

73
2EJ



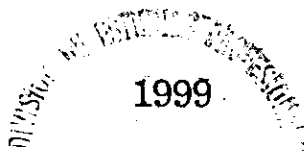
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

COMPARACION DE LA DISTRIBUCION DE RASGOS
MORFOANATOMICOS EN COMUNIDADES VEGETALES
EXPUESTAS A DIFERENTES TIPOS DE DISTURBIO EN LA
PLAYA DEL MORRO DE LA MANCHA, VERACRUZ.

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

DIRECTORA DE TESIS: DRA. PATRICIA MORENO-CASASOLA



274590

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

PAGINACION

DISCONTINUA.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Comparación de la distribución de rasgos morfoanatómicos en comunidades vegetales expuestas a diferentes tipos de disturbio en la playa del Morro de La Mancha, Veracruz"

realizado por Hugo López Rosas

con número de cuenta 8819738-8 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario	Dra. Patricia Moreno-Casasola Barceló
Propietario	Dra. Ma. Teresa Valverde Vázquez
Propietario	Dr. Carlos Vázquez Yanes
Suplente	Dr. Carlos Montaña Carubelli
Suplente	Dr. Guillermo Angeles Alvarez

[Firma]
[Firma]
[Firma]
[Firma]
FACULTAD DE CIENCIAS

Consejo Departamental de Biología
[Firma]
Dra. Edna María Suárez Díaz



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

A Héctor

por el ejemplo que nos dejaste de lucha y valentía hasta el final, hermanito

AGRADECIMIENTOS

De manera muy especial agradezco a la Dra. Patricia Moreno-Casasola por toda la ayuda que me proporcionó al dirigir esta tesis. Sus conocimientos han sido esenciales para llevar a buen término este trabajo.

Agradezco a los Doctores Teresa Valverde, Carlos Vázquez Yanes, Carlos Montaña y Guillermo Ángeles la revisión que hicieron de este trabajo; con sus observaciones y comentarios fue posible el mejoramiento del mismo.

A Noé Velázquez y a Marisa Martínez les agradezco sus acertadas observaciones y sus comentarios durante el transcurso de este trabajo.

A Tacho, Enrique y Fernando les agradezco su compañía y apoyo durante el trabajo de campo.

El trabajo de laboratorio fue posible gracias al apoyo de Javier Tolome y a las enseñanzas de Guillermo Ángeles y Fernando Beltrán.

A mis padres, a mi hermana, a mis hermanos, a mis amigos y amigas de la Facultad de Ciencias nunca dejaré de agradecerles todo el amor y apoyo que me brindan estando cerca o lejos.

RESUMEN

Se analizó la distribución de rasgos morfológicos y anatómicos de plantas herbáceas y arbustivas ubicadas en sitios expuestos a diferentes regímenes de disturbio por viento e inundaciones en la playa del Morro de La Mancha, Veracruz. Los rasgos analizados fueron: (1) características macroscópicas (tipo de tallo, altura, longitud de la rama más larga, diámetro de la base del tallo, distribución y profundidad de la raíz), (2) características morfométricas foliares (área foliar, peso húmedo de la hoja, peso específico de la hoja, largo y ancho de la lámina, longitud del peciolo, índice de forma foliar, ángulo basal, peso seco de hoja, lámina y peciolo, proporciones de la longitud y el peso del peciolo, contenido específico de agua, número de venas, densidades, longitudes e índices estomáticos de haz y envés), y (3) características anatómicas (espesores de la lámina foliar, de las cutículas adaxial y abaxial, de las epidermis adaxial y abaxial, de los parénquimas esponjoso y en empalizada, número de capas celulares del parénquima en empalizada, proporción parénquima esponjoso/parénquima en empalizada y porcentaje de aerénquima en las raíces). También se midió la cobertura de las plantas presentes en los sitios de muestreo. En general, fueron pocos los rasgos que permitieron relacionar su presencia con el régimen de disturbios a que estaban expuestas las plantas que los presentaban. Analizando rasgo por rasgo, sólo las densidades, longitudes e índices estomáticos permitieron distinguir los sitios expuestos a estrés hídrico de los sitios expuestos a inundaciones. El estudio conjunto de los rasgos por medio de análisis multivariados permitió relacionar de manera más clara la distribución de rasgos con los regímenes de disturbio. Sí fue posible separar los diferentes sitios de disturbio en la playa del Morro de La Mancha utilizando la composición de rasgos morfoanatómicos. Con el análisis de la distribución de la vegetación se pudo hacer una mejor interpretación de los resultados obtenidos para la distribución de rasgos morfológicos y anatómicos.

ÍNDICE

Agradecimientos	iv
Resumen	v
Capítulo 1. Introducción	1
1.1 Presentación	1
1.2 Rasgos morfoanatómicos y su relación con el ambiente	2
1.3 Caracterización de los ambientes de playa	9
1.4 Interacción medio ambiente - vegetación en los ambientes de playa	10
1.5 Hipótesis y objetivos	12
Capítulo 2. Material y métodos	14
2.1 Descripción de la zona de estudio	14
2.2 Selección de los sitios de muestreo	16
2.3 Método de muestreo de la vegetación	19
2.4 Especies trabajadas	19
2.5 Elección de los rasgos morfológicos a analizar	24
2.6 Valor de importancia (v.i.) de cada rasgo en cada subcuadro de muestreo	30
2.7 Análisis de los datos	31
Capítulo 3. Resultados	33
3.1 Patrones morfoanatómicos en los sitios	33
3.2 Clasificación y ordenación de los subcuadros por su composición de rasgos morfoanatómicos	47

3.3 Clasificación de los sitios por los promedios de los valores de importancia de cada rasgo	54
3.4 Composición de la vegetación	58
Capítulo 4. Discusión	64
Literatura citada	73
Apéndice A	81
Apéndice B	82
Apéndice C	84

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

1.1. Presentación

Estudiar la vegetación utilizando la composición de rasgos morfoanatómicos como herramienta, es de especial importancia porque nos permite conocer el efecto que tienen las condiciones ambientales sobre la planta, así como los mecanismos de respuesta de la planta hacia el ambiente en que se desarrolla. De acuerdo con lo anterior, comúnmente se piensa que las poblaciones son más diversas, tanto genotípica como fenotípicamente, si se desarrollan en ambientes variables. Sin embargo, esta conclusión depende críticamente de la naturaleza de la variabilidad ambiental (Maynard-Smith, 1989).

Incluir la variabilidad espacial y temporal en los estudios ecológicos, para la interpretación y predicción de los patrones observados en la naturaleza, es importante porque esa variabilidad es una característica esencial en la dinámica de poblaciones y comunidades (Sousa, 1984).

Un ejemplo de ambiente variable son las zonas de supra marea en las playas, donde se establecen comunidades vegetales expuestas quizá a la mayor presión ambiental en que una planta puede comenzar a vivir (Hesp, 1991). Esta variación ambiental que se presenta en las playas es de carácter espacio-temporal y se debe principalmente a su situación entre los sistemas terrestre y marino. La dinámica que resulta de la interacción de estos dos grandes sistemas determina, a su vez, la dinámica y permanencia de las comunidades costeras (Martínez *et al.*, 1993). Particularmente, las comunidades de playa están expuestas a una variedad de disturbios como son las inundaciones por agua dulce o salada, la exposición al viento y a la sequía, entre otros. Como consecuencia de estos disturbios se pueden mencionar cambios en las condiciones ambientales, como son el incremento en la salinidad aérea y edáfica, la movilidad del sustrato y cambios en la temperatura.

A continuación se presentará el marco teórico y los antecedentes de esta investigación. Esta primera sección se centra en tres aspectos: Primero se presenta una revisión de elementos teóricos que permiten analizar el valor adaptativo de varios rasgos morfoanatómicos de las plantas. Posteriormente se hace una descripción generalizada de los ambientes de playa, incluyendo información sobre los disturbios más frecuentes en este tipo de hábitat. Finalmente se presenta una breve revisión de trabajos relacionados con el efecto de los disturbios en comunidades de playa, particularmente en la zona de trabajo.

1.2. Rasgos morfoanatómicos y su relación con el ambiente

Muchos autores están de acuerdo en que ciertos rasgos vegetales, relacionados con la optimización del crecimiento y del rendimiento reproductivo (p. ej. el hábito, la succulencia, la esclerofilia, el área foliar, etc.), han sido producto de la evolución por selección natural en respuesta a los factores ambientales en que se desarrollan las plantas que los presentan (Adamson, 1939; Givnish y Vermeij, 1976; Grime, 1979; Sousa, 1984; Orshan, 1986; Mooney *et al.*, 1991). Con base en lo anterior, se espera que la fisonomía de la vegetación, caracterizada en gran parte por la forma de crecimiento de sus plantas dominantes (Whittaker, 1975; Barbour *et al.*, 1980), refleje de manera sintética las condiciones ambientales a que está expuesta (Adamson, 1939; Montalvo *et al.*, 1991).

En la Tabla 1 se presenta una síntesis de la relación entre diferentes condiciones ambientales y los rasgos morfoanatómicos de las plantas. En dicha tabla se expresa como correlación positiva a los casos en que la condición ambiental induce el aumento en la frecuencia o tamaño del rasgo, mientras que la correlación negativa indica que la condición ambiental disminuye la frecuencia o tamaño del rasgo.

Tabla 1. Características de los rasgos morfológicos y anatómicos que se presentan en diferentes condiciones ambientales.

Condición ambiental	Rasgos anatómicos y morfológicos		Referencias*
	Correlación positiva	Correlación negativa	
Estres hidrico	Suculencia, grosor de la cuticula, presencia de tricomas, densidad estomática, compactación de la venación, esclerofilia, longitud de las raíces.	Área foliar, longitud estomática.	2, 5, 7, 8, 9, 13, 15, 16, 19, 23, 28, 30, 33.
Déficit de nutrientes en el suelo	Grosor de la lámina, cutículas y epidermis, suculencia, esclerofilia, longitud de las raíces.	Área foliar, grosor del tallo, longevidad y tamaño de la planta.	2, 3, 5, 6, 12, 18, 19, 23, 24, 26, 27, 28, 29, 30, 35, 36.
Exposición al viento	Grosor del tallo, grosor de la cuticula.	Área foliar, tamaño de la planta, longitud del peciolo.	4, 11, 17, 21, 37.
Exposición a salinidad aérea	Crecimiento horizontal, suculencia, grosor de la cuticula.	Crecimiento vertical.	1, 2, 10, 14, 18, 25.
Exposición a inundaciones	Desarrollo de aerénquima.		20.
Radiación solar intensa	Grosor de la cuticula, densidad estomática.	Área foliar, longitud estomática.	3, 22, 31, 32, 34, 36, 38.

* (1) Oosting, 1945, (2) Shields, 1950, (3) Beadle, 1966, (4) Howard, 1969, (5) Parkhurst y Louks, 1972, (6) Russell, 1973, (7) Mansfield y Jones, 1976, (8) Richter, 1976, (9) Tranquillini, 1976, (10) Barbour y De Jong, 1977, (11) Grace, 1977, (12) Grime, 1979, (13) Sutcliffe, 1979, (14) Barbour *et al.*, 1980, (15) Buckley *et al.*, 1980, (16) Dolph y Dilcher, 1980, (17) Jaffe, 1980, (18) Peace y Macdonald, 1981, (19) Boorman, 1982, (20) Crawford, 1982, (21) Lawton, 1982, (22) Tinoco-Ojanguren y Vázquez-Yanes, 1983, (23) Givnish, 1984, (24) Medina, 1984, (25) Barbour *et al.*, 1985, (26) Castellanos *et al.*, 1989, (27) Körner, 1989, (28) Bongers y Popma, 1990, (29) Medina *et al.*, 1990, (30) Turner y Tan, 1991, (31) Ingrouville, 1992, (32) Popma *et al.*, 1992, (33) Raven *et al.*, 1992, (34) Ashton y Berlyn, 1994, (35) Turner, 1994, (36) Turner *et al.*, 1995, (37) Kappelle, 1996, (38) Velázquez-Rosas, 1997.

A continuación se exponen con más detalle algunas de las principales tendencias que muestran los caracteres determinantes de la forma de crecimiento ante diferentes situaciones ambientales. Se pone especial énfasis en los rasgos elegidos para este trabajo.

Estrés hídrico.

El agua es un elemento muy importante para la sobrevivencia de todos los seres vivos. Las plantas que crecen bajo condiciones de estrés hídrico presentan una serie de características que permiten la optimización en el uso metabólico del agua. Morfológicamente, dichas características son más evidentes en las hojas, aunque también hay modificaciones a nivel de tallos y raíces. El tamaño de las hojas es uno de los principales rasgos que cambian en relación con la disponibilidad del agua. Las plantas tienden a reducir el tamaño de sus hojas conforme aumenta la aridez, aunque existen otros factores ambientales relacionados con la magnitud de este rasgo y que se mencionarán más adelante (Parkhurst y Louks, 1972; Dolph y Dilcher, 1980; Miller, 1983; Givnish, 1984; Bongers y Popma, 1990; Turner y Tan, 1991). Givnish (1984) presenta un modelo que sugiere que el tamaño óptimo de la hoja es aquel que maximiza las diferencias entre los beneficios obtenidos por la fotosíntesis y los costos de transpiración. De acuerdo con este modelo, cuando se dan situaciones de alta transpiración, las plantas necesitan invertir mucha energía en un sistema radicular muy desarrollado para poder mantener un buen estado hídrico en la planta, por lo que, en lugares secos el tener hojas pequeñas ayuda a reducir el costo de producción de raíces.

Otra respuesta de las plantas al estrés hídrico es la succulencia de hojas y tallos (Richter, 1976; Sutcliffe, 1979). Las plantas que crecen bajo condiciones de sequía presentan parénquima en empalizada más desarrollado que el parénquima esponjoso, porque el parénquima en empalizada se alarga verticalmente a expensas de la elongación lateral del parénquima esponjoso (Shields, 1950). Las

principales diferencias entre ambos parénquimas son que en el parénquima empalizada hay mayor superficie y mayor cantidad de cloroplastos que en el parénquima esponjoso (Raven *et al.*, 1992), por lo que la proporción de los diferentes parénquimas nos permite conocer la cantidad de tejido de la planta que está realizando fotosíntesis, así como la orientación de la hoja con respecto a la luz (Parkhurst y Louks, 1972; Bongers y Popma, 1990).

Además de la succulencia del mesófilo, el grosor de las hojas en lugares secos también está dado por el grosor de la epidermis. La epidermis es el tejido más externo de hojas, tallos y raíces. En el caso de la epidermis foliar, sus células secretan una capa de cutícula formada principalmente de celulosa y cutina. Estos materiales son impermeables, por lo que el grosor de la cutícula tiene una función importante en la reducción de la pérdida de agua (Mansfield y Jones, 1976; Tranquillini, 1976; Buckley *et al.*, 1980; Raven *et al.*, 1992).

Entre las estructuras derivadas de la epidermis externa se encuentran los tricomas y el aparato estomático. La presencia de tricomas está relacionada con la reducción en la pérdida de agua (Tranquillini, 1976; Raven *et al.*, 1992) y con la reflectancia de la luz, por lo que su presencia es estimulada en condiciones xéricas (Shields, 1950). El aparato estomático es importante en el control parcial de la transferencia de vapor de agua, CO_2 y O_2 dentro y fuera de la hoja (Parkhurst y Louks, 1972; Bongers y Popma, 1990). En condiciones de sequía aumenta la densidad estomática (Shields, 1950) y hay una disminución en la longitud de las células guardianas, siendo éstas más largas cuando la densidad estomática es menor (Popma *et al.*, 1992). Estas diferencias en la densidad y tamaño de los estomas tienen un fuerte impacto en la fisiología de las hojas y en el desempeño total de la planta. Tanto en las zonas áridas como en las partes altas del dosel de los bosques, los niveles de radiación y las tasas fotosintéticas son en general altos. En estos ambientes, la combinación de una alta densidad estomática con un tamaño pequeño de los estomas optimiza la transpiración, permitiendo tener un cierre de estomas

muy eficiente en situaciones de alta demanda evaporativa, al tiempo que garantiza el abastecimiento de agua y minerales, la baja resistencia en el intercambio de CO₂ y el mantenimiento de una temperatura favorable en la hoja, a través de niveles adecuados de transpiración (Velázquez-Rosas, 1997).

Otras características foliares relacionadas con la exposición de las plantas al estrés hídrico son el tamaño, la densidad y la distribución geométrica de los elementos vasculares. Estos rasgos afectan tanto a la resistencia mecánica de la hoja como a la distribución de agua, minerales, metabolitos, fotosintatos y hormonas dentro de ella (Parkhurst y Louks, 1972; Medina, 1977; Raven *et al.*, 1992). El patrón de venación de hojas expuestas a condiciones de sequía tiende a compactarse en un reticulado denso. Lo anterior es porque la separación de las venas está restringida por la expansión lateral de la epidermis y del parénquima esponjoso (Shields, 1950).

Como se mencionó anteriormente, también las raíces presentan modificaciones morfológicas en respuesta al estrés hídrico. Las plantas que crecen bajo estas condiciones generalmente presentan un sistema radicular extenso y profundo, de tal manera que puedan obtener la mayor cantidad de agua posible. Las células de este tipo de raíces tienen un potencial hídrico excepcionalmente bajo, por lo que son capaces de absorber agua de suelos muy secos (Russell, 1973; Sutcliffe, 1979).

Déficit de nutrientes en el suelo.

La disponibilidad de nutrientes en el sustrato es otro factor ambiental que tiene fuerte influencia sobre los rasgos morfológicos y anatómicos de las plantas. También en este caso las hojas reflejan de manera más evidente las condiciones tróficas a que está expuesta la planta. El tamaño y la forma de las hojas varían dependiendo de la fertilidad del suelo. En general, las hojas son más pequeñas y gruesas conforme decrece la fertilidad del suelo (Beadle, 1966; Parkhurst y Louks, 1972; Givnish, 1984; Bongers y Popma, 1990; Turner y Tan, 1991). De acuerdo con el modelo de costo-beneficio propuesto

por Givnish (1984), las plantas que crecen en suelos pobres en nitrógeno tienen poca producción de Rubisco (ribulosa 1.5-bifosfato, carboxilasa/oxidasa) y, por lo tanto, una tasa fotosintética baja, de tal manera que presentan una tendencia a producir hojas de tamaño pequeño. Sin embargo, este modelo también sugiere la presencia de hojas pequeñas en suelos ricos en nutrientes pero con poca disponibilidad de agua.

En ambientes con suelos pobres en nutrientes se ha encontrado que los espesores de la lámina, de las cutículas y de la epidermis son relativamente grandes, además de que hay una marcada diferenciación entre los componentes del mesófilo (Shields, 1950; Peace y Macdonald, 1981; Medina, 1984; Castellanos *et al.*, 1989; Körner, 1989; Bongers y Popma, 1990; Medina *et al.*, 1990; Turner *et al.*, 1995). En estos ambientes las hojas generalmente son esclerófilas a causa de la poca disponibilidad de nitrógeno y fósforo en el sustrato (Beadle, 1966; Givnish, 1984; Medina, 1984; Turner, 1994).

La disponibilidad de nutrientes en el suelo también puede tener influencia sobre la longevidad y el tamaño de la planta, el grosor del tallo y la longitud de las raíces: en general el crecimiento en las plantas es mayor cuando se desarrollan en suelos ricos (Grime, 1979), mientras que el crecimiento de las raíces se ve estimulado en condiciones oligotróficas (Shields, 1950; Russell, 1973; Boorman, 1982).

Exposición al viento.

En ambientes naturales el viento es el principal factor de perturbación mecánica en las plantas. Como respuesta a esta condición ambiental, las plantas presentan tendencias a engrosar sus troncos y sus ramas, así como a reducir la elongación de las ramas y de la planta en general (Jaffe, 1980; Lawton, 1982). El crecimiento postrado en las plantas muchas veces está relacionado con la exposición al viento (Jaffe, 1980). A nivel de hoja también se dan cambios morfológicos y anatómicos ante este factor. En general, las plantas que crecen expuestas al viento presentan hojas pequeñas con cutículas gruesas y con

peciolos reducidos o ausentes (Grace, 1977; Howard, 1969; Kappelle, 1996).

Exposición a la salinidad aérea.

La salinidad aérea es otro factor que produce importantes cambios morfoanatómicos en las plantas. La aspersión salina se presenta principalmente en zonas costeras, donde su intensidad está correlacionada positivamente con el viento y sus efectos son más evidentes después de las tormentas (Oosting, 1945). En estos ambientes las plantas que crecen con proyección horizontal están menos expuestas a la salinidad aérea que las plantas con proyección vertical (Barbour *et al.*, 1985). Las hojas de estas plantas pueden presentar succulencia y engrosamiento de la cutícula como respuesta a la intensidad de la aspersión salina (Oosting, 1945; Shields, 1950; Barbour y De Jong, 1977; Barbour *et al.*, 1980; Peace y Macdonald, 1981; Barbour *et al.*, 1985).

Exposición a inundaciones.

Un exceso de agua en el suelo genera condiciones anaerobias que pueden dañar considerablemente el crecimiento de las plantas, inhibiendo principalmente su desarrollo radicular. Muchas plantas expuestas a inundaciones desarrollan aerénquima en sus raíces, tejido que tiene la función de transporte de O_2 , así como de difusión de gases tóxicos para las células hacia fuera de los tejidos de la planta (Crawford, 1982).

Radiación solar intensa.

Cuando las plantas crecen en condiciones de altos niveles de radiación, los principales órganos afectados son las hojas, ya que aumenta el nivel de transpiración. Las principales estrategias de las plantas para evitar la pérdida excesiva de agua ante estas situaciones son la reducción del área foliar,

el engrosamiento de la cutícula, el aumento de la densidad estomática y la disminución del tamaño de los estomas (Beadle, 1966; Tinoco-Ojanguren y Vázquez-Yanes, 1983; Ingrouville, 1992; Popma *et al.*, 1992; Ashton y Berlyn, 1994; Turner *et al.*, 1995; Velázquez-Rosas, 1997).

1.3. Caracterización de los ambientes de playa

La playa es la franja de sustrato arenoso que se extiende desde la línea media de mareas hasta la parte más lejana alcanzada por las olas durante las tormentas o, cuando hay presencia de dunas embrionarias, hasta su parte superior (Barbour *et al.*, 1985). En un sistema de dunas costeras, la playa es la zona más expuesta, permanece húmeda temporalmente a lo largo del año, tiene un alto nivel de exposición a la aspersión salina, una gran movilidad del sustrato a causa del viento y de las mareas, alta salinidad edáfica y sustrato con baja capacidad de intercambio iónico, lo que repercute en los bajos contenidos de nitrógeno, fósforo, potasio y materia orgánica (Barbour *et al.*, 1985; Britton y Morton, 1989; Ehrenfeld, 1990).

Las principales causas que determinan la presencia o ausencia de plantas en la playa son el arribo de propágulos, como semillas u otras diásporas, por medio del viento, del agua o de animales, así como los gradientes microambientales en la playa. Estos gradientes juegan un papel importante en el establecimiento de las especies vegetales. Su establecimiento depende de la posibilidad de desarrollo en las condiciones locales como baja disponibilidad de agua, alta temperatura, alta salinidad, altos niveles de pH del suelo, aspersión salina, baja disponibilidad de nutrientes y movilidad del sustrato, que varían dependiendo de la exposición de la playa. A causa de lo anterior, son pocas las especies que pueden establecerse, sobrevivir y reproducirse bajo las condiciones de la playa (Moreno-Casasola, 1986).

Una gran parte de la vegetación que se establece en la playa puede desaparecer a causa de los

disturbios naturales que se presentan en las playas (Barbour *et al.*, 1985). Estos disturbios son frecuentes y se deben principalmente a la influencia del viento y del agua (White, 1979).

Los disturbios son eventos discretos en el tiempo que alteran la estructura de la comunidad desplazando individuos o colonias y dejando espacios abiertos, dando así oportunidad a que se establezcan nuevos individuos o colonias, de la misma o diferente especie, en una localidad donde han cambiado los recursos utilizables, la disponibilidad del sustrato o el ambiente físico (Begon *et al.*, 1990; Krebs, 1994; Sousa, 1984).

Los disturbios son la fuente principal de la heterogeneidad espacial y temporal en la estructura y dinámica de las comunidades naturales; al mismo tiempo, estos eventos son agentes de selección natural en la evolución de historias de vida (White, 1979; Bazzaz, 1983; Sousa, 1984; Huston, 1994). Si realmente ocurre que la fisonomía de la vegetación es una expresión sintética de los efectos del ambiente físico, entonces es importante comparar los rasgos de plantas que crecen expuestas a diferentes regímenes de disturbio con el objetivo de entender la respuesta de las plantas a presiones múltiples (Mooney *et al.*, 1991).

Debido a los disturbios recurrentes en las comunidades vegetales de playa, es de especial interés realizar estudios sobre las principales formas de crecimiento que se manifiestan en dichas comunidades. Lo anterior se puede hacer con el fin de verificar si en estas zonas las presiones ambientales son las causas más importantes que determinan la fisonomía de las comunidades o si existen otros factores, o combinaciones de ellos, que estén implicados.

1.4. Interacción medio ambiente - vegetación en zonas de playa

Para tener un conocimiento completo de la dinámica de poblaciones dentro de hábitats sujetos a disturbios, es necesario conocer primero el régimen de disturbios y de los patrones subsecuentes de

recolonización y sucesión en los parches de vegetación expuestos a disturbios (Sousa, 1984).

Pérez-Maqueo (1995) realizó un estudio sobre el efecto de los disturbios en la dinámica de la vegetación de la playa del Morro de La Mancha en Veracruz, México. En su trabajo puso especial énfasis en los disturbios por movimiento de arena e inundaciones, encontrando una relación entre la distancia al mar, la abundancia y la distribución de la vegetación. Las especies presentaron una zonación debido principalmente a gradientes de movimiento de arena, salinidad en el sustrato y humedad. En esta zonación las inundaciones por agua dulce y agua salada fueron factores importantes en la distribución de la vegetación. Los resultados de su trabajo le permitieron concluir que la variación temporal de la playa genera cambios importantes en la composición y distribución de especies. Estos cambios pueden ser entendidos en función de las tolerancias de cada especie y, por lo tanto, sugiere la realización de estudios que permitan conocer y establecer los patrones de tolerancia de las especies ante diversos factores físicos.

