de la duna muestreada (Fig. 6). Lo anterior se ve reflejado en las simulaciones del modelo markoviano donde se predice un estado estable con C. chamaecristoides junto con otras especies como los estadios vegetacionales más frecuentes. Esto no es lo esperado durante una sucesión primaria en la que las especies colonizadoras tienden a ser reemplazadas por colonizadoras tardías. De acuerdo con las proyecciones del modelo, C. chamaecristoides tiende a coexistir con otras especies y no es eliminada del sistema. Probablemente esta aparente contradicción es debida a la presencia de disturbios recurrentes que mantienen a la comunidad con claros donde la colonización da inicio constantemente. Quizás con disturbios menos frecuentes las primeras colonizadoras tenderían

a ser eliminadas. De acuerdo con los resultados y con las predicciones hechas por el modelo, el sistema se estabiliza rápidamente (en 4 a 5 ciclos que equivalen a 2-3 años), lo que ejemplifica el dinamismo del sistema.

Las categorías más frecuentes son aquellas en las que los valores de elasticidad fueron mayores. De acuerdo con Caswell (1989) los valores de elasticidad de cada entrada de la matriz miden la sensibilidad relativa del eigenvalor dominante del sistema a cambios proporcionales en los coeficientes de la matriz. En un modelo markoviano el eigenvalor dominante se mantiene igual a 1, puesto que la población de cuadros con diferentes estadios vegetacionales ni aumenta ni decrece. En este caso, la suma de las probabilidades de transición de un tipo de cuadro a otro es igual a uno. Sin embargo, las elasticidades pueden interpretarse como las transiciones más sensibles, en las que cualquier cambio afectaría de manera importante la dinámica del sistema. Así, las proyecciones del modelo indican que, siendo C. chamaecristoides junto con otras especies los estadios vegetacionales con mayor sensibilidad, cualquier cambio en las frecuencias de dichos estadios afectaría la dinámica del sistema.

La hipótesis nula de que las matrices de transición cumplen con la propiedad markoviana fue rechazada por la prueba de contingencia. Esto implica que hay dependencia entre un tiempo y otro y que los cambios en la vegetación están influenciados por eventos previos. Las fluctuaciones climáticas a largo plazo pueden estar jugando un papel importante en el efecto histórico detectado. En la Figura 9 se presentan los datos de precipitación total anual de los últimos trece años para la zona de estudio y se observa que de 1982 a 1989 la precipitación y el número de días con lluvia en cada año fueron menores que de 1990 en adelante. Lo anterior implica que, después de 8 años relativamente secos, la cobertura vegetal probablemente había disminuido y fue después de este periodo en que se inició el estudio. Los últimos cuatro años (1990 a 1993) con una mayor precipitación probablemente han favorecido el establecimiento de C. chamaecristoides así como de otras especies colonizadoras. De ahí la tendencia a aumentar la cobertura vegetal de la zona.

Clima de 13 años de datos
Morro de La Mancha

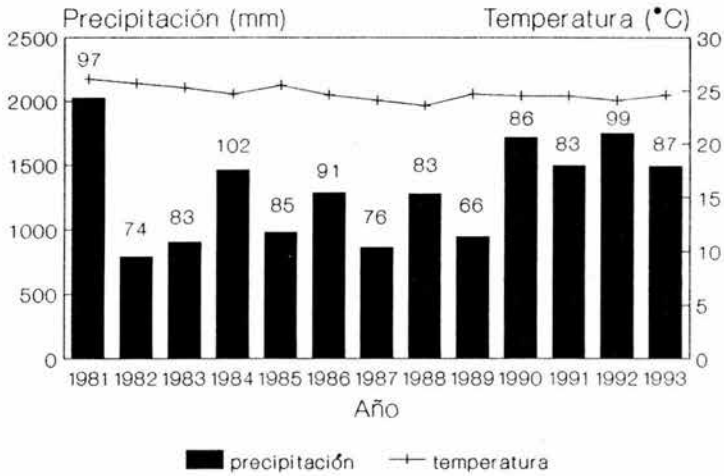


Fig. 9. Precipitación y temperatura media anuales, durante los últimos 13 años. Los valores arriba de las barras indican número de días con precipitación apreciable en cada año. Datos de la estación meteorológica de la Estación "La Mancha", municipio de Actopan, Ver.

2. Ventajas y desventajas del modelo.

La relativa simplicidad y el potencial para simular la dinámica de la vegetación hacia un estado estable han hecho que los modelos markovianos sean una herramienta atractiva para los ecólogos de comunidades. Sin embargo, estos modelos presentan ciertos problemas discutidos por van Hulst (1979); Usher (1981) y Hobbs (1983), entre otros.

Desde un punto de vista teórico, Lippe *et al.*, (1985) mencionan que aunque una de las suposiciones de los modelos markovianos es que las transiciones se mantienen constantes en el tiempo, en la mayoría de los sistemas el ambiente biótico y abiótico cambia constantemente y el comportamiento de los organismos refleja esos cambios. Por otro lado, el modelo ignora los efectos espaciales y no considera la entrada de especies nuevas al sistema, aunque sí predice las extinciones (Usher, 1981). Además, hay dependencia entre variables así como entre un tiempo y otro.

A pesar de estas limitaciones, los modelos markovianos son útiles para hacer predicciones sobre el comportamiento futuro del sistema. Es decir, estos modelos son esencialmente un método de extrapolación con el que se producen simulaciones en las tendencias observadas, aunque en condiciones naturales el estado estable nunca se llegue a alcanzar (Hobbs, 1983).

En el caso del sistema en estudio es posible aplicar los modelos markovianos debido a que las dunas móviles son comunidades relativamente simples, con pocas especies, de las cuales una parece controlar la estructura y la dinámica. Esta simplicidad relativa facilita la interpretación del modelo.

El modelo utilizado en este estudio tiene dos innovaciones que no he encontrado en la literatura. En primer lugar se trabajó con dos matrices de transición que representan dos épocas del año en las que la dinámica de la vegetación es diferente. Así, el estado estable proyectado por el modelo es fluctuante. El sistema tiende hacia la estabilidad, pero es forzado hacia una inestabilidad durante los nortes. Probablemente en años más secos la inestabilidad durante los nortes aumenta y el estado estable podría cambiar si se extinguieran localmente

otras especies, afectando las categorías 3 y 4. Este análisis permite explorar la dinámica de la comunidad cuando las condiciones ambientales cambian. Cabe aclarar que, aunque Caswell (1989) propuso el empleo de matrices periódicas para el estudio de la dinámica de poblaciones en ambientes también periódicos, este enfoque no ha sido utilizado para el estudio de la dinámica de las comunidades.

En segundo lugar, se utilizaron matrices de elasticidad para detectar los estados más sensibles a cambios y que más afectan la dinámica del sistema. Este es un análisis común en estudios poblacionales que no ha sido utilizado para modelos markovianos y que es de utilidad para determinar los estadios vegetacionales más importantes dentro de la comunidad en estudio.

En un sentido estricto, no esperaríamos que el sistema en estudio siguiera un comportamiento markoviano debido a que:

a) No hay homogeneidad en el tiempo. Es decir, las variaciones ambientales (estaciones) afectan las probabilidades de transición. Este problema se trató de resolver utilizando las dos matrices, y dió como resultado un estado estable fluctuante.

b) Por otro lado, se detectó un efecto histórico en las transiciones (no se cumple la propiedad markoviana). Este efecto puede estar relacionado con los cambios climáticos a lo largo de los años.

c) Finalmente, también es posible que haya efectos espaciales que afecten las probabilidades de transición. Por ejemplo, las probabilidades de transición de un estadio a otro pueden estar afectadas por la vegetación de celdas circundantes, ya que las plantas pueden colonizar y crecer desde los alrededores inmediatos. Esto no fue abordado en el presente trabajo, aunque se reconoce que es importante.

A pesar de no cumplir con estas suposiciones, el modelo markoviano fue de utilidad para

proponer trayectorias de la vegetación en el futuro, bajo la suposición de que las probabilidades de transición de las matrices de nortes y lluvias se mantienen constantes en el tiempo. También podrá servir para explorar lo que pasaría en años más secos en los que disminuyera la cobertura de otras especies (se afectarían las categorías 3 y 4), así como los efectos espaciales sobre las transiciones.

En conclusión se puede decir que en los sistemas de dunas costeras del Golfo de México C. chamaecristoides juega un papel importante en la dinámica de las zonas móviles. La dinámica de las zonas móviles en las dunas del Golfo de México está muy ligada a la dinámica de C. chamaecristoides.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Armesto, J.J., Pickett, S.T.A. and McDonell, M.J. 1991. Spatial heterogeneity during succession: a cyclic model of invasion and exclusion. In: Kolasa, J. and Pickett, S.T.A. (eds) *Ecological Heterogeneity*. p. 256-269
- Bren, L.J. 1992. Tree invasion of an intermittent wetland in relation to changes in the flooding frequency of the River Murray, Australia. *Australian Journal of Ecology* 17: 395-408.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, USA. 328 pp.
- Caswell, H. and Cohen, J.E. 1991. Community in patchy environments: a model of disturbance, competition and heterogeneity. In: Kolasa, J. and Pickett, S.T.A. (eds) *Ecological Heterogeneity*. p. 97-122
- Chesson, P. 1991. Stochastic population models. En: Kolasa, J. and Pickett, S.T.A. (eds.) *Ecological heterogeneity*. Springer Verlag. USA. p. 123-143.
- Crawley, M.J. 1993. *Methods in Ecology. GLIM for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications. 379 pp.
- Harbaugh, J.W. and Bonham-Carter, G. 1970. *Computer simulation in geology*. Wiley Interscience, New York. 575 pp.
- Hobbs, R.J. 1983. Markov models in the study of post-fire succession in heathland communities. *Vegetatio* 56: 17-30.
- Hobbs, R.J. and Legg, C.J. 1983. Markov models and initial floristic composition in heathland vegetation dynamics. *Vegetatio* 56: 31-43.
- Horn, H.S. 1975. Markovian properties of forest succession. In: Cody, M.L. and Diamond, S.L. (eds.) *Ecology and Evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. p. 196-211.
- Johnson, A.F. 1977. A survey of the strand and dune vegetation along the Pacific and Southern Golf coasts of Baja California, Mexico. *Journal of Biogeography* 7: 83-99.
- Kolasa, J. and Pickett, S.T.A. 1991 (eds). *Ecological heterogeneity*. Springer Verlag. USA. 332 pp.

- Kolasa, J. and Rollo, C.D. 1991. Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary. En: Kolasa, J. and Pickett, S.T.A. (eds.) Ecological heterogeneity. Springer Verlag, USA. p. 1-23.
- Lippe, E., De Smidt, J.T. and Glenn-Lewin, D.C. 1985. Markov models and succession: a test from a heathland in the Netherlands. *Journal of Ecology* 73: 775-791.
- Martínez, M.L. and Moreno-Casasola, P. 1993. Survival of seedling cohorts of a tropical legume on a sand dune system along the Gulf of Mexico: influence of germination date. *Canadian Journal of Botany* 71: 1427-1433.
- Martínez, M.L. y Rincón, E. 1993. Growth analysis of *Chamaecrista chamaecristoides* (Leguminosae) under contrasting nutrient conditions. *Acta Oecologica* 14(4): 521-528.
- Martínez, M.L., Moreno-Casasola, P. y Rincón, E. 1994. Sobrevivencia de una especie endémica de dunas costeras ante condiciones de sequía. *Acta Botánica Mexicana* 26: 53-62.
- Maun, M.A. 1990. Ecology of seedling establishment on coastal and lacustrine sand dune systems. In: Proceedings of the Symposium on coastal sand dunes. September 12-14, Guelph, Ontario. p. 251-276.
- McAuliffe, J.R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *American Naturalist* 131(4): 459-490.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Factores físicos. *Biótica*, 7(4): 577-602.
- Pickett, S.T.A. 1990. Earthquakes, fires and communicating ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 71(3): 159-161.
- Pickett, S.T.A. and White, P.S. 1985. Patch dynamics: a synthesis. En: Pickett, S.T.A. and White, P.S. (eds.) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, USA. 472 pp.
- Poogie, J.J. 1962. Coastal pioneer plants and habitat in the Tampico region, Mexico. (Tech. Rep. 17A). Coastal Studies Institute, Florida State University, Baton Rouge, FA. pp. 1-62.
- Ranwell, D. 1972. Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman and Hall, London.
- Usher, M.B. 1981. Modelling ecological succession, with particular reference to Markovian models. *Vegetatio* 46: 11-18.
- van Hulst, R. 1979. On the dynamics of vegetation: markov chains as models of succession. *Vegetatio* 40: 3-14.

Westhoff, V. and van der Maarel, E. 1978. The Braun-Blanquet approach. In: Whittaker, R. (ed.) Classification of plant communities. Dr. W. Junk Bv. Publishers. The Hague: 287-399.

Survival of seedling cohorts of a tropical legume on a sand dune system along the Gulf of Mexico: influence of germination date

M. LUISA MARTÍNEZ AND PATRICIA MORENO-CASASOLA¹

Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, Ciudad Universitaria, UNAM, 04510 México DF, México

Received August 31, 1992

MARTÍNEZ, M.L., and MORENO-CASASOLA, P. 1993. Survival of seedling cohorts of a tropical legume on a sand dune system along the Gulf of Mexico: influence of germination date. *Can. J. Bot.* 71: 1427–1433.

Chamaecrista chamaecristoides is a legume endemic to the coastal sand dunes along the coasts of Mexico. Hard-coat dormancy of seeds is broken through naturally occurring temperature fluctuations, and seedlings can emerge and establish throughout the year. In the study site, winter storms (called Nortes) are responsible for moving large quantities of sand that bury young seedlings. The objectives of the study were (i) to elucidate the timing of seedling emergence, (ii) to investigate the effect of date of emergence on seedling survival, and (iii) to evaluate different factors of mortality. Seedling survival was monitored under natural conditions, from January 1988 to April 1991. Survivorship curves were compared using the log-rank Peto and Peto test. It was found that the probability of survival or reproduction was not strictly determined by chronological age but by size. Larger sized seedlings survived better during the Nortes. Timing of germination has a great impact on *C. chamaecristoides* populations, since it affects seedling growth possibilities and thus survival and reproduction. In a changing environment like the sand dunes, there seems to be a selective advantage for maintaining cohorts germinating during different seasons of the year.

Key words: tropical sand dunes, seedling survival, Gulf of Mexico, cohorts, seedling size.

MARTÍNEZ, M.L., et MORENO-CASASOLA, P. 1993. Survival of seedling cohorts of a tropical legume on a sand dune system along the Gulf of Mexico: influence of germination date. *Can. J. Bot.* 71: 1427–1433.

Le Chamaecrista chamaecristoides est une légumineuse endémique des dunes sablonneuses côtières, le long des côtes du Mexique. La dormance des graines liée à des téguments coriaces peut être brisée par les fluctuations de température qui surviennent naturellement, et on peut voir les plantules émerger et s'établir tout au long de l'année. Dans le site d'étude, les tempêtes d'hiver (appelées Nortes) sont impliquées dans le déplacement de grandes quantités de sable qui entrent les jeunes plantes. Les objectifs de l'étude présentée sont de (i) déterminer le moment d'émergence des plantules, (ii) déterminer les effets de la date d'émergence sur la survie des plantules, et (iii) évaluer les différents facteurs de mortalité. Les auteurs ont suivi la survie des plantules dans les conditions naturelles, de janvier 1988 à avril 1991. Ils ont comparé les courbes de survie avec les tests de log-rang Peto et Peto. Il apparaît que la probabilité de survie ou de reproduction n'est pas strictement déterminée par l'âge chronologique, mais plutôt par la dimension. Les plantules de forte dimension survivent mieux pendant les Nortes. Le moment de la germination influence fortement les populations du *C. chamaecristoides*, parce qu'il affecte les possibilités de croissance de la plantule et conséquemment les possibilités de survie et de reproduction. Dans un environnement variable, tel que les dunes sablonneuses, il semble exister un avantage sélectif pour maintenir des cohortes en germination au cours des diverses saisons de l'année.

Mots clés : dunes sablonneuses tropicales, survie des plantules, golfe du Mexique, cohortes, dimension des plantules. [Traduit par la rédaction]

Introduction

Chamaecrista chamaecristoides (Collad) I. & B. (Leguminosae) is a perennial plant, endemic to the coastal sand dunes of Mexico (Sauer 1967; Moreno-Casasola 1982; Irwin and Barneby 1987). It is common in the most mobile parts of the dunes such as the windward slopes, dune arms, and plateaus. The plants usually form monospecific patches of approximately 30–60 cm in height but can also coexist with other species. This colonizing shrub is of particular interest because (i) it is dominant where sand movement is high and plant cover is low (Moreno-Casasola 1988; Castillo et al. 1991), and (ii) it is a pioneer in the mobile dunes and improves the physical conditions around it (Moreno-Casasola 1982), thus facilitating the germination and establishment of other species. The plant reproduces only from seeds, and the majority of the adult populations of this species produce flowers and fruits by the end of the rainy season, in September and October (Castillo and Carabias 1982).

The pods of *C. chamaecristoides* are dehiscent, and seeds are dispersed approximately 1–2 m in all directions from the

parent plant. The liberated seeds are later moved by wind action along the sand surface and are frequently found in narrow, funnel-shaped corridors in blowouts (less than 4 m wide) created by northerly winds.

The seeds of *C. chamaecristoides* have the potential to form a permanent seed bank (Altamirano and Guevara 1982). Seventy-five percent of the seeds possess hard seed coat dormancy, which can be broken either by mechanical scarification or by natural temperature fluctuations on the sand surface that occur during the dry season in these unvegetated blowouts (Moreno-Casasola et al. 1994). Thus, only 25% of the population is able to germinate as soon as it is dispersed. Since seed coats of *C. chamaecristoides* gradually become permeable, it was expected that germination would occur throughout the year.

The differences in survival of seedlings from different cohorts are documented for many species (e.g., Laing 1958; Symonides 1977; Baskin and Baskin 1972; Abul-Fatih and Bazzaz 1979; Cook 1980; Solbrig et al. 1980; Eldridge and Westoby 1991). Such differences may result from changing environmental conditions during the establishment phase of late emergents. It was also argued that older and larger seedlings capture a larger share of resources and suppress new ones as they emerge (Silvertown 1982). Weaver and Cavers

¹Present address: Instituto de Ecología, A.C. Apartado Postal 64, Xalapa, 91000 Veracruz, México.

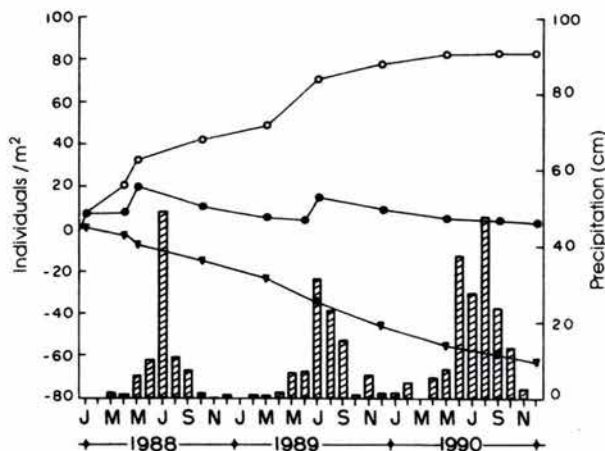


FIG. 1. Population dynamics (deaths, germinated, and live individuals) in time, related to precipitation. Notice the relation between summer showers and germination peaks. ○, cumulative germinated; ●, live; ∇, cumulative dead. Bars indicate precipitation.

(1979) and Ross and Harper (1972) showed that the order of emergence was more important than the date of emergence, suggesting that both the accurate timing of seed germination and the rapid breaking of seed dormancy are essential to minimize the effects of intraspecific interference.

In sand dune systems, the survivorship of seedlings is affected by a number of physical and biotic factors such as predation, disease, desiccation, competition, salt spray, nutrient deficiency, high soil surface temperatures, and sand movement (Laing 1958; Payne and Maun 1984; Watkinson and Harper 1978; Stairs 1986; Maun 1981).

In our study site the primary limiting factors such as sand movement and drought occur mainly during the dry winter and spring months (November–May) (Moreno-Casasola 1982; García 1988; Poggie 1962). Since the seedlings emerge and get established throughout the year, the sizes and ages of survivors by the end of the summer may vary considerably. Thus, we predict that the differences in the dates of germination will have a significant effect on seedling survival. The objectives of the present study were (i) to elucidate the timing of seedling emergence, (ii) to investigate the effect of date of emergence on seedling survival, and (iii) to evaluate the relative importance of different factors of mortality on seedlings of different age and size.

Methods

Study site

The study site is located at the biology station El Morro de La Mancha, on the Gulf coast of Mexico (19°36'N, 32°22'40"W). In this part of the Gulf, sand dune systems are very variable in vegetation and topography and include all stages of stabilization, from mobile to stabilized dunes (Moreno-Casasola et al. 1982; Moreno-Casasola 1986). Mean annual precipitation fluctuates between 1200 and 1500 mm. The rainy season is concentrated in the summer months (June–September), when 81% of the total annual rainfall occurs, whereas precipitation during the winter months (November–February) accounts for only 2.9%. During this period, winter storms (Nortes) are common.

Usually, 15–25 Nortes occur between November and March. These Nortes are responsible for moving large quantities of sand on both the beach and the dune system (Moreno-Casasola 1982), and at the study site only occasionally are they accompanied by rain showers. The mean annual temperature is 25°C (García 1988); the lowest monthly mean occurs in January (21.6°C) and the highest in May (28.1°C).

Mapping of seedlings

The seedlings of *C. chamaecristoides* occur in clumps, and hence plots (50 × 50 cm) were subjectively laid out in sites with newly germinated seedlings. Four mobile dunes were sampled, each measuring 50 × 60 m. New germination rarely occurred in chosen plots, thus new sites were mapped for each cohort. Each quadrat was subdivided into smaller 2 × 2 cm squares for mapping. Mapping was done in the mobile parts of the dunes, where a large number of seedlings can be found and monitored, and plants are more vigorous.

Monitoring of growth and survival took place from January 1988 to December 1989. In 1990 and the first 4 months of 1991, mapping of newly germinated seedlings was discontinued, but data on survival and growth were still gathered. Populations of *C. chamaecristoides* are difficult to follow, since they contain overlapping cohorts (seedlings germinating during different times of the year) that achieve different densities. Thus, a minimum of five plots with 10 seedlings (cotyledonary stage) each were mapped for each cohort, although this was rarely the case. Usually, the number of seedlings per plot was larger (20–60). The use of cotyledonary stage prevented misidentification, since it was likely that an adult branch covered by sand could be considered a juvenile or a seedling. A total of 98 plots were mapped, covering an area of 24.5 m².

Every month the quadrats were checked for additional germination, seedling survival, and seedling growth (measured as changes in volume = length along two perpendicular diameters × height). Occasionally, new seedlings germinated in the quadrats and they were also mapped. During each observation date, sand movement was recorded in each plot by differences in the level of sand measured on fixed stakes.

