



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

HISTOLOGIA COMPARATIVA DE MERISTEMOS
DE VASTAGOS CORTOS DEL PASTO MARINO
Thalassia testudinum BANKS EX KONIG.

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

GALINDO ROSETE / CARLOS ALBERTO



MEXICO,

TUTORAS: BRIGITTA VAN TUSSENBROEK Y JUDITH MARQUEZ



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

2000



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Histología de meristemos de vástagos cortos del pasto marino
***Thalassia testudinum* Banks ex König.**

realizado por **Carlos Alberto Galindo Rosete.**

con número de cuenta 8940626-1 , pasante de la carrera de **Biología.**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de la Tesis **Dra. Brigitta Ine Van Tussenbroek Ribbink.**

Propietario

Co-director de la Tesis **Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán.**

Propietario

Propietario **Dra. Susana Enríquez Domínguez.**

Suplente **Dr. Guillermo Laguna Hernández.**

Suplente **Bióloga Claudia Gabriela Montes Cartas.**

Consejo Departamental de Biología.

Edna M. Suárez D.

Dra. Edna María Suárez Díaz.

And one kiss I had of her mouth, as I took the apple from her hand.
But while I bit it, my brain whirled and my foot stumbled; and I felt
my crashing fall through the tangled boughs beneath her feet, and
saw the dead white faces that welcomed me in the pit.
DANTE GABRIEL ROSSETTI

Quiero dedicar este trabajo a toda mi familia, pues me han amado
y han soportado mis desplantes a lo largo de mi vida, en especial
mis padres y mi hermana.
También quiero dedicar este trabajo a Alejandra o "alejita", pues
junto a ella he descubierto todo un mundo nuevo.
Muchas gracias por todo.

Agradecimientos

Deseo hacer patente mi agradecimiento :

A la Dra. Brigitta Van Tussenbroek, por la orientación que me brindó, para el desarrollo del presente trabajo y para mi formación académica, además de brindarme su más sincera amistad, así como sus valiosos consejos.

A la Dra. Judith Márquez Guzmán, por el constante apoyo que me dió como cotutora durante la elaboración del presente trabajo, al brindarme su casa y el laboratorio que ella dirige, apoyo sin el cual no habria sido posible terminar este.

A los miembros del jurado: Dra. Judith Márquez; Dra. Brigitta Van Tussenbroek, Dra. Susana Enriquez; Dr. Guillermo Laguna y Mtra. Gabriela Montes, por los comentarios, sugerencias y recomendaciones que me hicieron después de revisar cuidadosamente la tesis.

Al Dr. Alejandro Mena, por el apoyo brindado para la obtención de las macro y microfotografías, pues la buena calidad de estas se debe a su experiencia.

A toda la gente que trabaja en la estación de Pto. Morelos, tanto investigadores y estudiantes como personal administrativo, así como a los investigadores y estudiantes que trabajan en el laboratorio de Desarrollo en Plantas, por el apoyo y las facilidades que me brindaron.

A mis compañeros de tantas experiencias vividas a lo largo de la licenciatura: Alfonso Anguiano; Lenin Rios, Edgar Camacho, Luis Alcántara; Ricardo Reyes; Laura Contreras, Sara Torres; Eva de Alcántara; Silvia Vázquez; Leonel López; Idalia Villalpando; Barbara Reachy.

A la nueva familia Reyes Ramírez por su muy valiosa amistad.

ÍNDICE

	página
RESUMEN.	3
INTRODUCCIÓN.	4
OBJETIVOS.	6
JUSTIFICACIÓN.	6
ANTECEDENTES.	7
Distribución ecológica de los pastos marinos en México.	7
Importancia de los pastos marinos.	7
<i>Thalassia testudinum</i> .	9
<i>Thalassia testudinum</i> en el Caribe.	10
Crecimiento modular y crecimiento clonal.	10
Integración fisiológica.	11
Organización modular y proliferación de los pastos marinos.	12
Meristemos.	12
Meristemos apicales de los vástagos.	13
Competencia intraespecífica.	15
Competencia intraespecífica y regulación poblacional en plantas no clonales.	16
Competencia intraespecífica y regulación poblacional en plantas clonales.	16
MATERIAL Y MÉTODOS.	18
Área de muestreo.	18
Obtención de muestras.	18
RESULTADOS.	20
Observaciones macroscópicas.	20
Vástagos con hojas.	20
Vástagos sin hojas.	21
Observaciones microscópicas.	21
Meristemos de vástagos con hojas.	22
Meristemos de vástagos sin hojas.	23
DISCUSIÓN.	28
CONCLUSIONES.	33
REFERENCIAS.	34
APÉNDICE.	37
TABLAS, FIGURAS Y LÁMINAS	
Tabla 1	7
Figura 2	8
Figura 3	15
Figura 4	15
Figura 5	18
Figura 6	23
Figura 7	29
Figura 8	30
Lámina 1	24
Lámina 2	25
Lámina 3	26
Lámina 4	27

RESUMEN.