De acuerdo con el marco teórico presentado en este trabajo, la tolerancia de cada especie a las condiciones ambientales está estrechamente relacionada con su composición de rasgos morfoanatómicos. En zonas costeras Oosting (1945) y Oosting y Billings (1942) encontraron que la forma de crecimiento, sucesión y zonación de la vegetación en dunas, están más o menos controladas por la tolerancia de las especies a la aspersion salina.

Barbour *et al.* (1985) mencionan varios trabajos pioneros que interpretan los rasgos anatómicos y morfológicos de plantas de playas y dunas como adaptaciones a hábitats xéricos. Ellos mismos describen a las plantas de dunas y playas como típicas heliófitas, es decir, son gruesas, tienen una cutícula bien desarrollada, altos índices estomáticos, parénquima en empalizada isolateral, multiseriado y compacto; la superficie puede ser pubescente, glabra o glauca; y generalmente son anfiestomáticas. A pesar de la presencia de estas características, consideran que hay escasez de datos experimentales

concernientes a las respuestas fisiológicas de las plantas a los ambientes de dunas costeras.

Posteriormente, Barbour *et al.* (1987) realizaron estudios sobre rasgos anatómicos y morfológicos de hojas de plantas representativas de las playas del norte del Golfo de México. En su trabajo se propusieron correlacionar patrones morfológicos con factores ambientales para poder sugerir límites de tolerancia de especies representativas y definir el significado adaptativo de formas de crecimiento particulares. Entre sus resultados encontraron que, aparentemente, varios rasgos están poco relacionados con los principales factores ambientales en que se presentan y proponen una reexaminación del supuesto valor adaptativo de los mismos. Esta controversia es interesante y enfatiza la necesidad de realizar más estudios experimentales en los que analice la relación entre las presiones ambientales en las zonas de playa y los rasgos característicos de las plantas que ahí se establecen.

1.5. Hipótesis y objetivos

Considerando que, a lo largo de la playa de La Mancha, las comunidades de plantas pioneras se ubican en sitios con diferentes características de exposición a disturbios por viento e inundaciones, se estableció la hipótesis de que los patrones de rasgos morfológicos y anatómicos estarían dados por la respuesta de las plantas a los diferentes tipos de disturbios a que están expuestas. Particularmente se esperaba que en los sitios expuestos al viento como principal factor de disturbio, el patrón morfológico y anatómico de estos sitios estuviera mejor representado por plantas pequeñas con tallos gruesos, hojas y peciolo pequeños y cutículas gruesas, con respecto a los sitios protegidos del viento. En los sitios inundables, tanto por agua dulce como salada, se esperaba encontrar un patrón representado por plantas con raíces someras, altos porcentajes de aerénquima y altos índices estomáticos. Finalmente, en los sitios altos de la playa, libres de inundaciones, se esperaba que el patrón morfológico y anatómico estuviera representado principalmente por plantas con raíces profundas, hojas pequeñas, gruesas y esclerófilas con

densidades estomáticas altas y estomas pequeños.

Para llevar a cabo la valoración de la hipótesis se definió el objetivo general de determinar si la distribución de rasgos morfológicos y anatómicos en comunidades vegetales de playa está en función del régimen de disturbios que ahí se presentan. Los objetivos particulares fueron los siguientes:

1.- Comparar comunidades expuestas a diferentes regímenes de disturbios con base en la composición de rasgos morfoanatómicos que presenten.

2.- Relacionar los rasgos morfoanatómicos en cada comunidad con el(los) principal(es) disturbio(s) a que está expuesta.

3.- Determinar la complementación que se podría dar al combinar el uso de la composición de rasgos morfológicos con la composición florística como herramientas para la descripción de comunidades vegetales.

CAPÍTULO 2

MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Descripción de la zona de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en la playa del Morro de la Mancha, ubicada dentro de las instalaciones del "Centro de Investigaciones Costeras La Mancha" (CICOLMA, Instituto de Ecología, A.C.), en la parte central del estado de Veracruz, sobre el Golfo de México (19° 36' N, 96° 22' 40" W). El clima presente corresponde al tipo AW₂, es decir, cálido subhúmedo con lluvias en verano y un cociente P/T mayor de 55.3 (García, 1970). La precipitación media anual varía entre los 1200 y 1500 mm. La temperatura máxima promedio es de 34°C, la mínima promedio es de 16°C, y la media anual oscila entre los 22 y 26°C (Gómez-Pompa *et al.*, 1972).

De acuerdo con las condiciones climáticas de la zona, el año se puede dividir en tres estaciones: secas, lluvias y nortes. La época de secas se presenta durante los meses de marzo a mayo: en estos meses hay altas temperaturas (24°C en promedio), alta velocidad del viento (6.1 m/s en promedio) y un promedio mensual en la precipitación de 6 mm. Durante la época de lluvias (de junio a octubre) la temperatura es muy alta (26.8°C en promedio), la velocidad del viento es mínima (3.8 m/s en promedio) y se alcanzan los máximos niveles de precipitación (200 a 400 mm en promedio mensual). La época de nortes (de noviembre a febrero) está caracterizada por temperaturas relativamente bajas (20°C en promedio), velocidad del viento máxima (7 m/s en promedio) y precipitación de 24 mm en promedio mensual (Castillo y Carabias, 1982).

Los nortes se originan a partir de las masas de aire frío provenientes del sur de Canadá y norte de Estados Unidos durante el invierno. Estas masas de aire se calientan al pasar por encima de las aguas cálidas del Golfo de México, recogiendo humedad y manifestándose en el continente en forma de

vientos que soplan en dirección noroeste - sureste con velocidades de 5.5 a 10.8 m/s (Gómez-Pompa *et al.*, 1972; Moreno-Casasola, 1982), aunque durante estos eventos también se han registrado velocidades mayores de 33 m/s (Martínez, com. pers.). Durante los nortes también se presentan lluvias si el aire húmedo precipita en las laderas montañosas y planicies orientadas hacia el norte (Gómez-Pompa *et al.*, 1972).

Otro fenómeno climático que afecta la zona de estudio son los ciclones tropicales, los cuales son más frecuentes en septiembre, manifestándose con fuertes lluvias. El origen de los ciclones tropicales es debido a perturbaciones atmosféricas, llamadas "ondas del este", que viajan junto con los vientos alisios del Hemisferio norte en forma de ondulaciones. En el Golfo de México las ondas del este pueden intensificarse y convertirse en ciclones tropicales (Gómez-Pompa *et al.*, 1972).

Con respecto a la topografía del noroeste de la playa del sitio de estudio, ésta se caracteriza por la presencia de un promontorio basáltico formado por dunas fósiles conocido como la Punta del Morro. Pérez-Maqueo (1995) encontró que esta formación rocosa actúa como una barrera al paso del viento, por lo que influye de manera importante en las condiciones ambientales presentes a lo largo de la playa al reducir los niveles de movimiento de arena. La función del Morro como barrera es más evidente durante la época de nortes.

De acuerdo con las condiciones descritas anteriormente, Pérez-Maqueo (1995) dividió esta playa en dos zonas:

1) La zona cercana al Morro (aproximadamente a 50 m al sur): esta zona está protegida de los vientos, pero es muy angosta (la playa mide entre 30 y 50 m de ancho), por lo que con frecuencia se ve expuesta a disturbios por agua de mar a causa del oleaje, mareas altas o tormentas.

2) La zona alejada del Morro (aproximadamente a 300 metros de la primera en dirección sur): esta zona está expuesta a vientos y mide entre 50 y 80 metros de ancho, por lo que no son frecuentes los

disturbios por agua de mar. Sin embargo, en la parte posterior de la playa existen hondonadas que se llegan a inundar con agua dulce durante las lluvias o con agua de mar durante las tormentas. Así, la podemos dividir en dos subzonas de acuerdo a la presencia o ausencia de inundaciones.

2.2. Selección de los sitios de muestreo

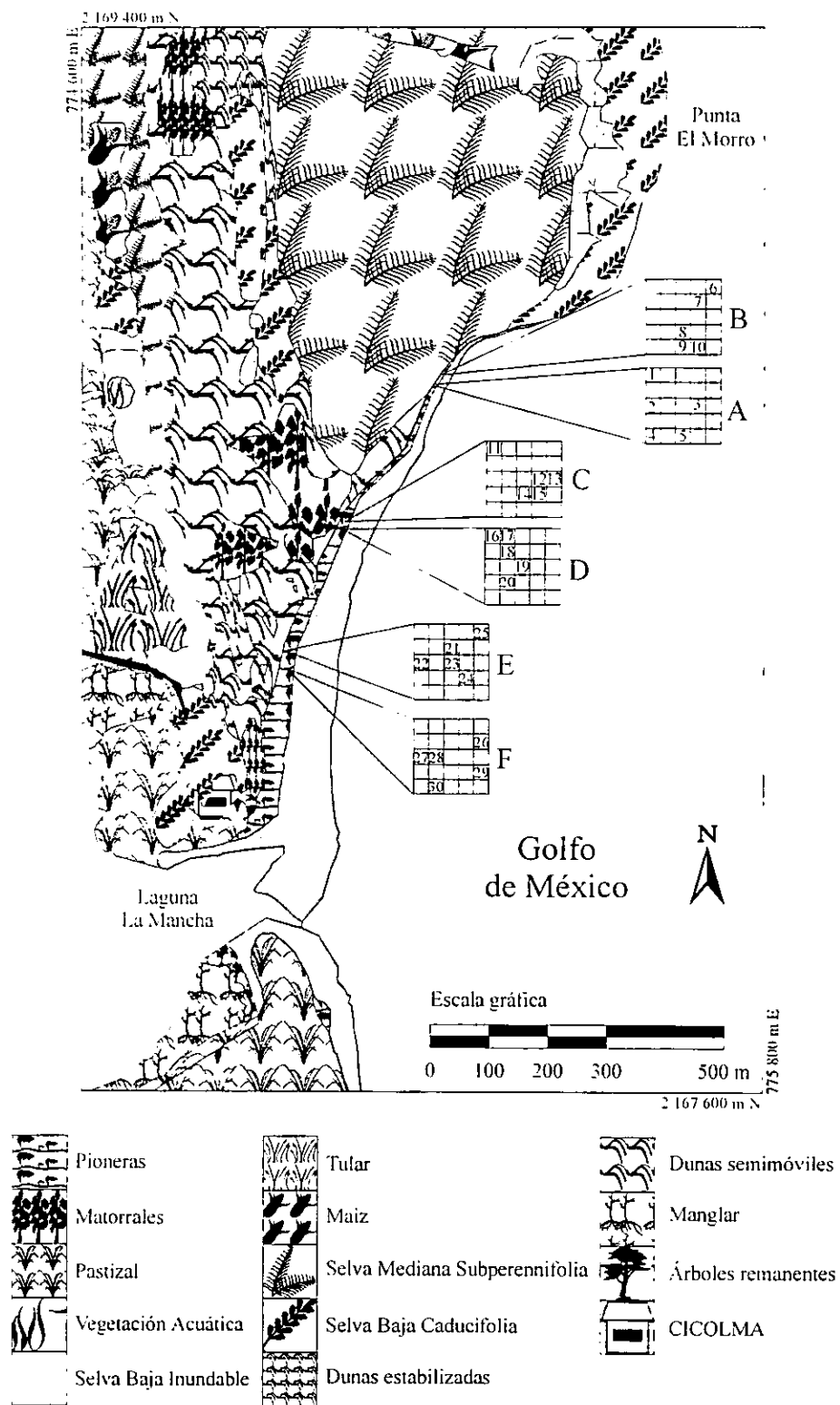
Los sitios donde se realizaron los muestreos estuvieron ubicados en las dos zonas descritas en el apartado anterior. Dentro de la zona cercana al Morro se definieron dos sitios (A y B), mientras que en la zona alejada del Morro se definieron los sitios C, D, E y F. Cada sitio de muestreo fue un cuadro de 5 x 5 m. dividido en 25 subcuadros de 1 m². como se detalla en la siguiente sección. Los sitios C y D se ubicaron en terrenos elevados de la playa, protegidos de inundaciones, mientras que los sitios E y F se ubicaron en hondonadas expuestas a inundaciones por agua dulce durante la época de lluvias y a inundaciones por agua salada a causa de tormentas y marejadas. Las inundaciones con agua salada en los sitios E y F ocurren con menor frecuencia que en los sitios A y B. En la Tabla 2 se presentan las características generales de los seis sitios de muestreo, mientras que su localización espacial se presenta en la Figura 1. La Figura 2 presenta un modelo de la posición topográfica de los seis sitios en la playa.

Tabla 2. Caracterización de los seis sitios de muestreo en la playa de El Morro de La Mancha.

Zona	Sitio	Distancia al mar (m)*	Distancia al Morro (m)*	Exposición a nortes	Inundación por agua salada	Inundación por agua dulce
1	A	2.6	10	ausente	presente	ausente
1	B	3.0	1	ausente	presente	ausente
2	C	18.4	310	presente	ausente	ausente
2	D	20.9	390	presente	ausente	ausente
2	E	53.6	420	presente	ocasional	presente
2	F	51.3	500	presente	ocasional	presente

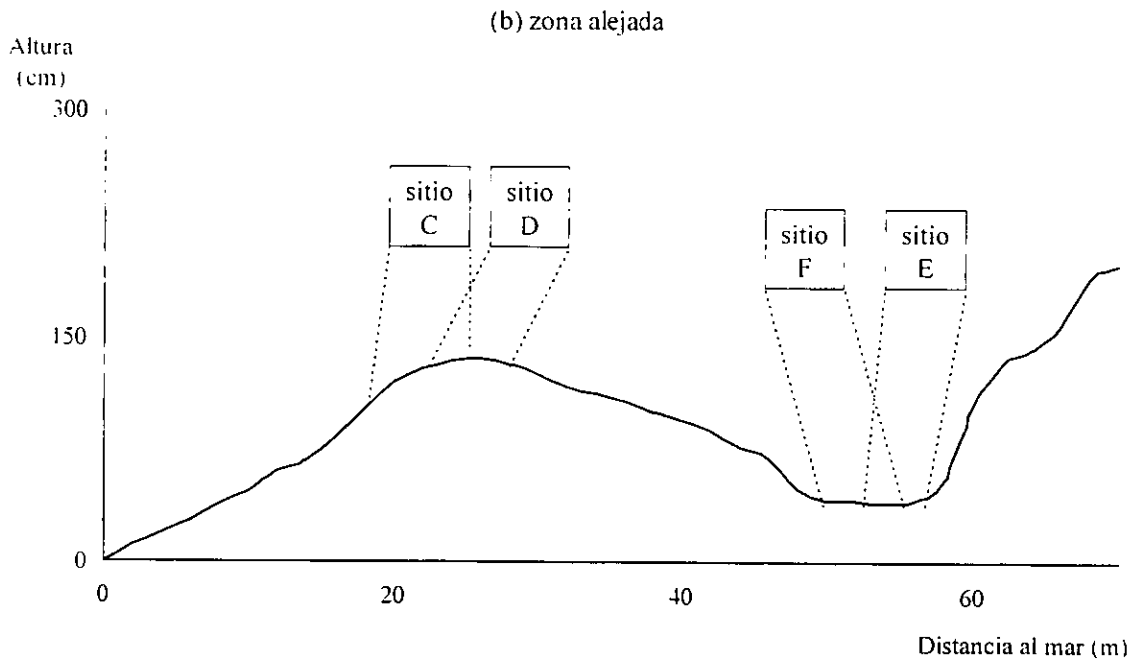
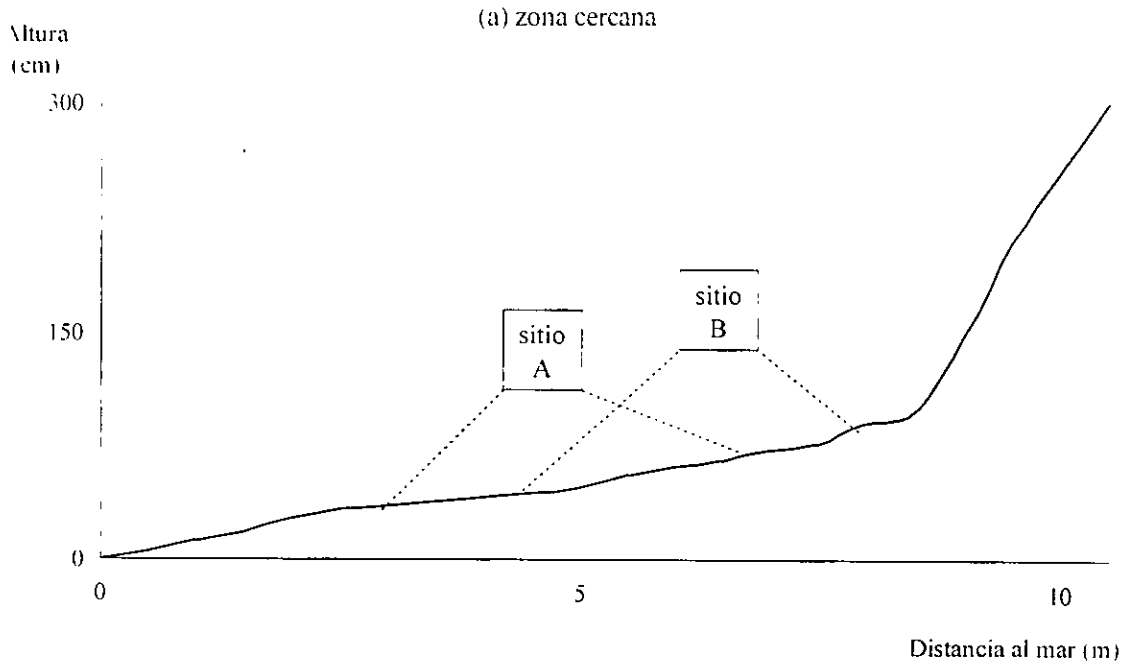
* La distancia al mar se midió a partir de la línea a donde llegaba el agua de mar durante el muestreo; mientras que la distancia al Morro se midió a partir de donde comenzaba el promontorio basáltico sobre la playa.

Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo en la playa de El Morro de La Mancha. Los números arábigos indican las unidades de muestreo como se indica en la sección 2.3.



Con base en la fotointerpretación realizada sobre la fotografía aérea de 1994 (original 1:37 500 ampliada 4x)

Figura 2. Modelo de la ubicación topográfica de los sitios en la playa del Morro de La Mancha. El número 0 en el eje horizontal indica la línea de mareas durante el muestreo.



2.3. Método de muestreo de la vegetación

Se decidió hacer un sólo muestreo bajo la suposición de que los disturbios que toman lugar en cada sitio son recurrentes y, por lo tanto, los individuos que crecen en cada uno de los sitios presentan características que les permiten resistir o evitar dichos eventos de disturbio. Sin embargo, no se puede descartar la idea de que la importancia de cada rasgo en cada sitio cambie antes, durante, y después de cada suceso de disturbio. El muestreo se realizó en mayo de 1997, ya que de acuerdo con los resultados de Pérez-Maqueo (1995), durante este mes disminuye la frecuencia de vientos y de movimiento de arena y, por lo tanto, las comunidades vegetales se encuentran en etapa de recolonización.

Cada sitio de muestreo estuvo definido por un cuadro de 5 m x 5 m dividido en 25 subcuadros de 1 m². Se consideró que esta área era suficiente para hacer estimaciones de cobertura debido a la naturaleza herbáceo-arbustiva de las especies de playa. De los 25 subcuadros de 1 m² se escogieron cinco, cuyas coordenadas se obtuvieron mediante una tabla de números al azar. Los cinco subcuadros elegidos dentro de cada sitio fueron las unidades de muestreo (Figura 1), y en cada una de ellas se realizó la estimación del porcentaje de cobertura para cada especie presente. La estimación de cobertura se realizó utilizando un cuadro de aluminio de 1 m² dividido con hilo de plástico en cien cuadros de 10 cm x 10 cm; con esto se pudo tener resolución del 1% de cobertura vegetal en cada subcuadro.

Se decidió no hacer un muestreo de vegetación más amplio en el tiempo porque el trabajo de Pérez-Maqueo (1995) incluyó precisamente la dinámica de la vegetación a lo largo de un año y es una referencia básica para el conocimiento del comportamiento y dinámica temporal de las comunidades de pioneras de esta playa.

2.4. Especies trabajadas

En el trabajo de Moreno-Casasola *et al.* (1982) se describe la estructura y composición florística de el

sistema de dunas de El Morro de La Mancha, incluyendo la zona de pioneras de la playa. Este último tipo de vegetación es descrito de manera detallada por Pérez-Maqueo (1995). En general, de la playa hacia el interior del sistema de dunas, las especies más importantes son *Canavalia rosea*, *Ipomoea pes-caprae*, *Ipomoea imperatii*, *Sesuvium portulacastrum*, *Croton punctatus*, *Palafoxia lindeni*, *Cyperus articulatus*, *Arundo donax*, *Macropitillium atropurpureum*, *Metastelma pringlei* y *Pectis saturejaoides*. Las formas de crecimiento predominantes son rastreras y arbustos bajos, así como algunas herbáceas pequeñas. En las descripciones de la vegetación abundan las de tipo herbácea baja, de abierta a cerrada y arbustiva baja y abierta (Moreno-Casasola *et al.*, 1982). A continuación se hace una breve descripción de las especies encontradas en el presente trabajo:

Andropogon glomeratus (Walter) B.S.P.: Gramínea de crecimiento amacollado y de tamaño regular (de 50 a 100 cm). Tiene una amplia distribución desde el suroeste de Estados Unidos hasta todo el trópico americano. Es frecuente en zonas húmedas como marismas, pantanos, hondonadas inundables y en las orillas de ríos y arroyos (Correll y Correl, 1972). En la zona de La Mancha su floración se reporta para los meses de lluvias (Castillo-Arguero, 1987.).

Bidens pilosa L.: Hierba anual, erguida, perteneciente a la familia Compositae. Es una especie pantropical que tiene una distribución continua desde California hasta Centroamérica, así como en el Golfo de México (Nash, 1976). En la Mancha, esta especie es frecuente en el interior del sistema de dunas, principalmente en zonas bajas como hondonadas húmedas o inundables, así como en matorrales (Moreno-Casasola *et al.*, 1982). La floración y fructificación de esta especie se dan principalmente en épocas de lluvias y secas (Castillo-Arguero, 1987).

Canavalia rosea (Sw.) DC.: Hierba de hábito postrado perteneciente a la familia Leguminosae: se caracteriza porque sus peciolos son casi tan largos como los foliolos. Es una especie pantropical que se distribuye a lo largo de las costas del Golfo de México y el Caribe. Es característica en las

comunidades pioneras de playa, aunque también es frecuente en los primeros brazos de dunas y hondonadas del sistema (Martínez-Romero, 1992). La época de mayor crecimiento es durante las lluvias, mientras que durante las secas pierde la mayoría de las hojas (Castillo *et al.*, 1991). Su floración y fructificación se presentan a lo largo de todo el año, disminuyendo su frecuencia durante la época de nortes (Castillo-Arguero, 1987).

Ipomoea imperatii (Vahl) Griseb.: Herbácea de crecimiento postrado perteneciente a la familia Convolvulaceae. Es una especie pantropical que se distribuye a todo lo largo del Golfo de México, en la costa sudeste de Estados Unidos (Moreno-Casasola, 1985), en Centroamérica y Sudamérica (Standley y Williams, 1970). Crece cerca de la línea de mareas y llega a penetrar los cordones de dunas más cercanos a la playa. Su floración y fructificación se presenta a lo largo de todo el año, aunque son más frecuentes durante los meses de lluvias (Castillo-Arguero, 1987).

Ipomoea pes-caprae (L.) R. Br.: Hierba perenne de crecimiento postrado perteneciente a la familia Convolvulaceae. Es una especie pantropical que se encuentra en los cinco continentes y en la mayoría de las islas tropicales (Devall *et al.*, 1990). En México se distribuye a lo largo de todo el Golfo de México y del Caribe (Moreno-Casasola, 1985). Es la especie pionera más cercana a la línea de mareas y crece a todo lo ancho de la playa llegando al primer cordón de dunas. Sus ramificaciones llegan a medir 30 metros de longitud, muchas veces alcanzando la línea de mareas durante la época de lluvias (Martínez-Romero, 1992). Su floración y fructificación se presentan a lo largo de todo el año, siendo más abundantes durante las lluvias, nortes y principio de secas (Castillo y Carabias, 1982).

Palafoxia lindenii A. Gray: Pertenece a la familia Compositae y es una herbácea endémica de la costa de Veracruz y Tabasco (Turner y Morris, 1976; Moreno-Casasola, 1985). Se encuentra en la zona de pioneras más alejada de la línea de mareas, siendo más frecuente en las playas de la región central del estado de Veracruz. Cuando se introduce en los sistemas de dunas, se puede encontrar en las

pendientes, sobre todo de sotavento, o bien en los brazos y en las cimas (Valverde, 1988). Su floración y fructificación se presentan a lo largo de todo el año (Castillo-Arguero, 1987).

Randia laetevirens Standley: Arbusto espinoso de la familia Rubiaceae. En el sistema de dunas de La Mancha se encuentra como especie característica de los matorrales, formando vegetaciones de tipo arbustivas cerradas (Moreno-Casasola *et al.*, 1982). Es una especie perennifolia: su floración y fructificación se presentan a lo largo de todo el año, siendo menos frecuentes en la época de lluvias (Castillo-Arguero, 1987).

Sesuvium portulacastrum L.: Planta herbácea perteneciente a la familia Aizoaceae. Es una especie pantropical de crecimiento postrado y estolonífero. Se distribuye a lo largo de toda la costa mexicana del Golfo así como de las playas del Pacífico y del Caribe. También hay reportes de su presencia en las costas del sur de Estados Unidos (Moreno-Casasola, 1985), en Centroamérica y Sudamérica (Standley y Steyermark, 1949). Se encuentra únicamente en zonas de playa en donde es muy abundante, aunque también se reporta su presencia en otros ambientes salinos como las marismas (Moreno-Casasola y Espejel, 1986). Crece a pocos metros de la línea de mareas sin llegar a introducirse a el interior de los sistemas de dunas. En la zona de estudio florece y fructifica en una sola fase anual durante la época de lluvias, aproximadamente de junio a septiembre (Valverde, 1988).