Causes of death

The possible causes of death were recorded in a qualitative and a quantitative way. The first one implies that death causes were assumed

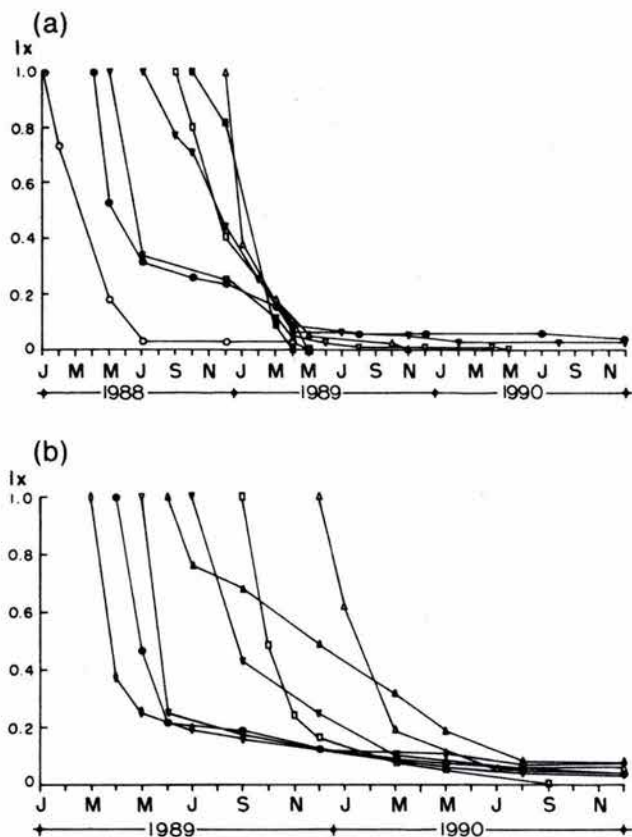


FIG. 2. Survivorship curves for 1988 (a) and 1989 (b) cohorts. Notice the decrease in survivorship during the first 2–3 months in each cohort. Symbols indicate month of germination: ○, January; ◇, March; ●, April; ▽, May; ▲, June; ▼, July; □, September; ■, October; △, December.

for each seedling. Four categories were considered: (i) buried, if sand accretion was greater than the seedling height; (ii) roots uncovered, if sand erosion had exposed the roots; (iii) dry, if seedlings had dried in situ and appeared dead with no apparent external damage to the aerial part; and (iv) disappeared, if no reason for their mortality could be ascertained. It was not possible to determine the cause of dryness, since different factors could produce drying out of a plant (i.e., lack of water, a root or internal pathogen, root competition).

Herbivory was also monitored as a possible cause of death. In five additional plots, previously mapped seedlings were covered by a mesh cage to protect them from major herbivores (such as rabbits, small rodents, and crabs). Immediately adjacent to each treatment plot, a control plot was established in which mapped seedlings were exposed. Predation evaluation lasted a year.

Data analysis

Survivorship curves were compared using the log-rank Peto and Peto test (Pyke and Thompson 1986). This analysis is a nonparametric

test for comparing two or more samples (i.e., cohorts). Comparisons were done in terms of seedling age (over the entire life-span of the cohorts) and size (during the Nortes season for 1988–1989, 1989–1990, and 1990–1991).

Results

At the end of our study, a total of 15 cohorts and 2031 seedlings were mapped and monitored. The lowest seedling density per plot was the minimum established (10 per plot), obtained during the dry season and the reproductive months. The maximum was 60 seedlings per plot observed in the rainy season.

The population flux of *C. chamaecristoides* shows that germination occurs during all the seasons of the year (Fig. 1). An increase in germination was observed at the onset of the rainy season (June–July), and to a lesser extent with the few showers at the end of the Nortes (March–April). Since no

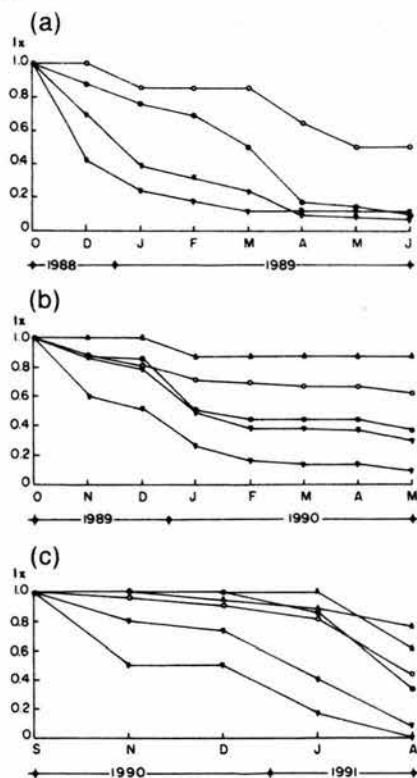


FIG. 3. Survivorship curves for size cohorts, independent of their chronological age. The curves were obtained for the Nortes season (winter storms) (see text) during (a) 1988–1989 (b) 1989–1990, and (c) 1990–1991. Larger seedlings survived better than smaller ones (log-rank Peto and Peto test proved the survivorship curves to be significantly different at $p < 0.005$). Size ranges (length \times width \times height; cm³) are as follows: \blacktriangledown , 1–10; ∇ , 11–100; \bullet , 101–1000; \circ , 1001–10 000; \triangle , > 10 000; \blacktriangle , > 100 000.

further mapping of newly emerged seedlings was done in 1990, an increase in germination at the onset of the rainy season was not detected in that year. There appears to be a relationship, though not a simple one, between heavy rainfall and germination. Mortality was very high throughout the 3 years of monitoring.

Survival to maturity of 1988 and 1989 cohorts that were mapped on various dates is shown in Fig. 2. Several cohorts (January, May, October, and December 1988 and September 1989) lasted less than 2 years. Of a total of 2031 seedlings that were mapped during both years, 71 survived (3.5%) until December 1990, and 51 (2.5%) until April 1991. The two most abundant cohorts for both years of mapping were those from April and July. The period of greatest mortality was

TABLE 1. Comparison of survivorship curves for size cohorts during three Nortes seasons

| Size range | Size range | | | | |
|------------------|------------|--------|-------|-------|-------|
| | A | B | C | D | E |
| 1988–1989 | | | | | |
| A | | | | | |
| B | 28.47 | | | | |
| C | 107.58 | 15.36 | | | |
| D | 237.30 | 114.22 | 72.09 | | |
| 1989–1990 | | | | | |
| A | | | | | |
| B | 28.33 | | | | |
| C | 38.34 | 1.01ns | | | |
| D | 86.45 | 22.91 | 14.44 | | |
| E | 179.48 | 83.46 | 67.93 | 18.88 | |
| 1990–1991 | | | | | |
| A | | | | | |
| B | 28.8 | | | | |
| C | 67.86 | 31.14 | | | |
| D | 65.57 | 35.98 | 27.22 | | |
| E | 85.83 | 56.45 | 26.55 | 23.59 | |
| F | 86.64 | 62.32 | 35.39 | 30.12 | 29.42 |

NOTE: The values given are χ^2 from the log-rank Peto and Peto test (Pyke and Thompson 1986) for $df = 1$ and $p < 0.005$. Size ranges (cm³) are as follows: A, 1–10; B, 11–100; C, 101–1000; D, 1001–10 000; E, 10 001–100 000; F, 100 001–1 000 000.

during the Nortes and the following dry season. During these months sand movement is high and there is low availability of water in the sand.

In both years and for all cohorts, it was observed that there was a rapid decrease in survival during the initial stages. After this, low survivorship values (< 10%) showed a tendency to be constant in time. The log-rank Peto and Peto test (Pyke and Thompson 1986) showed no clear patterns in terms of age-specific death rates. For all cohorts, size rather than age played an important role in survivorship rate (Fig. 3) (the correlation coefficient between plant size and age in these cohorts was not significant). From our results it is obvious that larger seedlings suffered less mortality during Nortes. The same trends were observed for 1988, 1989, and 1990. The log-rank Peto and Peto test proved that survivorship curves differed significantly from one another, depending on the size achieved by the seedlings at the beginning of the Nortes (Table 1).

Date of emergence and percentage of survivors during the Nortes were plotted in relation to seedling size at the beginning of this season (Fig. 4). It was observed that seedlings emerged in April and July showed a higher percentage of survivors than cohorts from other months. This occurred during the three Nortes periods that the study covered. As in survivorship, the probability of flowering was more related to size than to seedling age (Fig. 5). It can be assumed that plants need to achieve a minimum size before they are able to reproduce. Again, April and July cohorts turned out to be important for maintenance of population, since these cohorts were the ones with the largest number of reproductive individuals.

A large proportion of seedlings (32%) disappeared between readings and the reason for their mortality could not be assessed. Seedlings suffered high mortality owing to desiccation (51%). Usually the sandy substrate dries up to a depth of approximately 5–10 cm in the warmest and driest months (February–May).

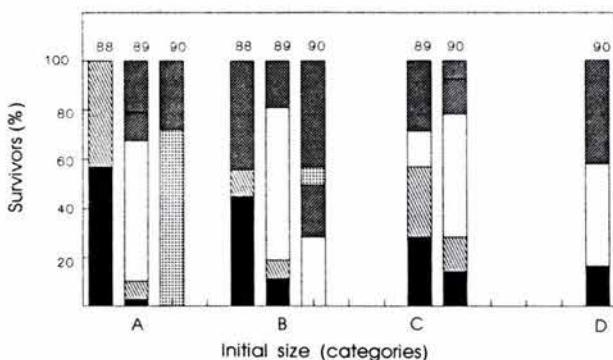


FIG. 4. Survivors and date of birth. Percentage of survivors through three Nortes (winter storms) in relation to initial size at the beginning of this season. Germination month is indicated by different patterns as follows: ■, April 1988; ▨, July 1988; ▩, April 1989; ▪, July 1989; □, April 1989; ▫, other months. In every case, April and July cohorts account for more than 50% of the total survivors. Numbers above the bars indicate the year of observation. Size categories (length \times width \times height; cm³) are as follows: A, 101–1000; B, 1001–10 000; C, 10 001–100 000; D, 100 001–1 000 000.

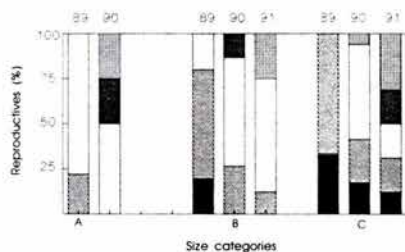


FIG. 5. Number of reproductive individuals registered in September 1989, 1990, and 1991. Those born in April and July in both years account for more than half of the total reproductives. Germination month is indicated by different patterns as follows: ■, April 1988; ▨, July 1988; ▩, April 1989; ▪, July 1989; ▫, other months. Numbers above the bars indicate the year of observation. Size categories (length \times width \times height; cm³) are as follows: A, 101–10 000; B, 10 001–100 000; C, > 100 000.

and high soil temperatures coupled with low moisture create rather inhospitable conditions for seedling survival. Sand movement (burial or root exposure) accounted for 17% of seedling deaths. Seedlings were not able to withstand total burial. Similarly, no plant could maintain itself on a continuously eroding sand surface.

The causes of seedling mortality varied with the size of plants (Fig. 6). Smaller ones seem to be the most susceptible to being buried or desiccated. Root exposure affected a larger size range than the first two factors.

Of the 212 seedlings protected from predation in July 1989, only 56 (26%) survived by December 1989. The control plots showed a similar response: 53 (32%) of the 165 seedlings survived during the same period. All seedlings in both protected and control died before reaching maturity. The differences between the two treatments were not significant.

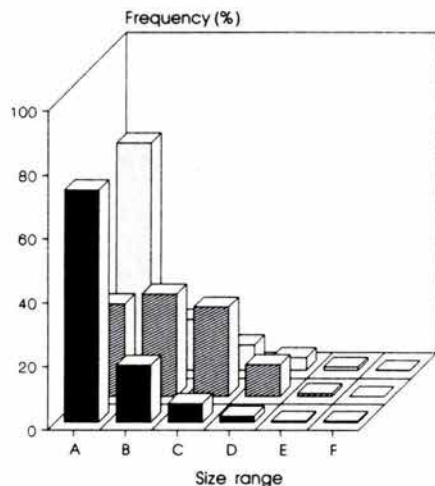


FIG. 6. Causes of death differentially affect individuals according to size. Smaller individuals are the most susceptible. Size categories (length \times width \times height; cm³) are as follows: A, 1–10; B, 11–100; C, 101–1000; D, 1001–10 000; E, 10 001–100 000; F, > 100 000. ■, buried; ▨, roots uncovered; ▩, dry.

Discussion

The population flux of *C. chamaecristoides* seedlings in the sand dunes (Fig. 1) shows that there is a high turnover rate in the population through births and deaths, which probably compensates for the high mortality rates during the early stages of growth. Although germination occurs all year long, two major

germination flushes were detected in our study. Similar germination patterns have been observed in another sand dune species, namely *Artemisia campestris* on Lake Huron (Canada) (Stairs 1986). In both cases, such germination flushes were somehow related with the rainfall pattern. At El Morro de La Mancha the summer is wetter than the spring, and hence there was a heavier emergence flush in the summer than in the spring in both 1988 and 1989.

During the flowering and fruiting period (September–October) little or no germination was observed, possibly owing to few ungerminated seeds left from the seed crop of the previous year and the fact that the newly produced crop was not mature yet. It is also possible that cool weather with low temperature fluctuations did not allow germination of the remaining dormant seeds (Moreno-Casasola et al. 1994).

The period immediately following emergence is generally thought to be the most vulnerable stage in a plant's life (Harper 1977). Deevey type III survivorship curves (Deevey 1947) were followed by the majority of the age cohorts from both years. However, the cohort from June 1989 showed a type II Deevey curve. In this case, the chance of mortality was even throughout the growing season.

Dessication was a significant mortality factor. Sandy substrate is well drained and has low moisture-retention capacity. Thus, despite the relatively high yearly precipitation (1200 and 1500 mm), the seedlings regularly encountered severe moisture stress and about 51% died of dessication. Estimates from other species report similar values, especially in the early stages of seedlings growing in the dunes (Boorman and Fuller 1984; De Jong and Klinkhamer 1988a, 1988b; Stairs 1986; Keddy 1982; McLeod and Murphy 1977; Payne and Maun 1984; Maun 1981; Laing 1958). Abundant seedling emergence during the rainy season, when moisture is plentiful, can be considered an avoidance strategy to drought (Payne and Maun 1984).

Sand dune species certainly show some tolerance to sand accretion and some may even exhibit an increase in growth and fruit production in sites of moderate sand accumulation (Payne and Maun 1984; McLeod and Murphy 1983; Wagner 1964). *Chamaecrista chamaecristoides* is quite tolerant of burial (unpublished data). However, excessive sand accretion certainly is an important cause of seedling mortality.

It is clear from this study that population changes in *C. chamaecristoides* are complex and the fate of an individual plant is not strictly determined by its chronological age (Figs. 2–5). The probability of a seedling surviving through the Nortes or a plant reproducing was strongly related to its size rather than age. Larger sized individuals survived better than smaller ones. This suggests that smaller plants are more susceptible to stressful conditions than larger ones (Maun 1981; Boorman and Fuller 1984; De Jong and Klinkhamer 1988a; Stairs 1986; Hazebroek and Metzger 1990; Marks and Prince 1981). Likewise, reproduction is primarily a function of plant size: the larger the plant (as measured by volume), the greater its reproductive probabilities. Similar results were obtained by Werner (1975a, 1975b), Solbrig et al. (1980), Stairs (1986), and Dolan and Sharitz (1984). This is quite a common phenomenon, since in many species, individuals of the same age may be in very different demographic states. In this case population-structure and reproductive value distributions are considered to be stage specific rather than age specific (Caswell 1982, 1989). The same can be said for *C. chamaecristoides*.

What factor or factor operates on the population to make even-aged individuals achieve different sizes (Figs. 4 and 5)? This

is an important question for which there are no precise experimental answers. However, a number of possible mechanisms can be offered.

The dune habitat provides a variable environment for plants, both spatially and temporally. Patches and years that are suitable for growth may later become unsuitable. This environmental heterogeneity in the dunes may be playing an important role in the different stages of the life cycle of *C. chamaecristoides*. Hard-coat dormancy ensures that seeds germinate on bare sand where temperature fluctuations are wide enough to render seeds permeable. This gradual process gives the species the possibility of germinating during different times of the year. Early seedlings grow for a longer period of time and thus are more likely to have achieved larger sizes by the time the Nortes arrive. However, late-emerging seedlings may also achieve large sizes at a faster rate during the rainy season, when they germinate. Further, local conditions (sand movement, nutrients, and water availability) vary greatly among microsites and they can be favorable in one place, but not in another, affecting both seedling survival and growth in all cohorts. Also, the causes of seedling mortality vary markedly from season to season and from place to place. This situation suggests changing available microsites suitable for germination and establishment, i.e., spatially and temporally changing safe sites, where successful recruitment is possible (Harper 1977; Grubb 1977; Klinkhamer and De Jong 1988). In an unpredictably changing environment, as the sand dunes, one cohort might be considered as "insurance" against total loss of the earlier or the later ones.

In summary, this study shows that timing of germination has a great impact in *C. chamaecristoides* populations, since it may affect seedling growth possibilities, as well as survival and reproduction. This suggests that there may be strong selection for a continuous germination pattern in which the total loss of a cohort does not affect the population as a whole, since there are other cohorts available to be recruited into the adult population. Yearly fluctuations of weather probably affect germination flushes. In a changing environment such as the sand dunes, it is of selective advantage for *C. chamaecristoides* to maintain cohorts germinating during different seasons of the year.

Acknowledgements

We want to thank C. Vázquez-Yanes, M. Franco, and M.A. Maun for their valuable suggestions and critical revision of the manuscript. We are also grateful to O. Perez and P. Reilly, as well as some of our undergraduate students, for their great help in data gathering in the dunes. C. Vanegas greatly improved the drawings.

- Abul-Fatih, H.A., and Bazzaz, F.A. 1979. The biology of *Ambrosia trifida* L. II. Germination, emergence, growth and survival. *New Phytol.* 83: 817–827.
- Altamirano, R.M., and Guevara, S. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: semillas en el suelo. *Biotica*, 7: 569–575.
- Baskin, J.M., and Baskin, C.C. 1972. Influence of germination date on survival and seed production in a natural population of *Leavenworthia stylosa*. *Am. Midl. Nat.* 88: 318–323.
- Boorman, L.A., and Fuller, R.M. 1984. The comparative ecology of two sand dune biennials: *Lactuca virosa* L. and *Cynoglossum officinale* L. *New Phytol.* 69: 609–629.
- Castillo, S., and Carabias, J. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: fenología. *Biotica*, 7: 551–568.

- Castillo, S., Popma, J., and Moreno-Casasola, P. 1991. Coastal sand dune vegetation of Tabasco and Campeche, Mexico. *J. Veg. Sci.* **2**: 73–88.
- Caswell, H. 1982. Stable population structure and reproductive value for populations with complex life cycles. *Ecology*, **63**: 1223–1231.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass.
- Cook, R.E. 1980. Germination and size-dependent mortality in *Viola blanda*. *Oecologia*, **47**: 115–117.
- De Jong, T.J., and Klinkhamer, P.G.L. 1988a. Population ecology of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a coastal sand-dune area. *J. Ecol.* **76**: 366–382.
- De Jong, T.J., and Klinkhamer, P.G.L. 1988b. Seedling establishment of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a sand-dune area: the importance of water for differential survival and growth. *J. Ecol.* **76**: 393–402.
- Deevey, E.S. 1947. Life tables for natural populations of animals. *Q. Rev. Biol.* **22**: 283–314.
- Dolan, R.W., and Sharitz, R.R. 1984. Population dynamics of *Ludwigia leptocarpa* (Onagraceae) and some factors affecting size hierarchies in a natural population. *J. Ecol.* **72**: 1031–1041.
- Eldridge, D.J., and Westoby, M. 1991. Recruitment and survival in *Atriplex vesicaria* populations in semi-arid western New South Wales, 1977–1987. *Aust. J. Ecol.* **16**: 309–314.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Geocentro, México DF, Mexico.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* **52**: 107–145.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- Hazebroek, J.P., and Metzger, J.D. 1990. Seasonal pattern of seedling emergence, survival, and reproductive behavior in *Thlaspi arvense* (Cruciferae). *Am. J. Bot.* **77**: 954–962.
- Irwin, H.S., and Barneby, R.C. 1982. The American Cassiinae. A synoptical revision of Leguminosae, tribe Cassieae, subtribe Cassiinae in the New World. *Mem. N.Y. Bot. Gard.* **35**.
- Keddy, P.A. 1982. Population ecology on an environmental gradient: *Cakile edentula* on a sand dune. *Oecologia*, **52**: 348–355.
- Klinkhamer, P.G.L., and De Jong, T.J. 1988. The importance of small scale disturbance for seedling establishment in *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale*. *J. Ecol.* **76**: 383–392.
- Laing, C.C. 1958. Studies in the ecology of *Ammophila breviligulata* I. Seedling survival and its relation to population increase and dispersal. *Bot. Gaz.* **119**: 208–216.
- Marks, M., and Prince, S. 1981. Influence of germination date on survival and fecundity in wild lettuce *Lactuca serriola*. *Oikos*, **36**: 326–330.
- Maun, M.A. 1981. Seed germination and seedling establishment of *Calamovilfa longifolia* on Lake Huron sand dunes. *Can. J. Bot.* **59**: 460–469.
- McLeod, K.W., and Murphy, P.G. 1977. Establishment of *Ptelea trifoliata* on Lake Michigan sand dunes. *Am. Midl. Nat.* **97**: 350–362.
- McLeod, K.W., and Murphy, P.G. 1983. Factors affecting growth of *Ptelea trifoliata* seedlings. *Can. J. Bot.* **61**: 2410–2415.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biotica*, **7**: 577–602.
- Moreno-Casasola, P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio*, **65**: 67–76.
- Moreno-Casasola, P. 1988. Patterns of plant species distribution on coastal dunes along the Gulf of Mexico. *J. Biogeogr.* **15**: 787–806.
- Moreno-Casasola, P., van der Maarel, E., Castillo, S., Huesca, M.L., and Pisanty, I. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructura y composición en el Morro de la Mancha. *Ver. Biotica*, **7**: 491–526.
- Moreno-Casasola, P., Grime, J.P., and Martínez, M.L. 1994. A comparative study of the effects of fluctuations in temperature and moisture supply on hard coat dormancy in seeds of coastal tropical legumes. *J. Trop. Ecol.* **10**(1): In press.
- Payne, A.M., and Maun, M.A. 1984. Reproduction and survivorship of *Cakile edentula* var. *lacustris* along the Lake Huron shoreline. *Am. Midl. Nat.* **111**: 86–95.
- Poggie, J.J. 1962. Coastal pioneer plants and habitat in the Tampico region, Mexico. *La. State Univ. Coastal Stud. Inst. Tech. Rep.* No. 17A, pp. 1–62.
- Pyke, D., and Thompson, J. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology*, **67**: 240–245.
- Ross, M.A., and Harper, J.L. 1972. Occupation of biological space during seedling establishment. *J. Ecol.* **60**: 77–88.
- Sauer, J. 1967. Geographic reconnaissance of the seashore vegetation along the Mexican Gulf Coast. *La. State Univ. Coastal Stud. Inst. Tech. Rep.* No. 56, p. 59.
- Silvertown, J.W. 1982. Introduction to plant population ecology. Longman Group Ltd., London.
- Solbrig, O.T., Newell, S.J., and Kincaid, D.T. 1980. The population biology of the genus *Viola*. I. The demography of *Viola sororia*. *J. Ecol.* **68**: 521–546.
- Stairs, A.F. 1986. Life history variation in *Artemisia campestris* on a Lake Huron sand dune system. Ph.D. thesis, Department of Plant Sciences, University of Western Ontario, London, Ont.
- Symonides, E. 1977. Mortality of seedlings in natural psammophyte populations. *Ekol. Pol.* **27**: 3–37.
- Wagner, R.H. 1964. The ecology of *Uniola paniculata* L. in the dune strand habitat of North Carolina. *Ecol. Monogr.* **34**: 79–95.
- Watkinson, A.R., and Harper, J.L. 1978. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata* L. The natural regulation of populations. *J. Ecol.* **66**: 35–44.
- Weaver, S.E., and Cavers, P.B. 1979. The effects of emergence date and emergence order on seedling survival rates in *Rumex crispus* and *R. obtusifolius*. *Can. J. Bot.* **57**: 730–738.
- Werner, P.A. 1975a. Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). *Oecologia*, **20**: 197–201.
- Werner, P.A. 1975b. The biology of Canadian weeds. 12. *Dipsacus sylvestris* Huds. *Can. J. Plant Sci.* **55**: 783–794.

Effects of Burial by Sand on Seedling Growth and Survival in Six Tropical Sand Dune Species from the Gulf of Mexico

M. Luisa Martínez[†] and Patricia Moreno-Casasola[‡]

[†]Laboratorio de Ecología
Facultad de Ciencias
UNAM
México, D.F. 04510, México

[‡]Instituto de Ecología, A.C.
Antiguo Camino a Coatepec
Km 2.5. Apdo. Postal 64, Xalapa
Veracruz 91000, México

ABSTRACT

MARTÍNEZ, M.L. and MORENO-CASASOLA, P., 1995. Effects of burial by sand on seedling growth and survival in six tropical sand dune species from the Gulf of Mexico. *Journal of Coastal Research*, 11(2), XXX-XXX. Fort Lauderdale (Florida), ISSN 0749-0208.

In this study, plants of six species (*Chamaecrista chamaecristoides*, *Palafioia linderae*, *Trachypogon gounii*, *Canavalia rosea*, *Ipomoea pes-caprae* and *Schuzachyrium scoparium*) which grow in the sand dunes of the Gulf of Mexico were experimentally buried with sand at different depths. For all species, burial increased plant vigor in terms of biomass and leaf area. In general, buried plants allocated more biomass towards the aerial parts (except in *T. gounii*, in which the reverse was true). The tested species exhibited good tolerance to sand burial. Their germination occurred during the period when sand movement was at its lowest. Growth form of species affected their ability to withstand burial. For example, shrubby species were the most tolerant ones and herbaceous plants the least. Such tolerance to burial seems to be related to local distribution of species in the dune system.

ADDITIONAL INDEX WORDS: Coastal dunes, burial, coastal plants, biomass, disturbance, seedling, growth, Mexico.



INTRODUCTION

Plants growing on sandy shorelines along lakes and oceans are subject to a variety of environmental fluctuations that affect their growth and survival. Among the more important factors mentioned in the literature are moisture, sand deposition, sand erosion, changes in organic matter, pH and intensity of rabbit grazing (AYYAD, 1973; CRAWFORD and WISHART, 1966; ELDRED and MAUN, 1982; HARRIS and DAVY, 1986, 1987; HOBBS and GRACE, 1981; MORENO-CASASOLA, 1986; RANWELL, 1960, 1972). Of these, the burial of propagules and seeds has been detected as one of the most significant factors in survival and establishment (MAUN and RIACH, 1981; MORENO-CASASOLA, 1986; HARRIS and DAVY, 1987; SYKES and WILSON, 1990; CLARK, 1986; BARKER, HERLOCKER and YOUNG, 1989; MAUN and LAPIERRE, 1986; MARTÍNEZ and MORENO-CASASOLA, 1993). However, few species survive sand accretion and even fewer have been examined experimentally (EHRENFELD, 1990). The ability to survive burial is a problem

to most sand dune species, and the germination and/or seedling responses have been studied mostly for temperate species (SYKES and WILSON, 1990; MAUN, 1989; HARRIS and DAVY, 1986; MAUN and LAPIERRE, 1986; MAUN and RIACH, 1981; SELISKAR, 1990; RANWELL, 1958 and DISRAELI, 1984). Among these, grasses like *Ammophila arenaria*, *A. breviligulata* and *Calamovilfa longifolia* and forbs like *Solidago sempervirens* have been the most studied species (EHRENFELD, 1990). The responses of tropical sand dune species (from different families and with a wider variety of growth forms) to sand accretion have received less attention, except for the work done by MARTÍNEZ, VALVERDE and MORENO-CASASOLA, (1992), and in this case, only germination of buried seeds was studied.

Responses of sand dune plants to burial vary greatly. In some cases, plant growth is stimulated by sand burial (DISRAELI, 1984; SYKES and WILSON, 1990; MAUN and LAPIERRE, 1984; MAUN, 1985; BAYE, 1990; YUAN, MAUN and HOPKINS 1993; and ZHANG and MAUN, 1992). This enhancement in growth depends on the species and the depth and

Table 1. Species characteristics, local and geographic distribution and fruiting and germination periods observed at the study site

| Species | Family | Growth Form | Habitat | Distribution | Fruiting period | Presence of Seedlings in the Dunes |
|---|----------------|--|---|---|---|--|
| <i>Chamaecrista chamaecristoides</i> (Collad) I. & B. | Leguminosae | Shrub, 60 cm high, with a maximum cover of 2 x 2 m | Arms and crests. Sometimes on the beach | Endemic of the coasts of Mexico | After the rainy season (Sept.-Oct.) | All year long, with a peak at the beginning of the rainy season, in June and July. |
| <i>Palafoxia lindenbergii</i> Gray | Compositae | Shrub, 70 cm high, with a maximum cover of 2 x 2 m | Beach, arms and crests | Endemic of the Gulf of Mexico | All year long | All year long, abundant during the rainy season. |
| <i>Schizachyrium scoparium</i> | Gramineae | Tufted culms, 80 cm high, with a maximum cover of 2 x 2 m | Arms and crests (mobile & stable dunes) | Wide distribution in North America | During the winter storms (Nov.-Jan.) | End of the winter storms |
| <i>Trachypogon goudotii</i> Fourn. ex Hemsl | Gramineae | Tufted culms, 80 cm high with a maximum cover of less than 1 x 1 m | Arms and crests (semi-mobile dunes) | Endemic of the central part of the Gulf of Mexico | At the end of the rainy season (Sept.-Oct.) | End of the winter storms (Jan.-Feb.) |
| <i>Candollea rosea</i> (Sw) DC. | Leguminosae | Creeping runner branches can be 15 m long | Beach and first fore-dune | Pan-tropical | During the dry season (April-May) | During the rainy season |
| <i>Ipomoea pes-caprae</i> (L.) Sweet | Convolvulaceae | Creeping runner branches can be 50 m long | Beach and embryo dunes | Pan-tropical | After the rainy season (Oct.-Nov.) | During the rainy season |

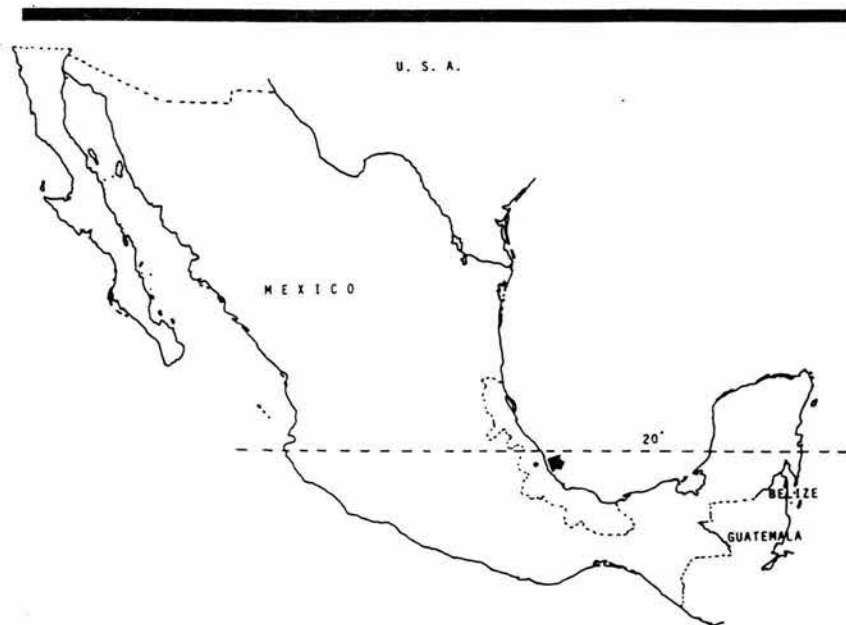


Figure 1. Location of the study site.

duration of burial. Other species can withstand sand accretion (SYKES and WILSON, 1990) and are able to recover when complete burial is followed by restoration of the original sand surface (HARRIS and DAVY, 1986; 1987). However, a high rate of sand mobility inhibits the growth of any but highly specialized plant species (SALISBURY, 1952).

In this study, plants of six species (both endemic and pantropical) that grow in the dunes of the Gulf of Mexico, were experimentally buried at different depths. The six species studied (*Chamaecrista chamaecristoides* (Collad) I & B var. *chamaecristoides*; *Palafoxia lindenii* (Gray); *Trachypogon gouini* Fourn. ex Hemsl.; *Canavalia rosea* (Sw.) D.C.; *Ipomoea pes-caprae* (L.) Sweet. and *Schizachyrium scoparium* Michx. var. *littoralis* (Nash) Hitch) are almost always found growing in places with regular sand movement (MORENO-CASASOLA, 1986). They are among the pioneer colonizers of mobile dunes and beaches (Table 1). The objectives of these experiments

were to investigate the responses of these species to sand burial.

METHODS

Study Site

The study site is located at the Coastal Biology Station "El Morro de La Mancha," along the Gulf of Mexico (19°36' N; 32°22'40" W) (Fig.1). This dune system includes all stages of stabilization, from mobile to stabilized dunes. MORENO-CASASOLA (1982) observed that, at the study site, topography and plant cover greatly affect some of the environmental conditions. For instance, plant cover decreases sand movement (20 cm a year vs. 60 cm a year in bare sand) and temperature (2–4°C cooler under vegetation), while humidity is increased (3–4% higher under different plant species). On the other hand, sand transportation is strongest on crests, leeward and windward slopes (60–100 cm a year) than on the arms

of the dunes (10–30 cm a year). The vegetation from sand dunes is strongly influenced by these conditions. For further details on the micro-environments and the plant associations, refer to MORENO-CASASOLA (1982); MORENO-CASASOLA *et al.*, (1982); and MORENO-CASASOLA (1986).

Mean annual precipitation at this station fluctuates between 1200 and 1500 mm. The rainy season occurs during summer months from June to September, when 81% of the total annual rainfall is received. From November to February, winter storms ("Nortes") are common. Usually, 15 to 25 "Nortes" occur during these months. Such winter storms are responsible for the movement of large quantities of sand (POOGIE, 1962; MORENO-CASASOLA, 1982). The mean annual temperature is 25°C (GARCIA, 1988); the lowest monthly mean occurs in January (21.6°C) and the highest in May (28.1°C).

Since the greenhouse walls are made of white plastic screen and it is located at the Biology Station where the studied species normally grow, we can say that the experimental setup resembles natural conditions in terms of light and temperature. Also, the sand used came from nearby dunes, and the amount of sand added can certainly occur in natural conditions (MORENO-CASASOLA, 1982). Thus, the results obtained in the greenhouse corresponded closely to the plant responses on the dunes.

Greenhouse Experiments

Seeds were obtained from at least ten fruiting individual plants located in the microhabitats of each species. Considerable effort was made to collect only ripe seeds, samples of both large and small inflorescences and, as far as possible, to include the full range of seed sizes. Seedlings used in these experiments came from mixed seed samples from a single seed collection.

Seeds were placed in trays filled with a layer of sand from the study site. Preliminary experiments revealed that seeds of *C. chamaecristoides*, *C. rosea* and *I. pes-caprae* required mechanical scarification before germination. Prior to germination in the trays, seed coats of these species were scarified with a knife. The trays were left in the greenhouse (25°C) until the seedlings had emerged. A week after germination, seedlings with a homogeneous initial size were selected and the largest and smallest individuals were discarded. Seedlings were then transplanted individually into 5 kg plastic bags filled with sand from the study

site. The bags had holes at the bottom for drainage. We added 1 g of solid fertilizer, (containing N, P, K in equal proportions) so that growing conditions for plants would not be limiting. The surface of the sand was watered with tap water as it dried out, normally, every second or third day. The sand below the surface remained moist but not waterlogged throughout. The bags were placed randomly on three benches in a greenhouse, at the Biology Station. Mean temperature inside the greenhouse was 25°C. The general substrate and nutrient conditions were similar for all species.

Two weeks after planting (three weeks after germination), seedlings were buried with sand. Due to different growth forms (Table 1), burial treatments consisted of partial or complete burial of growth meristems of all species except grasses and were not related to the size of the plant. Treatments consisted of the following burial depths 0% (control—no sand was added), 50% (one half of the meristems was covered) and 100% (all the meristems, including the apical meristem, were buried). In the case of grasses, the leaves were considered as the reference points for burial. Thus, for the 50% treatment, the lower half of the leaves was covered and for the 100% all but the tip of the last leaf (1 cm long) were covered (Fig. 2). In all buried plants there was some green tissue (one half of the upper leaves) left above the sand surface. Two weeks later the plants were subjected to a second burial, following the procedure outlined above. In each case, dry sand was poured carefully around the stem of the plant in order to avoid bending the shoots. Also, the plants were held gently upwards as the sand was filled in around them. There were a total of 15 replications per treatment.

Initial dry weight and leaf area were obtained after the second burial treatment (five weeks after germination) when five replications per treatment were harvested. Thereafter, three more harvests were taken at 6 weeks intervals, with a total of four harvests for each species and each treatment. In each harvest, 5 replicates per species, per treatment, were used. Harvested individuals were chosen randomly. Plants were carefully removed from the pots, and sand washed from the roots. Leaf area was measured with a Delta-T leaf area meter and then plants were divided into roots, stem and leaves, dried at 70°C for 48 hrs and weighed.

Since *Ipomoea pes-caprae* seedlings grew very slowly at the beginning of the experiment, they

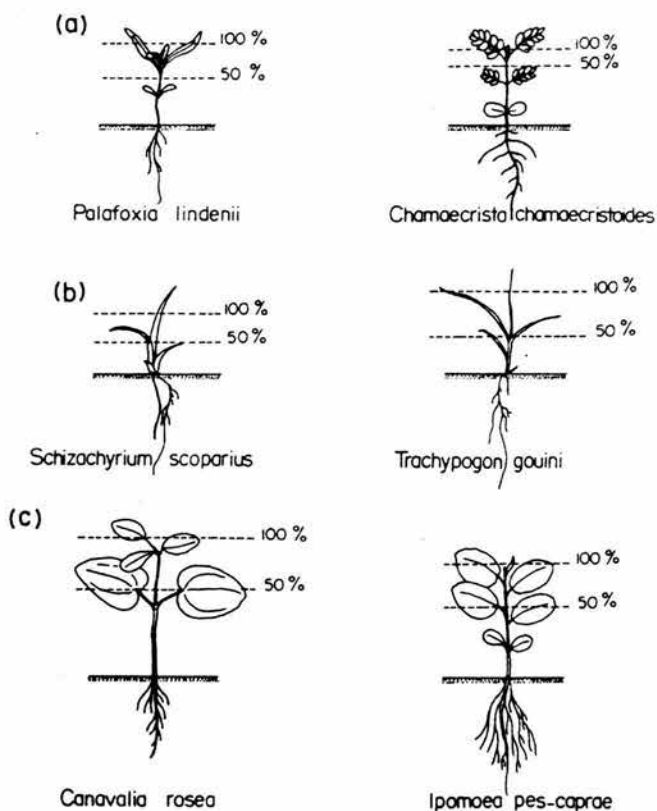


Figure 2. Diagram showing 50 and 100% burial treatments in seedlings of shrubs (a), grasses (b) and creepers (c).

were allowed to grow for 3 more weeks before the first burial. This explains the differences in time after germination presented in the results for this species.

Relative growth rate in plant biomass was determined according to the equation: $RGR = (\ln W_j - \ln W_i) / (T_j - T_i)$ ($j > i$) (HUNT, 1982). Data were analyzed using an analysis of variance (ANOVA) followed by Tukey test if ANOVA showed significant results (ZAR, 1984). Differences between treatments were analyzed for each harvest and each species.

RESULTS

Biomass

After burial with sand, biomass accumulation increased significantly in all species (Fig. 3). However, variability among individuals of *I. pes-caprae* was high and, thus, no significant differences were detected between control and the burial treatments. In *C. chamaecristoides* total dry weight increased significantly only when all the meristems were covered. In contrast, *T. gouini* accumulated a larger biomass at 50% than 100%

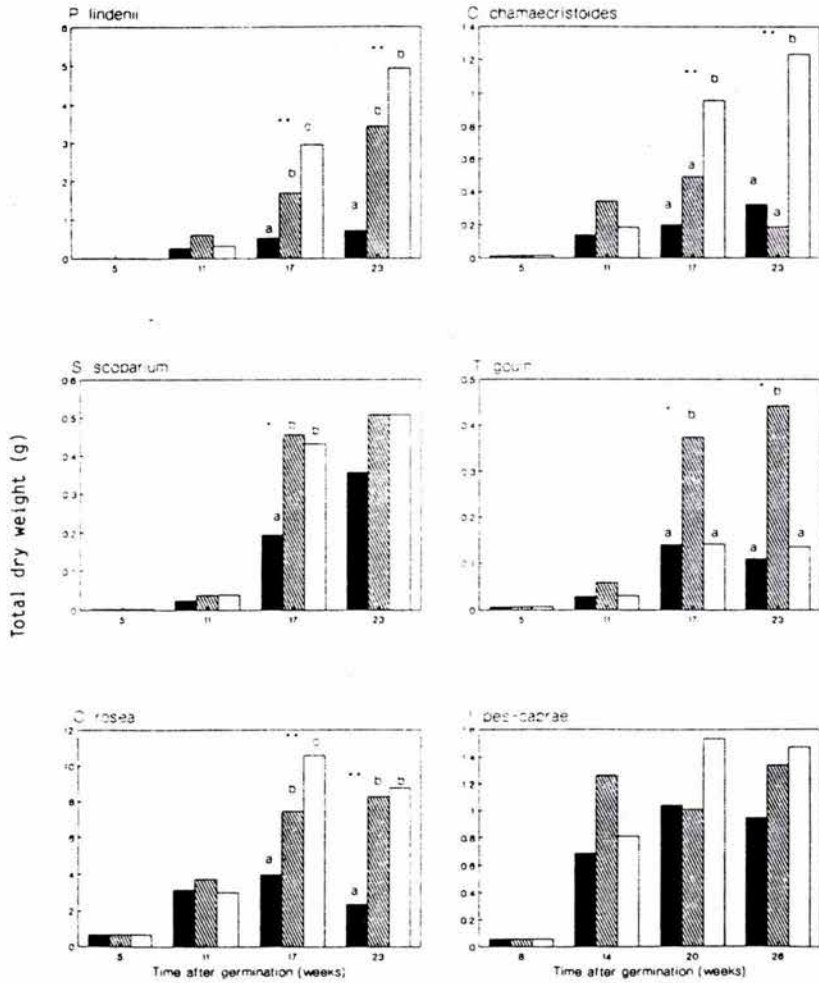


Figure 3. Total dry weight at four harvesting intervals. Different letters indicate significant differences (Tukey) (* p < 0.05, ** p < 0.005) between treatments within each harvest. ■ control; ▨ 50% of the growth meristems were covered; ■ 100% of the growth meristems were covered with sand.

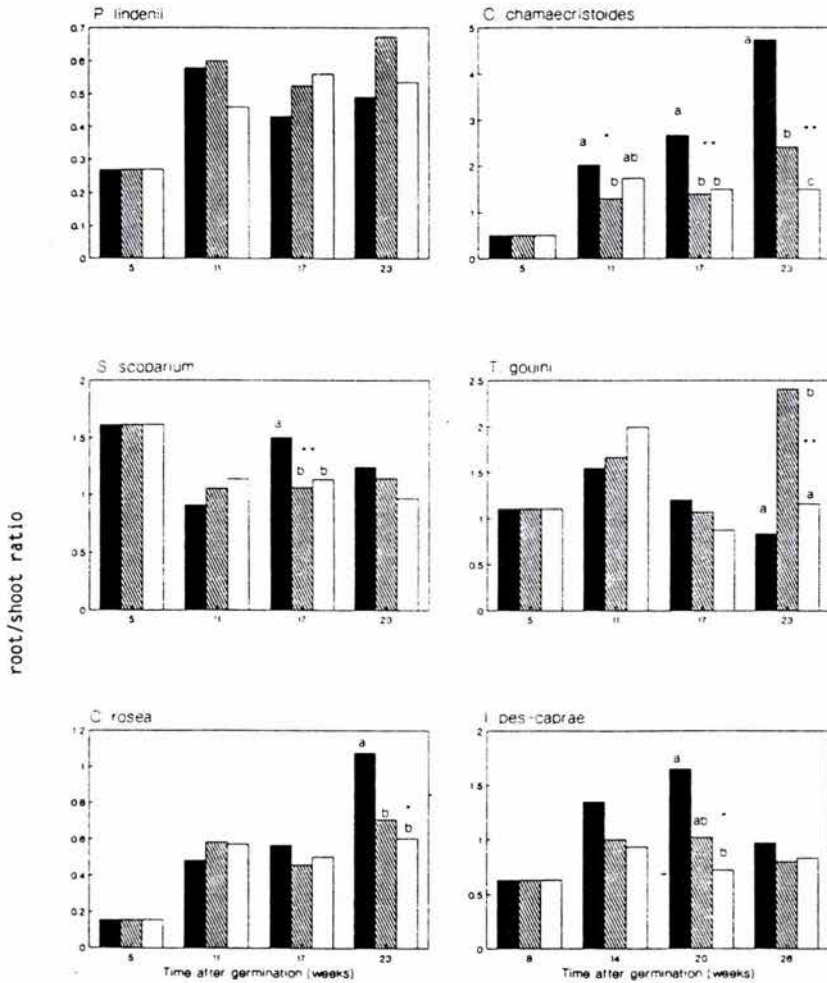


Figure 4. Root/Shoot ratio (R/S) of plants in the four harvests. Different letters indicate significant differences (Tukey) (* p < 0.05, ** p < 0.005) between treatments at each harvesting time. ■ control; ▨ 50% of the growth meristems were covered; □ 100% of the growth meristems were covered with sand.

burial of meristems. A greater amount of sand around the plants was inhibitory for this species. *P. lindenii*, *S. scoparium* and *C. rosea* increased their biomass in both burial treatments. However, the more the sand accumulation around them, the greater was the increase in biomass. The treated plants produced a larger biomass than the control, but at the end of the experiment, the differences between them gradually decreased.

Root-Shoot Ratio

Root-shoot ratio (R/S) decreased in *C. chamaecristoides*, *S. scoparium*, *C. rosea* and *I. pes-caprae*, increased in *T. gouini* and was not affected in *P. lindenii* (Figure 4). In the first four species as more sand accumulated around the plants, more biomass was allocated to the shoots, decreasing the root/shoot ratio. *C. chamaecristoides* showed this pattern in all the treatments and harvests; however, root/shoot ratio decreased significantly in only one of the harvests in *S. scoparium*, *C. rosea* and *I. pes-caprae*. These three species showed a pattern of decreasing the root/shoot ratio with more sand accretion.

Following the same pattern as in biomass, root-shoot ratio of *T. gouini* was only affected when 50% of the leaves were buried. This was the only species in which root-shoot ratio increased with burial. Root-shoot ratio did not change significantly in *P. lindenii*. This species was different from the rest in the sense that its root/shoot values were always less than 1, indicating that there was greater biomass allocated to shoots than to roots. In spite of the changes which occurred due to burial, all other species showed root/shoot ratios greater than one. This indicates that there was a larger biomass allocated to roots than to shoots. No adventitious roots were produced on the buried parts, except for two plants of *P. lindenii*.

Relative Growth Rate (RGR)

Relative Growth Rate increased significantly with burial in only three species (*P. lindenii*, *C. chamaecristoides* and *C. rosea*) (Table 2). Even in this case, only one harvest (the second one) gave significant differences. Growth rate in the rest of the species and harvests did not differ from the control lots.

Leaf Area and Specific Leaf Area

After burial, leaf area increased in all the species (Figure 5). The greater the sand accumulation

around the plants, the greater was the leaf area per plant. *T. gouini* only showed a significant increase in leaf area when 50% of the leaves were buried. Buried leaves died and rotted before the first harvest, and hence, were not considered in the results.

Similar to leaf area, specific leaf area increased with sand burial (Figure 6). In *S. scoparium* no significant differences were detected between treatments, while *P. lindenii* and *C. rosea* significantly increased their specific leaf areas only in one harvest. The remaining three species (*C. chamaecristoides*, *T. gouini* and *I. pes-caprae*) showed differences in two harvests, always increasing their specific leaf area when more sand was added.