Sporobolus virginicus (L.) Kunth: Gramínea de talla pequeña (aproximadamente 30 cm), con crecimiento abundante y por estolones. Es pantropical y cosmopolita ya que se distribuye a lo largo de toda la costa del Golfo de México y del Pacífico mexicano y también se reporta para otras regiones tropicales de América, África y Australia (Swallen, 1955) y para la costa sudeste de Estados Unidos (Moreno-Casasola, 1985). Es una especie característica de las pioneras de playa, que crece de manera abundante en playas con alto contenido de humedad en el suelo (Valverde, 1988). También se ha encontrado en el interior de los sistemas de dunas, por ejemplo en hondonadas húmedas o inundables

(Moreno-Casasola y Espejel, 1986). Su fructificación se reporta para la época de lluvias, principalmente durante los meses de agosto y septiembre (Valverde, 1988).

Otras especies frecuentes de la playa del Morro de La Mancha pero que no se presentaron en los subcuadros muestreados son:

Arundo donax L.: Gramínea de tamaño grande (de 2 a 5 m de alto) y hojas largas con 5 a 7 cm de ancho. Crece en zonas riparias y de playa de todo el mundo. En la playa de La Mancha se ubica alejada de la línea de mareas, generalmente sobre el primer cordón de dunas. Presenta dispersión acuática por medio de grandes rizomas. Florece todo el año, presentando picos en época de secas y lluvias (Castillo-Arguero, 1987).

Croton punctatus Jacq.: Es una especie subarborescente perteneciente a la familia Euphorbiaceae. Se distribuye a lo largo de toda la costa del Golfo de México incluyendo la costa norte hasta Florida y la costa sureste de Estados Unidos (Moreno-Casasola, 1985). Hacia el sur se le encuentra en toda Centroamérica y en la parte norte de Sudamérica (Standley y Steyermark, 1949). Es una especie abundante de zonas de playa y puede llegar a penetrar a los primeros cordones de dunas a varias decenas de metros de la línea de mareas. En el interior de los sistemas de dunas puede encontrarse en las pendientes de barlovento y sotavento (Valverde, 1988). Florece y fructifica a lo largo de todo el año, presentando picos irregulares de fructificación (Castillo-Arguero, 1987).

Cyperus articulatus L.: Cyperacea pantropical de tamaño mediano (de 50 a 100 cm de alto) y con hojas reducidas a vainas. Crece en zonas inundables como marismas y hondonadas de dunas. Se distribuye en zonas tropicales del viejo mundo, en las Indias occidentales y, en América, del sur de Estados Unidos hasta Paraguay (Standley y Steyermark, 1949). En la Mancha florece durante todo el año presentando picos irregulares (Castillo-Arguero, 1987).

Solidago sempervirens L.: Especie perteneciente a la familia Compositae. Es una herbácea de

tamaño mediano (0.4 a 2 m), perenne, succulenta y de raíz fibrosa. Crece en marismas y playas del este de Estados Unidos hasta Bermudas. Es una especie nueva en la playa del Morro de La Mancha: se registra su arribo a partir de 1993 (Martínez, com. pers.)

2.5. Elección de los rasgos morfológicos a analizar

El criterio para la elección de los rasgos tomados en cuenta en este estudio se basó en la predominancia de hábitos herbáceo-arbustivos en las especies pioneras de playa, así como en la consideración de que nos dan información sobre los regímenes ambientales en que se desarrolla la planta que los presenta. El listado de estos rasgos se puede ver en la Tabla 3.

Los rasgos se dividieron en macroscópicos, morfométricos foliares y anatómicos. Se puede notar una tendencia a prestar mayor atención a los rasgos de las hojas, lo cual fue debido a la consideración de que son órganos muy importantes tanto para la realización de la fotosíntesis como para la transpiración, además de que son los más fáciles de obtener en las especies trabajadas y presentan una gran cantidad de características medibles. A continuación se hace una descripción detallada sobre la obtención de cada rasgo.

2.5.1. Rasgos macroscópicos

La presencia/ausencia o medición de cada uno de los rasgos de este grupo se realizó directamente en el campo.

De cada uno de los individuos presentes en cada subcuadro se determinó si los tallos eran multicaules (si el tallo se ramificaba desde la base o si era un pasto con tipo de crecimiento en macollo) o unicaules (si la ramificación del tallo no se presentaba desde la base o si eran pastos con crecimiento solitario).

Tabla 3. Rasgos morfológicos y anatómicos considerados para la caracterización de cada sitio de muestreo en la playa de El Morro de La Mancha.

1. Características macroscópicas	2h) Índice de la forma foliar	3. Características anatómicas
1a) Tipo de tallo - unicaule - multicaule	2i) Ángulo basal de la hoja	3a) Espesor de la lámina
1b) Altura máxima de la planta	2j) Peso seco de la hoja	3b) Espesor de la cutícula adaxial
1c) Longitud de la rama más larga	2k) Peso seco de la lámina	3c) Espesor de la cutícula abaxial
1d) Diámetro de la base del tallo	2l) Peso seco del peciolo	3d) Espesor de la epidermis adaxial
1e) Distribución de la raíz - vertical - horizontal - vertical-horizontal	2m) Proporción del peso del peciolo	3e) Espesor de la epidermis abaxial
1f) Profundidad de la raíz	2n) Contenido específico de agua en la hoja	3f) Espesor del parénquima en empalizada
2. Características morfométricas foliares	2o) Número de venas por hoja	3g) Número de capas celulares del parénquima en empalizada
2a) Área foliar promedio	2p) Densidad estomática del haz	3h) Espesor del parénquima esponjoso
2b) Peso húmedo de la hoja	2q) Densidad estomática del envés	3i) Proporción del parénquima esponjoso/parénquima en empalizada
2c) Peso específico de la hoja	2r) Longitud estomática en el haz	3j) Porcentaje de aerénquima en raíces
2d) Largo de la lámina	2s) Longitud estomática en el envés	
2e) Ancho de la lámina	2t) Índice estomático del haz	
2f) Longitud del peciolo	2u) Índice estomático del envés	
2g) Proporción de la longitud del peciolo		

La altura del tallo se consiguió midiendo la distancia entre el suelo y el extremo superior de cada individuo (altura máxima del individuo); mientras que la longitud de la rama más larga se obtuvo midiendo la distancia desde la base hasta el extremo lateral más lejano. Todas las mediciones anteriores se efectuaron con cinta métrica; mientras que el diámetro de la base del tallo se midió con vernier.

procurando no presionar el tallo para evitar mediciones inferiores a las reales.

Con el objeto de obtener los datos de las estructuras subterráneas se cosechó cada planta presente en el muestreo. Lo anterior se realizó escarbando cuidadosamente con pala de jardinero hasta obtener el cuerpo principal de la raíz. Una vez hecho lo anterior, se determinó si la principal distribución de la raíz era vertical (p. ej., una raíz principal), vertical-horizontal (p. ej., raíces fibrosas) u horizontal (p. ej. raíces laterales derivadas de estolones). Así mismo, se midió con cinta métrica la distancia entre la base del tallo y el extremo opuesto de la raíz para estimar la profundidad.

2.5.2. Rasgos morfométricos foliares

Por cada especie presente en cada unidad de muestreo se obtuvieron 10 hojas maduras y sin daños por herbívoros, patógenos y/o mecánicos. Las hojas se cortaron con tijeras de jardinero desde la unión del peciolo al tallo (en el caso de las gramíneas se cortó la hoja desde la lígula y se consideró como ausencia de peciolo). En la única especie con hojas compuestas (*Canavalia rosea*) el foliolo se consideró como la unidad fotosintética funcional.

Una vez cortadas las hojas, se colocaron entre hojas de papel periódico humedecido con agua y se guardaron en bolsas de polietileno para ser transportadas al laboratorio.

La estimación del área foliar se hizo por medio de un medidor de área foliar (LI-COR mod. 3100) previamente calibrado con discos de acero de 10 y 50 cm² para obtener una resolución de 0.01 cm².

Posteriormente se obtuvo el peso húmedo de cada hoja en una balanza analítica (Mettler H30) y después se procedió a medir con regla las longitudes del largo y del ancho de la lámina en cada hoja, así como del largo del peciolo.

El índice de forma foliar fue el resultado del cociente largo de la lámina/ancho de la lámina en

cada hoja.

El ángulo basal se obtuvo midiendo con un transportador el ángulo formado entre la vena central de la hoja y la base inferior de la lámina.

Después de haber realizado las mediciones anteriores, las hojas fueron prensadas y secadas en estufa a 60°C durante un periodo que fue desde un día (para gramíneas) hasta ocho días (para *Sesuvium portulacastrum*). Las hojas secas se volvieron a pesar en balanza analítica y posteriormente a cada hoja se le cortó el peciolo para obtener por separado el peso seco de la lámina y del peciolo.

El peso específico de la hoja se calculó dividiendo el peso seco de cada hoja entre su área foliar y el resultado se extrapoló para obtener su valor en gramos/metro cuadrado (g/m^2).

El valor del contenido específico de agua se obtuvo realizando el siguiente cálculo para cada hoja: $(\text{peso húmedo de la hoja} - \text{peso seco})/\text{área foliar}$, y el resultado se presentó en (g/cm^2).

La proporción del peso del peciolo se obtuvo por medio del cociente peso seco del peciolo/peso seco de la hoja; mientras que la proporción del largo del peciolo fue el resultado del cociente longitud del peciolo/longitud del largo de la lámina.

En un microscopio estereoscópico Carl Zeiss se contó el número de venas en cada hoja, incluyendo la vena central y las venas secundarias.

Para la obtención de los valores correspondientes a densidad estomática, longitud estomática e índice estomático, se tomaron impresiones cuticulares del haz y del envés de cada hoja con silicón fluido comercial (EXACTODEN). En cada impresión se distribuyó uniformemente una película de barniz de uñas transparente y se dejó secar. Una vez seco el barniz, se desprendió del molde de silicón y se colocó en un portaobjetos con una gota de agua para ser examinado en microscopio óptico (Carl Zeiss) usando el objetivo de 40x, el cual estuvo calibrado con reglilla micrométrica (Leica). De cada preparación se eligió al azar un campo y se contó el número de estomas. La densidad se calculó por milímetro cuadrado

(No. de estomas/mm²). En el mismo campo se midió la longitud de un aparato estomático por medio de un ocular con reglilla micrométrica. Con el fin de obtener el valor del índice estomático (estomas/mm), se calculó el valor de la longitud estomática en milímetros para multiplicarlo por la densidad.

2.5.3. Rasgos anatómicos

Con los mismos criterios utilizados para la obtención del material foliar para los rasgos morfométricos, se colectaron tres hojas por especie por unidad de muestreo. También se cortaron tres segmentos de raíces por especie en cada subcuadro. Los segmentos fueron de aproximadamente 0.5 cm de largo y se colectaron a una profundidad no mayor de 10 cm. Tanto las hojas como las raíces se fijaron en FAA (formaldehído 5%, alcohol etílico 70%, ácido acético 5%) para ser transportadas al laboratorio.

En el laboratorio se cortaron cuadros de 0.5 cm x 0.5 cm de la zona central de las hojas fijadas. Los cortes de las hojas y de las raíces se lavaron en agua durante 1 h y después se colocaron en una solución de polietilenglicol : agua (90:10). Los segmentos se mantuvieron dentro de la solución de polietilenglicol (PEG) durante 24 h en estufa (Imperial V mod. 371M) a 55°C. Posteriormente se realizó la inclusión de cada segmento en PEG absoluto. Con un microtomo rotatorio (Leica 800) se obtuvieron cortes transversales de 10 µm de espesor para hojas y de 20 µm de espesor para raíces. Los cortes se colocaron sobre portaobjetos previamente cubiertos con una película de adhesivo de Haupt's. sobre los cortes se añadieron algunas gotas de agua para disolver el PEG. Se eliminó el exceso de agua procurando mantener los cortes adheridos al portaobjetos con un pincel fino. Los portaobjetos con los cortes se colocaron en estufa a 55°C durante una hora para eliminar el resto de agua y asegurar la adhesión de los cortes a la superficie de los portaobjetos.

A los cortes de hojas se les realizó una tinción diferencial con safranina y verde rápido de

acuerdo con la técnica de Berlyn y Miksche (1976). Los cortes se mantuvieron en safranina acuosa por espacio de una a tres horas. Con agua corriente se eliminó el exceso de safranina y se procedió a realizar la deshidratación usando una serie de soluciones de alcohol etílico en las siguientes concentraciones: 30, 50, 70 y 95%, dejándolos durante un minuto en cada una. Posteriormente los cortes se mantuvieron en verde rápido disuelto en alcohol al 95% por espacio de cinco a treinta segundos para proceder a deshidratar, primero con alcohol etílico absoluto (tres series de un minuto cada una) y después con xilol absoluto (tres series de un minuto cada una). Después de la última exposición al xileno los cortes fueron montados con bálsamo de Canadá.

En el caso de los cortes de raíz, la tinción se realizó con safranina y azul de toluidina para poder diferenciar claramente los tejidos con lignina de las paredes celulares de celulosa y el citoplasma de las células (Johansen, 1953). En este caso los cortes se mantuvieron en safranina acuosa por espacio de quince minutos, después se decantó el exceso de safranina y se lavó con agua corriente para proceder a teñir con azul de toluidina por espacio de treinta minutos. Se decantó el exceso de azul y se deshidrató con soluciones sucesivas de alcohol etílico en concentraciones de 30, 50, 70 y 96% (un minuto en cada una) y posteriormente con soluciones de xilol : alcohol en proporciones de 1:2, 2:1 y 1:1, terminando con xilol absoluto, dejando los cortes un minuto en cada solución. Una vez terminada la deshidratación los cortes fueron montados con bálsamo de Canadá.

Los cortes de las hojas fueron examinados en microscopio óptico con el objetivo de 40x y ahí se tomaron las medidas de los espesores de la lámina foliar, la epidermis adaxial y abaxial, las cutículas adaxial y abaxial, y los parénquimas en empalizada y esponjoso, utilizando un micrómetro ROSSBACH. También se contó el número de capas celulares del parénquima en empalizada y se calculó el cociente del espesor del parénquima esponjoso/espesor del parénquima en empalizada para obtener el valor de la proporción de los parénquimas. En el caso de las gramíneas no se realizaron estas últimas mediciones

debido a que el mesófilo no está diferenciado en empalizada y esponjoso.

Los cortes de las raíces se examinaron en los campos de 10x y 40x, dependiendo del diámetro del corte, y se calculó el porcentaje del aerénquima presente. Para realizar lo anterior, se midió el diámetro total del corte de la raíz, el diámetro del aerénquima y el diámetro de la médula, posteriormente se hizo la estimación del área de cada circunferencia para poder calcular el porcentaje correspondiente al área del aerénquima.

2.6. Valor de importancia (v. i.) de cada rasgo en cada subcuadro de muestreo

A cada rasgo considerado en este estudio se le dio un valor de importancia en cada subcuadro de muestreo. La estimación de este valor se calculó multiplicando el promedio de los datos numéricos de un rasgo para una especie dada por el porcentaje de cobertura de dicha especie. Lo mismo se hizo para cada una de las especies dentro del mismo subcuadro. Posteriormente se sumaron todos los productos; el resultado de la sumatoria se dividió entre el porcentaje total de cobertura vegetal en el subcuadro. Para ejemplificar lo anterior se presenta el siguiente caso real:

Subcuadro	Especie	Cobertura (%)	Área foliar promedio (cm ²)	Área foliar promedio x porcentaje de cobertura
C11	<i>Ipomoea imperatii</i>	60	6.90	414.00
C11	<i>Palafoxia lindenii</i>	7	3.05	21.35
C11	<i>Sporobolus virginicus</i>	2	0.94	1.88
	Total	69		437.23

Valor de importancia del área foliar en el subcuadro C11 = $437.23/69 = 6.34$

En los casos en que sólo se presentó una especie por subcuadro, no fue necesario tomar en cuenta el porcentaje de cobertura debido porque el valor de cada rasgo automáticamente representaba su valor de importancia.

Para las variables categóricas, tales como el tipo de tallo o la distribución de las raíces, el valor fue de 1 en el caso de presencia y de 0 en ausencia; después se llevó a cabo el mismo procedimiento del ejemplo anterior para la obtención del valor de importancia.

2.7. Análisis de los datos

A pesar de que algunos rasgos macroscópicos son variables categóricas, todos los rasgos se analizaron como variables cuantitativas una vez obtenidos los valores de importancia. Debido a lo anterior, todas las variables se pudieron procesar a través del cálculo de la media y la desviación estándar como medida de variación. Las tablas de descripción de resultados correspondientes a los valores de importancia presentan estos cálculos.

El análisis de los rasgos morfoanatómicos comenzó con los cálculos de la media y la desviación estándar de los valores de importancia de cada rasgo en cada sitio. Con estos resultados se iniciaron los análisis estadísticos por medio de un análisis de varianza (ANDEVA) para analizar el efecto del micrositio para cada rasgo, utilizando $\alpha = 0.05$. En los casos en que se encontraron diferencias significativas se realizaron comparaciones múltiples por medio de la prueba de Student-Newman-Keuls (SNK; Zar, 1984).

Después se obtuvo una matriz de 30 subcuadros vs. 40 rasgos. Esta matriz incluyó los valores de importancia de cada rasgo dentro de cada subcuadro y dio lugar a la elaboración de una clasificación numérica de los subcuadros. En esta clasificación y en todas las siguientes se utilizó el índice de similitud de Sørensen y un método de unión por promedios de grupos (UPGMA, McCune y Mefford, 1995). A pesar de que el coeficiente de Sørensen originalmente sólo se aplicaba a datos binarios, también da buenos resultados cuando se trabaja con datos cuantitativos (Roberts, 1986). Con esta matriz también fue posible obtener una ordenación de los subcuadros por medio de componentes principales

(PCA) utilizando el coeficiente de correlación de producto-momento de Pearson (Zar. 1984).

Para cada sitio se obtuvo el promedio de los valores de importancia de cada rasgo en cinco subcuadros y con estos datos se formó una matriz de 6 sitios vs. 40 rasgos. Con esta matriz se llevó a cabo una clasificación numérica de los sitios.

Por medio de un análisis de correlación lineal simple de todos los rasgos se trató de determinar si los valores de los diferentes rasgos estaban linealmente asociados o no. Para este análisis se usó el coeficiente de correlación de producto-momento de Pearson (Zar. 1984).

Posteriormente se realizó la caracterización de cada sitio de acuerdo con su composición vegetal. Para esto se tomó en cuenta el porcentaje de cobertura de cada especie en cada subcuadro, formando así una matriz de 30 subcuadros vs. 9 especies. Esta matriz se utilizó para llevar a cabo una clasificación numérica de los subcuadros, así como una ordenación por medio de componentes principales.

Finalmente, con los promedios de la cobertura de cada especie por sitio se obtuvo una matriz de 6 sitios vs. 9 especies. Con esta matriz se llevó a cabo una clasificación numérica de los sitios y sus resultados fueron comparados con los de la clasificación anterior.

Tanto en los análisis correspondientes a la composición de rasgos como en los de composición la vegetación, se puso especial énfasis en la distancia al mar de cada subcuadro. Este factor se tomó en cuenta porque, de acuerdo con los resultados de Pérez-Maqueo (1995), es el que más afecta la zonación de las especies.

Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el programa SigmaStat para Windows versión 1.0 del paquete estadístico Jandel Scientific. Para la ejecución de los análisis multivariados se utilizó el programa PC-ORD versión 2.05 (McCune y Mefford. 1995).

CAPÍTULO 3

RESULTADOS

De acuerdo con el análisis de los datos, primero se describen los patrones morfoanatómicos encontrados en los seis sitios de disturbio estudiados y, posteriormente, se presentan los resultados obtenidos con respecto a la composición de la vegetación. Las descripciones de los rasgos se presentan separando los atributos en tres grupos de caracteres: macroscópicos, morfométricos foliares y anatómicos..

3.1. Patrones morfoanatómicos en los sitios

Los Apéndices A, B y C muestran respectivamente los resultados de los rasgos macroscópicos, morfométricos foliares y anatómicos. Los valores se presentan desglosados por especies en cada subcuadro y para todos los sitios. En este apartado se presentan los resultados obtenidos en lo referente a la composición de rasgos por cada sitio.

3.1.1. Patrones macroscópicos.

En la Tabla 4a se pueden ver con detalle los valores de importancia de cada rasgo macroscópico en cada subcuadro de los diferentes sitios; mientras que en la Tabla 5a se muestran los promedios de estos valores de importancia por sitio.

Los análisis de varianza de los rasgos con valores categóricos no mostraron diferencias significativas entre los sitios (Tabla 6a), sin embargo, es posible observar que algunos rasgos tuvieron mayor importancia que otros en todos los sitios.

Con respecto al tipo de tallo, se encontró que los tallos multicaules se presentaron en todos los sitios y este rasgo lo presentó la gran mayoría de individuos. La presencia de tallo unicaule tuvo valores

Tabla 4a. Resultados de los valores de importancia de los rasgos macroscópicos en cada subcuadro.

Subcuadro	Talio					Raíz			Profundidad (cm)
	Tipo multicaule	Tipo unicaule	Altura (cm)	Longitud de la rama más larga (cm)	Diámetro de la base (cm)	Distribución vertical	Distribución horizontal	Distribución vertical-horizontal	
Sitio A									
A1	0.88	0.12	29.96	64.50	0.59	0.12	0.00	0.88	14.76
A2	1.00	0.00	24.10	468.00	0.79	1.00	0.00	0.00	8.30
A3	1.00	0.00	18.50	553.00	0.41	1.00	0.00	0.00	14.17
A4	1.00	0.00	41.47	218.80	0.76	0.60	0.00	0.40	20.60
A5	1.00	0.00	24.33	610.00	0.45	1.00	0.00	0.00	15.00
Sitio B									
B6	1.00	0.00	29.67	236.00	0.85	0.00	0.00	1.00	7.40
B7	1.00	0.00	12.00	220.00	0.64	1.00	0.00	0.00	12.00
B8	0.87	0.13	20.42	64.52	0.49	1.00	0.00	0.00	26.52
B9	1.00	0.00	42.28	70.42	0.57	0.62	0.14	0.23	10.64
B10	1.00	0.00	37.00	11.00	0.29	1.00	0.00	0.00	8.30
Sitio C									
C11	0.97	0.03	18.11	348.29	0.25	0.03	0.00	0.97	5.46
C12	1.00	0.00	24.87	159.05	0.40	0.90	0.10	0.00	16.96
C13	1.00	0.00	12.61	193.33	0.47	0.24	0.33	0.42	14.06
C14	1.00	0.00	8.29	264.00	0.32	0.88	0.12	0.00	27.54
C15	1.00	0.00	17.89	68.65	0.44	0.39	0.00	0.61	19.83
Sitio D									
D16	0.97	0.03	8.64	68.34	0.88	0.92	0.00	0.08	26.66
D17	1.00	0.00	15.08	64.16	0.81	1.00	0.00	0.00	36.67
D18	0.76	0.24	15.92	138.94	0.50	1.00	0.00	0.00	37.27
D19	0.71	0.29	12.18	43.41	0.22	1.00	0.00	0.00	16.76
D20	1.00	0.00	21.82	78.87	0.43	1.00	0.00	0.00	39.77
Sitio E									
E21	1.00	0.00	38.07	594.48	1.15	1.00	0.00	0.00	25.70
E22	1.00	0.00	44.27	227.08	0.71	0.10	0.90	0.00	13.20
E23	1.00	0.00	34.00	536.36	0.78	1.00	0.00	0.00	21.18
E24	1.00	0.00	20.00	13.00	0.34	0.00	0.00	1.00	22.00
E25	1.00	0.00	30.11	50.90	0.47	1.00	0.00	0.00	26.93
Sitio F									
F26	0.94	0.03	19.03	353.72	0.39	0.03	0.00	0.96	30.40
F27	1.00	0.00	40.85	82.07	0.27	1.00	0.00	0.00	17.68
F28	1.00	0.00	28.42	278.25	0.28	1.00	0.00	0.00	15.46
F29	1.00	0.00	13.00	468.00	0.39	1.00	0.00	0.00	23.00
F30	1.00	0.00	20.26	755.48	0.34	0.39	0.00	0.61	16.69

Tabla 5a. Síntesis de los valores de importancia promedio de los rasgos macroscópicos continuos de los individuos presentes en seis sitios de la playa de El Morro de La Mancha, Veracruz, México. Se presenta la media de los valores obtenidos en cinco subcuadros (desviación estandar entre paréntesis). Las letras iguales en la misma columna indican que no hay diferencias significativas entre sitios ($p < 0.05$, Student-Newman-Keuls).

Sitio	Tallo					Raíz			Profundidad (cm)
	Tipo multicaule	Tipo unicaule	Altura (cm)	Longitud de la rama más larga (cm)	Diámetro de la base (cm)	Distribución vertical	Distribución horizontal	Distribución vertical-horizontal	
A	0.976 a (0.05)	0.02 a (0.05)	27.7 ab (8.71)	382.9 a (232.4)	0.60 a (0.17)	0.74 a (0.39)	0.00 a (0.0)	0.26 a (0.39)	14.6 a (4.36)
B	0.974 a (0.06)	0.03 a (0.06)	28.3 ab (12.25)	120.4 a (101.1)	0.57 a (0.20)	0.725 a (0.44)	0.03 a (0.07)	0.25 a (0.43)	13.0 a (7.79)
C	0.994 a (0.001)	0.01 a (0.01)	16.4 a (6.27)	207.3 a (105.8)	0.38 a (0.09)	0.487 a (0.39)	0.11a (0.14)	0.40 a (0.41)	16.8 a (8.07)
D	0.887 a (0.14)	0.11 a (0.14)	14.7 a (4.88)	78.7 a (36.0)	0.57 a (0.27)	0.98 a (0.03)	0.00 a (0.0)	0.02 a (0.03)	31.4 b (9.61)
E	1.00 a (0.0)	0.00 a (0.0)	33.3 b (9.09)	284.4 a (269.8)	0.69 a (0.31)	0.62 a (0.52)	0.18 a (0.04)	0.2 a (0.45)	21.8 ab (5.38)
F	0.993 a (0.02)	0.01 a (0.02)	24.3 a (10.75)	387.5 a (249.1)	0.33 a (0.06)	0.68 a (0.45)	0.00 a (0.0)	0.31 a (0.45)	21.6 ab (6.99)

Tabla 6a. Resultados de los análisis de varianza (ANDEVA) de los valores de importancia correspondientes a los rasgos macroscópicos en cada sitio.