DISCUSSION

All the species studied were able to withstand sand burial. These results are similar to those obtained for temperate dune species (DISRAELI, 1984; MARSHALL, 1965; ELDRÉD and MAUN, 1982; MAUN and LAPIERRE, 1984; SYKES and WILSON, 1990) in which burial by sand also increased plant vigour. However, not all sand dune species can tolerate or are stimulated by sand accumulation. Usually, full burial may kill the plant (SYKES and WILSON, 1990; HARRIS and DAVY, 1987). In our case, we have no information concerning the responses of our species to full burial, and we do not know if they would be able to withstand larger amounts of sand covering them.

The ability to stay alive and emerge in mobile dunes is important. Our species responded positively to sand accretion, by increasing their leaf area and total biomass. Increased growth in dune plants following burial in sand has been documented for several species (MARSHALL, 1965; ELDRÉD and MAUN, 1982; ZHANG and MAUN, 1990, 1992; SYKES and WILSON, 1990; HARRIS and DAVY, 1987). However, it is not clear how accretion stimulates growth in plants from these environments. Many hypotheses have been suggested to explain this response of sand dunes plants, but there are few studies in which the explanations are based on experimental evidence. It has been said that changes in soil temperature; increased space for root development; higher nutrient and moisture availability (OLSON, 1958; MARSHALL, 1965; WILIS *et al.*, 1959); a response to darkness (SYKES and WILSON, 1990) and interactions with endomycorrhizae (RALPH, 1978) are factors that play an important role in this response (ELDRÉD and

Table 2. Relative growth rate ($g\ g^{-1}\ day^{-1}$) in six species from tropical sand dunes, exposed to different burial conditions. One-way ANOVA tests showed that there are few significant differences among treatments in each harvest (done every 6 weeks). Different letters in each row indicate significant differences between treatments (Tukey * $p < 0.05$, ** $p < 0.005$).

| Species | Time (weeks) | Control | 25% | 75% | F |
|------------------------------|--------------|--------------------|---------------------|--------------------|---------|
| <i>P. lindenii</i> | 5 | | | | |
| | 11 | 0.090 (0.01) | 0.107 (0.01) | 0.093 (0.01) | 1.92 |
| | 17 | 0.021 a (0.01) | 0.022 a (0.01) | 0.054 b (0.008) | 6.18* |
| | 23 | 0.007 (0.01) | 0.023 (0.03) | 0.015 (0.006) | 0.55 |
| ■ <i>C. chamaecristoides</i> | 5 | | | | |
| | 11 | 0.054 (0.01) | 0.072 (0.01) | 0.06 (0.01) | 1.28 |
| | 17 | 0.009 a (0.007) | 0.012 a (0.01) | 0.033 b (0.01) | 7.19** |
| | 23 | 0.006 a (0.02) | -0.027 b (0.006) | 0.009 a (0.02) | 7.39** |
| <i>S. scoparium</i> | 5 | | | | |
| | 11 | 0.053 (0.009) | 0.062 (0.01) | 0.061 (0.01) | 0.63 |
| | 17 | 0.045 (0.01) | 0.053 (0.01) | 0.058 (0.01) | 0.65 |
| | 23 | 0.008 (0.03) | 0.005 (0.01) | -0.003 (0.01) | 0.26 |
| <i>T. gouini</i> | 5 | | | | |
| | 11 | 0.035 (0.005) | 0.043 (0.01) | 0.033 (0.01) | 0.59 |
| | 17 | 0.03 (0.01) | 0.044 (0.03) | 0.033 (0.02) | 2.41 |
| | 23 | -0.006 (0.04) | 0.008 (0.03) | -0.022 (0.02) | 0.84 |
| <i>C. rosea</i> | 5 | | | | |
| | 11 | 0.035 (0.01) | 0.039 (0.006) | 0.033 (0.004) | 0.86 |
| | 17 | 0.005 a (0.004) | 0.015 b (0.008) | 0.031 c (0.005) | 33.94** |
| | 23 | -0.014 (0.01) | 0.003 (0.01) | -0.006 (0.005) | 1.81 |
| <i>I. pes-caprae</i> | 8 | | | | |
| | 14 | 0.053 (0.01) | 0.067 (0.01) | 0.059 (0.007) | 1.40 |
| | 20 | 0.01 (0.01) | -0.004 (0.02) | 0.01 (0.005) | 1.74 |
| | 26 | -0.009 (0.02) | 0.01 (0.01) | -0.003 (0.01) | 1.23 |

MAUN, 1982). Endomycorrhizae enhance growth in *C. rosea*, *I. pes-caprae* (SALAS and RINCON, unpublished), *C. chamaecristoides* and *T. gouini* (Corkidi and Rincón, personal communication); whereas, long-term shaded conditions can negatively affect survival, biomass and leaf area (PEREZ-MAQUEO, 1992).

How does a plant deprived of light during the period of burial in sand put on more biomass than

control? The 100% burial treatment had an increased leaf area, specific leaf area and decreased root/shoot ratio, relative to the controls. This means that the plants changed their morphology in relation to the new conditions and these changes probably enabled them to emerge after burial. Further, the extent of burial left some leaves above-ground which could produce photosynthates and provide energy to the growing point.

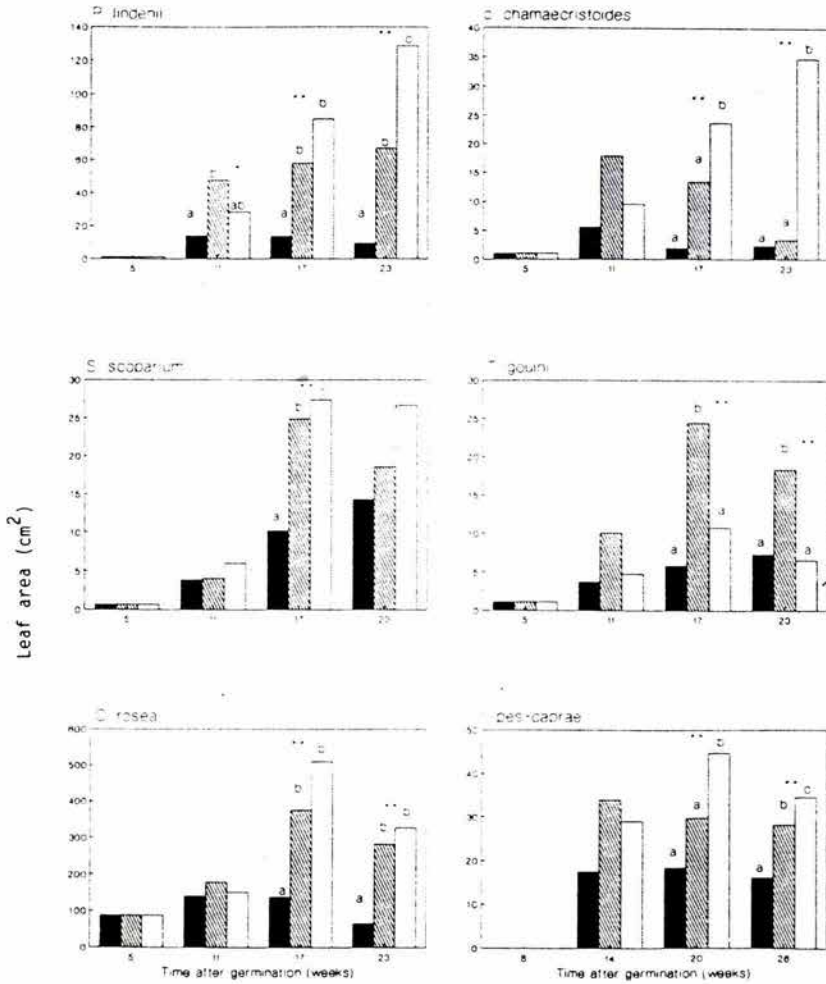


Figure 5. Leaf area in six tropical sand dunes species exposed to different burial conditions. Different letters indicate significant differences (Tukey) (* $p < 0.05$, ** $p < 0.005$) between treatments at each harvesting time. ■ control; ▨ 50% of the growth meristems were covered; ■ 100% of the growth meristems were covered.

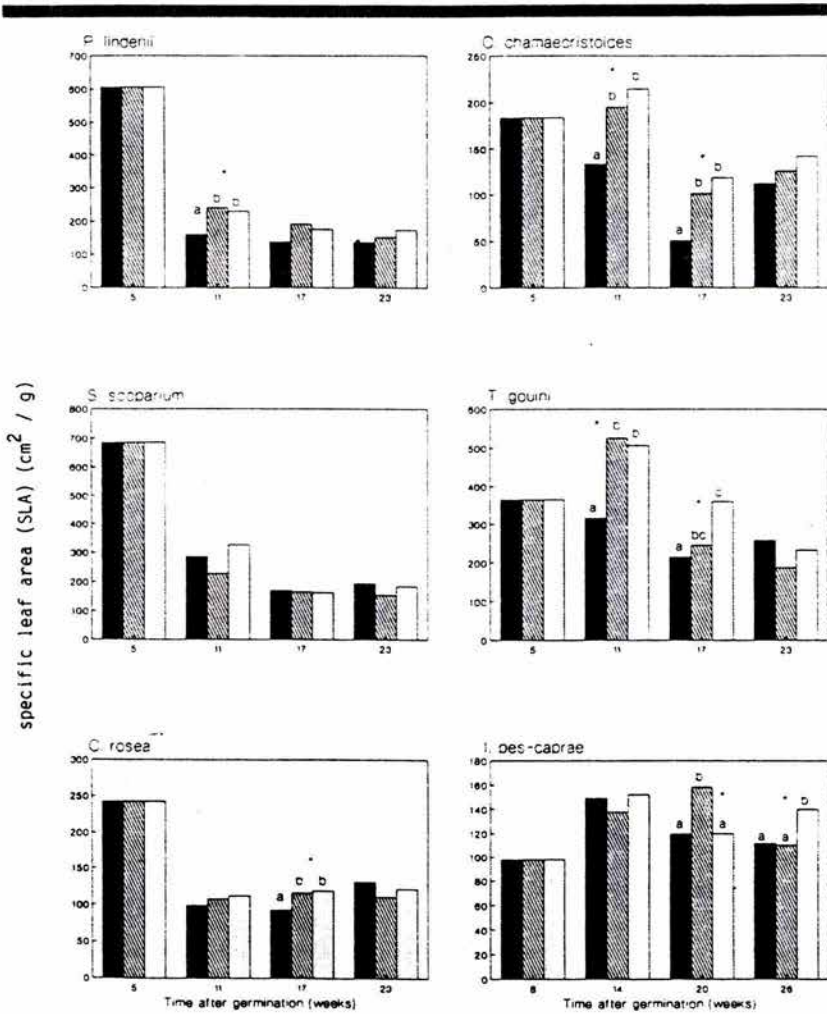


Figure 6. Specific Leaf Area in six tropical sand dunes species exposed to different burial conditions. Different letters indicate significant differences (Tukey) (* $p < 0.05$, ** $p < 0.005$) between treatments at each harvesting time. ■ control; ▨ 50% of the growth meristems were covered; □ 100% of the growth meristems were covered with sand.

YUAN, MAUN and HOPKINS (1993) have shown that buried plants from two grass species do exhibit higher photosynthetic rates. A similar response could happen in the studied species as well.

The decrease in root/shoot ratio observed in 5 species has been reported in many other dune species (SELISKAR, 1990; SYKES and WILSON, 1990; ELDRED and MAUN, 1982). Such a response enables the plants to sustain themselves above a rising sand surface. However, this response was not seen in all species. *T. gouini* was an exception and allocated a larger biomass towards the underground tissues. Probably, an increased space for root development stimulated its production.

Relative growth rate increased in only three species (*P. lindenii*, *C. chamaecristoides* and *C. rosea*) and only in the second harvest. In these species, the highest values were obtained in the 100% treatment. An increased RGR might be valuable when a seedling is emerging after burial.

Both root/shoot ratio and RGR values were quite inflexible in the six species studied. CHAPIN (1988) points out that plants from infertile soils (like those from sand dunes) show low maximum potential growth rate, and their root/shoot ratios are usually greater than 1. He suggests that there is lack of competition in low-fertility soils; that an individual plant with a low RGR is functioning close to its physiological optimum, and these species have the possibility of luxury consumption. Hence, low and quite inflexible RGR values are common among these species.

Sand movement has been recognized by different authors as an important factor affecting the distribution and composition of coastal dune communities (VAN DER VALK, 1974; ELDRED and MAUN, 1982; ZHANG and MAUN, 1991; SYKES and WILSON, 1990; MORENO-CASASOLA, 1986; MAUN and LA-PIERRE, 1984), and the species studied seem to be adapted to this environmental factor. As shown in Table 1, seedlings of the six species germinate mainly during the rainy season. Thus, by the time the winter storms start, they have had time to grow and achieve a large enough size to tolerate sand movement (MARTINEZ and MORENO-CASASOLA, 1993). The distribution of these species in the dunes along the Gulf of Mexico (MORENO-CASASOLA, 1986) may be interpreted according to the differences in their tolerance limits to sand burial. Based on these results *C. chamaecristoides* should be more abundant on surfaces experiencing substantial sand deposition.

According to the study by MORENO-CASASOLA (1986) it was, in fact, the case. Similarly, *P. lindenii* (which was also stimulated by sand accumulation) also inhabits mobile sites, with less sand movement. *T. gouini* grows predominantly in more stabilized sites such as arms and dune hollows, where there is less sand deposition and some increase in plant cover. The response of this grass to partial burial has also been observed in another grass from temperate sand dunes: *Ammophila breviligulata* (ELDRED and MAUN, 1982). *I. pescaprae* and *C. rosea* grow on the beach, where there is less sand movement (due to wave action) than in the mobile parts of the dunes (PEREZ-MAQUEO unpublished). Their larger seeds (155.2 and 609.9 g per seed respectively) (PEREZ-MAQUEO, 1992) may also be important in the plants' ability to emerge after burial. HARRIS and DAVY (1987) suggest that for a positive growth response plants require large reserves that would provide energy for the growth of new shoots. Indeed, young seedlings of *C. rosea* and *I. pescaprae* have such reserves which enable them to withstand sand burial. Finally, *S. scoparium* has a wide distribution in the dunes and also inhabits different types of habitats inland. This species is tolerant to a wide variety of conditions.

In conclusion, this study shows that the species studied are tolerant to sand burial, and their vigour is enhanced after plants are covered by sand. It is possible that the tolerance limits are higher than the burial treatments used in this experiment. Growth form affects species' ability to tolerate burial and thus, sand movement. Shrubs were the most tolerant ones, even though the species tolerant to sand burial reported in the literature are usually herbs or creepers.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank O. Pérez-Maqueo, I. Acosta, M.L. Vázquez, A. Martínez and M.L. Villa for their assistance during these experiments. E. López Barradas and A. García Rodríguez took good care of the plants in the greenhouse. We thank E. Rincón, J. Perumal and Y. Begin for their constructive suggestions and C. Venegas for drawing Figure 2. A. M. Maun provided support during the first stages of the manuscript and greatly improved it with his comments and corrections. This research project received financial support from UNAM-DGAPA IN-203389.

LITERATURE CITED

- AYYAD, M.A., 1973. Vegetation and environment of the western mediterranean coastal land of Egypt. I. The habitat of the sand dunes. *Journal of Ecology*, 61, 509-523.
- BARKER, J.R.; HERLOCKER, D.J., and YOUNG, S.A. 1989. Vegetal dynamics in response to sand dune encroachment within the coastal grasslands of Central Somalia. *African Journal of Ecology*, 27, 277-282.
- BAYE, P.R. 1990. *Comparative Growth Responses and Population Ecology of European and American Beachgrasses (Ammophila spp.) in Relation to Sand Accretion and Salinity*. Ph.D. Thesis, Department of Plant Sciences, University of Western Ontario, London, Ontario, Canada.
- CHAPIN, III F. S. 1988. Ecological aspects of plant mineral nutrition. *Advances in Mineral Nutrition*, 3, 161-191.
- CLARK, J.S. 1986. Dynamism in the barrier-beach vegetation of Great South beach, New York. *Ecological Monographs*, 56(2), 97-126.
- CRAWFORD, R.M.M. and WISHART, D. 1966. A multivariate analysis of dune slack vegetation in relation to coastal accretion at Tentsmuir Fife. *Journal of Ecology*, 54, 729-743.
- DISRAELI, D.J. 1984. The effect of sand deposits on the growth and morphology of *Ammophila breviligulata*. *Journal of Ecology*, 72, 145-154.
- EHRENFELD, J.G. 1990. Dynamics and processes of Barrier Island Vegetation. *Aquatic Sciences*, 2(3,4), 437-480.
- ELDRED, R.A. and MAUN, M.A. 1982. A multivariate approach to the problem of decline in vigor of *Ammophila*. *Canadian Journal of Botany*, 60, 1371-1380.
- GARCIA, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koepen*. Geocentro, México, D.F.
- HARRIS, D. and DAVY, A.J. 1986. Strandline colonization by *Elymus farctus* in relation to sand mobility and rabbit grazing. *Journal of Ecology*, 74, 1045-1056.
- HARRIS, D. and DAVY, A.J. 1987. Seedling growth in *Elymus farctus* after episodes of burial with sand. *Annals of Botany*, 60, 587-593.
- HOBBS, R.H. and GRACE, J. 1981. A study of pattern and process in coastal vegetation using principal component analysis. *Vegetatio*, 44, 137-154.
- HUNT, R. 1982. *Plant Growth Curves*. London: Edward Arnold, 248p.
- MARSHALL, J.K. 1965. *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv. as a model for the *Ammophila* problem. *Journal of Ecology*, 53, 447-463.
- MARTINEZ, M.L.; VALVERDE, T. and MORENO-CASASOLA, P. 1992. Germination response to temperature, salinity, light and depth of sowing of ten tropical dune species. *Oecologia*, 92(3), 343-353.
- MARTINEZ, M.L. and MORENO-CASASOLA, P. 1993. Survival of seedling cohorts of a tropical legume on a sand dune system along the Gulf of Mexico: influence of germination date. *Canadian Journal of Botany*, 71: 1427-1433.
- MAUN, M.A. 1985. Population biology of *Ammophila breviligulata* and *Calamovilfa longifolia* on Lake Huron sand dunes. I. Habitat, growth form, reproduction, and establishment. *Canadian Journal of Botany*, 63(1), 113-124.
- MAUN, M.A. 1989. Population biology of *Ammophila breviligulata* and *Calamovilfa longifolia* on Lake Huron sand dunes. III. Dynamic changes in plant community structure. *Canadian Journal of Botany*, 67, 1267-1270.
- MAUN, M.A. and LAPIERRE, J. 1984. The effects of burial by sand on *Ammophila breviligulata*. *Journal of Ecology*, 72, 827-829.
- MAUN, M.A. and LAPIERRE, J. 1986. Effects of burial by sand on seed germination and seedling emergence of four dune species. *American Journal of Botany*, 73(3), 450-455.
- MAUN, M.A. and RIACH, S. 1981. Morphology of caryopses, seedlings and seedling emergence of the grass *Calamovilfa longifolia* from various depths of sand. *Oecologia*, 49, 137-142.
- MORENO-CASASOLA, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Factores físicos. *Biotica*, 7(4), 577-602.
- MORENO-CASASOLA, P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio*, 65, 67-76.
- MORENO-CASASOLA, P.; VAN DER MAAREL, E.; CASTILLO, S.; HUESCA, M.L. and PISANTY, I. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructura y composición en el Morro de la Mancha, Ver. I. *Biotica*, 7(4), 491-526.
- OLSON, J.S. 1958. Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. *Botanical Gazette*, 119, 125-170.
- PEREZ-MAQUEO, O. 1992. *Sobrevivencia y Crecimiento de Seis Especies de Dunas Costeras Bajo dos Condiciones de Luz, en El Morro de La Mancha, Ver.* Bachelor Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- POOGIE, J.J. 1962. Coastal Pioneer Plants and Habitat in the Tampico Region, Mexico. *Technical Report 17A*, Coastal Studies Institute, Florida State University, Baton Rouge, LA. pp. 1-62.
- RALPH, R.D. 1978. Nitrogen fixation by *Azetobacter* in the rhizosphere of *Ammophila breviligulata*. Ph.D. Thesis, University of North Carolina, Raleigh, North Carolina.
- RANWELL, D. 1958. Movement of vegetated sand dunes at Newborough Warren, Anglesey. *Journal of Ecology*, 46, 83-100.
- RANWELL, D. 1960. Newborough Warren, Anglesey. II. Plant associations and succession cycles of the sand dune and dune slack vegetation. *Journal of Ecology*, 48, 117-141.
- RANWELL, D. 1972. *Ecology of Salt Marshes and Sand Dunes*. London: Chapman and Hall.
- SALISBURY, E. 1952. *Dunes and Dunes. Their Plant Life and Its Environment*. London: G. Bell & Sons.
- SELISKAR, D.M. 1990. The role of waterlogging and sand accretion in modulating the morphology of the dune slack plant *Scirpus americanus*. *Canadian Journal of Botany*, 68, 1780-1787.
- SYKES, M.T. and WILSON, J.B. 1990. An experimental investigation into the response of New Zealand sand dune species to different depths of burial by sand. *Acta Botanica Neerlandica*, 39(2), 171-181.
- VAN DER VALK, A.G. 1974. Environmental factors con-

- trolling the distribution of forbs on coastal foredunes in Cape Hatteras National Seashore. *Canadian Journal of Botany*, 52, 1057-1073.
- WILLIS, A.J.; FOLKES, B.F.; HOPE-SIMPSON, J.F. and YEMM, E.W. 1959. Braunton Burrows: the dune system and its vegetation. II. *Journal of Ecology*, 47, 249-288.
- YUAN, T.; MAUN, M.A., and HOPKINS, W.G. 1993. Effects of sand accretion on photosynthesis, leaf water potential and morphology of two dune grasses. *Functional Ecology*, 7, 676-682.
- ZAR, T.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice Hall, Inc., 718p.
- ZHANG, J. and MAUN, A.M. 1990. Effects of sand burial on seed germination, seedling emergence, survival, and growth of *Agropyron psammophilum*. *Canadian Journal of Botany*, 68, 304-310.
- ZHANG, J. and MAUN, M.A. 1991. Establishment and growth of *Panicum virgatum* L. on a Lake Erie sand dune. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 118, 141-153.
- ZHANG, J. and MAUN, M.A. 1992. Effects of burial in sand on the growth and reproduction of *Cakile edentula*. *Ecography*, 15, 296-302.

□ RESUMEN □

La mayoría de las plantas de dunas costeras se enfrentan al problema de tener que sobrevivir en condiciones de enterramiento. Existen numerosos estudios al respecto, sin embargo, las especies de zonas tropicales han recibido mucha menos atención que las templadas. En el presente trabajo, plantulas de seis especies de dunas costeras (*Chamaecrista chamaecristoides*, *Palafoxia lindensis*, *Trachypogon gouini*, *Canaudia rosea*, *Ipomoea pes-caprae* y *Schizachyrium scoparium*) que crecen en el Golfo de México, fueron cubiertas experimentalmente con arena, alcanzando diferentes profundidades. En todas las especies se detectó un incremento en el vigor de las plantas en términos de biomasa y área foliar. En general, las plantas enterradas asignan más biomasa hacia las partes aéreas, con la excepción de *T. gouini*, en la que ocurrió lo contrario. La forma de crecimiento afecta la capacidad de tolerar el enterramiento: las especies arbustivas fueron las más tolerantes, mientras que las herbáceas fueron las menos tolerantes. Parece ser que dicha tolerancia juega un papel importante en la distribución local de las especies dentro del sistema de dunas costeras.