Rasgo	Fuente	g. l.	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	p
Tallos multicaule	sitio	5	0.0446	0.00891	1.96	n.s.
	error	24	0.1089	0.00454		
Tallos unicaule	sitio	5	0.0446	0.00891	1.96	n.s.
	error	24	0.1089	0.00454		
Altura	sitio	5	1312.5	262.1	3.23	0.0227
	error	24	1950.1	81.3		
Longitud de la rama más larga	sitio	5	427205.9	85441.2	2.42	n. s.
	error	24	846240	35260		
Diámetro de la base	sitio	5	0.482	0.096	2.25	n. s.
	error	24	1.026	0.042		
Distribución de raíz vertical	sitio	5	0.674	0.135	0.836	n.s.
	error	24	3.871	0.161		
Distribución de raíz horizontal	sitio	5	0.143	0.0285	0.927	n.s.
	error	24	0.738	0.0307		
Distribución de la raíz vertical-horizontal	sitio	5	0.419	0.0837	0.549	n.s.
	error	24	3.661	0.1526		
Profundidad de la raíz	sitio	5	1128.6	225.7	4.3	0.0062
	error	24	1259.8	52.5		

de importancia menores de 0.03 (sólo en el sitio D tuvo un valor de 0.11) y en el sitio E no se detectó su presencia.

El tipo de raíz más importante fue la de distribución vertical para todos los sitios, excepto para el sitio D (v. i. = 0.48). El valor de importancia de este rasgo en este sitio es muy parecido al de distribución vertical-horizontal (v. i. = 0.4); de hecho, este último rasgo le siguió en importancia al de tipo vertical para todos los sitios. El tipo de raíz menos importante en todos los sitios fue la de distribución horizontal; sus valores fueron desde ausencia total hasta 0.18 de v. i.

En lo que se refiere a los rasgos de valores cuantitativos, es posible apreciar que los análisis de varianza no mostraron diferencias significativas en los promedios de valor de importancia entre cada sitio para la longitud de la rama más larga ni para el diámetro de la base (Tabla 6a). Sin embargo, los valores de importancia más altos para la longitud de la rama se presentaron en los sitios A y F (382.9 y 387.5 respectivamente), mientras que el más bajo es para el sitio D (78.7).

Las plantas más altas se presentaron en los sitios B, C y A, pero en estos lugares tuvieron poca cobertura (Tabla 8), por lo que este rasgo tuvo mayor importancia en el sitio E (v. i. = 33.3), seguido por los sitios B y A (v. i. = 28.3 y 2.77 respectivamente). Los sitios ubicados en partes altas de la playa y expuestos al viento (sitios C y D) tuvieron las mayores coberturas de plantas con poca altura. El valor de importancia para estos dos últimos sitios fue significativamente menor que para el sitio E.

Las plantas con raíces más profundas se presentaron en los sitios D, E y F (v. i. = 31.4, 21.8 y 21.6 respectivamente); mientras que las plantas con raíces más someras estuvieron en los sitios B, A y C (v. i. = 13.0, 14.6 y 16.8 respectivamente). Los valores de importancia de estos últimos sitios fueron significativamente diferentes del que se calculó para el sitio D, pero no fue así para los sitios E y F.

3.1.2. Patrones morfométricos foliares.

La Tabla 4b presenta los valores de importancia de cada rasgo morfométrico calculado para cada subcuadro. Los promedios de los valores de importancia por sitio se presentan en la Tabla 5b.

Los rasgos cuyos valores de importancia no presentaron diferencias significativas entre sitios fueron el largo de la lámina, la longitud del peciolo, la proporción del largo del peciolo, el índice de forma foliar, el ángulo basal, la proporción del peso del peciolo y el contenido específico de agua en la hoja (Tabla 6b). Aun así, es posible observar que en el caso del índice de forma foliar, los valores de importancia más bajos se encontraron en los sitios C y D (3.10 y 4.32 respectivamente), que son sitios expuestos al viento y libres de inundaciones; mientras que los sitios expuestos a inundaciones (A, B, E y F) presentaron valores de importancia entre 10.18 y 11.5. Así mismo, para el caso del largo de la lámina, los sitios C y D presentaron los valores de importancia más bajos (33.6 y 45.8 respectivamente).

En cuanto al área foliar, el análisis de varianza permitió observar diferencias significativas entre los valores de importancia de este rasgo entre los sitios ($p = 0.016$; Tabla 11b). Los valores más bajos se presentaron en los sitios C y D (10.3 y 15.9 respectivamente), aunque no fueron significativamente diferentes de los obtenidos en los sitios B, E y F. En el sitio A se presentaron las plantas con mayor área foliar, y el valor de importancia en este sitio (37.0) fue significativamente mayor que en todos los demás.

El peso húmedo de la hoja fue significativamente mayor en el sitio A ($v. i. = 2.5$); aunque entre los demás sitios no hubo diferencias significativas, los valores de importancia más bajos fueron para los sitios protegidos de inundaciones (0.80 para el sitio C y 0.99 para el sitio D).

El peso específico de la hoja presentó el valor más alto en el sitio E (248.1) y no presentó diferencias significativas con respecto a los sitios F y B. Las plantas con hojas de peso específico más bajo estuvieron en los sitios D, A y C ($v. i. = 108.0, 115.4$ y 122.6 respectivamente) y, aunque estos

Tabla 4b. Resultados de los valores de importancia de los rasgos morfométricos foliares en cada subcuadro.

Subcuadro	AF (cm ²)	PHH (g)	PEH (g/m ²)	LL (mm)	AL (mm)	LP (mm)	PLP	IFF	AB (°)	PSH (g)	PSL (g)
Sitio A											
A1	48.40	3.15	93.62	75.04	64.21	69.26	1.25	4.54	89.01	0.43	0.34
A2	38.05	2.59	81.25	46.50	62.00	60.00	1.34	0.75	73.50	0.31	0.25
A3	33.74	2.24	79.70	37.00	53.40	27.80	0.75	0.72	103.25	0.28	0.25
A4	20.58	1.18	229.33	230.56	35.06	23.94	0.60	44.16	85.11	0.23	0.21
A5	44.31	3.32	93.33	46.60	66.70	49.90	1.11	0.70	91.50	0.42	0.35
Sitio B											
B6	6.00	1.18	133.72	41.80	7.70	10.40	0.25	5.47	12.35	0.08	0.07
B7	21.82	1.31	70.27	36.00	42.90	26.00	0.71	0.85	94.38	0.15	0.13
B8	27.67	1.60	81.43	37.02	45.13	33.05	0.86	0.90	78.07	0.22	0.19
B9	25.00	1.50	157.22	124.57	39.66	28.89	0.65	17.31	83.00	0.21	0.19
B10	1.42	0.07	311.55	124.80	4.10	0.00	0.00	30.71	90.00	0.04	0.04
Sitio C											
C11	6.33	0.32	78.97	32.17	15.02	33.49	1.15	3.29	92.38	0.05	0.04
C12	7.51	0.60	103.48	30.32	12.94	19.68	0.69	3.26	69.97	0.07	0.06
C13	19.56	1.59	158.27	36.65	32.46	20.64	0.56	2.60	78.29	0.19	0.17
C14	11.82	0.69	98.89	37.28	20.07	24.63	0.71	2.40	100.61	0.10	0.09
C15	6.45	0.83	173.23	31.70	10.91	17.58	0.54	3.95	51.02	0.09	0.08
Sitio D											
D16	11.44	0.80	97.32	35.04	23.82	36.46	1.12	1.89	103.66	0.10	0.08
D17	31.07	2.07	77.97	38.82	55.00	45.35	1.19	0.79	107.22	0.24	0.20
D18	20.97	1.04	126.48	67.89	37.15	20.95	0.48	6.00	76.83	0.16	0.15
D19	9.40	0.71	128.14	53.24	17.38	37.27	1.27	7.97	102.12	0.09	0.07
D20	6.48	0.37	109.86	33.97	15.94	12.53	0.38	4.93	48.60	0.06	0.05
Sitio E											
E21	33.84	2.09	147.80	77.34	47.50	44.45	0.75	7.96	100.70	0.30	0.24
E22	3.38	0.66	259.73	37.38	6.13	7.10	0.22	6.84	23.92	0.09	0.08
E23	31.59	1.97	177.45	65.61	47.76	54.56	1.06	7.07	98.47	0.25	0.20
E24	0.87	0.07	383.35	85.10	4.70	0.00	0.00	18.19	90.00	0.03	0.03
E25	17.25	1.22	272.24	77.80	28.34	39.95	0.82	13.02	93.92	0.15	0.12
Sitio F											
F26	28.99	1.68	103.51	37.63	53.07	22.96	0.64	1.69	122.12	0.28	0.25
F27	7.23	0.42	230.55	108.20	11.39	7.61	0.15	30.04	91.47	0.08	0.07
F28	16.31	1.00	215.08	74.70	26.09	7.70	0.18	12.93	101.16	0.17	0.16
F29	26.51	1.58	83.69	34.60	51.00	28.10	0.83	0.68	112.40	0.22	0.20
F30	30.74	1.91	228.19	68.23	45.95	25.99	0.57	12.17	108.63	0.26	0.22

AF = Area Foliar; PHH = Peso húmedo de la hoja; PEH = Peso específico de la hoja; LL = Largo de la lámina; AL = Ancho de la lámina; LP = Longitud del peciolo; PLP = Proporción del largo del peciolo; IFF = Índice de forma foliar (cociente largo/ancho); AB = Ángulo basal; PSH = Peso seco de la hoja; PSL = Peso seco de la lámina.

Tabla 4b. Continuación.

Subcuadro	PSP (g)	PPP	CEA (g/cm ²)	Número de venas por hoja	DEH (est/mm ²)	DEE (est/mm ²)	LEH (μm)	LEE (μm)	IEH (est./mm)	IEE (est./mm)
Sitio A										
A1	0.09	0.18	0.05	33.07	104.94	63.25	35.27	30.22	3.72	2.17
A2	0.06	0.19	0.06	27.80	105.84	66.02	28.42	33.00	3.03	2.17
A3	0.03	0.11	0.06	25.50	98.72	82.37	31.50	32.00	3.12	2.62
A4	0.02	0.09	0.04	31.50	112.17	39.99	30.85	19.80	3.46	1.31
A5	0.07	0.17	0.07	27.30	111.92	71.68	29.00	30.75	3.24	2.21
Sitio B										
B6	0.01	0.11	0.18	44.10	94.31	91.17	32.25	28.00	3.04	2.56
B7	0.02	0.12	0.05	25.50	131.41	108.78	31.75	32.50	4.23	3.51
B8	0.03	0.11	0.05	21.24	95.84	106.18	27.44	32.53	3.01	3.43
B9	0.02	0.09	0.04	31.18	93.74	83.21	32.18	23.02	3.05	2.43
B10	0.00	0.00	0.02	27.20	73.56	0.00	15.25	0.00	1.13	0.00
Sitio C										
C11	0.01	0.19	0.04	12.91	174.89	178.34	28.49	26.97	5.06	4.95
C12	0.01	0.13	0.08	13.95	170.93	158.75	24.75	27.54	4.25	4.32
C13	0.02	0.11	0.13	20.24	117.36	93.11	25.94	26.47	3.02	2.52
C14	0.01	0.14	0.07	13.10	202.37	185.38	24.63	26.52	4.84	4.85
C15	0.01	0.13	0.15	16.70	102.32	95.19	23.41	24.62	2.37	2.41
Sitio D										
D16	0.02	0.16	0.06	13.02	149.84	173.06	24.53	26.16	3.66	4.61
D17	0.04	0.16	0.06	17.97	118.84	95.05	28.33	29.00	3.36	2.73
D18	0.02	0.09	0.04	18.31	152.98	163.26	22.65	17.32	3.38	3.40
D19	0.02	0.19	0.06	17.98	166.95	129.60	26.51	17.65	4.34	3.21
D20	0.01	0.09	0.06	17.91	249.21	256.18	20.00	21.14	5.06	5.39
Sitio E										
E21	0.06	0.14	0.04	25.09	122.63	68.88	19.53	13.85	2.38	1.50
E22	0.01	0.07	0.16	24.71	85.85	75.19	20.12	18.66	1.70	1.57
E23	0.06	0.17	0.05	21.09	129.64	72.23	17.35	16.87	2.26	1.70
E24	0.00	0.00	0.04	30.80	123.24	0.00	11.25	0.00	1.39	0.00
E25	0.04	0.12	0.05	25.26	121.75	38.16	15.81	9.71	1.91	0.85
Sitio F										
F26	0.03	0.10	0.05	17.51	162.73	120.71	20.69	21.46	3.34	2.68
F27	0.01	0.02	0.03	24.07	128.26	16.81	13.68	2.78	1.78	0.37
F28	0.01	0.03	0.04	26.23	136.50	43.13	15.25	7.79	2.14	0.96
F29	0.03	0.11	0.05	16.60	154.05	133.30	21.50	21.75	3.33	2.89
F30	0.04	0.09	0.05	20.73	146.25	77.69	18.04	13.09	2.71	1.67

PSP = Peso seco del peciolo; PPP = Proporción del peso del peciolo; CEA = Contenido específico de agua;
 DEH = Densidad estomática del haz; DEE = Densidad estomática del envés; LEH = Longitud estomática del haz;
 LEE = Longitud estomática del envés; IEH = Índice estomático del haz; IEE = Índice estomático del envés.

Tabla 5b. Síntesis de los valores de importancia promedio de los rasgos morfométricos foliares de los individuos presentes en seis sitios de la playa de El Morro de La Mancha, Veracruz, México. Se presenta la media de los valores obtenidos en cinco subcuadros (desviación estandar entre paréntesis). Las letras iguales en la misma columna indican que no hay diferencias significativas entre sitios ($p < 0.05$, Student-Newman-Keuls).

Sitio	AF (cm ²)	PHH (g)	PEH (g/m ²)	LL (mm)	AL (mm)	LP (mm)	PLP	IFF	AB (°)	PSH (g)	PSL (g)
A	37.0 b (10.78)	2.5 b (0.85)	115.4 a (64.0)	87.1 a (81.43)	56.3 b (12.87)	46.2 a (19.81)	1.011 a (0.322)	10.18 a (19.07)	88.5 a (10.8)	0.33 b (0.09)	0.28 b (0.06)
B	16.4 a (11.86)	1.13 a (0.61)	150.8 ab (96.8)	72.8 a (47.38)	27.9 ab (20.22)	19.7 a (13.93)	0.494 a (0.357)	11.05 a (12.88)	71.6 a (33.7)	0.14 a (0.08)	0.12 a (0.07)
C	10.3 a (5.62)	0.80 a (0.48)	122.6 a (40.8)	33.6 a (3.13)	18.3 a (8.63)	23.2 a (6.29)	0.728 a (0.247)	3.10 a (0.62)	78.5 a (19.4)	0.10 a (0.06)	0.09 a (0.05)
D	15.9 a (10.08)	0.99 a (0.65)	108 a (21.0)	45.8 a (14.56)	29.9 ab (16.36)	30.5 a (13.38)	0.888 a (0.421)	4.32 a (2.95)	87.7 a (25.0)	0.13 a (0.07)	0.11 a (0.06)
E	17.4 a (15.34)	1.20 a (0.86)	248.1 b (92.3)	68.6 a (18.82)	26.9 ab (21.13)	29.2 a (24.15)	0.572 a (0.444)	10.62 a (4.92)	81.4 a (32.4)	0.17 a (0.11)	0.13 a (0.08)
F	22.0 a (9.95)	1.32 a (0.60)	172.2 ab (72.3)	64.7 a (30.18)	37.5 ab (18.08)	18.5 a (10.04)	0.473 a (0.296)	11.50 a (11.83)	107.2 a (11.6)	0.20 a (0.08)	0.18 a (0.07)

AF = Área foliar; PHH = Peso húmedo de la hoja; PEH = Peso específico de la hoja; LL = Largo de la lámina; AL = Ancho de la lámina
LP = Longitud del peciolo; PLP = Proporción del largo del peciolo; IFF = Índice de forma foliar (cociente largo/ancho); AB = Ángulo basal; PSH = Peso seco de la hoja; PSL = Peso seco de la lámina.

Tabla 5b. Continuación.

Sitio	PSP (g)	PPP	CEA (g/cm ²)	Número de vcnas por hoja	DEH (est/mm ²)	DEE (est/mm ²)	LEH (µm)	LEE (µm)	IEH (est./mm)	IEE (est./mm)
A	0.05 b (0.03)	0.148 a (0.047)	0.055 a (0.009)	29 c (3.14)	106.7 ab (5.58)	64.7 a (15.6)	31 b (2.7)	29.2 c (5.34)	3.31 ab (0.28)	2.10 ab (0.47)
B	0.01 a (0.01)	0.086 a (0.049)	0.068 a (0.063)	29.8 c (8.73)	97.8 a (20.91)	77.9 ab (44.8)	27.8 b (7.28)	23.2 abc (13.55)	2.89 ab (1.11)	2.38 ab (1.42)
C	0.01 a (0.004)	0.140 a (0.028)	0.094 a (0.044)	15.4 a (3.11)	153.6 bc (42.05)	142.2 bc (44.9)	25.4 b (1.92)	26.4 bc (1.10)	3.91 b (1.17)	3.81 b (1.25)
D	0.02 a (0.01)	0.136 a (0.044)	0.055 a (0.009)	17 a (2.25)	167.6 c (48.91)	163.4 c (60.2)	24.4 b (3.26)	22.3 abc (5.19)	3.96 b (0.73)	3.87 b (1.09)
E	0.03 ab (0.03)	0.100 a (0.066)	0.067 a (0.05)	25.4 bc (3.48)	116.6 abc (17.48)	50.9 a (32.1)	16.8 a (3.55)	11.8 a (7.43)	1.93 a (0.405)	1.12 a (0.71)
F	0.02 a (0.01)	0.072 a (0.042)	0.044 a (0.011)	21 ab (4.14)	145.6 bc (13.68)	78.3 ab (49.6)	17.8 a (3.57)	13.4 ab (8.35)	2.66 ab (0.70)	1.71 a (1.08)

PSP = Peso seco del peciolo; PPP = Proporción del peso del peciolo; CEA = Contenido específico de agua;
DEH = Densidad estomática del haz; DEE = Densidad estomática del envés; LEH = Longitud estomática del haz;
LEE = Longitud estomática del envés; IEH = Índice estomático del haz; IEE = Índice estomático del envés.

Tabla 6b. Resultados de los análisis de varianza (ANDEVA) de lo valores de importancia correspondientes a los rasgos morfométricos foliares en cada sitio.

Rasgo	Fuente	g. l.	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	p
Área foliar	sitios	5	2117.4	423.5	3.51	0.0161
	error	24	2898.5	120.8		
Peso húmedo dela hoja	sitios	5	9.04	1.81	3.8	0.0112
	error	24	11.41	0.47		
Peso específico de la hoja	sitios	5	68926.7	13785.3	2.82	0.0384
	error	24	117277.4	4886.6		
Largo de la lámina	sitios	5	9343.1	1868.6	108	n.s.
	error	24	41451	1727.1		
Ancho de la lámina	sitios	5	4258.1	851.6	3.02	0.0296
	error	24	6760.4	281.7		
Longitud del peciolo	sitios	5	2607.4	521.5	2.1	n.s.
	error	24	5957.1	248.2		
Proporción del largo del peciolo	sitios	5	1.21	0.243	1.93	n. s.
	error	24	3.02	0.126		
Índice de la forma foliar	sitios	5	347.2	69.4	0.593	n. s.
	error	24	2811.9	117.2		
Ángulo basal	sitios	5	3714.4	742.9	1.3	n. s.
	error	24	13737.9	572.4		
Peso seco dela hoja	sitios	5	0.17	0.03479	5.12	0.0025
	error	24	0.16	0.00679		
Peso seco de la lámina	sitios	5	0.12	0.024	5.42	0.0018
	error	24	0.11	0.004		
Peso seco del peciolo	sitios	5	0.00559	0.0011	3.44	0.0176
	error	24	0.00782	0.0003		
Proporción del peso del peciolo	sitios	5	0.0255	0.0051	2.23	n. s.
	error	24	0.0548	0.00228		
Contenido específico de agua	sitios	5	0.00745	0.00149	1.02	n. s.
	error	24	0.03512	0.00146		
No. de venas por hoja	sitios	5	932.3	186.5	8.61	<0.0001
	error	24	520.1	21.7		
Densidad estomática del haz	sitios	5	19791.7	3958.3	4.64	0.0042
	error	24	20488.2	853.7		
Densidad estomática del envés	sitios	5	51673	10334.6	5.45	0.0017
	error	24	45543.1	1897.6		
Longitud estomática del haz	sitios	5	776.1	155.2	9.44	<0.0001
	error	24	394.7	16.4		
Longitud estomática del envés	sitios	5	1224	244.8	4.02	0.0086
	error	24	1461	60.9		
Índice estomático del haz	sitios	5	15.2	3.045	4.71	0.0039
	error	24	15.5	0.647		
Indice estomático del envés	sitios	5	31.3	6.27	5.62	0.0014
	error	24	26.8	1.12		

sitios tampoco presentaron diferencias significativas con los sitios F y B, sí tuvieron valores significativamente menores que los del sitio E ($p = 0.038$).

Con respecto al ancho de la lámina, en el sitio A se presentó el valor más alto (v. i. = 56.3). El valor más bajo se presentó en el sitio C (v. i. = 18.3). Los demás sitios no presentaron diferencias significativas con respecto a A y C.

El peso seco de la hoja fue mayor en el sitio A (v. i. = 0.33) y significativamente diferente de los demás sitios, entre los cuales no hubo diferencias. Lo mismo ocurrió con el peso seco de la lámina.

El peso seco del peciolo tuvo mayor importancia en los sitios A y E (0.05 y 0.03 respectivamente), aunque este último sitio no presentó diferencias con respecto a los demás.

El número de venas/hoja fue menor en los sitios protegidos de inundaciones, los cuales presentaron valores de importancia de 15.4 para C y 17.0 para D. Estos valores fueron significativamente menores que los obtenidos en los sitios E, A y B (v. i. = 25.4, 29.0 y 29.8 respectivamente), pero no tuvieron diferencias con respecto al sitio F (v. i. = 21.0). Las hojas con mayor venación estuvieron en los sitios protegidos del viento y expuestos a inundaciones por agua de mar (A y B).

La densidad estomática del haz tuvo sus valores más altos en los sitios D y C (v. i. = 167.6 y 153.6), aunque estos sitios no presentaron diferencias al ser comparados con los sitios E y F. Sin embargo, en el sitio C el valor de importancia sí fue significativamente mayor que el que se calculó para los sitios B y A (97.8 y 106.7).

Para la densidad estomática del envés, los valores de importancia más altos también estuvieron en los sitios C y D (142.2 y 163.4), pero en este caso, el valor del sitio D sí fue significativamente mayor que los obtenidos para los sitios expuestos a inundaciones (A, B, E y F).

La longitud estomática en el haz tuvo los mayores valores de importancia en los sitios A y B

(31.0 y 27.8), aunque no fueron significativamente diferentes de los obtenidos para los sitios D y C (24.4 y 25.4). Los valores significativamente más bajos para este rasgo se presentaron en los sitios expuestos al viento y a inundaciones ocasionales (E y F).

La longitud estomática en el envés también presentó los mayores valores de importancia en los sitios A (29.2), C (26.4), B (23.2) y D (22.3). Al igual que para el haz, los sitios E y F presentaron los valores de importancia más bajos de todos los sitios (11.8 y 13.4); sin embargo, en este caso no presentaron diferencias significativas con respecto a los sitios B y D. El sitio F tampoco presentó diferencias con respecto al sitio C.

Los valores de importancia para el índice estomático del haz fueron muy homogéneos en todos los sitios. Los valores más altos se obtuvieron en los sitios C y D (3.91 y 3.96) y solamente fueron significativamente mayores con respecto a el valor obtenido para el sitio E (1.93).

El índice estomático del envés sí presentó valores de importancia significativamente menores en los sitios E y F (1.12 y 1.71) con respecto a los sitios C y D (3.81 y 3.87). Al igual que en el haz, los valores más altos se obtuvieron en estos dos últimos sitios.

3.1.3. Patrones anatómicos.

La Tabla 4c muestra los valores de importancia de cada rasgo anatómico en cada subcuadro desglosados por su ubicación en cada sitio. En la Tabla 5c se presenta el resumen de los promedios de los valores de importancia de los rasgos por sitio.

De acuerdo con el análisis de varianza, solamente se presentaron diferencias significativas en los valores correspondientes al espesor de la cutícula adaxial ($p = 0.032$; Tabla 6c) y al porcentaje de aerénquima en raíz ($p = 0.0047$).

Tabla 4c. Resultados de los valores de importancia de los rasgos anatómicos en cada subcuadro.