SOBREVIVENCIA Y CRECIMIENTO DE PLANTULAS DE UN ARBUSTO ENDEMICO
DE DUNAS COSTERAS ANTE CONDICIONES DE SEQUIA

M. LUISA MARTINEZ

Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México
04510 México, D.F., México

PATRICIA MORENO-CASASOLA

Instituto de Ecología, A.C.
Apdo. Postal 63
91000 Xalapa, Ver. México

Y

EMMANUEL RINCON

Centro de Ecología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apdo. Postal 70-275
04510 México, D.F., México

RESUMEN

En las dunas costeras del Golfo de México, el patrón de precipitación es muy estacional, lo que da como resultado una marcada temporada de sequía que se prolonga de 3 a 4 meses, y a la que están expuestas las plantas que crecen en tal ambiente. Este trabajo describe los resultados obtenidos en un estudio sobre crecimiento y sobrevivencia ante diferentes condiciones de sequía de plántulas de *Chamaecrista chamaecristoides*, una leguminosa arbustiva, endémica de las dunas costeras del Golfo de México. Con tal objetivo se aplicaron cuatro tipos de tratamiento: riego cada 2 días (control); riego una vez al mes; riego por aspersión y sin riego. Las plántulas fueron capaces de tolerar hasta 80 días sin ningún tipo de irrigación. En las que recibieron agua una vez al mes, la sobrevivencia fue igual que en el lote control. Las tasas de crecimiento y la asignación de biomasa a las partes aérea y subterránea varían en función de la cantidad de agua aplicada. La gran tolerancia a la sequía probablemente permite a las plántulas de *C. chamaecristoides* sobrevivir durante la temporada de secas.

ABSTRACT

The rain pattern in coastal sand dunes along the Gulf of Mexico is clearly seasonal, and the dry season can last from 3 to 4 months. Plants that grow in this environment are exposed to low water

availability during this time of the year. This paper describes the survival and growth of seedlings of *Chamaecrista chamaecristoides*, an endemic legume from the coastal sand dunes along the Gulf of Mexico. In order to study this species' response in survival and growth under different conditions of water availability, four different watering regimes were applied: watering every other day (control); watering once a month, spray watering, and no water added. Seedlings were able to withstand total lack of watering for more than 80 days, after which they started wilting and dying. Survival was the same among control plants and those watered once a month. Relative growth rate and biomass allocation differed greatly among treatments. The drought tolerance observed, probably allows seedlings to survive during the dry months of the year.

INTRODUCCION

Chamaecrista chamaecristoides (Collad) I. & B. (Leguminosae) es una especie endémica de los sistemas de dunas que se encuentran a lo largo de las costas del Golfo de México (Sauer, 1967). Crece principalmente en las partes móviles (Moreno-Casasola, et al., 1982; Moreno-Casasola, 1988; Castillo et al. 1991) y es la primera colonizadora de estos ambientes. Se llega a encontrar en zonas más estabilizadas, pero en tales casos en menor densidad, y los individuos se ven menos vigorosos. La mayoría de la población de adultos produce frutos al final de la temporada de lluvias (Castillo y Carabias, 1982). Aproximadamente 25% de las semillas de esta especie es capaz de germinar inmediatamente después de haber sido dispersadas, mientras que 75% restante presenta latencia determinada por testa dura. Esta latencia se rompe gradualmente por las fluctuaciones de temperatura que naturalmente ocurren en la arena durante la temporada de sequía (Moreno-Casasola, 1982; Moreno-Casasola et al., en prensa), dando como resultado una germinación que se extiende a lo largo de todo el año (Martínez y Moreno-Casasola, 1993). Las plántulas que germinan con las escasas lluvias que se presentan en la temporada de secas (Fig. 1) se ven sujetas a períodos de sequía que pueden llegar a ser la causa de que 50% muera antes de alcanzar los tres meses de edad (Martínez y Moreno-Casasola, 1993).

Una de las fuentes de agua para las especies que crecen en las dunas costeras es la lluvia (Ranwell, 1972), pero debido a la naturaleza arenosa de los suelos, hay una baja capacidad de retención. Esto implica que, en general, su vegetación se vea sujeta a una cierta escasez de agua durante todo el año, y más aún, en la temporada de aridez (Crawford, 1989). Sin embargo, la vegetación costera muestra una gran tolerancia a la sequía. Además de la lluvia, en las dunas hay otras fuentes de agua para las plantas:

a) Dada la gran movilidad del sustrato, las dunas costeras se caracterizan por tener una topografía particular, en la cual se pueden observar brazos, cimas, hondonadas así como pendientes internas y externas. De esta manera, las condiciones bióticas y abióticas son muy distintas en los diferentes microambientes. En las hondonadas inundables, el manto freático puede estar a 3 ó 4 metros de profundidad (Moreno-Casasola, 1982) durante la temporada de sequía, pero es posible que aporte agua a aquellas plantas con raíces profundas. En las partes altas de las zonas móviles (cimas y brazos), el manto freático no interviene en el aporte de agua para las plantas, puesto que está a varios metros de profundidad. En este caso, el agua superficial puede jugar un papel más importante.

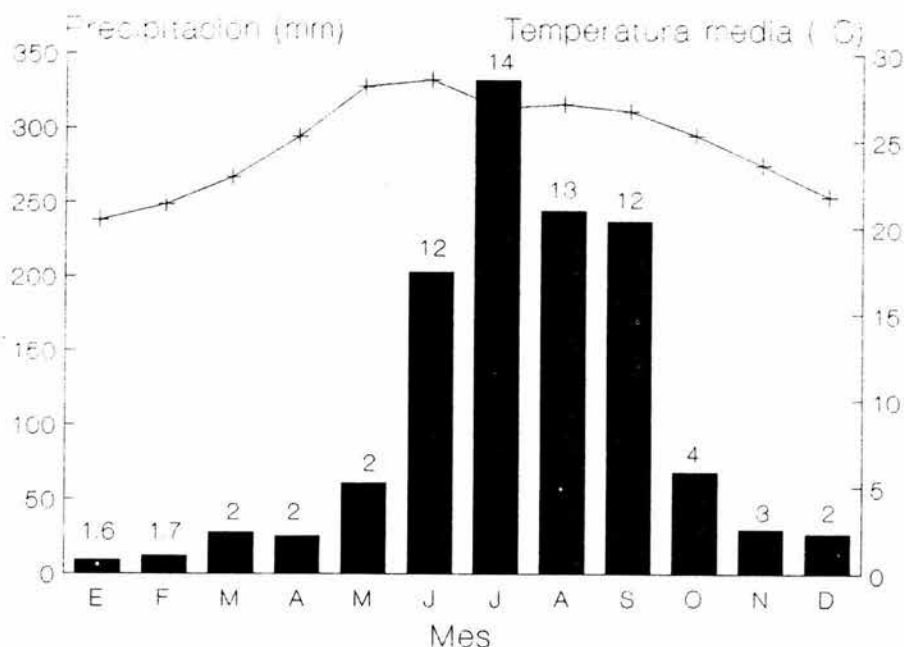


Fig. 1. Patrón de precipitación y temperatura media mensual (datos de 10 años) para la zona de estudio (Estación La Mancha, Municipio de Actopan, Veracruz). El número arriba de las barras indica la media del número de días con precipitación en cada mes del año.

b) Por otro lado, la proximidad de las dunas con el mar, junto con la naturaleza porosa del sustrato se combinan para producir una condensación de rocío, que ha sido estimada en 0.9 ml por cada 100 ml de arena, en cada noche (Pavlik, 1984; Crawford, 1989). Este rocío puede aportar a las plantas cantidades importantes de humedad.

En las dunas costeras la aridez juega un papel importante y, además de la baja precipitación durante la temporada de secas, se ve afectada por diferentes factores: el sustrato tiene una baja capacidad de retención de agua; la escasa cobertura vegetal en las zonas móviles produce una alta radiación solar; el tejido vegetal cercano a la superficie de la arena está expuesto a altas temperaturas, y por último, el color claro del sustrato produce una gran reflectividad en la parte inferior de las hojas. A pesar de esta situación, las plantas de dunas costeras no suelen presentar señales de marchitamiento. De hecho, no se sabe si en realidad el agua es un recurso limitante para estas especies, o si están fisiológicamente adaptadas a tales condiciones. Por ejemplo, De Jong (1979) y Barbour et al. (1985) afirman que las plantas de dunas no son afectadas por bajos potenciales hídricos. Sin embargo, no hay muchas mediciones sobre la economía del agua de estos vegetales y sus respuestas ante la disponibilidad de agua. La presión de turgencia de las hojas y de los estomas, y los ajustes osmóticos son algunas de las respuestas a la sequía

que se han estudiado en plantas de dunas costeras (Bradford y Hsiao, 1982; Tyree y Jarvis, 1982; Pavlik, 1984). No se han realizado investigaciones sobre los efectos de la escasez de agua en el crecimiento y sobrevivencia de tales especies.

Considerando las características germinativas de las semillas de *Chamaecrista chamaecristoides*, y el hecho de que alrededor de 50% de la población sobrevive en las dunas durante la temporada de secas, el interés de nuestro estudio es investigar la capacidad de sobrevivencia de plántulas de *Chamaecrista chamaecristoides* ante diferentes situaciones de sequía. Otro de nuestros objetivos fue evaluar la tasa de crecimiento ante estas mismas condiciones, junto con modificaciones en asignación diferencial de biomasa que pueden presentar las plántulas ante diferentes situaciones de humedad en el sustrato.

METODOLOGIA

El experimento se llevó a cabo en condiciones de invernadero. Como macetas se utilizaron bolsas negras de plástico con capacidad de 5 kg. El sustrato empleado fue arena pura de silice, que inicialmente se saturó con solución nutritiva Long-Ashton a 500%, lo que equivale a 220 ppm de fósforo y 110 ppm de nitrógeno. Las plántulas fueron transferidas a las macetas 5 días después de haber germinado, y durante los siguientes 8 días todas fueron regadas cada dos días con 100 ml de solución nutritiva a 20%. Después de estos 8 días, se aplicaron los diferentes tratamientos que se describen a continuación:

- a) Lote de control: regado cada dos días con 100 ml de agua de la llave.
- b) Sequía moderada: las plántulas fueron regadas con 120 ml de agua, una vez cada 4 semanas, que equivale a una precipitación mensual de 20 mm concentrada en un día (García, 1988). Este tipo de lluvia suele ocurrir durante la época de sequía (Fig. 1).
- c) Riego por aspersión: cada dos días se aplicó con atomizador el equivalente de 10 ml de agua de la llave.
- d) Sequía: plántulas que después de los riegos iniciales no volvieron a recibir agua. Al finalizar el experimento se midió con un microvoltímetro el valor del agua residual presente en la arena. Los valores de 0 confirmaron que no había agua remanente en el sustrato.

En cada tratamiento se tuvieron 40 réplicas, colocadas al azar dentro del invernadero. El experimento duró 140 días. Semanalmente se registró el número de sobrevivientes. Además, se realizaron dos cosechas, una inicial y otra final, con el objetivo de evaluar el crecimiento. Se cuantificó el peso seco de hojas, tallos y raíces, por separado, así como el área foliar de cada individuo. En este caso se trabajó con 5 réplicas por tratamiento. La duración del experimento y el número de réplicas utilizadas por tratamiento se eligieron con base en estudios realizados previamente con esta especie (Martínez y Rincón, 1993).

Las curvas de sobrevivencia se compararon mediante la prueba de Peto y Peto (Pyke y Thompson, 1986). Este análisis es una prueba no paramétrica que permite comparar pares de curvas de sobrevivencia pertenecientes a diferentes cohortes, de ahí que, en este caso, g.l. = 1.

Los valores de tasa relativa de crecimiento, proporción de raíz/parte aérea y el área foliar específica (Evans, 1972) se compararon mediante un análisis de varianza de una vía (Zar, 1984).

RESULTADOS

Los valores de sobrevivencia de las plántulas de *Chamaecrista chamaecristoides* aportan evidencia de una tolerancia ante condiciones de sequía extrema (sin ningún riego) durante aproximadamente 80 días (Fig. 2). De hecho, cuando las curvas de sobrevivencia fueron comparadas para este lapso de tiempo (desde el inicio hasta los 80 días), no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos. Sin embargo, a partir del tercer mes, las plántulas expuestas a la sequía moderada (un riego mensual) y al riego por aspersión empezaron a presentar una alta mortalidad. Por otra parte, si se comparan las curvas de sobrevivencia durante todo el tiempo que duró el experimento, se observa que el tratamiento de sequía moderada no fue significativamente diferente del de control, pero que el de riego por aspersión y el seco difirieron entre sí y con respecto al testigo (g.l. = 1; $p < 0.005$) (Fig. 2).

Al contrario de lo que se obtuvo para la sobrevivencia, en el caso del crecimiento se encontró una notable diferencia entre la biomasa total acumulada por las plantas del lote control y las del tratamiento de sequía moderada. Asimismo, hubo diferencias entre los otros tratamientos y el lote control (Fig.3). Las plantas de este último acumularon diez veces más biomasa que aquellas expuestas a las distintas condiciones de sequía.

La asignación de biomasa a las partes aérea y subterránea (R/S) siguió una tendencia interesante (Fig. 4). Conforme la humedad añadida a las plantas disminuía, la asignación de biomasa a raíces aumentó de manera casi lineal. En este caso el lote control obtuvo los valores más bajos, y fue significativamente diferente de los otros tres. Cabe notar que a pesar de las diferencias entre los tratamientos, en todos hubo una mayor asignación de biomasa hacia las raíces que hacia la parte aérea, lo cual se ve reflejado en los valores mayores de 1 en todos los casos.

La tasa relativa de crecimiento también se vio afectada (Fig. 5). Todos los tratamientos difirieron significativamente del lote control, pues este último alcanzó valores mayores que el resto de las plantas. Los otros tres tratamientos resultaron muy similares entre sí, aunque las plantas con riego por aspersión obtuvieron valores de crecimiento relativo mayores que las plantas que crecieron en sequía moderada. Finalmente, el área foliar del lote control presentó diferencias altamente significativas con respecto a los otros tratamientos (Fig. 6).

DISCUSION

Los resultados obtenidos indican que las plántulas de *Chamaecrista chamaecristoides* son capaces de tolerar condiciones de sequía durante aproximadamente 3 meses. Después de este tiempo, la mortalidad se incrementa constantemente, y las plantas no tienen capacidad de recuperarse. Tal resistencia les permite sobrevivir los periodos en los que la lluvia es escasa (y que duran unos 3 meses) (Figs. 1 y 2).

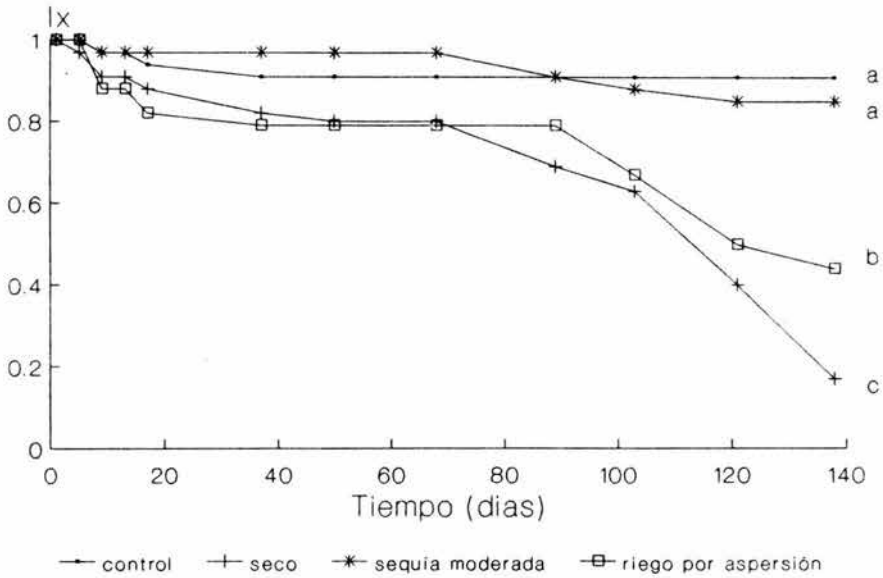


Fig. 2. Tasa de sobrevivencia ante diferentes condiciones de riego. Las curvas son similares entre sí hasta el día 80, después del cual la mortalidad aumenta significativamente ($g.l.= 1, p<0.005$) en los tratamientos con menor cantidad de agua. (control; seco; sequía moderada; riego por aspersión). Las letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p<0.005$).

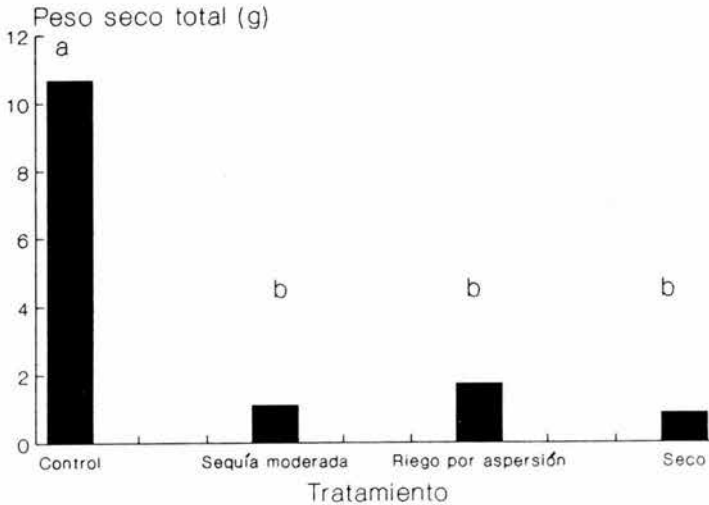


Fig. 3. Biomasa total final obtenida en cada uno de los tratamientos. Las letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos ($F=30.45; g.l.=3,16; p<0.005$).

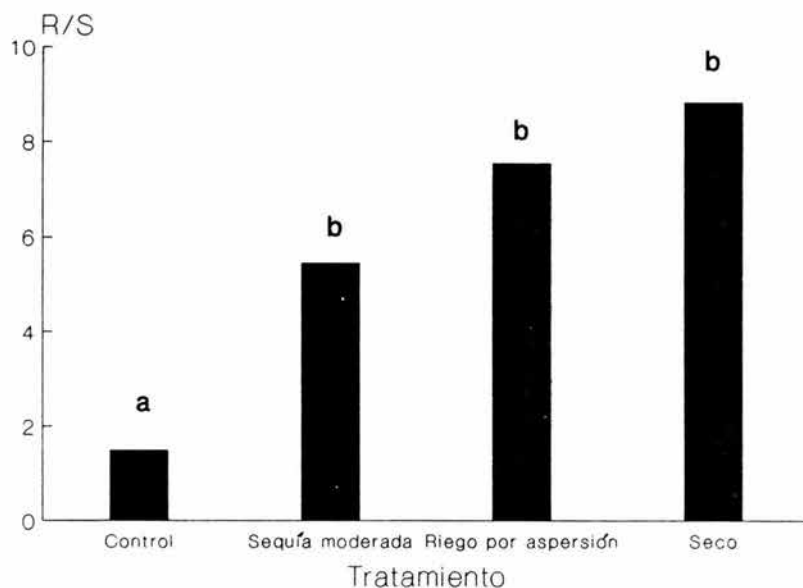


Fig. 4. Proporción Raíz/Parte aérea (R/S) después de 140 días. Los valores aumentan conforme las condiciones de sequía fueron más extremas, pero siempre son mayores de 1. Las letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($F=7.861$; $g.l.=3,16$; $p<0.005$).

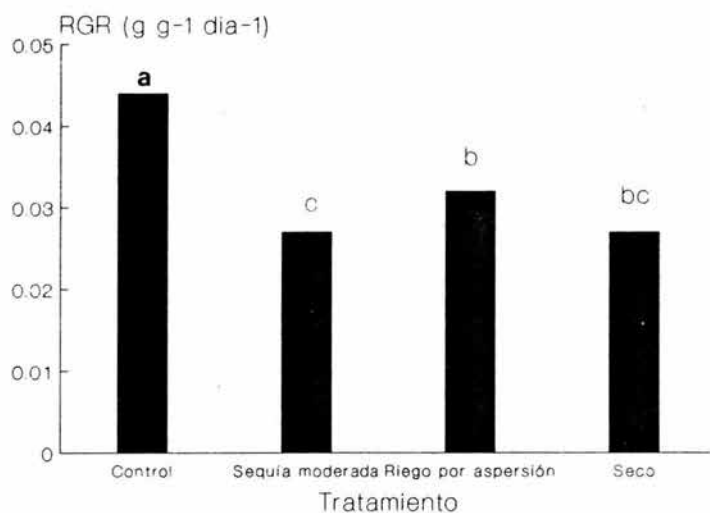


Fig. 5. Valores de tasa relativa de crecimiento (RGR) a los 140 días. Las letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos ($F=20.73$; $g.l.=3,16$; $p<0.005$).

La hidratación es una condición necesaria para que se realicen los procesos metabólicos que se dan dentro de los organismos, puesto que el agua es el medio en el que dichas reacciones se llevan a cabo. A pesar de su tolerancia a la sequía y puesto que las plantas de dunas costeras frecuentemente se ven expuestas a condiciones de escasez de agua, puede haber marchitamiento cuando la temporada de sequía se prolonga. El marchitamiento es perjudicial para los vegetales, no sólo por la pérdida de turgencia y el periodo prolongado de la condición de estomas cerrados, sino también porque puede haber un sobrecalentamiento de las hojas debido a la ausencia de la transpiración (Crawford, 1989). Esto puede producir daños irreversibles en las plantas.

Por otro lado, cuando son sometidas a condiciones de poca disponibilidad de agua, la mayoría de las plantas que son tolerantes a la sequía, presentan alteraciones en su asignación de recursos a la parte aérea y a las raíces (Crawford, 1989). Este cambio en la distribución de biomasa se ve acentuado conforme la sequía aumenta (Schultz, 1974; Ashenden et al., 1975). Además, la tasa de crecimiento también disminuye en condiciones

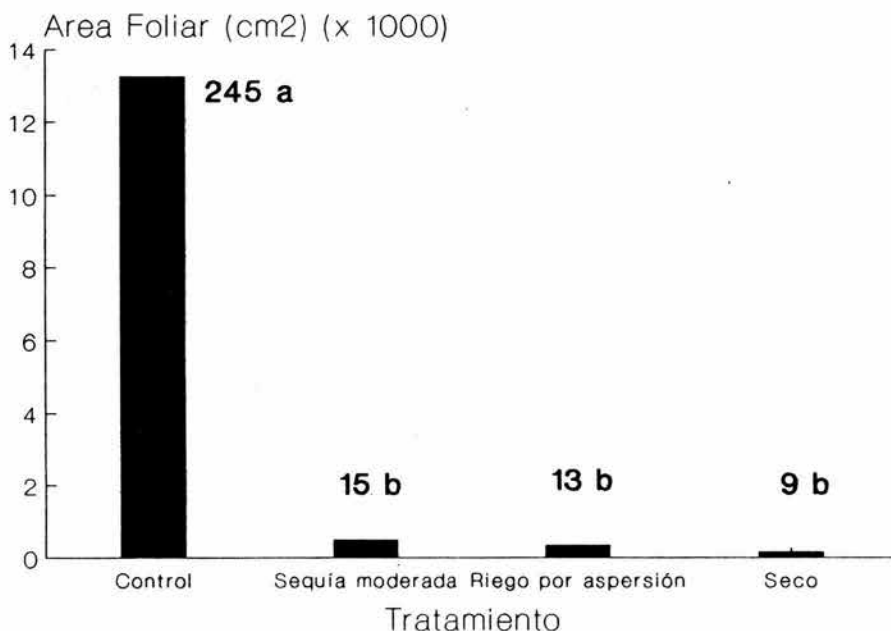


Fig. 6. Area foliar obtenida para cada tratamiento. El número arriba de cada barra indica el número de hojas promedio por planta. Las letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos en el área foliar y en el número de hojas ($F=25.563$; $g.l.=3;16$; $p<0.005$).

de sequía (Ashenden et al., 1975) y de esta manera, hay una menor pérdida de agua (Schulze, 1986). En el caso de *Chamaecrista chamaecristoides* (Fig. 6), a mayor grado de sequía, el número de hojas y el área foliar que abarcan tuvieron una tendencia hacia la reducción, lo que, por un lado refleja las bajas tasas de crecimiento, y por otro, una disminución en la pérdida de agua por la evapo-transpiración a través de las hojas.

A partir de los resultados obtenidos podemos inferir que el patrón de precipitación que se da durante la época de sequía es suficiente para que, aunque el crecimiento se detenga, las plántulas de *Chamaecrista chamaecristoides* sean capaces de sobrevivir hasta el inicio de la temporada de lluvias. Por otro lado, cabría considerar la función que tiene el rocío como fuente de humedad para las plántulas. Aparentemente, este tipo de aporte de humedad (simulado por el riego por aspersión) permite una mayor sobrevivencia y tasa relativa de crecimiento que en las plantas que crecieron sin ningún aporte de agua. En tal caso, probablemente el agua fue captada por las raíces más cercanas a la superficie y permitió que los individuos de este tratamiento sobrevivieran y crecieran mejor que los de la sequía total.

Hay un gran debate en cuanto a la posible habilidad de las hojas de las plantas tolerantes a la sequía de absorber agua a partir del aire (Rundel, 1982). Se ha dicho que esta capacidad se presenta en muchas especies del desierto. Sin embargo, la evidencia a menudo sugiere que la humedad del suelo sigue siendo la principal fuente de agua. En el caso de *Chamaecrista chamaecristoides* hace falta realizar estudios detallados sobre la aptitud de sus hojas de realizar este tipo de absorción.

El efecto de la sequía sobre el crecimiento y la sobrevivencia de las especies es muy complejo, puesto que involucra diferentes procesos metabólicos de las plantas, que pueden estar afectando estas dos respuestas (Schulze, 1986). Por ello, este estudio sólo nos permite llegar a una conclusión simple. *Chamaecrista chamaecristoides* ciertamente tiene una tolerancia a la sequía, aunque no se sabe qué mecanismos fisiológicos de resistencia presenta. Considerando que produce semillas con testa dura y que hay germinación durante todo el año, es posible que, además de tener resistencia fisiológica, parte de la población evite la sequía a través de otros mecanismos como es la germinación diferida. Estudios más finos sobre procesos fisiológicos, así como una medición detallada de las condiciones de disponibilidad de agua en que crecen las plantas durante las diferentes épocas del año, aportarán información valiosa sobre las respuestas de esta especie ante condiciones de sequía.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Centro de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México las facilidades prestadas para la elaboración de este experimento. El trabajo fue apoyado por la DGAPA, UNAM clave IN-203389.

LITERATURA CITADA

Ashenden, T. W., Stewart, W. S. y W. Williams. 1975. Growth responses of sand dune populations of *Dactylis glomerata* L. to different levels of water stress. J. Ecol. 63: 97-107.

- Barbour, M. G., T. M. De Jong, y B. M. Pavlik. 1985. Autoecology of marine beach and dune plants on the Atlantic, Gulf and Pacific coasts of North America. In: Chabot, B. F. y H. A. Mooney (eds). Physiological ecology of North American plant communities. Chapman and Hall. New York. pp. 296-322.
- Bradford, K. J. y T. C. Hsiao. 1982. Physiological responses to moderate water stress. In: Lange, O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond y H. Ziegler (eds.). Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation. Springer. Berlin. pp. 264-316.
- Castillo, S. y J. Carabias. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: fenología. Biotica 7(4): 551-568.
- Castillo, S., J. Popma, y P. Moreno-Casasola. 1991. Coastal sand dune vegetation of Tabasco and Campeche, Mexico. J. Veg. Sci. 2: 73-88.
- Crawford, R. M. M. 1989. Studies in plant survival. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 296 pp.
- De Jong, T. M. 1979. Water and salinity relations of California beach species. J. Ecol. 67: 647-663.
- Evans, G. C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. Blackwell Scientific Publications. Londres. 734 pp.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen. Geocentro. México, D.F. 217 pp.
- Martínez, M. L. y P. Moreno-Casasola. 1993. Survival of seedling cohorts of a tropical legume on a sand dune system along the Gulf of Mexico: influence of germination date. Can. J. Bot. 71: 1427-1433.
- Martínez, M. L. y E. Rincón. 1993. Growth analysis of *Chamaecrista chamaecristoides* (Leguminosae) under contrasting nutrient conditions. Acta Oecologica 14(4): 521-528.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. Biotica 7(4): 577-602
- Moreno-Casasola, P. 1988. Patterns of plant species distribution on coastal dunes along the Gulf of Mexico. J. Biogeog. 15: 787-806.
- Moreno-Casasola, P., E. van der Maarel, S. Castillo, M. L. Huesca e 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.
- Moreno-Casasola, P., J. P. Grime y M. L. Martínez. (en prensa). A comparative study of the effects of fluctuations in temperature and moisture supply on hard coat dormancy in seeds of coastal tropical legumes. J. Trop. Ecol. 10(2).
- Pavlik, B. M. 1984. Seasonal changes of osmotic pressure, symplasmic water content and tissue elasticity in the blades of dune grasses growing in situ along the coast of Oregon. Plant Cell and Environ. 7: 531-539.
- Pyke, D. y J. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. Ecology 67(1): 240-245.
- Ranwell, D. 1972. Ecology of salt marshes and salt dunes. Chapman and Hall. Londres. pp. 135-200.
- Rundel, P. W. 1982. Water uptake by organs other than roots. In: Encyclopedia of Plant Physiology, Vol. 12B, pp. 11-134. Springer Verlag. Berlin.
- Sauer, L. 1967. Geographic reconnaissance of the seashore vegetation along the Mexican Gulf Coast. Coastal Studies Institute. Louisiana State University. Techn. Rep. 56. Baton Rouge, Louisiana. 59 pp.
- Schultz, J. E. 1974. Root development of wheat at the flowering stage under different cultural practices. Agric. Res. 1: 12-17.
- Shulze, E. D. 1986. Whole-plant responses to drought. Austral J. Plant Physiol. 13: 127-141.
- Tyree, M. T. y P. G. Jarvis. 1982. Water in tissues and cells. In: Lange, O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond y H. Ziegler (eds.). Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation. Springer. Berlin. pp. 36-77.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice Hall International. Englewood Cliffs, New Jersey. 620 pp.

Growth analysis of *Chamaechrista chamaechristoides* (Leguminosae) under contrasting nutrient conditions

M. L. Martinez (*) and E. Rincon (**) *

(*) Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 04510

(**) Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-275, México D. F. 04510

* Author for correspondence

Abstract

Seedlings of *Chamaechrista chamaechristoides*, a tropical sand dune colonizing species in the Gulf of Mexico, were used in a glasshouse experiment to determine the growth responses to different nutrient supplies. The plants were grown for 140 days under constant and pulsed nutrient conditions, in which the amount of nutrients added was the same, although with differences in time of application. A functional growth analysis, with 5 harvests, revealed consistent differences among treatments in biomass gain but not in relative growth rates. Root to shoot ratio was inflexible and independent of the nutrient conditions, values obtained for this parameter were always greater than one. No significant differences in response were associated with nutrient pulse treatment.

Keywords: Tropical dunes, Leguminosae, nutrients, growth, biomass allocation.

Résumé

Des jeunes plants de *Chamaechrista chamaechristoides*, une espèce tropicale colonisatrice des dunes sableuses dans le Golfe du Mexique, ont été utilisés, dans une expérience sous serre, afin de déterminer les réponses de croissance à différents apports de nutriments. Les plantes ont été cultivées pendant 140 jours dans des conditions nutritives constantes ou discontinues, dans lesquelles la quantité de nutriments ajoutés était identique, bien qu'avec des différences d'application dans le temps. Une analyse fonctionnelle de la croissance, avec 5 récoltes, fait apparaître, selon les traitements, des différences en biomasse mais non en taux de croissance relative. Le ratio hypogé/épigé ne s'infléchit pas et est indépendant des conditions nutritives, les valeurs obtenues pour ce paramètre sont toujours supérieures à un. Aucune différence significative n'est apparue suite au traitement discontinu.

INTRODUCTION

Contrasting with the uniform and rich nutrient supply of agricultural systems, natural environments present more dynamic spatial and temporal patterns in soil nutrient availability. For wild plants it has been predicted that responses of plants

to variations in nutrient supply will involve compensatory changes in root/shoot allocation in order to increase the acquisition of the soil resources which are limiting growth (CHAPIN, 1980, 1988, 1991; BLOOM *et al.*, 1985; MARSCHNER, 1986). However, these plastic responses will be more pronounced in plants adapted to nutrient rich soils (GRIME *et al.*, 1986; CRICK & GRIME, 1987). In this respect it has been proposed that plants with high relative growth rates do not tend to predominate in infertile environments because they are more sensitive to low nutrient supply. Plant responses to low soil resource supply will depend on the range of soil nutrient availabilities in which the plants have evolved. Species characteristic of infertile environments might be expected to show a less pronounced response when grown in a nutrient rich environment. This response appears to be associated with the physiology of the species, which tend to be adapted to function under a low nutrient regime (CHAPIN, 1980, 1988).

In the tropics, sand dunes tend to be associated with exceedingly nutrient poor soils. Stressful conditions also arise in this heterogeneous and seasonal ecosystem from extreme temperature fluctuations at the sand surface and low water availability (table I) (MORENO-CASASOLA, 1982). Periodic disturbance also occurs as a consequence of the sand movement, which can result in abrasion, erosion and burial. In spite of the opportunity that this environment offers to document adaptations of wild plants to nutrient poor soils there has been scarce studies conducted in tropical sand dune environments.

TABLE I. - Average nutrient contents in sand dune in the Gulf of Mexico (MORENO-CASASOLA, 1982).

| pH | Ca meq. | Mg meq. | CO ₃ meq. | Cl meq. | Na meq. | K meq. | SO meq. | Organic matter % | Total Nitrogen % | P meq. | Humidity % |
|-----|------------|------------|-------------------------|------------|------------|-----------|------------|------------------------|------------------------|-----------|---------------|
| 8.7 | 2.6 | 1.3 | 0.3 | 0.7 | 0.5 | 0.1 | 4.2 | 0.02 | 0 | 0.2 | 0.84 |

In this study we quantify the growth responses of seedlings of *Chamaechrista chamaechristoides* (Collad.) I. & B. a pioneer tropical sand dune species, to different nutrient supplies. We attempt to determine how *Chamaechrista chamaechristoides* responds to an increase in nutrient supply and to measure the extent to which this species is able to exploit predictable and unpredictable nutrient pulses. These two treatments were applied considering that, under natural conditions, water and nutrients are not continuously available. Based on plant strategy theory (GRIME, 1979; CHAPIN, 1980) we predict that this pioneer species of chronically infertile soils will not change its relative growth rate and pattern of dry matter allocation, when grown in a nutrient rich environment. It can also be predicted that exposure to temporal nutrient additions will not be significant in terms of relative growth rate or dry matter allocation.

MATERIALS AND METHODS

Chamaechrista chamaechristoides (Leguminosae-Caesalpinaceae) is an endemic short shrub that grows on sand dunes along the Gulf of Mexico (MORENO-CASASOLA, 1986). It forms monospecific patches in areas of intense sand movement in which it tends to be the most important stabilizing element (MORENO-CASASOLA, 1986). *Chamaechrista chamaechristoides* can coexist with other species either on the windward and leeward slopes (*Palafoxia lindenii* and *Trachypogon gouini*), or at the beach (*Canavalia rosea* and *Ipomoea pes-caprae*). Occasionally it is found in more stabilized areas.

Mature seeds of *Chamaechrista chamaechristoides* were collected from at least 10 different individuals at the Biological Station of "La Mancha" in the state of Veracruz, Mexico, Central part of the Gulf of Mexico (19° 36' N, 96° 22' W). All seeds were pooled to generate a seed mix representative of the population. Average seed weight was determined from 50 randomly selected seeds. Average annual temperature at the station is 25 °C, with a maximum of 34 °C and a minimum of 16 °C. Average annual precipitation fluctuates between 1200 and 1500 mm, with the rainy season occurring from June to October (GARCIA, 1988). A detailed description of the vegetation at the station and the prevailing conditions have been published by MORENO-CASASOLA *et al.* (1982) and MORENO-CASASOLA (1982).

Seeds were mechanically scarified and germinated on silica sand inside germination chambers at 25/35 °C night/day. Eight days after germination, seedlings were transplanted to 31 black plastic bags (20 × 30 cm). Holes of 2 mm in diameter were made to the bottom of the bags in order to allow free drainage. Two substrates were used in the experiment; one consisting of pure silica sand, and the other sand from the tropical dunes in which *Chamaechrista chamaechristoides* naturally occurs.

The treatments included the addition of 200 ml of distilled water, every other day, to the seedlings growing in the sand from the dunes. A continuously nutrient poor treatment was created by adding distilled water to plants growing in pure silica sand. A constant nutrient rich treatment was created by adding fifty liters of a 5 Normal complete Long Ashton nutrient solution (HEWITT, 1966) to the pure silica sand before the beginning of the experiment. The continuously nutrient rich treatment was maintained by adding 200 ml of a 20 % Long Ashton nutrient solution every other day. Predictable nutrient rich pulses were applied by adding a 60 % nutrient solution every six days, and distilled water on intermediate watering days. Plants subject to unpredictable nutrient pulses were watered with 60 % nutrient solution which was applied in randomly selected days and distilled water on intermediate days. The total number of days with nutrient additions for predictable and unpredictable pulses was the same. In this respect we were determining the responses to timing of nutrient addition and not amount of nutrients added. It is important to mention that in our experiment, the duration of each pulse was not strictly controlled by changing the nutrient solution bathing the root system, as it was done in the experiments reported by CRICK and GRIME (1987) and CAMPBELL and GRIME (1989). However, considering that sand has a very low nutrient and water retention, it is possible to assume that the nutrients were not constantly available to the plants since they were washed out by the distilled water.

All plants were randomly arranged in four blocks and placed inside a greenhouse. At the beginning of the experiment an initial harvest was taken. Subsequent periodic harvests were made at 28 days intervals. At each harvest occasion, four replicates per treatment were randomly obtained. Seedlings were carefully separated into roots and shoots. Total leaf area was determined before drying at 80 °C for 48 hrs.

Periodic leaf area measurements as well as changes in dry weight were analyzed using the methods described by HUNT and PARSONS (1974, 1977). Leaf area ratio (E) and unit leaf rate (F) were obtained using the traditional methods of growth analysis described in detail by EVANS (1972). Complementary to the classical approach of plant growth analysis, the data were analyzed by the curve fitting procedure described by HUNT and PARSONS (1974, 1977) and HUNT (1982). The computing program used is based in the step-wise multiple regression principle. Polynomials of first to third order (step-up procedure) are employed to fit the "best" regression model, to the natural logarithms of the observed data, by the least square method. The program carries out an analysis of variance and gives the regression equation, from which fitted values with 95 % confidence intervals and different derivate functions for the variable considered are calculated. Significant differences among treatments were tested by analysis of variance (SOKAL & ROHLF, 1981).

RESULTS

There was almost a ten-fold difference in biomass gain between the continuously nutrient rich treatment and the other growing conditions (table II). However, there was no significant difference between pulses (whether predictable

TABLE II. – Average dry biomass (g) achieved by *Chamaechrista chamaechristoides* growing inside a greenhouse for 140 days under contrasting nutrient conditions. Small letters indicate significant differences among treatments ($p < 0.005$, $F = 35.65$) at the end of the experiment.

| Time period (days) | Distilled water (SD) | Mancha (SD) | Nutrient Rich (SD) | Predictable pulses (SD) | Unpredictable pulses (SD) |
|--------------------|----------------------|-------------------|---------------------|-------------------------|---------------------------|
| 28 | 0.12 (0.009) | 0.13 (0.02) | 0.23 (0.02) | 0.22 (0.03) | 0.22 (0.03) |
| 56 | 0.09 (0.02) | 0.11 (0.04) | 1.03 (0.22) | 0.24 (0.06) | 0.19 (0.04) |
| 84 | 0.09 (0.01) | 1.25 (0.6) | 3.94 (0.84) | 0.37 (0.07) | 0.33 (0.06) |
| 112 | 0.14 (0.03) | 3.3 (1.6) | 6.89 (0.38) | 1.08 (0.24) | 1.75 (0.68) |
| 140 | 0.12 (0.02) a | 2.8 (0.2) b | 13.22 (2.4) c | 3.56 (0.72) b | 2.13 (0.23) b |

TABLE III. – Root/Shoot ratio obtained for each treatment in each harvest. One-Way ANOVA was run for each observation time. Different letters mean significant differences between treatments (Tukey) in each harvest.

| Time period (days) | Distilled water (SD) | Mancha (SD) | Nutrient Rich (SD) | Predictable pulses (SD) | Unpredictable pulses (SD) |
|--------------------|----------------------|----------------------|---------------------|-------------------------|---------------------------|
| 28 | 1.31 (0.26) a | 1.35 (0.07) ab | 2.22 (0.52) b | 1.7 (0.03) ab | 2.04 (0.44) ab |
| 56 | 4.55 (1.4) a | 0.98 (0.15) b | 1.13 (0.31) b | 2.07 (0.54) b | 1.96 (0.78) b |
| 84 | 2.66 (1.55) a | 0.74 (0.05) b | 1.61 (0.38) b | 1.51 (0.12) b | 1.5 (0.32) b |
| 112 | 2.4 (0.77) b | 1.4 (0.34) ab | 1.09 (0.15) a | 1.38 (0.06) ab | 1.9 (0.58) ab |
| 140 | 2.28 (0.52) a | 1.23 (0.44) a | 2.42 (0.62) a | 1.72 (0.41) a | 1.92 (0.26) a |

or unpredictable) and the original sand from La Mancha. Biomass gain in distilled water treatment was significantly lower when compared with the rest, whereas biomass gain was significantly higher for the nutrient rich plants ($F=36.65$, $p < 0.005$).

Nevertheless, in spite of the differences observed in final dry weight, biomass partitioning (root/shoot) was similar in all treatments (table III). In all cases, there is a higher allocation towards roots than to shoots, and this trend was maintained in time for the five growing conditions and was reflected in high (>1.0) root to shoot ratio values (table III). However, from day 28 to day 112 the distilled water treatment differed from the remainder ($p < 0.05$) in allocating much higher biomass to roots than to shoots.

TABLE IV. - Relative growth rate ($g\ g^{-1}\ day^{-1}$) attained for *Chamaechrista chamaechristoides* for each nutrient treatment at each harvest occasion. One-Way ANOVA was run for each observation time and detected no significant differences among treatments. Low values were obtained independent of the nutrient conditions.

| Time period (days) | Distilled water (SD) | Mancha (SD) | Nutrient Rich (SD) | Predictable pulses (SD) | Unpredictable pulses (SD) |
|--------------------|----------------------|-------------------|--------------------|-------------------------|---------------------------|
| 28 | 0.12 (0.006) | 0.12 (0.008) | 0.14 (0.008) | 0.14 (0.008) | 0.14 (0.008) |
| 56 | -0.009 (0.0009) | -0.009 (0.001) | 0.05 (0.009) | 0.004 (0.001) | -0.006 (0.003) |
| 84 | -0.002 (0.009) | 0.08 (0.01) | 0.05 (0.01) | 0.02 (0.01) | 0.02 (0.006) |
| 112 | 0.02 (0.0005) | 0.03 (0.03) | 0.02 (0.006) | 0.04 (0.01) | 0.06 (0.01) |
| 140 | -0.006 (0.0007) | -0.01 (0.004) | 0.02 (0.008) | 0.04 (0.009) | 0.01 (0.01) |

TABLE V. - Average values obtained for Unit Leaf Rate (E) and leaf area ratio (F), for each nutrient treatment. Small letters indicate significant differences among treatments at each harvest occasion.

| Time period (days) | Distilled water (SD) | | Mancha (SD) | | Nutrient Rich (SD) | | Predictable pulses (SD) | | Unpredictable pulses (SD) | |
|--------------------|----------------------|--------------------|----------------|-------------------|--------------------|--------------------|-------------------------|--------------------|---------------------------|---------------------|
| | E | F | E | F | E | F | E | F | E | F |
| 28 | 11.12 (1.5) | 0.005a (0.0005) | 6.63 (1.8) | 0.01ab (0.003) | 7.65 (0.9) | 0.013b (0.001) | 8.33 (0.9) | 0.008a (0.0007) | 9.6 (1.2) | 0.007a (0.0005) |
| 56 | 0.28 (0.3) | 0.016a (0.002) | 1.2 (0.2) | 0.04ab (0.007) | 1.2 (0.12) | 0.04b (0.004) | 0.7 (0.2) | 0.02ab (0.001) | 0.8 (0.2) | 0.03ab (0.002) |
| 84 | 0.75 (0.29) | 0.02a (0.002) | 0.86 (0.1) | 0.04c (0.006) | 0.91 (0.15) | 0.026ab (0.002) | 0.1 (0.14) | 0.03b (0.003) | 0.32 (0.2) | 0.03b (0.002) |
| 112 | 0.12 (0.4) | 0.012a (0.001) | 0.82 (0.5) | 0.02a (0.005) | 2.01 (0.35) | 0.009a (0.001) | 1.5 (0.2) | 0.02a (0.002) | 1.5 (0.4) | 0.02a (0.001) |
| 140 | 3.52 (1.35) | 0.012b (0.002) | 0.28 (0.12) | 0.01b (0.002) | 5.6 (1.7) | 0.007ab (0.001) | 24.9 (5.6) | 0.004a (0.0004) | 9.4 (3.1) | 0.007ab (0.0007) |

There were no significant differences between the relative growth rates obtained for the 5 harvests. The low RGR values were common to all the treatments, independent of the nutrient condition (table IV).

In terms of unit leaf rate (E) (table V), it can be observed that the values are higher than the ones obtained for F (leaf area ratio). This suggests that the net weight gain per leaf area unit is high and thus, there is a high photosynthetic efficiency. On the other hand, low F values imply a low biomass allocation to leaves in relation to total dry weight. Mean unit leaf rate values (E) did not differ significantly among treatments.

DISCUSSION

Plant ecological theory predicts that plants increase nutrient diffusion to the root surface by 1) modifying root surface area (high root shoot ratio); 2) by reducing

nutrient concentration at the root surface (active uptake) or 3) by promoting the rate of nutrient supply (CHAPIN, 1988). However, most plants increase root to shoot ratio in response to nutrient stress (BROUWER, 1966; GRIME, 1979; CHAPIN, 1988). Wild plants adapted to infertile soils have often been observed to exhibit a consistently high and relatively inflexible root to shoot ratio (CHAPIN, 1988, 1991; CRICK & GRIME, 1987) that permits them to exploit maximally any nutrient flush. In contrast, species characteristic of fertile habitats show greater plasticity in allocation pattern (CHAPIN, 1980; CHAPIN *et al.*, 1986).

Chamaechrista chamaechristoides consistently showed a larger biomass allocation to roots than to shoots, independently of the nutrient conditions in which plants were growing. This ratio is relatively inflexible, and was not affected by any nutrient addition. In an infertile soil any increase in nutrient availability is most likely transitory. GRIME (1979) argues that under these circumstances, it may be advantageous for plants to maintain a large root biomass to exploit fully any nutrient flush, with minimal change in allocation (CHAPIN, 1980, 1988).

Further, BLOOM *et al.* (1985), CHAPIN *et al.* (1987) and SHIPPLEY and PETERS (1990) argue that in order to maximize growth, the plant must allocate relatively more biomass to the part of the plant absorbing the most limiting resource. In the present study, this appeared to be confirmed in the case of the distilled water grown plants, in which the largest R/S ratio was observed. This trait, however, is different from those reported by ERNST (1983) and SCHAT *et al.* (1984) in annual species from temperate dunes, which showed a decreased root to shoot ratio in response to fertilization. The authors argue that species with this response, exhibit a strong tendency to use reproduction as the closing entry of their nutrient and energy budget. Our experiments were conducted with seedlings, thus, we have no evidence that resource allocation in *Chamaechrista chamaechristoides* varies during reproduction or during different seasons throughout the year. Perhaps the most striking characteristic of plants adapted to infertile soils is their low maximum potential growth rate (GRIME & HUNT, 1975; GRIME, 1977; CHAPIN, 1980; ERNST, 1983; CHAPIN, 1988, 1991). These plants (like *Chamaechrista chamaechristoides*) grow relatively slowly even under non-limiting environmental conditions. An explanation for this has been suggested by several authors: an individual with low RGR is functioning closer to its physiological optimum under conditions of low nutrient supply and may be, therefore, metabolically more efficient than a species with high RGR that experiences a 90% reduction in growth rate when exposed to infertile conditions (BRADSHAW, 1969; CHAPIN, 1980, 1988). Species with high RGR seem to be most severely affected by a reduction in nutrient concentration (SHIPPLEY & KEDDY, 1988).