Subcuadro	EL (μm)	ECad (μm)	ECab (μm)	EEad (μm)	EEab (μm)	EPP (μm)	#C PP	EPE (μm)	PE/PP	Aerenquima en raíz (%)
Sitio A										
A1	533.73	4.26	3.97	35.78	28.28	108.82	2.94	338.24	2.73	77.60
A2	556.67	5.00	5.00	37.50	31.67	136.67	3.67	333.33	2.50	83.08
A3	660.00	4.17	4.17	40.83	35.83	140.00	3.67	426.67	3.08	73.07
A4	435.40	3.17	3.50	24.67	23.83	82.00	2.20	230.00	1.70	75.51
A5	650.00	5.00	2.50	41.67	30.00	123.33	3.33	473.33	3.96	72.40
Sitio B										
B6	1243.33	6.67	4.17	63.33	45.00	275.00	5.67	843.33	3.07	37.40
B7	483.33	6.67	3.33	37.50	30.83	120.00	3.33	326.67	2.73	83.93
B8	499.25	7.28	5.83	44.19	31.37	150.65	3.20	323.12	2.22	63.77
B9	385.56	5.87	4.25	27.78	24.98	97.03	2.30	220.97	1.76	59.56
B10	186.67	5.00	2.50	19.17	11.67	0.00	0.00	0.00	0.00	13.57
Sitio C										
C11	437.29	3.30	3.22	32.11	25.97	106.26	2.96	272.80	2.52	47.29
C12	600.56	4.21	3.61	27.14	31.22	173.69	3.09	374.96	2.24	28.20
C13	1211.48	4.72	5.28	48.30	38.04	281.98	4.02	850.36	2.66	52.55
C14	614.07	5.91	4.98	37.15	38.86	174.63	3.14	412.93	2.21	21.95
C15	857.25	8.55	7.21	66.78	58.51	231.59	4.14	530.72	2.34	19.59
Sitio D										
D16	578.86	4.30	3.44	34.19	22.37	286.67	3.14	173.86	0.63	21.06
D17	686.11	3.89	4.58	34.58	33.33	173.33	3.47	466.67	2.84	73.37
D18	463.24	5.34	3.42	39.17	22.14	139.98	2.25	237.75	1.42	24.99
D19	523.73	4.41	3.68	29.80	22.60	94.12	2.59	303.53	2.31	22.19
D20	590.94	3.46	3.31	24.96	18.89	213.85	2.41	364.10	1.77	10.56
Sitio E										
E21	428.15	5.00	3.02	24.91	17.72	100.74	1.89	220.37	1.38	41.05
E22	1132.31	7.33	4.75	67.78	73.10	191.80	4.80	707.28	3.32	40.79
E23	486.58	3.68	3.10	25.51	22.31	105.30	2.51	256.07	1.74	26.23
E24	266.67	7.50	3.33	23.33	19.17	0.00	0.00	0.00	0.00	10.14
E25	360.28	4.27	2.50	25.26	26.35	68.40	1.60	171.74	1.10	35.50
Sitio F										
F26	499.18	2.56	3.30	29.68	33.46	106.12	3.54	315.14	2.91	62.25
F27	214.96	4.17	2.61	15.87	12.86	14.92	0.45	37.52	0.32	18.78
F28	350.17	4.67	2.50	25.17	21.71	40.83	1.28	129.50	1.12	38.08
F29	580.00	2.50	3.33	35.00	38.33	123.33	4.00	383.33	3.16	57.84
F30	396.23	4.17	3.33	25.65	20.65	77.10	2.33	204.93	1.65	55.00

EL = Espesor de la lámina; ECad = Espesor de la cutícula adaxial; ECab = Espesor de la cutícula abaxial; EEad = Espesor de la epidermis adaxial; EEab = Espesor de la epidermis abaxial; EPP = Espesor del parénquima en empalizada; #C PP = Número de capas del parénquima en empalizada; EPE = Espesor del parénquima esponjoso; PE/PP = cociente parénquima esponjoso/parénquima en empalizada.

Tabla 5c. Síntesis de los valores de importancia promedio de los rasgos anatómicos de los individuos presentes en seis sitios de la playa de El Morro de La Mancha, Veracruz, México. Se presenta la media de los valores obtenidos en cinco subcuadros (desviación estandar entre paréntesis). Las letras iguales en la misma columna indican que no hay diferencias significativas entre sitios ($p < 0.05$, Student-Newman-Keuls).

Sitio	EL (μm)	ECad (μm)	ECab (μm)	EEad (μm)	EEab (μm)	EPP (μm)	#C PP	EPE (μm)	PE/PP	Aerénquima en raíz (%)
A	567.2 a (92.3)	4.32 ab (0.75)	3.83 a (0.92)	36.1 a (6.82)	29.9 a (4.41)	118.2 a (23.7)	3.16 a (0.61)	360.3 a (94)	2.79 a (0.82)	76.3 b (4.3)
B	559.6 a (402)	6.30 b (0.88)	4.02 a (1.24)	38.4 a (16.87)	28.9 a (12.06)	128.5 a (99.4)	2.90 a (2.04)	342.8 a (309.7)	1.95 a (1.20)	51.6 a (26.95)
C	744.1 a (301.2)	5.34 ab (2.03)	4.86 a (1.57)	42.3 a (15.77)	38.5 a (12.36)	193.6 a (66.4)	3.47 a (0.56)	488.4 a (222.4)	2.39 a (0.19)	33.9 a (15.06)
D	568.6 a (830)	4.28 ab (0.7)	3.69 a (0.52)	32.5 a (5.38)	23.9 a (5.51)	181.6 a (73.4)	2.77 a (0.52)	309.2 a (113.2)	1.79 a (0.84)	30.4 a (24.62)
E	534.8 a (343.9)	5.56 ab (1.76)	3.34 a (0.84)	33.4 a (19.26)	31.7 a (23.37)	93.2 a (69.3)	2.16 a (1.74)	271.1 a (262.9)	1.51 a (1.20)	30.7 a (12.99)
F	408.1 a (140.2)	3.61 a (1.01)	3.02 a (0.42)	26.3 a (7.03)	25.4 a (10.32)	72.5 a (44.9)	2.32 a (1.49)	214.1 a (139)	1.83 a (1.20)	46.4 a (17.95)

EL = Espesor de la lámina; ECad = Espesor de la cutícula adaxial; ECab = Espesor de la cutícula abaxial; EEad = Espesor de la epidermis adaxial; EEab = Espesor de la epidermis abaxial; EPP = Espesor del parénquima en empalizada; #C PP = Número de capas del parénquima en empalizada; EPE = Espesor del parénquima esponjoso; PE/PP = cociente parénquima esponjoso/parénquima en empalizada.

Tabla 6c. Resultados de los análisis de varianza (ANDEVA) de los valores de importancia correspondientes a los rasgos anatómicos en cada sitio.

Rasgo	Fuente	g. l.	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	p
Espesor de la lámina	sitios	5	288259.6	57651.9	0.853	n. s.
	error	24	1622516.3	67604.8		
Espesor de la cutícula adaxial	sitios	5	24.8	4.96	2.95	0.0325
	error	24	40.3	1.68		
Espesor de la cutícula abaxial	sitios	5	10.1	2.01	2.00	n. s.
	error	24	24.1	1		
Espesor de la epidermis adaxial	sitios	5	753.3	150.7	0.878	n. s.
	error	24	4117.7	171.6		
Espesor de la epidermis abaxial	sitios	5	676.7	135.3	0.812	n. s.
	error	24	4000.8	166.7		
Espesor del parénquima en empalizada	sitios	5	57520.2	11504	2.55	n. s.
	error	24	108219.9	4509.2		
Número de capas del parénquima en empalizada	sitios	5	6.15	1.23	0.71	n. s.
	error	24	41.55	1.73		
Espesor del parénquima esponjoso	sitios	5	217468.8	43493.8	1.02	n. s.
	error	24	1021717.2	42571.6		
Cociente parénquima en empalizada/ parénquima esponjoso	sitios	5	5.44	1.088	1.13	n. s.
	error	24	23.03	0.96		
Aerénquima en raíz	sitios	5	7829.9	1566	4.54	0.0047
	error	24	8272.8	344.7		

De los rasgos cuyos valores de importancia no presentaron diferencia. el espesor de la lámina fue más grueso en el sitio C (v. i. = 744.1), mientras que en el sitio D se presentó la mayor variación para los valores de este rasgo (s = 830).

El espesor del parénquima en empalizada fue más grande en las especies de los sitios expuestos al viento y libres de inundaciones (C y D); mientras que en los sitios expuestos al viento y a inundaciones (F y E) se obtuvieron los valores más bajos. Sin embargo, estas diferencias no fueron significativas.

En cuanto a el espesor de la epidermis adaxial. en el sitio B se presentó el valor de importancia más alto para este rasgo (6.30), aunque no fue significativamente diferente con respecto a los sitios A, C, D y E. El sitio F fue el que obtuvo el valor de importancia más bajo para este rasgo (3.61) y fue significativamente menor del valor obtenido para el sitio B. En el caso de la cutícula abaxial, también el menor valor de importancia se presentó en el sitio F. pero en este rasgo no hubo diferencias significativas entre sitios.

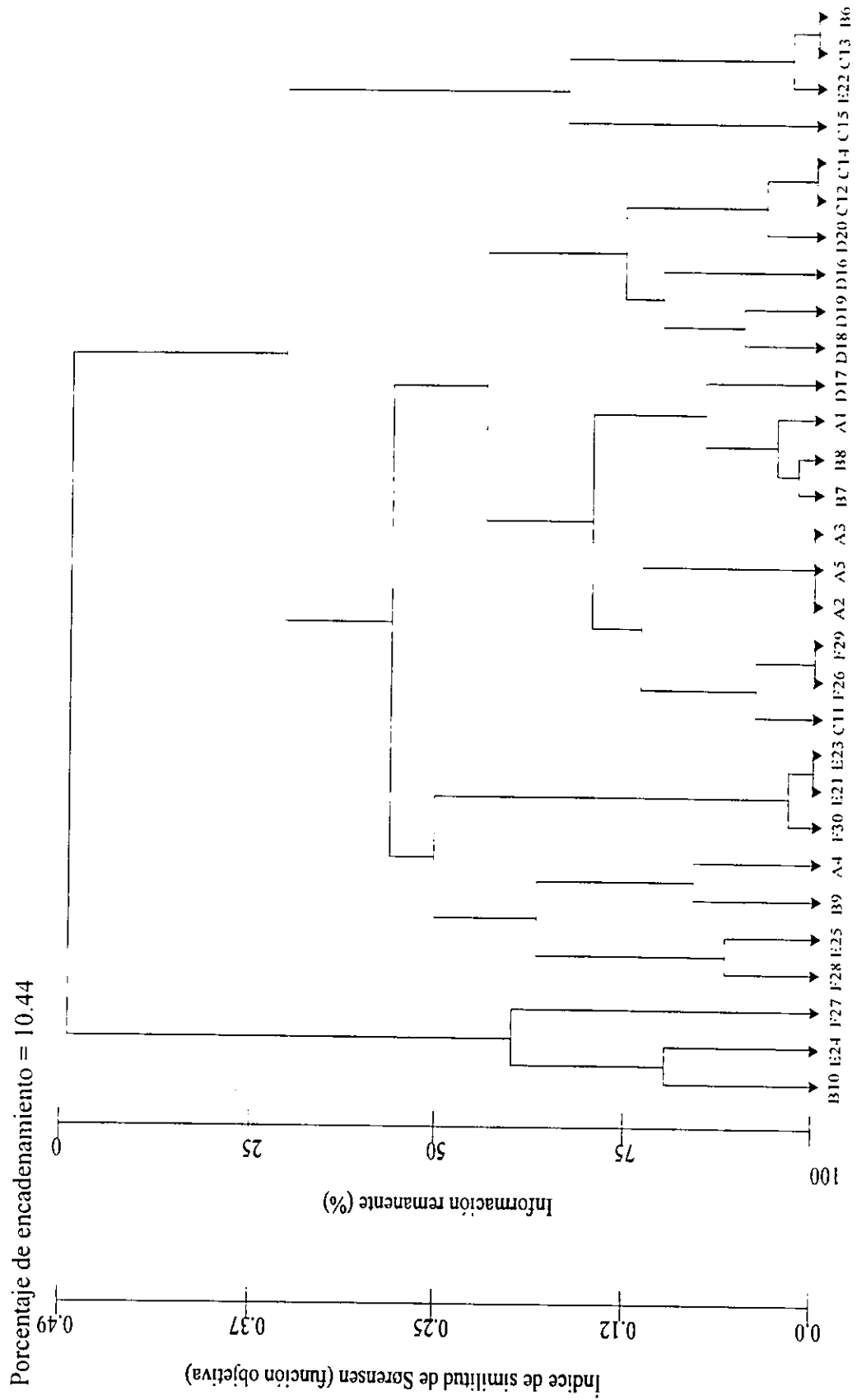
Por último. en lo que respecta al porcentaje de aerénquima en raíz. el valor más alto fue el obtenido en el sitio A (76.3), que está protegido del viento pero expuesto a inundaciones. Este valor fue significativamente diferente de los valores obtenidos para todos los demás sitios. El valor más bajo se presentó en el sitio D (30.4). En este caso es importante observar que la menor variación se presentó en el sitio A (s = 4.3).

3.2. Clasificación y ordenación de los subcuadros por su composición de rasgos morfoanatómicos.

Los valores de las Tablas 4a, 4b y 4c se utilizaron como matriz para la clasificación numérica y la ordenación por análisis de componentes principales de los subcuadros.

La clasificación se presenta en la Figura 3. Con un índice de similitud de 0.20 se aprecia la

Figura 3. Clasificación de subcuadros con base en los valores de importancia de cada rasgo.



formación de seis grupos. El primer grupo formado de izquierda a derecha une a los subcuadros B10, E24 y F27; este grupo se define por tener valores de importancia grandes para la altura del tallo. También tuvo valores altos para el índice de forma foliar, el cual está correlacionado positivamente con el peso específico de la hoja y el largo de la lámina y negativamente con la proporción del peso del peciolo y la longitud y el índice estomáticos del envés ($p < 0.001$, Tabla 7b). Otro rasgo con valor alto en este grupo es el número de venas por hoja, el cual se correlaciona negativamente con las densidades estomáticas de haz y envés y el índice estomático del envés ($p < 0.001$, Tabla 7b). Respondiendo a las correlaciones negativas con los rasgos mencionados anteriormente, este grupo no tiene peciolo, estomas en el envés ni diferenciación de parénquimas, o bien, los valores para esos rasgos son los más bajos. Otras características importantes de este grupo son los valores de importancia bajos para los rasgos anatómicos, incluyendo el porcentaje de aerénquima en la raíz. Como se verá más adelante, los cuadros de este grupo tienen en común la presencia exclusiva de *Sporobolus*, excepto en el cuadro F27 que también presenta *I. pes-caprae*. Otro rasgo en común de estos cuadros es que se encuentran en sitios expuestos a inundaciones.

El siguiente grupo incluye a los subcuadros F28, E25, B9 y A4. Se caracteriza por tener valores grandes para la altura del tallo, para el índice de forma foliar que incluye al largo de la lámina y al peso específico de la hoja, y para el número de venas por hoja. De acuerdo con el análisis de correlación de la Tabla 7b, este grupo presenta valores de importancia bajos para el contenido específico de agua y la densidad e índice estomáticos del envés. Otros rasgos con valores de importancia bajos en este grupo son el espesor de la lámina y, en general, los rasgos correlacionados positivamente ($p < 0.001$, Tabla 7c). En los subcuadros de este grupo es importante la presencia de las gramíneas *Sporobolus* y *Andropogon* y de *I. pes-caprae*. Con respecto a las condiciones ambientales, todos estos subcuadros se ubican en sitios expuestos a inundaciones.

El siguiente grupo une a los subcuadros F30, E21 y E23. Estos subcuadros están expuestos al viento y a inundaciones ocasionales. Este grupo es muy parecido al anterior en cuanto a composición de rasgos: las principales diferencias son que en este grupo se presentan valores de importancia altos para el área foliar y el ancho de la lámina. En los subcuadros de este grupo sólo se presenta *I. pes-caprae* y *Sporobolus*.

El grupo que va de C11 a D17 incluye a diez subcuadros, por lo que es conveniente dividirlo en dos subgrupos. El subgrupo que va de C11 a A3 se define por tener valores altos para el peso específico de la hoja, correlacionado positivamente con el índice de forma foliar ($r = 0.70$, $p < 0.001$; Tabla 7b) y negativamente con la proporción del largo del peciolo, la proporción del peso del peciolo, densidad y longitud estomáticas del envés e índices estomáticos de haz y envés ($p < 0.001$, Tabla 7b). Otros rasgos con valores grandes en este grupo son la longitud de la rama más larga y la proporción de parénquimas incluyendo los rasgos correlacionados positivamente con éste último ($p < 0.001$, Tabla 7c), además de tener valores bajos para el índice de forma foliar a pesar de que este rasgo está positivamente correlacionado con el peso específico de la hoja. Este subgrupo se separa del subgrupo que contiene a B7, B8, A1 y D17 principalmente porque este último tiene valores de importancia altos para el índice de forma foliar y valores bajos para la longitud de la rama más larga. Este subgrupo y los subcuadros A2, A5 y A3, del subgrupo anterior tienen valores de importancia altos para el porcentaje de aerénquima en la raíz y para la longitud estomática del envés; este último correlacionado negativamente con el peso específico de la hoja ($r = -0.86$, $p < 0.001$; Tabla 7b).

A continuación sigue un grupo formado únicamente por subcuadros de los sitios C y D. Las características principales de este grupo son los valores altos para las densidades e índices estomáticos de haz y envés, y valores bajos para la altura del tallo, el ancho de la lámina, el peso seco de la hoja, el número de venas por hoja y el porcentaje de aerénquima en la raíz.

El último grupo, formado por los subcuadros C15, E22, C13 y B6, se define por valores altos para el peso específico de la hoja y para el contenido específico de agua en la hoja: este último correlacionado negativamente con el ángulo basal ($r = -0.76$, $p < 0.001$; Tabla 7b). Así mismo, en este grupo se presentan los valores más altos para todos los rasgos anatómicos de las hojas que se consideraron en este trabajo. Otras características importantes de este grupo son los bajos valores de importancia para la densidad y el índice estomáticos del haz, correlacionados negativamente con el número de venas por hoja (Tabla 7b). Con respecto a la vegetación, este grupo se distingue por tener altos porcentajes de cobertura de *Sesuvium portulacastrum*.

Tabla 7a. Resultados de los análisis de correlación entre variables macroscópicas. El coeficiente de correlación está representado por el producto momento de Pearson. * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.001$.**

	TUC	TMC	AT	LRL	DB	RV	RH	RVH	PR Ra
Tallo unicaule	1.00								
Tallo multicaule	-1 ***	1.00							
Altura del tallo	-0.27	0.27	1.00						
Longitud de la rama más larga	-0.29	0.29	-0.002	1.00					
Diámetro de la base	-0.19	0.19	0.26	0.16	1.00				
Distribución de la raíz vertical	0.10	-0.10	-0.08	0.05	0.04	1.00			
Distribución de la raíz horizontal	-0.13	0.13	0.28	-0.06	0.11	-0.34	1.00		
Distribución de la raíz vertical-horizontal	-0.05	0.05	-0.05	-0.03	-0.10	-0.90 ***	-0.11	1.00	
Profundidad de la raíz	0.19	-0.19	-0.31	-0.17	0.09	0.32	-0.19	-0.25	1.00

TUC = Tallo unicaule; TMC = Tallo multicaule; AT = Altura del tallo; LRL = Longitud de la rama más larga; DB = Diámetro de la base; RV = Distribución de la raíz vertical; RH = Distribución de la raíz horizontal; RVH = Distribución de la raíz vertical-horizontal; PR Ra = Profundidad de la raíz.

Tabla 7C. Resultados de los análisis de correlación entre rasgos anatómicos de hojas y raíces. El coeficiente de correlación está representado por el producto momento de Pearson. * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$.

	Π	ECad	ECab	EEad	EAb	EPP	#CPP	FPE	PE/PP	Aerénquima
Espesor de la lámina	1.00									
Espesor de la cutícula adaxial	0.29	1.00								
Espesor de la cutícula abaxial	0.57 ***	0.55 **	1.00							
Espesor de la epidermis adaxial	0.86 ***	0.58 ***	0.71 ***	1.00						
Espesor de la epidermis abaxial	0.79 ***	0.45 *	0.67 ***	0.89 ***	1.00					
Espesor del parénquima en empalizada	0.83 ***	0.18	0.58 ***	0.70 ***	0.57 ***	1.00				
Número de capas del parénquima en empalizada	0.85 ***	0.13	0.57 ***	0.81 ***	0.79 ***	0.79 ***	1.00			
Espesor del parénquima esponjoso	0.97 ***	0.22	0.57 **	0.83 ***	0.78 ***	0.78 ***	0.88 ***	1.00		
Cociente parénquima en empalizada/parénquima esponjoso	0.65 ***	-0.03	0.37 *	0.62 ***	0.66 ***	0.47 **	0.85 ***	0.77 ***	1.00	
Porcentaje de aerénquima en raíz	0.11	-0.17	0.14	0.15	0.18	0.01	0.40 *	0.25 ***	0.62 ***	1.00

Π = Espesor de la lámina; ECad = Espesor de la cutícula adaxial; ECab = Espesor de la cutícula abaxial; EEad = Espesor de la epidermis adaxial; EAb = Espesor de la epidermis abaxial; EPP = Espesor del parénquima en empalizada; #CPP = Número de capas del parénquima en empalizada; EPP = Espesor del parénquima esponjoso; PE/PP = cociente parénquima esponjoso/parénquima en empalizada; Aerénquima = Porcentaje de aerénquima en la raíz

En la Figura 4 se presenta la ordenación, por análisis de componentes principales, para los subcuadros de acuerdo con su composición de rasgos. Aunque no se midieron gradientes, es posible observar que los subcuadros más cercanos al Morro (sitios A y B) tendieron a agruparse en el extremo derecho del eje 1; mientras que los subcuadros de los sitios más alejados (E y F) se expandieron a lo largo del lado izquierdo sobre ese mismo eje. De acuerdo con las características de los sitios, los subcuadros de estos cuatro sitios tienen en común el estar expuestos a inundaciones por agua dulce o agua salada. Los subcuadros de los sitios C y D se ubican en la parte superior del eje 2; posiblemente este eje está separando los sitios en inundables (ubicados en la parte inferior) y no inundables (parte superior). Se debe tomar en consideración que para la obtención del valor de importancia se tomó en cuenta la cobertura de cada especie, por lo que en los casos de presencia de una sola especie, o de especies con gran cobertura en un subcuadro, tuvo influencia en la composición de rasgos en cada subcuadro. Debido a lo anterior el cuadro B10 (compuesto únicamente por *Sporobolus virginicus* con un 57% de cobertura) se ubicó en el extremo izquierdo del eje 1 a pesar de estar cercano a el Morro. El subcuadro B6 fue el único de los cercanos al Morro en el que se presentó *Sesuvium portulacastrum*, además de ser el único subcuadro en el que la cobertura de una sola especie llegó al 100%. Por tal motivo ese subcuadro se agrupó junto con los subcuadros no inundables de los sitios C y D, aunque es importante notar que siguió conservando su posición a la derecha con respecto al subcuadro E22, el cual tuvo una cobertura de *Sesuvium portulacastrum* del 98%.

3.3. Clasificación de los sitios por los promedios de los valores de importancia de cada rasgo.

La Figura 5 muestra la clasificación numérica de los sitios de acuerdo con los promedios de los valores de importancia de cada rasgo. Bajo la letra de cada sitio se pueden observar los rasgos que tuvieron valores de importancia altos (+) y bajos (-) y que fueron decisivos para la formación de los grupos.

Figura 4. Ordenación de subcuadros con base en los valores de importancia de cada rasgo.