The results of this investigation appear to suggest that *Chamaechrista chamaechristoides* seedlings can tolerate extremely nutrient limited conditions. Classical nutrient stress symptoms such as chlorotic leaves were not observed in any of the treatments. It seems likely that they were able to survive due to an effective nutrient recycling by mechanisms such as a low leaf turn-over (CHAPIN, 1991).

The present study indicates that the fertility of dune soils provides enough nutrients to sustain seedling growth in *Chamaechrista chamaechristoides*, even though they are below the adequate nutrient supply (biomass gain was smaller than in nutrient rich culture). Thus, it may be better able to tolerate nutrient poor soils (GRIME, 1979) than other species.

However, *Chamaechrista chamaechristoides* is absent from more fertile dune soils. This may be in part due to competitive exclusion by longer-lived perennials with a more vigorous growth response to increased soil fertility (BOORMAN & FULLER, 1982; ERNST, 1983; SCHAT *et al.*, 1984). Hence, the slow growing, less productive species may then be replaced by superior competitors or more productive species (GRIME, 1979; VERMEER, 1986).

Nevertheless, interspecific competition (TILMAN, 1988) is not the only important factor which may explain this apparent discrepancy between the physiological and the ecological optimum, with respect to soil fertility levels. Other environmental factors (such as light) (PEREZ-MAQUEO, 1992) or natural catastrophes (sand movement during hurricanes), as well as the germination (hard coat dormancy broken by temperature fluctuations, MORENO-CASASOLA *et al.*, in press) may account for the species distribution. It seems reasonable to assume that the species preference for infertile soils may be in part explained by its high tolerance of limiting soil conditions, which allows it to colonize bare sand in tropical coastal sand dune systems. With further work, examining a broad range of other environmental limitations, we hope to understand more thoroughly the colonizing attributes of the species; this may allow us to predict rather than explain the ecology of this species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Irma ACOSTA, Peter REILLY, Pilar HUANTE and Octavio PEREZ for assistance and Patricia MORENO-CASASOLA for discussions. The suggestions of one anonymous reviewer are appreciated. This study was supported by DGAPA-UNAM (IN-203389).

REFERENCES

- BLOOM A. J., CHAPIN F. S. III & MOONEY H. A., 1985. – Resource limitations in plants – an economic analogy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **16**, 363-392.
- BOORMAN L. A. & FULLER R. M., 1982. – Effects of added nutrients on dune swards by rabbits. *J. Ecol.*, **70**, 345-356.
- BRADSHAW A. D., 1969. – An ecologist's viewpoint. In: RORISON H., ed., *Ecological aspects of the Mineral Nutrition of Plants*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 415-427.
- BROUWER R., 1966. – Root growth of grasses and cereals. In: MILTHORPE F. L. & IVINS J. D., eds., *The growth of cereals and grasses*. Butterworth, London, 153-166.
- CAMPBELL B. D. & GRIME J. P., 1989. – A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. *New Phytol.*, **112**, 261-267.
- CHAPIN F. S. III, 1980. – The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**, 233-260.
- CHAPIN F. S. III, 1988. – Ecological aspects of plant mineral nutrition. *Advances in Mineral Nutrition*, **3**, 161-191.
- CHAPIN F. S. III, 1991. – Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. In: MOONEY H. A., WINNER W. E. & PELL E. J., eds., *Response of plants to multiple stresses*. Physiological Ecology Series, Academic Press, San Diego, 67-88.
- CHAPIN F. S. III, VITOUSEK P. M. & VAN CLEVE K., 1986. – The nature of nutrient limitation in plant communities. *Am. Nat.*, **127**, 1, 48-58.
- CHAPIN F. S. III, BLOOM A. J., FIELD C. & WARING R. H., 1987. – Interaction of environmental factors in the control of plant growth. *BioScience*, **37**, 49-57.
- CRICK J. C. & GRIME J. P., 1987. – Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytol.*, **107**, 403-414.
- ERNST W. H. O., 1983. – Element nutrition of two contrasted dune annuals. *J. Ecol.*, **71**, 197-209.

- EVANS G. C., 1972. – *The quantitative analysis of plant growth*. Blackwell Scientific Publications, London, 734 p.
- GARCÍA E., 1988. – *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen*. Geocentro, Mexico, D. F., 217 p.
- GRIME J. P., 1977. – Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, **111**, 1169-1194.
- GRIME J. P., 1979. – *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley, London, 291 p.
- GRIME J. P. & HUNT R., 1975. – Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.*, **63**, 393-422.
- GRIME J. P., CRICK J. C. & RINCON E., 1986. – The ecological significance of plasticity. In: JENNINGS D. H. & TREWAVAS A. J., eds., *Plasticity in Plants. Symposia of the Society for Experimental Biology. Symposium XXXX*. Great Britain, 5-29.
- HEWITT E. J., 1966. – Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition. *Commonwealth Agricultural Bureau. Technical Communication*, **22**. Farnham Royal, Bucks.
- HUNT R., 1982. – *Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis*. Edward Arnold, London, 248 p.
- HUNT H. & PARSONS I. T., 1974. – A computer program for deriving growth-functions in plant growth analysis. *J. Appl. Ecol.*, **11**, 297-307.
- HUNT R. & PARSONS I. T., 1977. – Plant growth analysis: further application of a recent curve-fitting. *J. Appl. Ecol.*, **14**, 965-968.
- MARSCHNER H., 1986. – *Mineral nutrition of higher plants*. London, Academic Press, 674 p.
- MORENO-CASASOLA P., 1982. – Ecología de la vegetación de dunas costeras: Factores Físicos. *Biotica*, **7**, 4, 577-602.
- MORENO-CASASOLA P., VAN DER MAAREL E., CASTILLO S., HUESCA L. & PISANTY I., 1982. – Ecología de la vegetación de dunas costeras: Estructura y composición en el Morro de La Mancha, Ver I. *Biotica*, **7**, 491-526.
- MORENO-CASASOLA P., 1986. – Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio*, **65**, 67-76.
- MORENO CASASOLA P., GRIME J. P. & MARTINEZ M. L. – A comparative study of the effects of fluctuations in temperature and moisture supply of hard coat dormancy in seeds of coastal tropical legumes. *J. Trop. Ecol.* (in press).
- PÉREZ-MAQUEO O., 1992. – Sobrevivencia y crecimiento de seis especies de dunas costeras bajo condiciones contrastantes de luz, en El Morro de La Mancha, Ver. Bs. Thesis. Facultad de Ciencias, UNAM.
- SCHAT H., BOS A. H. & SCHOLTEN M., 1984. – The mineral nutrition of some therophytes from oligotrophic dune slack soils. *Acta Oecol./Ecol. Plant.*, **5** (19), 2, 119-131.
- SHIPLEY B. & KEDDY P. A., 1988. – The relationship between relative growth rate and sensitivity to nutrient stress in twenty-eight species of emergent macrophytes. *J. Ecol.*, **76**, 1101-1110.
- SHIPLEY B. & PETERS R. H., 1990. – A test of the Tilman model of plant strategies: relative growth rate and biomass partitioning. *Am. Nat.*, **136**, 2, 139-153.
- SOKAL R. R. & ROHLF F. J., 1981. – *Biometry* (2nd Edition). Freeman, New York, 859 p.
- TILMAN D., 1988. – On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Funct. Ecol.*, **1**, 304-315.
- VERMEER J. G., 1986. – The effect of nutrient addition and lowering of the water table on shoot biomass and species composition of a wet grassland community (Cirsio-Molinietum Siss. et de Vries). *Acta Oecol./Ecol. Plant.*, **7** (21), 2, 145-155.

CAPÍTULO IX

DISCUSIÓN GENERAL

Desde hace mucho tiempo, los disturbios han sido reconocidos como factores que afectan la estructura de las comunidades (Cowles, 1899; Cooper, 1926), y en la actualidad se les considera como procesos que forman parte de su dinámica y que ocurren en diferentes escalas temporales y espaciales (White, 1979; Rykiel, 1985; Picket y White, 1985; Picket *et al.*, 1989; Kolasa y Picket, 1991, entre muchos otros).

Los estudios de sucesión y dinámica de comunidades realizados en sistemas de dunas costeras han jugado un papel importante en la comprensión de estos procesos (Cowles, 1899; Olson, 1958; Morrison y Yarranton, 1974; van der Maarel, 1988; Symonides, 1988; Fekete *et al.*, 1988; Plotrowska, 1988; Weller, 1989). En estos sistemas las condiciones ambientales después de un disturbio son relativamente uniformes (arena desnuda) en una superficie relativamente extensa, lo que facilita el estudio de los efectos de los disturbios y las respuestas en los individuos, las poblaciones y las comunidades (Morrison y Yarranton, 1974) así como la sucesión primaria y la colonización.

Los eventos de disturbio como los nortes en las costas del Golfo de México, generan una gran heterogeneidad ambiental, la cual afecta los patrones espacio-temporales de la distribución de la vegetación así como su dinámica. Para especies de vida larga como Chamaecrista chamaecristoides estos disturbios ocurren con frecuencia suficiente (varias veces a lo largo del ciclo de vida) como para ejercer una presión de selección, de manera que es posible que se seleccionen mecanismos a través de los cuales los individuos sean capaces de responder a estos eventos periódicos, ya sea por tolerancia o por evasión de los mismos (Harper, 1977).

En este último capítulo presento un modelo conceptual de las respuestas de Chamaecrista

chamaecristoides a disturbios periódicos (como los nortes), con la finalidad de integrar la información obtenida en los trabajos presentados en esta tesis. El modelo permite analizar los resultados que obtuve al estudiar el papel de C. chamaecristoides en la dinámica de la comunidad durante y después de disturbios periódicos, los patrones de sobrevivencia y reclutamiento de las plántulas y el crecimiento de los individuos. La intención de proponer el modelo es interpretar la dinámica de una comunidad sujeta a disturbios periódicos a través de la autoecología de una de las especies clave de las zonas móviles, durante las primeras etapas de colonización.

En primer lugar, hago un resumen de los resultados más importantes de mi investigación. Posteriormente presento el modelo conceptual y finalmente discuto la generalidad del modelo y su utilidad en la explicación de la dinámica de las zonas móviles de dunas costeras.

A. Resultados Generales.

Los resultados principales de mi investigación se resumen como sigue:

1. La especie en estudio es la primera en colonizar las zonas de arena móvil y parece funcionar como planta nodriza, ya que la presencia de otras especies sólo se empieza a registrar cuando C. chamaecristoides ha alcanzado una cobertura relativamente grande (25-50%) (capítulo IV). La cobertura de C. chamaecristoides disminuye conforme aumenta el número de especies en las dunas móviles. En ausencia de perturbaciones severas, C. chamaecristoides es eliminada cuando la cobertura de otras especies aumenta. Sin embargo, la dinámica misma del sistema, producto de la alta frecuencia de los disturbios, favorece la apertura de claros que son susceptibles de ser colonizados. De este modo, aunque la especie en estudio puede ser eliminada localmente, se mantiene en la zona colonizando las zonas más móviles del sistema. La capacidad colonizadora de C. chamaecristoides es un reflejo de sus respuestas poblacionales e individuales.

2. A nivel poblacional (Capítulo V), se detectó que hay germinación a lo largo de todo el año. Sin embargo, la germinación es mayor en dos temporadas: finales de la temporada de

nortes y durante las lluvias. En los nortes el movimiento de arena se incrementa y ocurre una mayor mortalidad. Se observó que la probabilidad de sobrevivencia durante los nortes está en función de la talla de las plántulas al inicio de esta temporada y que la época de germinación juega un papel importante en la probabilidad de alcanzar tallas grandes con las que aumenta la sobrevivencia.

3. Los individuos de C. chamaecristoides son tolerantes al enterramiento, la sequía y la escasez de nutrientes.

a) En el caso del encubrimiento con arena se obtuvo que C. chamaecristoides incrementa significativamente tanto su biomasa total como su área foliar (Capítulo VI). A mayor enterramiento con arena, mayor fue el crecimiento medido. Lo anterior permite concluir que la especie en estudio no sólo es tolerante al enterramiento, sino que su vigor se ve incrementado conforme se cubre un mayor número de meristemas de crecimiento.

b) Las plántulas presentaron una tolerancia importante a la sequía (Capítulo VII). Cuando estuvieron expuestas a una sequía total sobrevivieron más de 3 meses, aunque con un crecimiento mínimo, mientras que aquellas regadas por aspersión o bien una vez al mes, tuvieron una sobrevivencia similar a la del control. Después de 3 meses, se empezó a registrar mortalidad en las plantas que fueron regadas por aspersión (simulando el rocío).

c) Se observó una gran tolerancia a la escasez de nutrientes (Capítulo VIII), ya que las plantas regadas únicamente con agua destilada sobrevivieron durante más de 10 meses. Por otro lado, la adición en pulsos de nutrientes es suficiente para estimular el crecimiento.

Resumiendo las respuestas observadas en los individuos de C. chamaecristoides se puede decir que son tolerantes a condiciones que probablemente son limitantes para el crecimiento y sobrevivencia de otras especies. Sin embargo, es importante señalar que se desconocen los mecanismos fisiológicos que permiten estas respuestas, los cuales serían muy interesantes de analizar en estudios posteriores.

B. El modelo conceptual: "Cómo ganarse la vida en las dunas móviles"

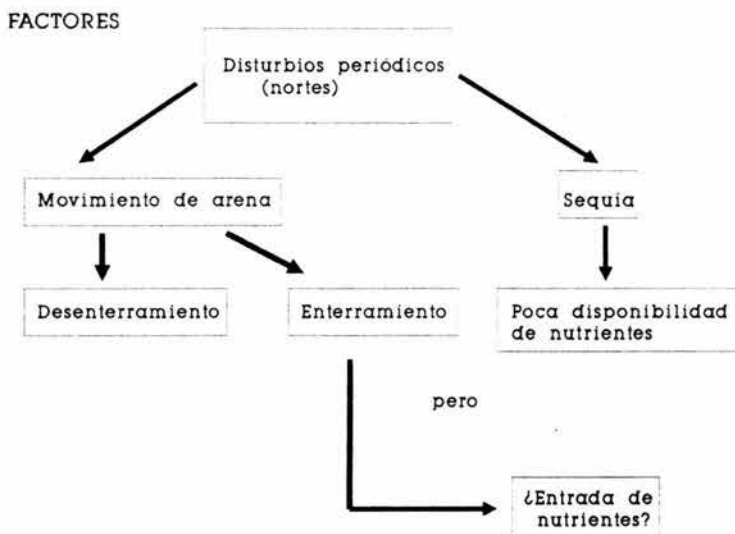
Considerando los resultados obtenidos en el presente trabajo de investigación, podemos decir que es posible detectar respuestas ante disturbios periódicos como los nortes, en diferentes niveles de organización. A continuación se pretende integrar los resultados obtenidos a través de un modelo en el que se ubican las respuestas dentro de un contexto (por ejemplo, la dinámica poblacional dentro del contexto de la dinámica de la comunidad) y a la vez se interpretan los mecanismos que subyacen las respuestas (por ejemplo la colonización y sucesión primaria en las dunas móviles en función de la dinámica poblacional de la especie predominante). En la figura 1 se presenta un esquema del modelo conceptual que llamaré "Cómo ganarse la vida en las dunas móviles". El modelo representa cuatro grandes categorías que abarcan la presencia de disturbios y las respuestas de *C. chamaecristoides* ante éstos. En primer lugar está la presencia del disturbio mismo, y se incluyen algunas de las variaciones en el ambiente, producto de dicho disturbio. Las otras tres categorías incluyen las respuestas observadas en la comunidad, la población y los individuos.

1. **Factores.** En la zona de estudio hay una marcada estación de lluvias (de mayo a octubre) y una de secas (de noviembre a abril). En esta última, la escasa precipitación que se llega a presentar, ocurre solamente durante 2 a 5 días al mes, lo que significa una poca disponibilidad de agua durante estos meses. Además, la temporada de secas coincide con la de nortes. La presencia de estos vientos de mayor intensidad (5.5 - 10.8 m/seg) (Moreno-Casasola, 1982), provenientes del norte durante la temporada de sequía, ocasiona que haya grandes movimientos de arena, causando enterramiento y desenterramiento en diferentes partes de las zonas móviles, con la consecuente eliminación de individuos en diferentes partes de las dunas (Capítulos IV y V).

Los nortes producen cambios drásticos en las condiciones en que crecen las plantas: enterramiento o desenterramiento, dependiendo de la topografía y de la presencia de la vegetación y, al coincidir con la temporada de sequía, los escasos nutrientes que hay en el sustrato (Moreno-Casasola, 1982) están poco disponibles. En contradicción con lo anterior,

a)

"Cómo ganarse la vida en las dunas móviles"



b)

Respuesta a nivel comunidad

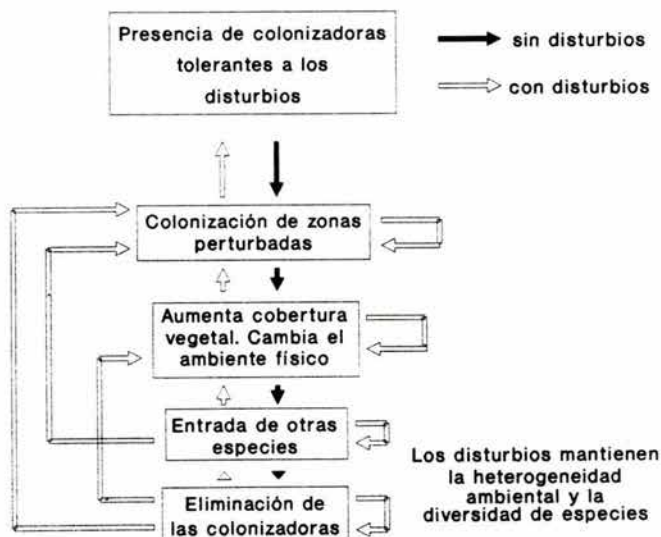
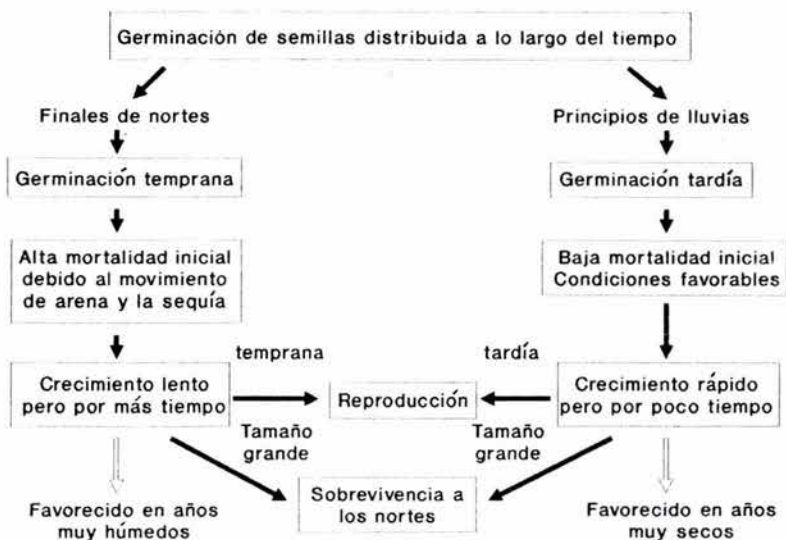


Fig. 1. Modelo conceptual de la dinámica de las zonas móviles en un sistema de dunas costeras. Se representan algunas variaciones ambientales producto de los disturbios (a), los cuales producen heterogeneidad en la comunidad y afectan su dinámica (b). Algunos de los procesos que dan origen a estos cambios en la comunidad, están dados por especies clave como *C. chamaecristoides*. La especie presenta respuestas demográficas (c) y fisiológicas (d) que le permiten crecer en estos ambientes y a su vez, ser la primera colonizadora en las zonas móviles.

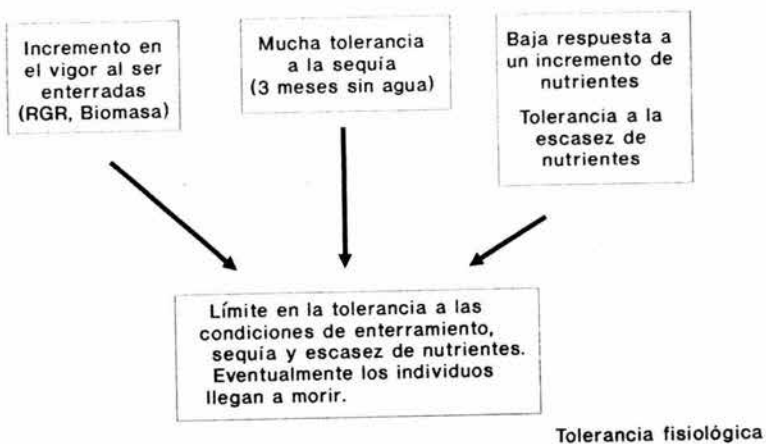
c)

Respuesta a nivel poblacional



d)

Respuesta a nivel individual



algunos autores han sugerido que el enterramiento trae consigo un aporte de nutrientes, lo que puede estimular el crecimiento de las plantas que son cubiertas por la arena en movimiento (Disraeli, 1984; Maun, 1985; Pammenter, *et al.*, 1985; Ehrenfeld, 1990; Sykes y Wilson, 1990; Zhang y Maun, 1992). Cabe aclarar que esta es sólo una de las numerosas explicaciones que se le ha dado al efecto del enterramiento sobre el crecimiento de las plantas de dunas. Más adelante se detallan otras posibles causas que incrementan el crecimiento en plantas cubiertas con arena.

2. Respuestas en la comunidad. Los disturbios periódicos (como los nortes) incrementan la heterogeneidad de hábitats y como consecuencia de esto, la diversidad de especies (van der Valk, 1974; Moreno-Casasola, *et al.*, 1982; Moreno-Casasola, 1986; Clark, 1986; Piotrowska, 1988; McQuaid y Dower, 1990; capítulo IV de este trabajo). Esto es debido a que la heterogeneidad ambiental favorece la existencia de especies con diferentes tolerancias a las condiciones limitantes del ambiente, así como con distintas historias de vida. La presencia de disturbios frecuentes es una parte importante de la dinámica de las zonas móviles en sistemas costeros de dunas.

En los trabajos más recientes sobre la dinámica de la vegetación que crece sobre dunas costeras (Morrison y Yarranton, 1974; van der Valk, 1974; González-Loera y Moreno-Casasola, 1982; Clark, 1986; Harris y Davy, 1986; Fekete, *et al.*, 1988; Piotrowska, 1988; Barker, *et al.*, 1989; Maun, 1989), se ha llegado a la conclusión de que, dado que las condiciones ambientales varían en el tiempo y en el espacio, el complejo de comunidades que se presentan a lo largo de la colonización y sucesión también puede ser muy variable. Las especies que ocurren a lo largo de estos procesos sucesionales pueden presentar una gran variedad de formas de crecimiento, tolerancias y capacidades fisiológicas, así como diferentes parámetros demográficos (Ehrenfeld, 1990).

Se han propuesto muchos diagramas sucesionales para la vegetación de dunas costeras (Cowles, 1899; Cooper, 1926; Olson, 1958; Morrison y Yarranton, 1974; Van der vank, 1974; González-Loera y Moreno-Casasola, 1982; Clark, 1986; Harris y Davy, 1986;

Fekete, *et al.*, 1988; Barker, *et al.*, 1989; Maun, 1989), pero todos comparten una serie de características: la arena desnuda es colonizada por especies pioneras (generalmente herbáceas). Estas especies colonizadoras modifican las condiciones ambientales, favoreciendo la entrada de otras, hasta que empiezan a llegar especies de matorrales y de comunidades arbóreas (bosques templados o selva, dependiendo de la latitud donde se encuentre el sistema). Por supuesto, hay variaciones en los tipos de vegetación, dependiendo de las condiciones iniciales, de la topografía y de los tipos de disturbios que hayan ocurrido en la zona.