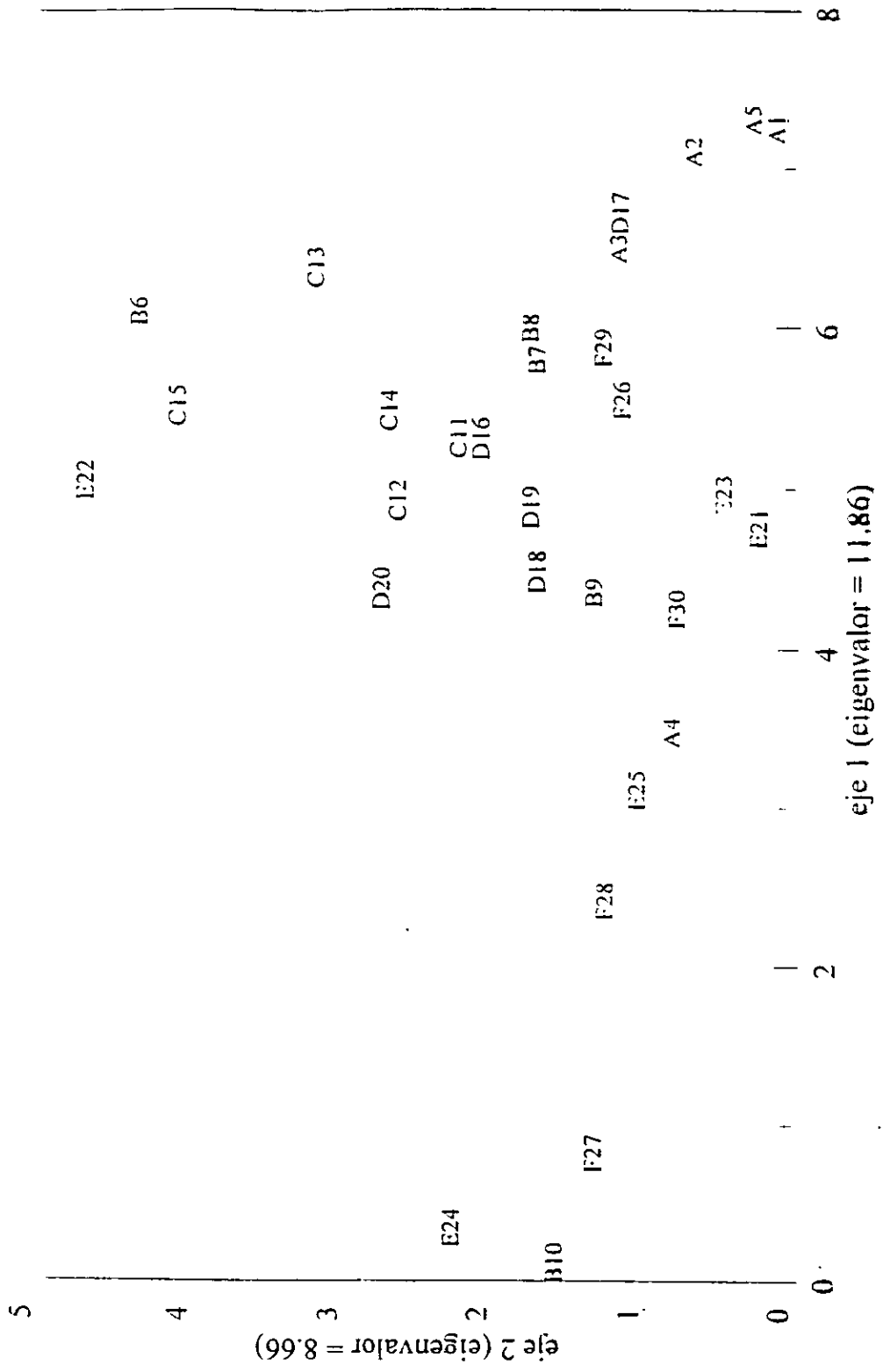
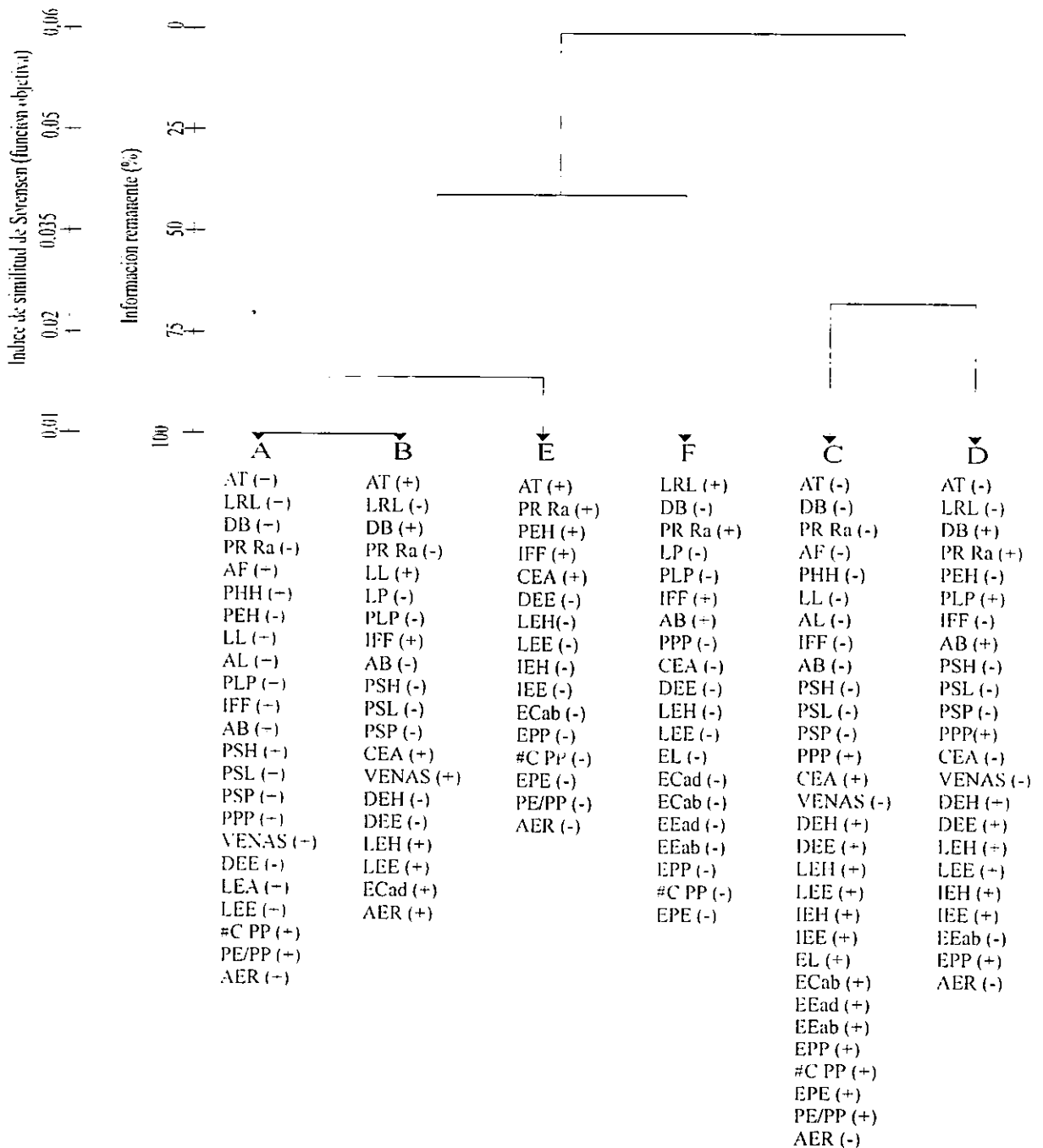


Figura 5. Clasificación de sitios con base en los promedios de los valores de importancia de cada rasgo.

Porcentaje de encadenamiento = 25



AT = Altura del tallo. LRL = Longitud de la rama más larga. DB = Diámetro de la base. PR Ra = Profundidad de la raíz. AF = Área Foliar. PHH = Peso húmedo de la hoja. PEH = Peso específico de la hoja. LL = Largo de la lámina. AL = Ancho de la lámina. LP = Longitud del peciolo. PLP = Proporción del largo del peciolo. IFF = Índice de forma foliar. AB = Angulo basal. PSH = Peso seco de la hoja. PSL = Peso seco de la lámina. PSP = Peso seco del peciolo. PPP = Proporción del peso del peciolo. CEA = Contenido específico de agua. VENAS = Número de venas por hoja. DEH = Densidad estomatocá del haz. DEE = Densidad estomatocá del envés. LEH = Longitud estomatocá del haz. LEE = Longitud estomatocá del envés. IEE = Índice estomatocá del haz. IEE = Índice estomatocá del envés. EL = Espesor de la lámina. ECad = Espesor de la cutícula adaxial. ECab = Espesor de la cutícula abaxial. EEad = Espesor de la epidermis adaxial. EEab = Espesor de la epidermis abaxial. EPP = Espesor del parénquima en empalizada. #C PP = Número de capas del parénquima en empalizada. EPE = Espesor del parénquima esponjoso. PE/PP = Cociente parénquima esponjoso/parénquima en empalizada. AER = Porcentaje de aerenquima en la raíz. (+) = valores altos para el rasgo; (-) = valores bajos para el rasgo.

Aunque esta clasificación tuvo un encadenamiento del 25%, es posible distinguir una primera división que da origen a dos grupos. En un grupo se ubican los sitios expuestos a inundaciones (A, B, E y F); mientras que en el otro grupo se encuentran los sitios expuestos a disturbios por viento (C y D). El primer grupo se subdivide para dejar juntos a los sitios A y B, ambos protegidos de los vientos del norte por su cercanía al Morro, y por otro lado, los separa del sitio E. Sin embargo, este último sigue estando más relacionado con los sitios A y B que con el sitio F.

Los sitios expuestos a inundaciones, excepto el cuadro F, tuvieron valores altos para la altura del tallo, la longitud de la rama más larga y el índice de forma foliar.

Los sitios que están protegidos del viento pero expuestos a frecuentes inundaciones por agua de mar (A y B) se definieron por compartir valores altos para el largo de la lámina, el número de venas por hoja, las longitudes estomáticas de haz y envés y porcentaje de aerénquima en la raíz. También compartieron los valores bajos de la profundidad de la raíz y la densidad estomática del envés.

Los sitios alejados del Morro, expuestos al viento y a inundaciones ocasionales con agua dulce y agua de mar (E y F) compartieron valores altos para la profundidad de la raíz y, en general, tuvieron valores bajos para todos los rasgos anatómicos de las hojas.

Los sitios alejados del Morro, expuestos al viento pero que no presentan inundaciones (C y D) se caracterizaron por tener valores altos para la proporción del peso del peciolo, para las densidades, longitudes e índices estomáticos de haz y envés, así como para el espesor del parénquima en empalizada. Estos sitios también compartieron valores bajos para la altura del tallo, para el índice de forma foliar, para el peso seco de la hoja incluyendo los pesos secos de lámina y peciolo, para el número de venas por hoja y para el porcentaje de aerénquima en la raíz.

3.4. Composición de la vegetación.

Los porcentajes de cobertura de cada especie dentro de cada uno de los subcuadros se presentan en la Tabla 8. Estos valores fueron la base para realizar la clasificación presentada en la Figura 6 y la ordenación de la Figura 7.

En la Figura 6 se observa que la primera gran división separa principalmente a la mayoría de los subcuadros pertenecientes a los sitios C y D de todos los demás. Estos dos sitios están caracterizados por una mayor diversidad de especies. Sólo en estos sitios se tuvo la presencia de *I. imperatii*, *Canavalia* y *Palafoxia*; además, la presencia de *Ipomoea pes-caprae* fue menor en estos sitios que en los otros cuatro. En esta primera división hay una gran subdivisión que separa a los subcuadros B6 y E22 de los demás: esto fue porque estos subcuadros estuvieron compuestos casi exclusivamente por *Sesuvium* con altos valores de cobertura; de hecho, el subcuadro B6 fue el único en el que se tuvo cobertura del 100% para una especie.

Las divisiones que se van presentando hacia la izquierda de la figura están definidas principalmente por las diferentes combinaciones que se dan entre *Sporobolus* e *I. pes-caprae*. De derecha a izquierda los primeros grupos presentan las mayores coberturas de *Sporobolus* o su presencia única; posteriormente se forman grupos en los que se presentaron *I. pes-caprae* y *Sporobolus* con valores de cobertura relativamente equitativos entre ambos. Finalmente, el último grupo de la izquierda contiene subcuadros en los que sólo se presenta *I. pes-caprae*, o bien, esta especie se encuentra acompañada por otras especies diferentes de *Sporobolus*.

En la ordenación de la Figura 7 también se observa una tendencia a separar los subcuadros de los sitios C y D de todos los demás. Así, aunque en este estudio no se realizó medición de gradientes, es posible interpretar el eje 1 como un gradiente de inundación en el que los subcuadros de la izquierda están expuestos a inundaciones, mientras que hacia la derecha se presentan los subcuadros libres de

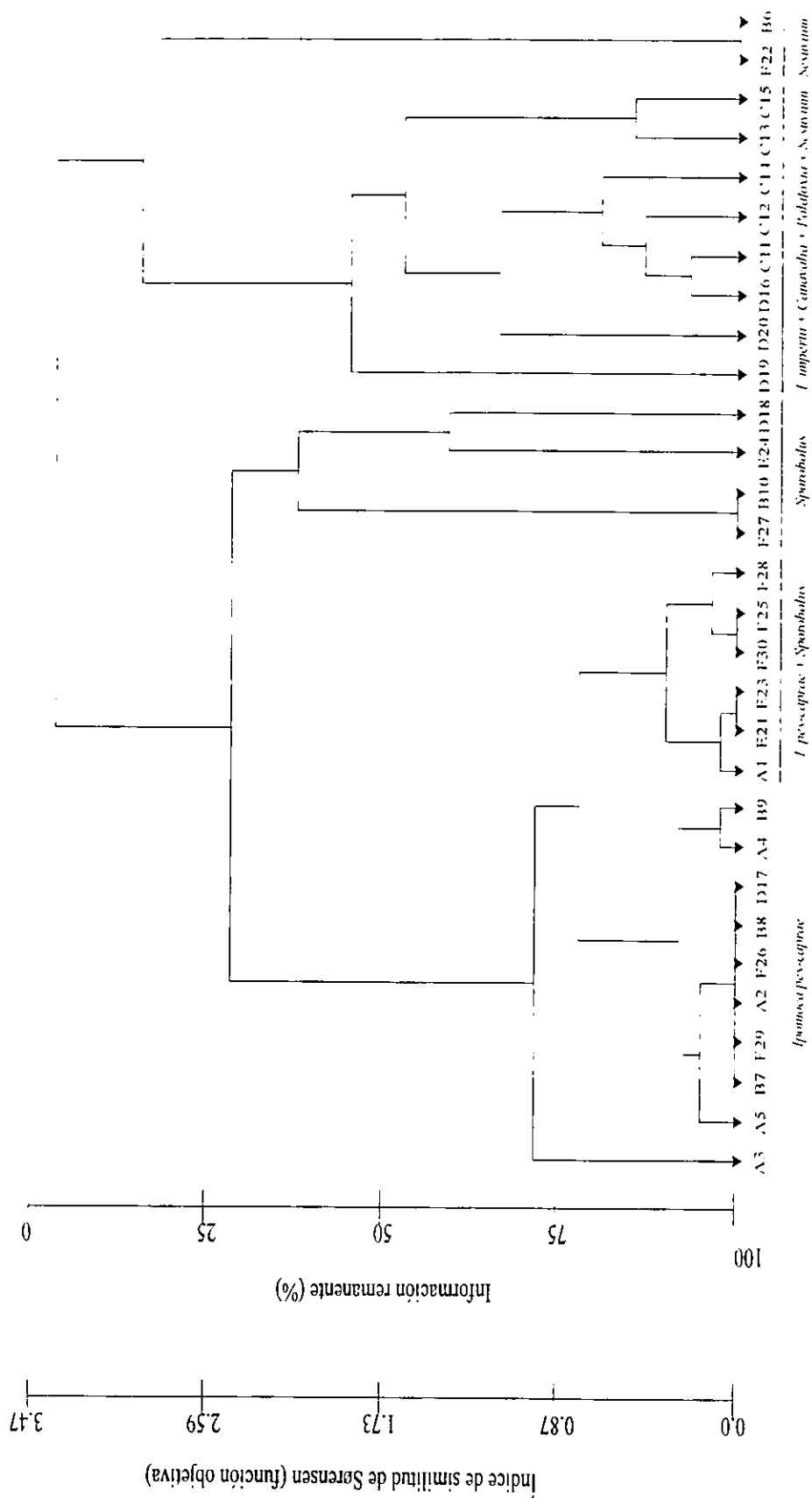
Tabla 8. Porcentajes de cobertura de las especies de plantas presentes en cada subcuadro.

Subcuadro	Distancia al mar* (m)	Especies								
		<i>Andropogon</i>	<i>Bidens</i>	<i>Canavalia</i>	<i>L. imperati</i>	<i>L. pes-caprae</i>	<i>Palatoxia</i>	<i>Randia</i>	<i>Sesuvium</i>	<i>Sporobolus</i>
Sitio A										
A1	7.1	-	-	-	-	75	-	-	-	10
A2	7.1	-	-	-	-	33	-	-	-	-
A3	4.1	-	-	-	-	10	-	-	-	-
A4	7.1	12	-	-	-	18	-	-	-	-
A5	5.1	-	-	-	-	19	-	-	-	-
Sitio B										
B6	3.5	-	-	-	-	-	-	-	100	-
B7	4.5	-	-	-	-	28	-	-	-	-
B8	5.5	-	-	-	-	27	-	4	-	-
B9	5.5	11	-	-	-	30	-	-	-	-
B10	4.5	-	-	-	-	-	-	-	-	57
Sitio C										
C11	22.9	-	-	-	60	-	7	-	-	2
C12	19.8	-	-	-	24	-	11	-	4	-
C13	18.9	-	-	-	13	23	-	-	18	-
C14	20.9	-	-	3	15	-	-	-	2.5	-
C15	19.9	-	-	-	9	-	-	-	14	-
Sitio D										
D16	25.4	-	-	3	34	-	-	-	-	1
D17	24.4	-	-	-	5	25	-	-	-	-
D18	24.4	-	-	18	3	7	1	-	-	8
D19	23.4	-	-	-	6	-	-	-	-	2.5
D20	24.4	-	-	7	8	-	24	-	-	-
Sitio E										
E21	56.1	-	-	-	-	51	-	-	-	30
E22	58.1	-	-	-	-	-	-	-	98	11
E23	56.1	-	-	-	-	56	-	-	-	22
E24	55.1	-	-	-	-	-	-	-	-	11
E25	54.1	-	-	-	-	31	-	-	-	40
Sitio F										
F26	51.8	-	-	-	-	41	-	-	-	1.5
F27	55.8	-	-	-	-	11	-	-	-	75
F28	54.8	-	-	-	-	14	-	-	-	26
F29	51.8	-	-	-	-	34	-	-	-	-
F30	54.8	-	-	-	-	28	-	-	-	18

La distancia al mar se refiere a la distancia entre el cuadro y la línea de mareas durante el muestreo.

Figura 6. Clasificación de subcuadros con base en el porcentaje de cobertura de sus especies.

Porcentaje de encadenamiento = 10.76



inundaciones. No se tiene una interpretación clara para el factor ambiental que pueda estar influenciando la ordenación sobre el eje 2. La exposición al viento y la distancia al mar no se vieron reflejados en esta ordenación.

La Tabla 9 presenta los promedios de los porcentajes de cobertura de cada especie en los cinco subcuadros de cada sitio. Estos valores se utilizaron para obtener la clasificación de la Figura 8. En esta clasificación los sitios C y D también se separan de todos los demás. Las principales diferencias entre estos dos sitios son que en D no se presentó *Sesuvium*, mientras que en este sitio la presencia de *Canavalia* fue más importante que en el sitio C. El menor número de especies en los sitios A, B, E y F influyó para que la distancia entre estos sitios fuera más cercana que la presentada por los sitios C y D. En el grupo de los sitios inundables B tiene mayor relación con E y F que con A, lo cual fue debido principalmente a la mayor presencia de *Sporobolus* en B que en A.

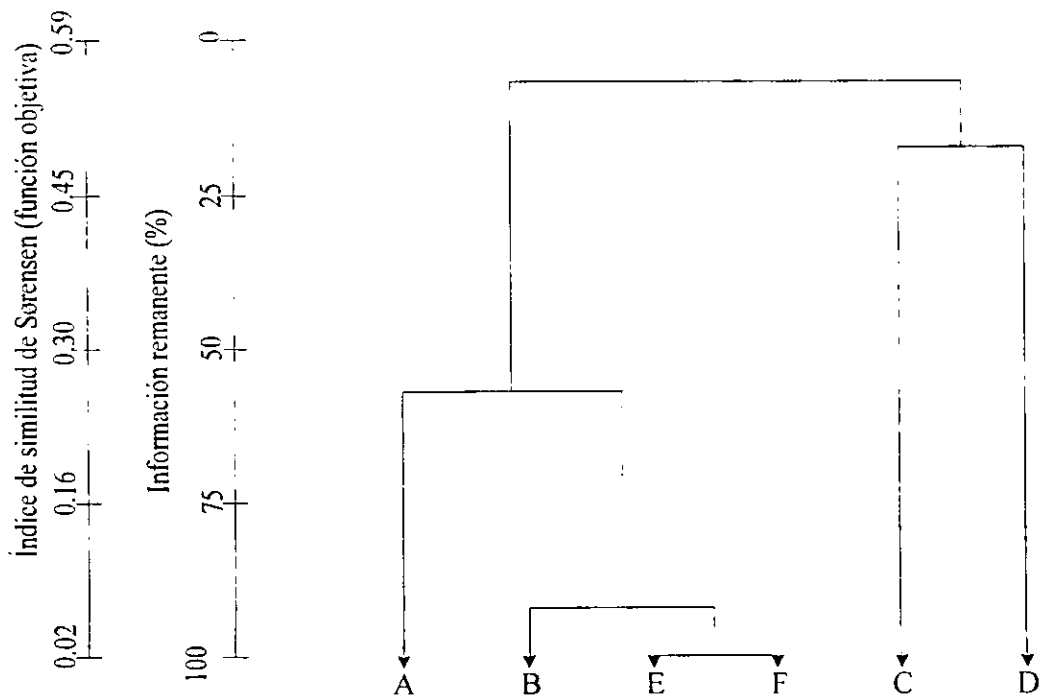
En general se puede decir que el análisis de la composición de especies sí se vio reflejado en una diferenciación entre los sitios.

TABLA 9. Promedios de los porcentajes de cobertura de cada especie en cada sitio.

Sitio	Distancia al mar (m)	Especies								
		<i>Andropogon</i>	<i>Bidens</i>	<i>Canavalia</i>	<i>I. imperati</i>	<i>I. pes-caprae</i>	<i>Palafoxia</i>	<i>Randia</i>	<i>Sesuvium</i>	<i>Sporobolus</i>
A	5.1	2.4	0	0	0	31	0	0	0	2
B	5.5	2.2	1.4	0	0	17	0	0.8	20	11.4
C	20.9	0	0	0.6	24.2	4.6	3.6	0	7.7	0.4
D	23.4	0	0	5.6	11.2	6.4	5	0	0	2.3
E	56.1	0	0	0	0	27.6	0	0	19.6	22.8
F	53.8	0	0	0	0	25.6	0	0	0	24.1

Figura 8. Clasificación de sitios con base en los promedios de los porcentajes de cobertura de cada especie.

Porcentaje de encadenamiento = 25



CAPÍTULO 4

DISCUSIÓN

El análisis de rasgos morfoanatómicos ha dado lugar al reconocimiento de la diversidad funcional de varios tipos de vegetación (Parkhurst y Louks, 1972; Givnish y Vermeij, 1976; Dolph y Dilcher, 1980; Barbour *et al.*, 1985; Rozema *et al.*, 1985; Espejel, 1986; Barbour *et al.*, 1987; Montalvo *et al.*, 1991; Turner y Tan, 1991; Popma *et al.*, 1992; Ashton y Berlyn, 1994). Lo anterior ha permitido sugerir la realización de clasificaciones de tipos de vegetación basadas en la composición de rasgos de las plantas más que en la composición de especies (Adamson, 1939; Danserau, 1951; Crovello, 1970; Snaydon, 1973; Orlóci y Orlóci, 1985; Orshan, 1986; De Patta-Pillar y Orlóci, 1993; Huston, 1994; Bond, 1997; Gitay y Noble, 1997; Hobbs, 1997; Mooney, 1997; Shugart, 1997; Westoby y Leishman, 1997; Woodward y Kelly, 1997; Woodward *et al.*, 1997; Díaz *et al.*, 1998). En particular, en los ambientes costeros se han registrado cambios en la composición de rasgos morfoanatómicos en respuesta a las condiciones ambientales características de estos sitios (Parsons y Gill, 1968; Cartica y Quinn, 1980; Rozema *et al.*, 1985; Espejel, 1986; García-Mora *et al.*, 1999). Las plantas de playas y dunas tienen un grupo reconocido de características morfológicas tanto a nivel de poblaciones como a nivel de especies (Ehrenfeld, 1990), lo cual permitiría explicar la homogeneidad en la distribución de varios rasgos considerados en el presente estudio.

Con el análisis de la composición de los patrones morfoanatómicos que se realizó en este trabajo no fue posible encontrar una relación clara entre la incidencia de disturbios y los valores de importancia de la mayoría de los rasgos cuando éstos fueron revisados uno por uno.

Se consideró que los sitios C y D eran los más expuestos a estrés hídrico por estar ubicados en zonal altas de la playa y libres de inundaciones. Shields (1950) hace una extensa revisión de los rasgos

morfológicos y anatómicos de hojas expuestas a estrés hídrico: considera que la característica más evidente de estas hojas es una baja proporción de la superficie en relación con el volumen. Este rasgo va acompañado de un área foliar reducida, paredes celulares gruesas, una compactación en la venación, un aumento en la frecuencia estomática y un parénquima en empalizada muy desarrollado. Barbour *et al.* (1987) reportaron que en las playas más áridas del norte del Golfo de México, las mayoría de las plantas exhibieron hojas estrechas, pequeñas o pubescentes, pero hubo poca cobertura por plantas suculentas o esclerófilas. En concordancia con el trabajo de Shields (1950) y de Barbour *et al.* (1987), en los sitios Cy D del presente trabajo se tuvieron los valores más bajos para el área foliar, pero también tuvieron los valores más altos para el espesor de la lámina y de los parénquimas, lo cual concuerda con el trabajo de Shields (1950) pero no con el de Barbour *et al.* (1987). El espesor de la lámina tuvo tendencia a incrementarse en el sitio C, debido principalmente a la presencia de *Sesuvium*.

Otra característica relacionada con el estrés hídrico es la longitud de las raíces. Russell (1977) afirma que las características más importantes del sistema de raíces de las plantas que crecen en condiciones de déficit hídrico son el rápido crecimiento hacia las zonas más profundas del sustrato y una amplia distribución. Este último rasgo también es tomado en cuenta por Boorman (1982), en plantas de dunas costeras que crecen en condiciones de sequía, agregando que este carácter está más acentuado en las especies perennes. De acuerdo con lo anterior, en el presente trabajo se esperaba que la profundidad de raíces tuviera valores altos en los sitios que presentaban estrés hídrico (C y D); efectivamente, las raíces más profundas se encontraron en el sitio D, sin embargo, este rasgo también tuvo valores altos en los sitios inundables E y F, mientras que uno de los valores más bajos se encontró en el sitio C junto con los sitios A y B; estos últimos respondieron positivamente a lo esperado en la hipótesis de trabajo. García-Mora *et al.* (1999), al analizar diferentes tipos funcionales en zonas costeras, encontraron que las plantas con mayor desarrollo de raíces se presentaban en sitios expuestos al

movimiento de arena (erosión y acumulación), lo cual también pudo haber sucedido en los sitios D, E y F del presente trabajo.