En el modelo que presento sobre las respuestas de la comunidad a los disturbios, la colonización de las zonas móviles da inicio con la primera colonizadora: *C. chamaecristoides*. Esta especie modifica las condiciones ambientales, de manera que se favorece la entrada de otras. La secuencia de especies que siguen después de la colonización inicial presenta una tendencia hacia una mayor diversidad y la eliminación local de las especies colonizadoras. Sin embargo, los disturbios producen reducciones en la cobertura vegetal, de manera que la colonización se inicia constantemente, aunque puede ocurrir en diferentes partes de la duna. Lo anterior da como resultado la presencia de mosaicos de vegetación con diferentes grados de cobertura vegetal y que se encuentran en diferente etapa de colonización. Los caminos seguidos en la sucesión pueden ser muy diferentes, dependiendo de la situación inicial de la zona que se está colonizando. Esto incluye no sólo la topografía y las condiciones ambientales, sino también la disponibilidad de propágulos (semillas o estructuras vegetativas) (González-Loera y Moreno-Casola, 1982), así como la época del año en que se está iniciando el proceso de colonización (ver capítulo V de este trabajo).

3. Respuestas a nivel poblacional. El efecto de las fluctuaciones ambientales sobre los individuos se puede ver reflejado en la dinámica de la población (Whittaker, 1993). Un ejemplo de lo anterior son las respuestas germinativas de las especies ante diferentes condiciones ambientales. Una gran cantidad de especies de dunas presenta una cierta periodicidad en la germinación (Payne y Maun, 1984; Berger, 1985; Westelaken y Maun, 1985; Maun y Payne, 1989; Kachi y Hirose, 1990; Martínez *et al.*, 1992; Maun, 1993).

Estos patrones de germinación favorecen la presencia de plántulas durante periodos de tiempo relativamente largos y disminuyen la mortalidad masiva que podría ocurrir si todos los individuos germinaran al mismo tiempo (Rathcke y Lacey, 1985). Se ha observado que las cohortes de plántulas germinadas en distintas épocas del año presentan diferencias en sus tasas de sobrevivencia, así como en su capacidad reproductiva (Payne y Maun, 1984; Westelaken y Maun, 1985; Kachi y Hirose, 1990; capítulo V de este trabajo).

Los límites en la tolerancia fisiológica a las fluctuaciones ambientales producidas por los disturbios hacen que la sobrevivencia de los individuos dependa también del momento en que ocurre la germinación y la época en que las condiciones son más limitantes para la sobrevivencia y el crecimiento (temporada de tormentas, generalmente en invierno) (van der Valk, 1974; Maun, 1981; 1985; 1993; Harris y Davy, 1987; Zhang y Maun, 1989; 1990; Ehrenfeld, 1990; capítulo V de este trabajo).

En el modelo que se está presentando, se propone que la germinación de semillas distribuida a lo largo del tiempo puede seguir dos caminos que, de diferente manera, aumentan la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas durante la temporada de nortes. Por un lado, la germinación a finales de los nortes enfrenta a las plántulas a condiciones de sequía, escasez de nutrientes, y enterramiento. Se propone que, a través de los diferentes mecanismos de tolerancia detectados en los individuos, aquellos que no están expuestos a condiciones extremadamente limitantes logran sobrevivir y crecen durante más tiempo, en comparación con los de germinación tardía. La sobrevivencia de las cohortes tempranas siempre es menor, pero inician la reproducción a una edad más temprana.

Por otro lado, la germinación a principios de la temporada de lluvias expone a las plántulas a condiciones favorables para el crecimiento, por lo que alcanzan tallas grandes en tiempos relativamente cortos. Estas cohortes tienen mayores tasas de sobrevivencia, pero empiezan a reproducirse un año después.

Las respuestas observadas a nivel poblacional y que se proponen en el modelo se traducen en un acoplamiento del ciclo de vida de las especies con la temporada de mayores disturbios.

4. Respuestas a nivel individual. En el modelo se plantea que las especies de zonas móviles presentan una tolerancia fisiológica al ambiente que colonizan. En particular, esta tolerancia favorece su sobrevivencia ante condiciones que son limitantes para muchas otras especies y les facilita su habilidad colonizadora de las zonas móviles.

a) El movimiento de arena. La capacidad de las plantas de especies de dunas costeras para sobrevivir a la erosión y la acreción es claramente importante para su permanencia en los hábitats donde ocurre un gran movimiento de arena. Esta habilidad en las especies de dunas costeras ha sido observada desde hace casi un siglo (Cowles, 1899; Cooper, 1926) y ha sido estudiada desde entonces (Olson, 1958; Van der Valk, 1974; Maun y Riach, 1981; Eldred y Maun, 1982; Disraeli, 1984; Harris y Davy, 1986; 1987; Maun y Lapierre, 1984; 1986; Barker *et al.*, 1989; Maun, 1985; 1989; 1993; Sykes y Wilson, 1990; Ehrenfeld, 1990; Maze y Whalley, 1990; Zhang y Maun, 1990; 1992). En términos generales, se han encontrado dos grandes grupos de respuestas al enterramiento. Por un lado, se ha observado que muchas especies colonizadoras de zonas móviles toleran ser enterradas y logran sobrevivir durante la temporada de mayor enterramiento (van der Valk, 1974; Maun y Riach, 1981; Harris y Davy, 1986; Maun y Lapierre, 1984; 1986; Barker *et al.*, 1989; Ehrenfeld, 1990; Maze y Whalley, 1990; Sykes y Wilson, 1990; Zhang y Maun, 1990; 1991; Maun, 1993; capítulo V de este trabajo; entre muchos otros). Por otro lado, hay especies que, además de ser tolerantes al enterramiento, incrementan su vigor (evaluado en crecimiento y capacidad reproductiva) cuando las plantas son cubiertas con arena (Marshall, 1965; Eldred y Maun, 1982; Disraeli, 1984; Maun y Lapierre, 1984; Pammenter, *et al.*, 1985; Seliskar, 1990; Maun, 1985; 1989; 1993; Ehrenfeld, 1990; Zhang y Maun, 1992; capítulo VI de este trabajo).

En este punto es importante aclarar que el movimiento de arena en sí no es el factor que dispara el incremento en vigor observado en plantas de dunas móviles cubiertas con arena.

El enterramiento altera muchos aspectos del microambiente de las plantas. Por ejemplo, aumenta la humedad, los nutrientes y diferentes tipos de microorganismos, mientras que disminuye la temperatura del suelo, la aereación, la intensidad de la luz y la desecación. Sólo recientemente se ha empezado a estudiar el efecto de cada uno de estos cambios sobre el crecimiento y la sobrevivencia de plantas de dunas costeras. Por ejemplo, Sykes y Wilson (1990) estudiaron las respuestas de plantas de dunas ante una disminución de la luz y encontraron una relación entre la sobrevivencia en condiciones de oscuridad completa y la capacidad de emergencia después de un evento de enterramiento. Por otro lado, Yuan *et al* (1993) detectaron un incremento en la tasa fotosintética en hojas de plantas parcialmente enterradas.

Las respuestas al enterramiento también están muy relacionadas con la forma de crecimiento de las especies. En general, se dice que aquellas con crecimiento clonal y rizomatoso suelen ser las más tolerantes (ver revisiones de Ehrenfeld, 1990 y de Maun, 1993). En México las primeras colonizadoras (*C. chamaecristoides* y *Palafoxia lindenbergii*) son arbustivas, no son clonales ni rizomatosas y sin embargo también incrementan su vigor al ser cubiertas con arena. Por ello se puede decir que la forma de colonizar y tolerar el movimiento de arena puede ser muy diferente a lo observado en las gramíneas colonizadoras de dunas móviles en sistemas templados.

b) La sequía y la escasez de nutrientes. Los suelos arenosos de las dunas tienen una baja capacidad de retención de agua y nutrientes, misma que es aún menor en las zonas desnudas de vegetación como son las zonas móviles (Moreno-Casasola, 1982; Ehrenfeld, 1990; Maun, 1993). Las especies de dunas presentan una gran tolerancia a las condiciones de sequía (capítulo VII) a través de diferentes mecanismos: una elongación rápida del sistema radicular, así como la presencia de diferentes características xeromórficas que les permiten prevenir la pérdida de humedad (la habilidad de enrollar las hojas, pubescencia foliar, la presencia de una capa cerosa epicuticular y esclerofilia) (Espejel, 1987; Ehrenfeld, 1990; Maun, 1993).

Por otro lado, la deficiencia de nutrientes en los suelos de dunas es una de las principales causas de un bajo establecimiento de plántulas (Holton, 1980). Algunas respuestas que se han observado son: i) las especies son capaces de sobrevivir bajo concentraciones bajas de nutrientes (Hawke y Maun, 1988; capítulo VIII de esta tesis); ii) las leguminosas fijan nitrógeno e incrementan su establecimiento (Yanful, 1988; probablemente también para la especie en estudio) y iii) los hongos micorrízicos incrementan la superficie radicular y aportan fósforo a la planta (Koske y Polson, 1984; Rozema *et al.*, 1986).

C. Generalidad del modelo: La interacción de los diferentes niveles de organización.

El modelo propuesto idealiza la dinámica en un sistema de dunas (por ejemplo, no incluye interacciones bióticas). Sin embargo, puede ser útil para entender el efecto de los disturbios en la dinámica de la comunidad de dunas costeras y el papel de *C. chamaecristoides* como especie colonizadora de estos sistemas. Así mismo, trata de explicar la capacidad colonizadora de la especie a través de los patrones de sobrevivencia de las plántulas y de sus respuestas fisiológicas.

La idea de integrar diferentes niveles de organización para comprender los fenómenos ecológicos surgió en la década pasada (por ejemplo, McMahon, *et al.*, 1981; Bazzaz y Sipe, 1987; Kolasa y Stryer, 1988; O'Neill *et al.*, 1989; Allen y Hoekstra, 1990). Los autores que apoyan esta idea hacen énfasis en que para estudiar cualquier nivel de organización es importante considerar los otros niveles. Así, es necesario tomar en cuenta escalas más grandes para comprender el contexto en el cual ocurre el fenómeno observado y escalas menores para comprender los mecanismos que suyacen a dicho fenómeno (Allen y Hoekstra, 1992). En el modelo general de "Cómo ganarse la vida en las dunas móviles" (Fig. 2) interactúan las respuestas observadas en la comunidad la población y los individuos de la siguiente manera. Siguiendo un enfoque causal, desde la comunidad hasta los individuos, la ocurrencia periódica de los disturbios afecta la estructura de la comunidad. Esto es debido a que el reclutamiento de plántulas es diferente en las distintas épocas del año, ya que los individuos están expuestos a condiciones ante las cuales tienen tolerancias variables. Por otro lado, en

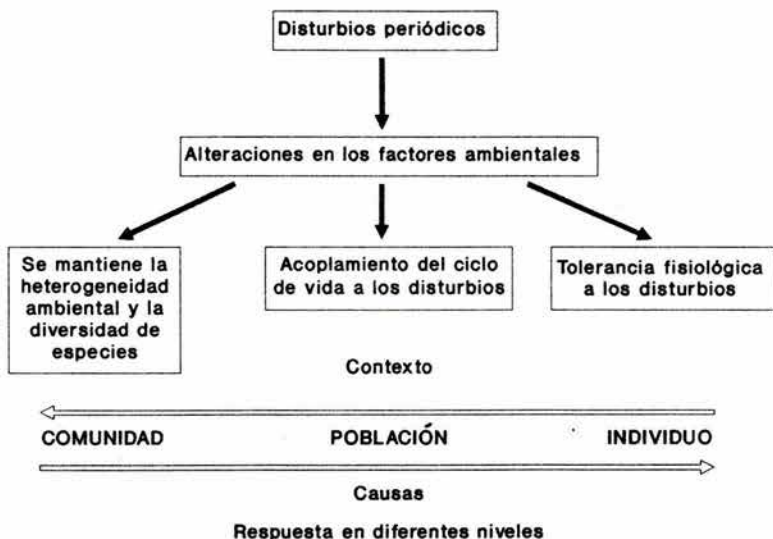


Fig. 2. Resumen del modelo conceptual, donde se presentan las respuestas a fluctuaciones en el ambiente considerando diferentes niveles de organización. La integración de los niveles permite por un lado, interpretar los fenómenos dentro de un contexto (de individuos a comunidades) y por otro, entender los diferentes procesos considerando las causas en un nivel de organización inferior al del fenómeno observado (de comunidades a individuos).

términos del contexto en que ocurren los fenómenos, las respuestas de sobrevivencia y crecimiento ante diferentes condiciones ambientales pueden ser interpretados en el contexto de la dinámica del reclutamiento de plántulas (cuándo germinan; a qué fluctuaciones ambientales se enfrentan; cuándo hay mayor mortalidad), la cual a su vez puede ser analizada en el contexto de la estructura y dinámica de la comunidad.

Conclusiones Generales.

El punto esencial de esta tesis fue estudiar un fenómeno (efecto de los disturbios y la sucesión primaria después de estos disturbios) en diferentes escalas, siguiendo diferentes metodologías y utilizando como objeto de estudio a la especie predominante de la comunidad. Se consideró que el estudio autoecológico de dicha especie clave permitiría entender la dinámica de una comunidad de dunas móviles. Las respuestas observadas en la comunidad, los patrones de sobrevivencia de las plántulas y la tolerancia ante el movimiento de arena, la sequía y la escasez de nutrientes se integraron a través del modelo "Cómo ganarse la vida en las dunas móviles".

La interpretación de fenómenos ecológicos desde un punto de vista unificado, abarcando diferentes niveles de organización es complicada y laboriosa. Sin embargo, permite empezar a explicar los fenómenos considerando sus causas y el contexto en el que ocurren. Este enfoque puede ser aplicado a otros fenómenos y a otras comunidades. En el caso de las dunas costeras, la aplicación de modelos que unan diferentes niveles de organización permitirá comparar distintos sistemas de dunas y evaluar si, a pesar de estar en diferentes latitudes, los procesos y sus interacciones en distintas escalas son similares.

BIBLIOGRAFIA

Allen, T.F.H. and Hoekstra, T.W. 1990. The confusion between scale-defined levels and conventional levels of organization in ecology. *J. Vegetation Science* 1:5-12

Allen, T.F.H. and Hoekstra, T.W. 1992. *Toward a Unified Ecology*. Columbia University Press. U.S.A. 384 pp.

Barker, J.R., Herlocker, D.J. and Young, S.A. 1989. Vegetal dynamics in response to sand dune encroachment within the coastal grasslands of Central Somalia. *Afr. J. Ecol.* 27: 277-282.

Bazzaz, F.A. and Sipe, T.W. 1987. Physiological Ecology, disturbance and ecosystem recovery. In: Schulze, E.D. and Zwölfer, H. (eds) *Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis*. Springer Verlag, Berlin. p. 203-227.

Berger, A. 1985. Seed dimorphism and germination behaviour in *Salicornia patula*. *Vegetatio* 61: 137-143.

Clark, J.S. 1986. Dynamism in the barrier-beach vegetation of Great South beach, New York. *Ecological Monographs*, 56(2): 97-126.

Cooper, W.S. 1926. The fundamentals of vegetational change. *Ecology* 7(3): 247-390.

Cowles, H.C. 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Bot. Gaz.* 27: 95-117, 167-202, 281-308, 361-391. En: Real, L.A. and Brown, J.H. (eds.). 1991. *Foundations of Ecology. Classic papers with commentaries*. The University of Chicago Press. USA 905 pp.

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

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

Eldred, R.A. and Maun, M.A. 1982. A multivariate approach to the problem of decline in vigor of *Ammophila*. *Can. J. Bot.* 60: 1371-1380.

Espejel, I. 1987. A phytogeographical analysis of coastal vegetation in the Yucatan Peninsula. *J. Biogeogr.* 14: 499-519.

Fekete, G., Tuba, Z. and Melkó, E. 1988. Background processes at the population level during succession in grasslands on sand. *Vegetatio* 77: 33-41.

- González-Loera, J. y Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: efecto de una perturbación artificial. *Biótica* 7(4): 533-550.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, Orlando, USA.
- Harris, D. and Davy, A.J. 1986. Strandline colonization by Elymus farctus in relation to sand mobility and rabbit grazing. *J. Ecol.* 74: 1045-1056.
- Harris, D. and Davy, A.J. 1987. Seedling growth in Elymus farctus after episodes of burial with sand. *Ann. Bot.* 60: 587-593.
- Hawke, M.A. and Maun, M.A. 1988. Some aspects of nitrogen, phosphorus and potassium nutrition of three colonizing beach species. *Can. J. Bot.* 66: 1490-1496.
- Holton, B. 1980. Some aspects of the nitrogen cycle in a northern California coastal dune-beach ecosystem, with emphasis on Cakile maritima. University of California, Davis. 128 p..
- Kachi, N. and Hirose, T. 1990. Optimal time of seedling emergence in a dune population of Oenothera glazloviana. *Ecol. Res.* 5: 143-152.
- Kolasa, J. and Pickett, S.T.A. 1991 (eds). Ecological heterogeneity. Springer Verlag. USA. 332 pp.
- Kolasa, N. and Stryer, D. 1988. Patterns in the abundance of species: a comparison to two hierarchical models. *Oikos* 53: 235-241.
- Koske, R.E. and Polson, W.R. 1984. Are VA mycorrhizae required for sand dune stabilization? *Bioscience* 34: 420-424.
- Marshall, J.K. 1965. Corynephorus canescens (L.) P. Beauv. as a model for the Ammophila problem. *J. Ecol.* 53: 447-463.
- Martínez, M.L., Valverde, T. and Moreno-Casasola, P. 1992. Germination response to temperature, salinity, light and depth of sowing of ten tropical dune species. *Oecologia* 92(3): 343- 353.
- Maun, M.A. 1981. Seed germination and seedling establishment of Calamovilfa longifolia on Lake Huron sand dunes. *Can. J. Bot.* 59(4): 460-469.
- Maun, M.A. 1985. Population biology of Ammophila breviligulata and Calamovilfa longifolia on Lake Huron sand dunes. I. Habitat, growth form, reproduction and establishment. *Can. J. Bot.* 63(1): 113-124.

- Maun, M.A. 1989. Population biology of Ammophila breviligulata and Calamovilfa longifolia on Lake Huron sand dunes. III. Dynamic changes in plant community structure. *Can. J. Bot.* 67: 1267-1270.
- Maun, M.A. 1993. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. *Vegetatio*: in press.
- Maun, M.A. and Lapierre, J. 1984. The effects of burial by sand on Ammophila breviligulata. *J. Ecol.* 72: 827-829.
- Maun, M.A. and Lapierre, J. 1986. Effects of burial by sand on seed germination and seedling emergence of four dune species. *Amer. J. Bot.* 73(3): 450-455.
- Maun, M.A. and Payne, A.M. 1989. Fruit and seed polymorphism and its relation to seedling growth in the genus of Cakile. *Can. J. Bot.* 67: 2743-2750.
- Maun, M.A. and Riach, S. 1981. Morphology of caryopses, seedlings and seedling emergence of the grass Calamovilfa longifolia from various depths of sand. *Oecologia* 49: 137-142.
- Maze, K.M. and Whalley, R.D.B. 1990. Resource allocation patterns in Spinifex sericeus R.Br.: A dioecious perennial grass of coastal sand dunes. *Austr. J. Ecol.* 15: 145-153.
- McMahon, J.A., Schimpf, D.J., Anderson, K.G., Smith, K.G. and Bayn Jr., R.L. 1981. An organism-centered approach to some community and ecosystem concepts. *J. Theor. Biol.* 88: 287-307.
- McQuaid, C.D. and Dower, K.M. 1990. Enhancement of habitat heterogeneity and species richness on rocky shores inundated by sand. *Oecologia*, 84: 142-144.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biotica* 7(4): 577-602.
- Moreno-Casasola, P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio* 65: 67-76.
- Moreno-Casasola, P., van der Maarel, E., Castillo, S., Huesca, M.L. and Pisanty, I. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructura y composición en el Morro de La Mancha, Ver. I. *Biotica* 7(4): 491-526.
- Morrison, R.G. and Yarranton, G.A. 1974. Vegetational heterogeneity during a primary sand dune succession. *Can. J. Bot.* 52: 397-410

- Olson, J.S. 1958. Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. *Bot. Gaz.* 119(3): 125-170.
- O'Neill, R.V., Johnson, A.R. and King, A.W. 1989. A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecology* 3: 193-205
- Pammenter, N.W., Berjak, M. and MacDonald, I.A.W. 1985. Regeneration of a natal coastal dune forest after fire. *S. Afr. J. Bot.* 51(6): 453-459.
- Payne, A.M. and Maun, A.M. 1984. Reproduction and survivorship of *Cakile edentula* var. *lacustris* along the Lake Huron shoreline. *Am. Midl. Nat.* 111: 86-95.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. and Collins, S.L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.
- Pickett, S.T.A. and White, P.S. 1985. Patch dynamics: a synthesis. En: Pickett, S.T.A. and White, P.S. (eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, USA. 472 pp.
- Piotrowska, H. 1988. The dynamics of the dune vegetation on the Polish Baltic coast. *Vegetatio* 77: 169-176.
- Rathcke, B. and Lacey, E. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- Rozema, J., Arp, W., van Diggelen, J., van Esbroek, M., Broekman, R. and Punte, H. 1986. Occurrence and ecological significance of vesicular-arbuscular mycorrhiza in the salt marsh environment. *Acta Bot. Neerl.* 34: 457-467.
- Rykiel, E.J. 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Austr. J. Ecol.* 10: 361-365.
- Seliskar, D.M. 1990. The role of waterlogging and sand accretion in modulating the morphology of the dune slack plant *Scirpus americanus*. *Can. J. Bot.* 68: 1780-1787.
- Symonides, E. 1988. On the ecology and evolution of annual plants in disturbed environments. *Vegetatio* 77: 21-31.
- Sykes, M.T. and Wilson, J.B. 1990. An experimental investigation into the response of New Zealand sand dune species to different depths of burial by sand. *Acta Bot. Neerl.* 39(2): 171-181.
- van der Maarel, E. 1988. Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio* 77: 7-19.

Van der Valk, A.G. 1974. Environmental factors controlling the distribution of forbs in foredunes in Cape Hatteras National Seashore. *Can. J. Bot.* 52: 1057-1073.

Weller, S.G. 1989. The effect of disturbance scale on sand dune colonization by Lithospermum carolinense. *Ecology* 70(5): 1244- 1251.

Westelaken, I.L. and Maun, M.A. 1985. Reproductive capacity, germination and survivorship of Lithospermum carolinense on lake Huron sand dunes. *Oecologia* 66: 238-245.

White, P.S. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 42: 229-299.

Whittaker, R.J. 1993. Plant population patterns in a glacier foreland succession: pioneer herbs and later-colonizing shrubs. *Ecography* 16: 117-136.

Yanful, M. 1988. Intrapopulation variation and the effects of sand burial on emergence, growth and establishment of seedlings of Strophostyles helvola (L.)Ell. M.Sc. Thesis, University of Western Ontario, London, Canada. 169 pp.

Yuan, T., Maun, M.A. and Hopkins, W.G. 1993. Effects of sand accretion on photosynthesis, leaf water potential and morphology in two dune grasses. *Functional Ecol.* 7:

Zhang, J. and Maun, M.A. 1989. Sand burial effects on seed germination, seedling emergence and establishment of Panicum virgatum L. *Holarct. Ecol.* 13: 56-61.

Zhang, J. and Maun, A.M. 1990. Effects of sand burial on seed germination, seedling emergence, survival, and growth of Agropyron psammophilum. *Can. J. Bot.* 68: 304-310.

Zhang, J. and Maun, M.A. 1991. Establishment and growth of Panicum virgatum L. on a Lake Erie sand dune. *Bull. Torrey Bot. Club*, 118: 141-153.

Zhang, J. and Maun, M.A. 1992. Effects of burial in sand on the growth and reproduction of Cakile edentula. *Ecography*, 15: 296-302.