La densidad estomática es otro rasgo relacionado con las condiciones de estrés hídrico en que crecen las plantas. El modelo presentado por Givnish (1984) sugiere que en condiciones de sequía las hojas de las plantas tienden a aumentar su densidad estomática, lo que trae como consecuencia una disminución en la longitud de los estomas. De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente trabajo, se considera que las densidades estomáticas de haz y envés, incluyendo los índices estomáticos respectivos, sí se manifestaron de acuerdo a lo esperado en la hipótesis de trabajo. Estos rasgos son importantes porque, en general, a diferencia de lo que ocurre en otros tipos de vegetación, las especies pioneras tuvieron densidades e índices estomáticos mayores en el haz que en el envés; además, en estas especies no se presentaron casos de ausencia de estomas en el haz. Las especies en que ocurrió lo contrario fueron *Randia* y *Bidens*; esto es explicable porque en La Mancha estas especies no son propias de los ambientes de playa sino de dunas embrionarias y de hondonadas húmedas, así como de dunas fijas (Moreno-Casasola y Espejel, 1986). La presencia de estas especies en la playa fue debida a la ubicación de los subcuadros en que se encontraron, ya que fueron subcuadros de la parte posterior de la playa, influenciados por su cercanía con el sistema de dunas adyacente (Figura 1). *Andropogon* tampoco es una especie característica de la zona de pioneras, sin embargo, la ausencia de estomas en el envés de esta especie, al igual que en *Sporobolus*, está más relacionada con características propias de la familia. Con respecto a las características de los sitios, las mayores densidades estomáticas ocurrieron en los sitios C y D en respuesta al estrés hídrico característico de estos sitios. Las longitudes estomáticas fueron menores en los sitios E y F, pero este fue otro rasgo influido por la presencia de *Sporobolus*, especie con la menor longitud estomática en el haz y nula presencia de estomas en el envés.

Otro factor ambiental presente en los sitios C y D, además de el estrés hídrico, fue el déficit de

nutrientes ya que, de acuerdo con Pérez-Maqueo (1995), las zonas expuestas a las mareas presentan mayor cantidad de nutrimentos que las no expuestas. Este factor también pudo haber influenciado para que en los sitios C y D se obtuvieran los valores más bajos para el área foliar. Beadle (1966) y Turner y Tan (1991) han relacionado el déficit de nutrientes con la disminución del área foliar y con la xeromorfía en general, en varias plantas de Australia y de Singapur.

Otro rasgo que podría estar respondiendo al déficit de nutrientes es la altura del tallo. Los sitios inundables (A, B, E y F) fueron los que presentaron las plantas más altas. Campbell y Cowling (1985) encontraron resultados similares al relacionar la pobreza nutrimental de los suelos con la estatura corta de las plantas en el sur de Africa.

Se esperaba que la altura del tallo también respondiera a la exposición al viento. De acuerdo con trabajos en invernadero realizados por Jaffe (1973), los principales rasgos morfológicos de las plantas en respuesta a la exposición al viento son el retardo del crecimiento longitudinal junto con el aumento en el crecimiento radial. Resultados similares fueron obtenidos por Lawton (1982) en árboles de bosques montanos. En el presente trabajo los sitios protegidos del viento (A y B) presentaron plantas más altas que los sitios C y D, sin embargo, los sitios E y F no fueron muy diferentes de los sitios A y B con respecto a este rasgo. En lo referente al diámetro de la base del tallo, tampoco hubo respuestas claras para este rasgo porque los tallos más gruesos se presentaron en los sitios cercanos al Morro, mientras que de los sitios expuestos al viento, sólo el sitio D tuvo valores de importancia altos para este rasgo.

Un factor que está relacionado con el viento en las zonas costeras es la intensidad de aspersión salina (Oosting y Billings, 1942). Oosting (1945) realizó una serie de experimentos para determinar la tolerancia de varias especies de dunas costeras a la aspersión salina; entre sus resultados encontró que, en general, las plantas más expuestas presentaron una tendencia a endurecer sus hojas y aumentar el grosor de sus cutículas. Un trabajo similar fue realizado por Barbour y De Jong (1977); ellos

encontraron que cuando las plantas estaban expuestas a la aspersión salina mostraban mayor succulencia que las plantas no expuestas. En el presente trabajo se consideró que los sitios alejados del Morro (C, D, E y F) estaban más expuestos a la salinidad aérea por no estar protegidos del viento: sin embargo, las plantas de estos sitios no presentaron tendencias a aumentar el peso específico de sus hojas ni a desarrollar estructuras pesadas como esclerénquima y cutículas gruesas. Por el contrario, los sitios C y D fueron los que tuvieron valores más bajos en peso específico, mientras que los espesores de las cutículas no tuvieron tendencias de crecimiento en ninguno de los sitios. En los sitios C y D si se presentaron valores altos para el espesor de la lámina, pero probablemente, más que la aspersión salina, este rasgo estuvo relacionado con el estrés hídrico como se mencionó anteriormente.

Barbour *et al.* (1985) consideran que la exposición a la aspersión salina en los ambientes de playa influye de gran manera en la forma de las hojas, de tal manera que en los sitios más expuestos las hojas son anchas y dispuestas horizontalmente, mientras que en los sitios protegidos las hojas son lineares y dispuestas verticalmente. En el presente trabajo el índice de forma foliar, incluyendo el largo de la lámina, estuvo influenciado por la presencia de gramíneas más que por algún factor ambiental como la aspersión salina o la exposición al viento: por esta razón los valores altos de estos rasgos se obtuvieron precisamente en los sitios A, B, E y F, caracterizados por lo altos valores de cobertura de gramíneas, principalmente de *Sporobolus* en E y F.

En los sitios expuestos a inundaciones (A, B, E y F) se esperaba encontrar valores más altos para el porcentaje de aerénquima que en los sitios libres de inundaciones (C y D). Los resultados obtenidos estuvieron de acuerdo con lo esperado. De los sitios inundables el porcentaje de aerénquima en las raíces fue mayor en A y B, lo cual quizá está relacionado al hecho de que las inundaciones en estos sitios ocurren con mayor frecuencia que en los sitios E y F.

A diferencia de los resultados encontrados al analizar rasgo por rasgo, los análisis multivariados

referentes a la composición de rasgos morfoanatómicos en los diferentes sitios dieron resultados más claros con respecto a lo esperado por las condiciones ambientales. Resultados similares han sido encontrados por Montalvo *et al.* (1991) al diferenciar sitios ubicados en diferentes altitudes en España utilizando rasgos morfológicos y funcionales. Así mismo, Díaz *et al.* (1998) definieron la asociación entre rasgos de las plantas y condiciones climáticas en un gradiente regional. En un trabajo similar al presente, García-Mora *et al.* (1999), definen tres tipos funcionales de plantas en ambientes de playa utilizando análisis multivariados como herramienta. La principal importancia de utilizar análisis multivariados en estudios de composición de rasgos es que se procesan juntos rasgos que aparentemente no tienen relación entre sí pero que están respondiendo a un mismo factor ambiental. En estos análisis se dá más importancia a los rasgos que responden a uno o a pocos de los factores ambientales involucrados, mientras que los rasgos considerados como "redundantes", por presentarse independientemente de las condiciones ambientales, no tienen el mismo peso dentro del análisis. En el presente trabajo los rasgos que mejor definieron los sitios en cuanto a las condiciones ambientales presentes en cada uno de ellos fueron la densidad y el índice estomáticos, el área foliar, el espesor de la lámina y de las cutículas, la profundidad de las raíces y el porcentaje de aerénquima.

Los análisis multivariados también son importantes para definir comunidades con base en su composición de especies. Comparando la clasificación numérica basada en los valores de importancia de los rasgos (Figura 3) con la clasificación basada en las coberturas de las especies (Figura 6), es posible apreciar que en la primera, los subcuadros de los sitios C y D tuvieron menor tendencia a la agrupación que en la segunda clasificación. Esto fue en respuesta a las similitudes morfoanatómicas encontradas entre *I. pes-caprae*, *I. imperatii* y *Canavalia rosea*. A pesar de esto, la ordenación basada en los valores de importancia de cada rasgo (Figura 4) sí permitió agrupar a los subcuadros de los sitios C y D de acuerdo con la ausencia de inundaciones, de una manera más clara que como ocurrió en la

ordenación basada en las coberturas de las especies (Figura 7). Lo mismo se pudo observar en cuanto a la separación de los subcuadros expuestos al viento de los subcuadros ubicados en sitios protegidos.

El análisis de la vegetación realizado en este trabajo permite reconocer diferencias entre los sitios con respecto a su composición de especies. Estas diferencias son similares a las encontradas en los resultados de Pérez-Maqueo (1995): en general, *Ipomoea pes-caprae* y *Sporobolus virginicus* fueron las especies con mayor presencia tanto en la zona cercana al Morro como en los sitios correspondientes a la zona lejana. *Sesuvium portulacastrum* fue una especie con importancia relativa menor que las especies anteriores, pero también se presentó en ambas zonas: mientras que *Ipomoea imperatii* tuvo mayor presencia en la zona lejana que en la zona cercana al Morro. Además, en la zona lejana *Ipomoea imperatii* y *Canavalia rosea* tuvieron mayor presencia en los sitios libres de inundación mientras que *Ipomoea pes-caprae* y *Sporobolus virginicus* tuvieron valores de cobertura más altos en los sitios inundables que en los no inundables.

De acuerdo con lo mencionado en los antecedentes de este trabajo, Barbour *et al.* (1987) sugirieron la revaloración del valor adaptativo al no encontrar respuestas claras en la relación de rasgos anatómicos y morfológicos de hojas de plantas de playa con los factores ambientales en que se desarrollan. Específicamente, ellos esperaban que las regiones más cálidas y secas de la costa norte del Golfo de México estuvieran dominadas por plantas con metabolismo C4 y que tuvieran adaptaciones estructurales a estos ambientes tales como área foliar pequeña, succulencia, pubescencia y esclerofilia; mientras que en las regiones más frías debieron predominar las especies de metabolismo C3 con hojas anchas y enteras. Sin embargo, las regiones más calientes tuvieron menor cobertura por plantas C4 y mayor cobertura por plantas con hojas anchas y enteras que en los sitios más fríos, siendo estos últimos dominados por plantas esclerófilas.

Como se vio en los resultados del presente trabajo, la playa puede ser drásticamente heterogénea

en sus condiciones ambientales aun en espacios relativamente pequeños como en El Morro de La Mancha. Esta heterogeneidad puede estar dada por la presencia de gradientes ambientales y/o micrositios que determinan la dominancia de especies en pequeños parches de playa y su ausencia total en otros: de hecho, este fue el criterio por el cual se decidió medir la cobertura de cada especie y no nada más su presencia/ausencia.

En lo que respecta a los resultados de Barbour *et al.* (1987), la aparente carencia de correlación entre el ambiente y los rasgos de las especies podría deberse a la heterogeneidad, que es una característica particular de las playas: probablemente un análisis más exhaustivo en sus sitios trabajados, que tomara en cuenta una gran cantidad de posibles factores ambientales como salinidad aérea y edáfica, movilidad de arena, disposición de nutrientes en el sustrato, regímenes de inundaciones, exposiciones al viento, etc., serviría para explicar la discordancia entre sus expectativas y sus resultados. Además, una similitud evidente entre sus resultados y los del presente trabajo es la difícil interpretación al analizar las respuestas de cada rasgo: posiblemente esto sea debido a que existen varios factores involucrados en la expresión de un rasgo (por ejemplo, el área foliar puede verse disminuída a causa del estrés hídrico y el déficit de nutrientes) o a que algún factor es más importante para la expresión de un rasgo (por ejemplo, en suelos ricos en nutrientes pero con déficit hídrico, hay disminución en el área foliar).

De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo y la discusión realizada en este capítulo es posible establecer las siguientes conclusiones:

Las diferencias en composición taxonómica entre cada sitio no siempre reflejan una diferencia en su composición morfoanatómica. Aún así, sí es posible diferenciar a cada sitio de acuerdo a los patrones morfoanatómicos que presentan.

Los rasgos que presentaron cambios más evidentes con respecto a los regímenes de disturbios fueron las densidades, longitudes e índices estomáticos de haz y envés: sin embargo, comparar cada sitio

por la composición de todos los rasgos morfoanatómicos a la vez mediante análisis multivariados, permite ver tendencias más claras que cuando se analiza rasgo por rasgo.

La composición florística en la playa del Morro de La Mancha está influenciada por las características topográficas de la playa, por la zonación con respecto a la distancia con el sistema de dunas interno y por la variación, a nivel de microsítios, de los regímenes de inundaciones por agua salada y agua dulce, y la exposición al viento.

El estudio de la composición de rasgos morfoanatómicos es una herramienta útil para el conocimiento de la diversidad funcional en los ambientes de playa; la interpretación de los resultados es más clara cuando se trabaja conjuntamente con el estudio de la composición vegetacional: además un estudio somero de la vegetación puede reforzarse utilizando la composición de rasgos de cada especie.

LITERATURA CITADA

- Adamson, R.S. 1939. The classification of life-forms of plants. *The Botanical Review* 5: 546-561.
- Ashton, P.M.S. y G.P. Berlyn. 1994. A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (Section Erythrobalanus, Fagaceae) species in different light environments. *American Journal of Botany* 81: 137-152.
- Barbour, M.G. y T.M. De Jong. 1977. Response of West Coast Beach taxa to salt spray, sea water inundation, and soil salinity. *The Bulletin of the Torrey Botanical Club* 104: 29-34.
- Barbour, M.G., J.H. Buk, y W.D. Pitts. 1980. *Terrestrial Plant Ecology*. Benjamin/Cummings. Menlo Park, California.
- Barbour, M.G., T.M. De Jong, y B.M. Paulik. 1985. Marine, beach and dune plant communities. En: *Physiological Plant Ecology of North American Plant Communities*. B.F. Chabot y H.A. Mooney (eds.), pp. 296-322. Chapman & Hall, New York.
- Barbour, M.G., M. Rejmánek, A.F. Johnson y B.M. Pavlik. 1987. Beach vegetation and plant distribution patterns along the northern Gulf of Mexico. *Phytocoenologia* 15: 201-233.
- Bazzaz, F.A. 1983. Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. En: *Disturbance and Ecosystems*. H.A. Mooney y M. Godron (eds.), pp. 259-275. Springer-Verlag, Berlin.
- Beadle, N.C.W. 1966. Soil phosphate and its role in molding segments of the Australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology* 47: 992-1007.
- Begon, M., J.L. Harper, y C.R. Townsend. 1990. *Ecology: Individuals, Populations, and Communities*. 2ª ed. Blackwell, Oxford.
- Berlyn, G.P. y J.P. Miksche. 1976. *Botanical microtechnique and cytochemistry*. The Iowa State University Press, Iowa.
- Bond, W.J. 1997. Functional types for predicting changes in biodiversity: a case study in Cape fynbas. En: *Plant functional types*. T.M. Smith, H.H. Shugart y F.I. Woodward (eds.), pp. 174-194. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bongers, F. y J. Popma. 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette* 151: 354-365.

- Britton, J.C. y B.C. Morton. 1989. *Shore Ecology of the Gulf of Mexico*. University of Texas Press, Austin.
- Boorman, L.A. 1982. Some plant growth patterns in relation to the sand dune habitat. *Journal of Ecology* 70: 607-614.
- Buckley, R.C., R.T. Corlett y P.J. Grubb. 1980. Are the xeromorphic trees of tropical upper montane rain forest drought-resistant?. *Biotropica* 12: 124-136.
- Campbell, B.M. y R.M. Cowling. 1985. Relationships between vegetation structure and the environment in the Cape. Southern Africa: a review. *Annali di Botanica* 43: 245-255.
- Cartica, R.J. y J.A. Quinn. 1980. Responses of populations of *Solidago sempervirens* (Compositae) to salt spray across a barrier beach. *American Journal of Botany* 67: 1236.
- Castellanos, E.A., H.A. Mooney, S.H. Bullock, C. Jones y R. Robichaux. 1989. Leaf, stem and metamer characteristics of vines in a tropical deciduous forest in Jalisco, Mexico. *Biotropica* 21: 41-49.
- Castillo-Arguero, S. 1987. *Periodos de Foliación, Floración y Fructificación de 60 Especies de Dunas Costeras del Morro de la Mancha, Veracruz*. Cuadernos de Ecología No. 2. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Castillo, S. y J. Carabias. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: fenología. *Biotropica* 7: 551-568.
- Castillo, S., J. Popma y P. Moreno-Casasola. 1991. Coastal sand dune vegetation of Tabasco and Campeche, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2: 73-88.
- Correll, D.S. y H.B. Correll. 1972. *Aquatic and wetland plants of southwestern United States*. Environmental Protection Agency, Washington, D.C.
- Crawford, R.M.M. (ed.). 1982. *Plant Life in Aquatic and Amphibious Habitats*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Crovello, T.J. 1970. Analysis of character variation in ecology and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 55-98.
- Danserau, P. 1951. Description and recording of vegetation upon a structural basis. *Ecology* 32: 172-229.
- De Patta-Pillar, V. y L. Orlóci. 1993. Taxonomy and perception in vegetation analysis. *COENOSIS* 8: 53-66.
- Devall, M.D., L.B. Thien y W.J. Platt. 1990. The ecology of *Ipomoea pes-caprae*, a pantropical strand plant. Proceedings of the Symposium on Coastal Sand Dunes. pp. 231-249. Guelph, Ontario.

- Díaz, S., M. Cabido y F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113-122.
- Dolph, G.E. y D.L. Dilcher. 1980. Variation in leaf size with respect to climate in Costa Rica. *Biotropica* 12: 91-99.
- Ehrenfeld, J.G. 1990. Dynamics and processes of barrier island vegetation. *Reviews in Aquatic Sciences* 2: 437-480.
- Espejel, I. 1986. *Studies on coastal sand dune vegetation of the Yucatan Peninsula*. Ph. D. thesis. Uppsala. University.
- García, E. 1970. Los climas de Veracruz. *Anales del Instituto de Biología (Serie Botánica)* 41: 3-42.
- García-Mora, M.R., J.B. Gallego-Fernández y F. García-Novo. 1999. Plant functional types in coastal foredunes in relation to environmental stress and disturbance. *Journal of Vegetation Science* 10: 27-34.
- Gitay, H. e I.R. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them?. En: *Plant functional types*. T.M. Smith, H.H. Shugart y F.I. Woodward (eds.), pp. 3-19. Cambridge University Press. Cambridge.
- Givnish, T.J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forest. En: *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. E. Medina, H. A. Mooney y C. Vázquez-Yañez (eds.), pp. 51-84. Junk, La Haya.
- Givnish, T.J. y G.J. Vermeij. 1976. Sizes and shapes of liane leaves. *The American Naturalist* 110: 743-778.
- Gómez-Pompa, A. et al. 1972. *Estudio Preliminar de la Vegetación y la Flora en la Región de Laguna Verde*. Ver. UNAM, México, D.F.
- Grace, J. 1977. *Plant Response to Wind*. Academic Press, Londres.
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Nueva York.
- Hesp, P.A. 1991. Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. *Journal of Arid Environments* 21: 165-191.
- Hobbs, R.J. 1997. Can we use plant functional types to describe and predict responses to environmental change?. En: *Plant functional types*. T.M. Smith, H.H. Shugart y F.I. Woodward (eds.), pp. 67-89. Cambridge University Press, Cambridge.
- Howard, R.A. 1969. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 8. Studies of stem growth and form, and of leaf structure. *Journal of the Arnold Arboretum* 50: 225-267.

- Huston, M.A. 1994. *Biological Diversity*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Ingrouville, M. 1992. *Diversity and Evolution of Land Plants*. Chapman & Hall. Oxford.
- Jaffe, M.J. 1973. Thigmomorphogenesis: the response of plant growth and development to mechanical stimulation. With special reference to *Bryonia dioica*. *Planta* 114: 143-157.
- Jaffe, M.J. 1980. Morphogenetic response of plants to mechanical stimuli or stress. *BioScience* 30: 239-243.
- Johansen, D.A. 1953. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill. Nueva York.
- Kapelle, M. 1996. *Los Bosques de Roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: Biodiversidad, Ecología, Conservación y Desarrollo*. Instituto de Biodiversidad y Universidad de Amsterdam. Wageningen.
- Körner, C. 1989. The nutritional status of high altitudes: a worldwide comparison. *Oecologia* 81: 379-391.
- Krebs, C.J. 1994. *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 4ª ed. Harper & Row. Nueva York.
- Lawton, R.O. 1982. Wind stress and elfin stature in a montane rain forest tree: an adaptive explanation. *American Journal of Botany* 69: 1224-1230.
- Mansfield, T.A. y M.B. Jones. 1976. Photosynthesis: leaf and whole plant aspects. En: *Plant Structure, Function and Adaptation*. M.A. Hall (ed.), pp. 294-325. The Macmillan Press. Londres.
- McCune, B. y M.J. Mefford. 1995. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data Version 2.05*. MJM Software. Gleneden Beach, Oregon.
- Martínez, M.L., P. Moreno-Casasola y S. Castillo. 1993. Biodiversidad costera: playas y dunas. En: *Biodiversidad Marina y Costera de México*. S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.), pp. 160-181. CONABIO y CIQRO. México. D.F.
- Martínez-Romero, E. 1992. *Producción y establecimiento de raíces adventicias en dos especies dominantes de playas en dunas costeras (Ipomoea pes-caprae (L.) R. Br. (Convolvulaceae) y Cunavalia rosea (L.) (Leguminosae)*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F.
- Maynard-Smith, J. 1989. *Evolutionary Genetics*. Oxford University Press, Oxford.
- Medina, E. 1977. *Introducción a la Ecofisiología Vegetal*. OEA. Washington, D.C.

- Medina, E. 1984. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. En: *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.), pp. 139-154. Junk, La Haya.
- Medina, E., V. García y E. Cuevas. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forest of the upper Rio Negro region. *Biotropica* 22: 51-64.
- Miller, P.C. 1983. Comparison of water balance characteristics of plant species in "natural" versus modified ecosystems. En: *Disturbance and Ecosystems*. H.A. Mooney y M. Godron (eds.), pp. 188-212. Springer-Verlag, Berlin.
- Montalvo, J., M.A. Casado, C. Levassor, y F.D. Pineda. 1991. Adaptation of ecological systems: compositional patterns of species and morphological and functional traits. *Journal of Vegetation Science* 2: 655-666.
- Mooney, H.A. 1997. Ecosystem function of biodiversity: the basis of the viewpoint. En: *Plant functional types*. T.M. Smith, H.H. Shugart y F.I. Woodward (eds.), pp. 341-353. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mooney, H.A., W.E. Winner, y E.J. Pell (eds.). 1991. *Response of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, Nueva York.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biotica* 7: 577-660.
- Moreno-Casasola, P. 1985. *Pattern of plant species distribution on Mexican coastal dunes along the Gulf of Mexico*. Ph.D. Thesis. Uppsala University.
- Moreno-Casasola, P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune systems. *Vegetatio* 65: 67-76.
- Moreno-casasola, P. e I. Espejel. 1986. Classification and ordination of coastal sand dune vegetation along the Gulf and Caribbean Sea of Mexico. *Vegetatio* 66: 147-182.
- 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: 491-526.
- Nash, D.L. 1976. *Flora of Guatemala. Part XII*. Chicago Natural History Museum Press, Chicago.
- Oosting, H.J. 1945. Tolerance to salt spray of plants of coastal dunes. *Ecology* 26: 85-89.

- Oosting, H.J. y W.D. Billings. 1942. Factors effecting vegetational zonation on coastal dunes. *Ecology* 26: 85-89.
- Orlóci, L. y M. Orlóci. 1985. Comparison of communities without the use of species: model and example. *Annali di Botanica* 43: 275-285.
- Orshan, G. 1986. Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. *Annali di Botanica* 44: 7-38.
- Parkhurst, D.F. y O.L. Louks. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology* 60: 505-537.
- Parsons, R.F. y A.M. Gill. 1968. The effects of salt spray on coastal vegetation at Wilson's Promontory. Victoria, Australia. *Proc. Roy. Soc. Victoria (Aust.)*, 81: 1.
- Peace, W.J.H. y T.D. Macdonald. 1981. An investigation of the leaf anatomy, foliar mineral levels, and water relations of trees of a Sarawak forest. *Biotropica* 13: 100-109.
- Pérez-Maqueo, O. 1995. *Análisis del efecto de los disturbios en la dinámica de la playa del Morro de la Mancha, Veracruz*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F.
- Popma, J., F. Bongers y M.J.A. Werger. 1992. Gap dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico. *Oikos* 63: 207-214.
- Raven, P.H., R.F. Evert y S.E. Eichhorn. 1992. *Biology of Plants*. Worth Publishers, Nueva York.
- Richter, H. 1976. The water status in the plant-experimental evidence. En: *Water and Plant Life*. O.L. Lange, L. Kappen y E.-D. Schulze (eds.), pp. 42-58. Springer-Verlag, Berlin.
- Roberts, D.W. 1986. Ordination on the basis of fuzzy set theory. *Vegetatio* 66: 123-131.
- Rozema, J., P. Bijwaard, G. Prast y R. Broekman. 1985. Ecophysiological adaptations of coastal halophytes from foredunes and salt marshes. *Vegetatio* 62: 499.
- Russell, E.W. 1973. *Soil conditions and plant growth*. Longman, Londres.
- Russell, R.S. 1977. *Plant Root Systems*. McGraw-Hill, Londres.
- Shields, L.M. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *The Botanical Review* 16: 399-447.
- Shugart, H.H. 1997. Plant and ecosystem functional types. En: *Plant functional types*. T.M. Smith, H.H. Shugart y F.I. Woodward (eds.), pp. 20-43. Cambridge University Press, Cambridge.
- Snaydon, R.W. 1973. Ecological factor, genetic variation and speciation in plants. En: *Taxonomy and Ecology*. V.H. Heywood (ed.), pp. 1-29. Academic Press, Londres.

- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.
- Standley, P.C. y J.A. Steyermark. 1949. *Flora of Guatemala. Part IV*. Chicago Natural History Museum Press, Chicago.
- Standley, P.C. y L.O. Williams. 1970. *Flora of Guatemala. Part IX*. Chicago Natural History Museum Press, Chicago.
- Sutcliffe, J.F. 1979. *Plants and Water*. Edward Arnold Ltd., Gran Bretaña.
- Swallen, J.R. 1955. *Flora of Guatemala. Part II: Grasses of Guatemala*. Chicago Natural History Museum Press, Chicago.
- Tinoco-Ojanguren, C. Y C. Vázquez-Yanes. 1983. Diferencias en poblaciones de *Piper hispidum* bajo condiciones de luz contrastante en una selva alta perennifolia. *Biotica* 8: 283-291.
- Franquillini, W. 1976. Water relations and alpine timberline. En: *Water and Plant Life*. O.L. Lange, L. Kappen y E.-D. Schulze (eds.), pp. 473-491. Springer-Verlag, Berlin.
- Turner, B.L. y M.I. Morris. 1976. Systematics of *Palafoxia* (Asteraceae: Helenieae) *Rhodora* 78: 567-628.
- Turner, I.M. 1994. Sclerophylly: primarily protective?. *Functional Ecology* 8: 669-675.
- Turner, I.M. y H.T.M. Tan. 1991. Habitat-related variation in tree leaf form in four tropical forest types on Polau Ubin, Singapore. *Journal of Vegetation Science* 2: 69-698.
- Turner, I.M., B.L. Ong y H.T.W. Tang. 1995. Vegetation analysis, leaf structure and nutrient status of a Malaysian heath community. *Biotropica* 27: 2-12.
- Valverde, V.M.T. 1988. *Germinación de algunas especies pioneras de dunas costeras del Golfo de México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Velázquez-Rosas, N. 1997. *Características foliares de los árboles de bosques húmedos de montaña en la región de la Chinantla, Sierra Norte de Oaxaca*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Westoby, M. y M. Leishman. 1997. Categorizing plant species into functional types. En: *Plant functional types*. T.M. Smith, H.H. Shugart y F.I. Woodward (eds.), pp. 104-121. Cambridge University Press, Cambridge.
- White, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* 45: 229-299.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*, 2ª ed. Macmillan. Nueva York.

- Woodward, F.I. y C.K. Kelly. 1997. Plant functional types: towards a definition by environmental constraints. En: *Plant functional types*. T.M. Smith, H.H. Shugart y F.I. Woodward (eds.), pp. 47-65. Cambridge University Press, Cambridge.
- Woodward, F.I., T.M. Smith y H.H. Shugart. 1997. Defining plant functional types: the end view. En: *Plant functional types*. T.M. Smith, H.H. Shugart y F.I. Woodward (eds.), pp. 354. Cambridge University Press, Cambridge.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Nueva Jersey.

Apéndice A. Rasgos macroscópicos de las especies presentes en seis sitios de la playa de El Morro de La Mancha, Veracruz, México. Los datos numéricos corresponden a mediciones realizadas en campo para cada especie.

Subcuadro	Especie	Tallo			Raíz		
		Tipo	Altura (cm)	Longitud de la rama más larga (cm)	Diametro de la base (cm)	Distribucion	Profundidad (cm)
Sitio A							
A1	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	27.20	70.00	0.60	vertical-horizontal	15.00
A1	<i>Sporobolus virginicus</i>	uncaule	50.70	23.24	0.50	vertical	13.00
A2	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	24.10	468.00	0.79	vertical	8.30
A3	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	18.50	553.00	0.41	vertical	14.16
A4	<i>Andropogon glomeratus</i>	multicaule	68.67	76.00	1.17	vertical-horizontal	12.50
A4	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	23.33	314.00	0.48	vertical	26.00
A5	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	24.33	610.00	0.45	vertical	15.00
Sitio B							
B6	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	multicaule	39.66	236.00	0.85	horizontal	14.00
B7	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	12.00	220.00	0.64	vertical	12.00
B8	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	17.66	72.00	0.46	vertical	9.00
B8	<i>Santha lactevirens</i>	uncaule	39.00	14.00	0.65	vertical	26.00
B9	<i>Andropogon glomeratus</i>	multicaule	128.00	33.00	1.21	vertical	30.00
B9	<i>Cidaris pilosa</i>	multicaule	17.33	11.00	0.26	vertical-horizontal	7.40
B9	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	16.66	98.00	0.41	vertical	8.30
B10	<i>Sporobolus virginicus</i>	multicaule	37.00	11.00	0.29	vertical-horizontal	13.00
Sitio C							
C11	<i>Ipomoea imperati</i>	multicaule	13.66	389.00	0.24	vertical-horizontal	4.00
C11	<i>Calathea lindeni</i>	multicaule	56.00	94.00	0.31	vertical-horizontal	13.00
C11	<i>Sporobolus virginicus</i>	uncaule	19.00	17.00	0.33	vertical	22.83
C12	<i>Ipomoea imperati</i>	multicaule	6.00	235.00	0.22	vertical	8.90
C12	<i>Calathea lindeni</i>	multicaule	70.00	37.00	0.76	vertical	36.00
C12	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	multicaule	14.00	39.00	0.45	horizontal	13.00
C13	<i>Ipomoea imperati</i>	multicaule	11.00	31.00	0.25	vertical	11.50
C13	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	14.00	373.00	0.45	vertical-horizontal	14.00
C13	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	multicaule	12.00	90.00	0.66	horizontal	16.00
C14	<i>Caniavalia rosea</i>	multicaule	10.00	494.00	0.52	vertical	29.00
C14	<i>Ipomoea imperati</i>	multicaule	7.00	259.00	0.25	vertical	29.00
C14	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	multicaule	14.00	18.00	0.52	horizontal	17.00
C15	<i>Ipomoea imperati</i>	multicaule	11.50	107.00	0.31	vertical	18.00
C15	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	multicaule	22.00	44.00	0.52	vertical-horizontal	21.00
Sitio D							
D16	<i>Caniavalia rosea</i>	multicaule	13.50	80.00	0.52	vertical-horizontal	34.00
D16	<i>Ipomoea imperati</i>	multicaule	8.00	69.00	0.93	vertical	24.50
D16	<i>Sporobolus virginicus</i>	uncaule	16.00	11.00	0.24	vertical	18.00
D17	<i>Ipomoea imperati</i>	multicaule	13.00	30.00	0.44	vertical	10.00
D17	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	15.50	71.00	0.88	vertical	42.00
D18	<i>Caniavalia rosea</i>	multicaule	15.00	200.00	0.58	vertical	55.00
D18	<i>Ipomoea imperati</i>	multicaule	8.00	340.00	0.18	vertical	23.00
D18	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	16.00	51.00	0.70	vertical	18.00
D18	<i>Calathea lindeni</i>	uncaule	47.00	20.00	0.50	vertical	30.00
D18	<i>Sporobolus virginicus</i>	uncaule	17.00	18.00	0.28	vertical	18.00
D19	<i>Ipomoea imperati</i>	multicaule	11.00	54.00	0.25	vertical	10.20
D19	<i>Sporobolus virginicus</i>	uncaule	15.00	18.00	0.16	vertical	32.50
D20	<i>Caniavalia rosea</i>	multicaule	13.00	84.00	0.58	vertical	73.00
D20	<i>Ipomoea imperati</i>	multicaule	5.00	257.00	0.25	vertical	16.00
D20	<i>Calathea lindeni</i>	multicaule	30.00	18.00	0.44	vertical	38.00
Sitio E							
E21	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	44.00	933.00	0.71	vertical	32.00
E21	<i>Sporobolus virginicus</i>	multicaule	28.00	19.00	1.90	vertical	15.00
E22	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	multicaule	47.00	251.00	0.58	horizontal	13.00
E22	<i>Sporobolus virginicus</i>	multicaule	20.00	14.00	1.90	vertical	15.00
E23	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	34.00	740.00	0.98	vertical	24.00
E23	<i>Sporobolus virginicus</i>	multicaule	34.00	18.00	0.28	vertical	14.00
E24	<i>Sporobolus virginicus</i>	multicaule	20.00	15.00	0.34	vertical-horizontal	22.00
E25	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	38.00	94.00	0.67	vertical	32.00
E25	<i>Sporobolus virginicus</i>	multicaule	24.00	17.50	0.32	vertical	23.00
Sitio F							
F26	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	19.00	366.00	0.40	vertical-horizontal	31.00
F27	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	33.00	553.00	0.40	vertical	15.50
F28	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	12.50	769.00	0.37	vertical	6.10
F29	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	13.00	468.00	0.38	vertical	28.00
F30	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	multicaule	14.00	1227.00	0.40	vertical-horizontal	12.00
F26	<i>Sporobolus virginicus</i>	uncaule	20.00	18.00	0.18	vertical	14.00
F27	<i>Sporobolus virginicus</i>	multicaule	42.00	13.00	0.25	vertical	18.00
F28	<i>Sporobolus virginicus</i>	multicaule	37.00	14.00	0.23	vertical	20.50
F30	<i>Sporobolus virginicus</i>	multicaule	30.00	22.00	0.24	vertical	24.00

Apéndice B. Rasgos morfométricos foliares de las especies presentes en seis sitios de la playa de El Morro de La Mancha, Veracruz, México. Los valores corresponden a los promedios de 10 hojas colectadas por especie.

Subcódigo	Especie	AF (cm ²)	PHU (g)	PEH (g/m ²)	LI (mm)	AL (mm)	LIP (mm)	PI P	IEF	AB (%)	PSH (g)	PSI (g)	PSP (g)	PPP (g/cm ²)	CEA (g/cm ²)	Numero de venas por hoja	DHFH (text mm ²)	DHF (text mm ²)	L1H (µm)	L1L (µm)	IEH (text mm)	II1 (text mm)
Sitio A																						
A1	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	53.17	3.53	87.41	54.70	71.80	78.50	1.42	0.76	88.88	0.47	0.37	0.10	0.21	0.06	28.20	107.75	71.68	35.83	31.25	1.87	2.46
A1	<i>Sporobolus virginicus</i>	10.40	0.29	140.22	227.60	7.30	0.60	0.00	32.84	90.00	0.13	0.13	0.00	0.00	0.02	69.60	84.04	1.00	31.08	0.00	2.61	0.00
A2	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	38.05	2.59	81.25	46.50	62.00	60.00	1.34	0.75	77.50	0.31	0.25	0.06	0.19	0.06	27.80	105.84	66.02	28.42	33.00	3.03	2.17
A3	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	33.74	2.24	79.70	37.00	53.40	27.80	0.75	0.72	105.25	0.28	0.25	0.03	0.11	0.06	25.50	98.72	82.37	31.50	32.00	3.12	2.62
A4	<i>Andropogon glomeratus</i>	4.53	0.35	354.92	516.40	4.70	0.00	0.00	109.32	90.00	0.21	0.21	0.09	0.00	0.03	42.90	110.66	0.00	29.50	0.00	3.27	0.00
A4	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	11.27	1.71	78.94	101.00	55.30	39.90	0.00	0.73	81.85	0.25	0.21	0.04	0.15	0.05	21.90	113.18	66.65	31.75	33.00	3.58	2.19
A5	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	34.31	3.32	93.33	46.60	66.70	49.90	1.11	0.70	91.50	0.42	0.35	0.07	0.17	0.07	27.30	111.92	71.68	29.61	30.75	3.21	2.21
Sitio B																						
B6	<i>Securium portulacastrum</i>	6.00	1.18	133.72	41.80	7.70	10.40	0.25	5.47	12.35	0.08	0.07	0.01	0.11	0.18	44.10	94.31	91.17	32.25	28.00	3.04	2.56
B7	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	21.82	1.31	70.27	36.00	42.90	26.00	0.71	0.85	94.38	0.15	0.13	0.02	0.12	0.05	25.50	131.41	108.78	31.75	32.50	4.23	3.51
B8	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	31.28	1.82	77.18	38.70	49.40	37.60	0.97	0.79	84.23	0.24	0.21	0.03	0.12	0.05	22.70	110.03	78.59	31.50	32.50	3.45	2.52
B8	<i>Ranalis laevirens</i>	3.28	0.10	110.13	25.70	16.30	2.30	0.09	1.61	36.50	0.04	0.03	0.00	0.03	0.02	11.40	0.00	292.37	0.00	32.75	0.00	0.43
B9	<i>Andropogon glomeratus</i>	4.23	0.35	473.50	396.90	5.40	0.00	0.00	72.03	90.00	0.20	0.20	0.00	0.00	0.03	49.20	99.34	0.00	31.25	0.00	3.14	0.00
B9	<i>Hidcys pilosa</i>	6.81	0.24	49.25	38.50	19.20	15.50	0.40	2.09	46.93	0.03	0.03	0.00	0.12	0.03	21.60	71.68	100.96	28.00	25.00	1.99	3.95
B9	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	36.85	2.21	66.44	44.80	57.00	42.60	0.94	0.80	88.85	0.25	0.22	0.03	0.12	0.05	26.80	96.83	95.57	33.50	31.00	3.27	2.97
B10	<i>Sporobolus virginicus</i>	1.42	0.07	311.55	124.80	4.10	0.00	0.00	30.71	90.00	0.04	0.04	0.00	0.00	0.02	27.20	73.56	0.00	15.25	0.00	1.13	0.00
Sitio C																						
C11	<i>Ipomoea imperati</i>	6.90	0.24	66.95	29.10	16.60	37.40	1.29	1.93	101.45	0.05	0.04	0.01	0.21	0.04	12.00	169.76	171.79	28.50	27.75	4.91	4.81
C11	<i>Palafoxia lindneri</i>	3.05	0.21	106.49	39.40	4.60	9.50	0.24	8.63	15.30	0.03	0.03	0.00	0.09	0.06	15.90	256.41	259.68	29.50	28.00	7.01	7.30
C11	<i>Sporobolus virginicus</i>	0.94	0.06	343.37	99.10	4.10	0.00	0.00	24.63	90.00	0.03	0.03	0.00	0.00	0.03	29.70	113.18	0.00	24.75	0.00	2.78	0.00
C12	<i>Ipomoea imperati</i>	9.73	0.68	80.47	28.10	17.30	25.90	0.94	1.67	102.85	0.07	0.07	0.02	0.16	0.06	11.90	157.82	149.64	25.50	29.00	4.07	4.28
C12	<i>Palafoxia lindneri</i>	4.22	0.33	94.80	36.30	6.10	10.90	0.30	6.16	17.53	0.04	0.04	0.00	0.09	0.07	17.70	242.70	219.41	23.75	25.75	5.73	5.58
C12	<i>Securium portulacastrum</i>	3.23	0.84	265.39	27.20	5.60	6.50	0.24	4.88	16.91	0.09	0.08	0.01	0.09	0.22	15.90	52.19	46.51	23.00	23.75	1.21	1.12
C13	<i>Ipomoea imperati</i>	9.63	0.68	79.98	30.60	17.00	30.70	0.99	1.85	97.45	0.08	0.06	0.01	0.18	0.06	13.00	165.99	182.79	21.25	26.00	3.95	3.91
C13	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	37.21	2.31	81.44	45.20	62.30	25.70	0.57	0.73	114.90	0.31	0.27	0.03	0.11	0.05	26.80	147.76	108.15	26.25	29.25	3.90	3.14
C13	<i>Securium portulacastrum</i>	4.20	1.22	112.98	30.10	5.50	6.90	0.23	5.54	17.68	0.13	0.12	0.01	0.07	0.28	17.10	43.38	30.81	26.75	23.25	1.22	0.72
C14	<i>Cenchrus ciliaris</i>	31.28	1.12	65.86	65.80	51.30	16.70	0.26	1.39	51.80	0.21	0.20	0.01	0.07	0.05	12.50	148.39	228.24	24.75	22.25	3.62	5.03
C14	<i>Ipomoea imperati</i>	9.22	0.54	77.18	32.30	16.20	29.10	0.88	2.07	124.53	0.07	0.06	0.01	0.16	0.05	11.90	237.67	199.32	21.60	27.75	5.63	5.41
C14	<i>Securium portulacastrum</i>	4.08	1.07	268.74	12.90	5.80	7.80	0.24	5.70	15.73	0.11	0.10	0.01	0.08	0.21	21.00	55.13	50.30	28.25	24.25	1.58	1.26
C14	<i>Ipomoea imperati</i>	10.61	0.71	80.22	11.10	18.70	12.80	0.98	1.80	100.05	0.09	0.07	0.02	0.20	0.06	12.20	166.62	148.39	22.50	26.75	1.81	3.07
C15	<i>Securium portulacastrum</i>	3.78	0.90	233.02	30.80	5.90	7.80	0.25	5.33	19.50	0.09	0.08	0.01	0.09	0.21	19.60	60.99	60.99	23.25	23.25	1.44	1.41
AF = Área Foliar, PHU = Peso húmedo de la hoja, PEH = Peso específico de la hoja, LI = Largo de la lámina, AL = Ancho de la lámina, LIP = Longitud del peciolo, PI P = Proporción del largo del peciolo, IEF = Índice de forma foliar (coeficiente largo-ancho) del envés, LEEH = Longitud estomatocálica del haz, LEE = Longitud estomatocálica del envés, IEFH = Índice estomatocálica del haz, IEFV = Índice estomatocálica del envés, CEA = Contenido específico de agua, DEH = Densidad estomatocálica del haz, DEH = Densidad estomatocálica del envés, DLF = Densidad foliar (coeficiente largo-ancho)																						

Apéndice C. Rasgos anatómicos de las hojas y raíces de las especies presentes en seis sitios de la playa de El Morro de La Mancha, Veracruz, México. Los valores corresponden a los promedios de tres cortes por especie.

Subcuadro	Especie	LJ (µm)	LCad (µm)	LCab (µm)	LEad (µm)	LEab (µm)	LPP (µm)	#C-PP	LPI (µm)	PI-PP Aerenquima en raíz (%)
Sitio A										
A1	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	580.00	4.17	4.17	38.33	30.83	123.33	3.33	383.33	3.10
A1	<i>Sporobolus virginicus</i>	186.67	5.00	2.50	16.67	9.17	0.00	0.00	0.00	0.00
A2	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	556.67	5.00	5.00	37.50	31.67	136.67	3.67	333.33	2.50
A3	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	660.00	4.17	4.17	40.83	35.83	140.00	3.67	426.67	3.08
A4	<i>Andropogon glomeratus</i>	143.50	4.17	2.50	9.17	5.83	0.00	0.00	0.00	0.00
A4	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	630.00	2.50	4.17	35.00	35.83	136.67	3.67	383.33	2.84
A5	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	650.00	5.00	2.50	41.67	30.00	123.33	3.33	473.33	3.95
Sitio B										
B6	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	1243.33	6.67	4.17	63.33	45.00	275.00	5.67	843.33	3.07
B7	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	483.33	6.67	3.33	37.50	30.83	120.00	3.33	326.67	2.73
B8	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	496.67	7.50	5.83	36.67	30.83	143.33	3.33	343.33	2.40
B8	<i>Randia laetevirens</i>	516.67	5.83	5.83	95.00	35.00	200.00	2.33	186.67	0.96
B9	<i>Andropogon glomeratus</i>	163.33	5.83	3.33	13.33	8.33	0.00	0.00	0.00	0.00
B9	<i>Bidens pilosa</i>	330.00	2.50	2.50	26.67	22.50	122.50	1.50	172.33	1.42
B9	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	480.00	6.67	5.00	33.33	31.67	126.67	3.33	313.33	2.48
B10	<i>Sporobolus virginicus</i>	186.67	5.00	2.50	19.17	11.67	0.00	0.00	0.00	0.00
Sitio C										
C11	<i>Ipomoea imperatii</i>	426.67	3.33	3.33	34.17	27.50	103.33	3.17	266.67	2.61
C11	<i>Palafoxia lindeni</i>	580.00	2.50	2.50	15.83	13.33	161.67	2.00	403.33	2.49
C11	<i>Sporobolus virginicus</i>	256.67	5.00	2.50	27.50	24.17	0.00	0.00	0.00	0.00
C12	<i>Ipomoea imperatii</i>	460.00	5.00	4.17	30.00	38.33	120.00	3.33	293.33	2.45
C12	<i>Palafoxia lindeni</i>	643.33	2.50	2.50	15.00	12.50	240.67	2.00	403.33	1.67
C12	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	1326.33	4.17	3.33	43.33	40.00	311.67	4.67	786.67	2.52
C13	<i>Ipomoea imperatii</i>	496.67	3.33	5.83	34.17	45.00	126.67	4.00	300.00	2.38
C13	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	656.67	3.33	5.83	30.83	35.83	220.00	3.00	416.67	2.60
C13	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	2436.67	7.50	4.17	80.83	35.83	473.33	5.33	1802.00	3.82
C14	<i>Canavalia rosea</i>	453.33	5.00	4.17	48.33	26.67	193.33	2.00	196.67	1.02
C14	<i>Ipomoea imperatii</i>	466.67	3.33	5.00	30.83	43.33	140.00	3.00	310.00	1.90
C14	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	1691.33	7.50	5.83	61.67	26.67	360.00	5.33	1290.00	3.58
C15	<i>Ipomoea imperatii</i>	676.67	5.00	4.17	35.83	34.17	166.67	3.83	433.33	2.22
C15	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	973.33	10.83	9.17	86.67	74.17	273.33	4.33	593.33	2.17

EL = Espesor de la lámina; ECad = Espesor de la cutícula adaxial; ECab = Espesor de la cutícula abaxial; ELead = Espesor de la epidermis adaxial; ELeab = Espesor de la epidermis abaxial; EPP = Espesor del parénquima en empalizada; #C PP = Número de capas del parénquima en empalizada; EPE = Espesor del parénquima esponjoso; PI/PP = cociente parénquima esponjoso/parénquima en empalizada.

Apéndice C. Continuación.

Subcuadro	Especie	EL (µm)	ECad (µm)	ECab (µm)	ELad (µm)	ELab (µm)	EPP (µm)	#C PP	EPI (µm)	PE/PP	Aerenquima en raíz (%)
Sitio D											
D16	<i>Canavalia rosea</i>	446.67	5.83	5.00	45.83	22.50	193.33	2.00	200.00	1.03	11.85
D16	<i>Ipomoea imperatii</i>	600.00	4.17	3.33	33.33	22.50	303.33	3.33	176.67	0.61	22.11
D16	<i>Sporobolus virginicus</i>	256.67	4.17	2.50	28.33	17.50	0.00	0.00	0.00	0.00	13.13
D17	<i>Ipomoea imperatii</i>	650.00	2.50	2.50	40.83	45.83	156.67	3.33	416.67	2.71	58.13
D17	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	693.33	4.17	5.00	33.33	30.83	176.67	3.50	476.67	2.86	76.42
D18	<i>Canavalia rosea</i>	453.33	5.83	3.33	46.67	20.83	190.00	2.33	196.67	1.04	12.81
D18	<i>Ipomoea imperatii</i>	543.33	5.00	5.00	50.83	34.17	153.33	4.00	320.00	2.09	15.50
D18	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	653.33	5.83	4.17	35.83	31.67	150.00	3.83	553.33	3.69	77.10
D18	<i>Palafoxia lindeni</i>	616.67	3.33	2.50	19.17	13.33	249.33	2.33	423.33	1.70	0.00
D18	<i>Sporobolus virginicus</i>	270.00	4.17	2.50	23.33	13.33	0.00	0.00	0.00	0.00	13.46
D19	<i>Ipomoea imperatii</i>	626.67	4.17	4.17	32.50	27.50	133.33	3.67	430.00	3.27	26.06
D19	<i>Sporobolus virginicus</i>	276.67	5.00	2.50	23.33	10.83	0.00	0.00	0.00	0.00	12.90
D20	<i>Canavalia rosea</i>	446.67	5.00	4.17	46.67	23.33	193.33	2.00	200.00	1.03	12.99
D20	<i>Ipomoea imperatii</i>	540.00	2.50	2.50	33.33	31.67	133.33	4.00	360.00	2.70	40.12
D20	<i>Palafoxia lindeni</i>	650.00	3.33	3.33	15.83	13.33	246.67	2.00	413.33	1.68	0.00
Sitio E											
E21	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	546.67	5.00	3.33	25.83	18.33	160.00	3.00	350.00	2.19	53.10
E21	<i>Sporobolus virginicus</i>	226.67	5.00	2.50	23.33	16.67	0.00	0.00	0.00	0.00	20.57
E22	<i>Sesuvium portulacastrum</i>	1234.33	7.50	5.00	73.33	80.00	213.33	5.33	786.67	3.69	37.31
E22	<i>Sporobolus virginicus</i>	223.33	5.83	2.50	18.33	11.67	0.00	0.00	0.00	0.00	71.84
E23	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	590.00	2.50	3.33	28.33	25.83	146.67	3.50	356.67	2.42	31.73
E23	<i>Sporobolus virginicus</i>	223.33	6.67	2.50	18.33	13.33	0.00	0.00	0.00	0.00	12.21
E24	<i>Sporobolus virginicus</i>	266.67	7.50	3.33	23.33	19.17	0.00	0.00	0.00	0.00	10.14
E25	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	580.00	3.33	2.50	26.67	29.17	156.67	3.67	393.33	2.52	61.12
E25	<i>Sporobolus virginicus</i>	190.00	5.00	2.50	24.17	24.17	0.00	0.00	0.00	0.00	15.64
Sitio F											
F26	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	510.00	2.50	3.33	30.00	34.17	110.00	3.67	326.67	3.02	63.98
F27	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	203.33	4.17	2.50	20.83	14.17	0.00	0.00	0.00	0.00	14.91
F28	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	453.33	4.17	3.33	27.50	26.67	116.67	3.50	293.33	2.52	59.75
F29	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	180.00	4.17	2.50	14.17	10.83	0.00	0.00	0.00	0.00	12.77
F30	<i>Ipomoea pes-caprae</i>	530.00	2.50	2.50	31.67	34.17	116.67	3.67	370.00	3.19	77.53
F26	<i>Sporobolus virginicus</i>	253.33	5.83	2.50	21.67	15.00	0.00	0.00	0.00	0.00	16.84
F27	<i>Sporobolus virginicus</i>	580.00	2.50	3.33	35.00	38.33	123.33	4.00	583.33	3.16	57.84
F28	<i>Sporobolus virginicus</i>	526.67	4.17	3.33	32.50	27.50	126.67	3.85	336.67	2.71	77.82
F30	<i>Sporobolus virginicus</i>	193.33	4.17	3.33	15.00	10.00	0.00	0.00	0.00	0.00	19.51

EL = Espesor de la lámina; ECad = Espesor de la cutícula adaxial; ECab = Espesor de la cutícula abaxial; EEad = Espesor de la epidermis adaxial; EElab = Espesor de la epidermis abaxial; EPP = Espesor del parénquima en empalizada; #C PP = Número de capas del parénquima en empalizada; EPE = Espesor del parénquima esponjoso; PE/PP = cociente parénquima esponjoso/parénquima en empalizada.