Una primera aproximación macroscópica a las características de los vástagos cortos, de la población del pasto marino *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) que crece en la laguna arrecifal de Pto. Morelos Q.R., permitió distinguir seis tipos diferentes de vástagos cortos, basados en la observación de sus ápices, (i.e. estado estructural externo del vástago, longitud y número de cicatrices foliares) y sus estructuras foliares. Los vástagos cortos se separaron en dos principales grupos: vástagos cortos con hojas y vástagos cortos sin hojas. Dentro del primer grupo se distinguieron cuatro tipos de vástagos cortos: "HM", con hojas maduras, "HD" con hojas desprendibles y los dos últimos "HIJ" y "HIR", ambos con hojas inmaduras, difiriendo en que los primeros ("HIJ") son claramente nuevos reclutas mientras los últimos ("HIR") no lo son. Dentro del segundo grupo de vástagos cortos se distinguieron dos tipos: vástagos "SHI" con ápice en forma de cono y vástagos "SHM" con ápice en forma de domo.

Con el objetivo de observar si se presentan diferencias en las estructuras celulares, entre los meristemos apicales de los vástagos cortos, se realizaron cortes histológicos de las áreas meristemáticas apicales de cada tipo de vástago corto. Se puede diferenciar un séptimo tipo de vástago, sólo que éste ha perdido su ápice por daño físico u otras causas debidas al medio y no relacionadas con los procesos fisiológicos de la planta: "vástago quebrado". Este tipo de vástago no es considerado en el presente estudio ya que al no contar con ápice se descarta la existencia de un meristemo apical.

De las observaciones hechas a los cortes histológicos, se encontró que los meristemos apicales de los vástagos "SHI" sin hojas y con presencia de actividad radicular, poseen células y núcleos celulares similares a los de los meristemos de vástagos "HM", "HIR" y "HIJ", con producción foliar, así como a los meristemos de los vástagos "HD", que pueden o no presentar hojas. Por el contrario, los vástagos tipo "SHM", en lugar de un meristemo sólo tienen una estructura formada por paredes celulares sin contenido citoplasmático, por lo que se interpretan como vástagos muertos del rizoma.

A partir de los resultados obtenidos se plantea que los meristemos apicales de los vástagos cortos de *T. testudinum* pueden pasar por distintas etapas de producción foliar, antes de llegar a la muerte. Debido a esto se propone llamar a los diferentes tipos de vástagos cortos según la fase de producción foliar o desarrollo en la que se encuentran sus meristemos. De tal manera los vástagos: "HM", "HD", "HIJ", "HIR", "SHI" y "SHM" podrían ser considerados como: vástagos normales o maduros, vástagos intermedios (con hojas y sin hojas), vástagos juveniles reclutas, vástagos juveniles no reclutas o reactivados; vástagos inactivos (como es propuesto por Van Tussenbroek, 1996) y vástagos muertos respectivamente. Es claro que estas inferencias requieren de investigaciones posteriores más exhaustivas.

El hecho de que los vástagos "SHI" cuenten con un meristemo activo apoya la propuesta de que la presencia de "vástagos inactivos" en *T. testudinum* podría estar desempeñando un papel ecológico análogo a los "bancos de yemas", (Van Tussenbroek, 1996).

Terminología: "HM" (vástagos con Hojas Maduras)

"HD" (vástagos con Hojas Desprendibles)

"HIJ" (vástagos con Hojas Inmaduras Juveniles o vástagos nuevos reclutas)

"SHI" (vástagos Sin Hojas, Inactivos)

"SHM" (vástagos Sin Hojas, Muertos)

"HIR" (vástagos con Hojas Inmaduras no juveniles, no nuevos reclutas sino Reactivados)

INTRODUCCIÓN.

"Pastos marinos" es el nombre común que recibe el conjunto de géneros de angiospermas monocotiledóneas, pertenecientes al orden Helobiae (Eckardt, 1964; Orden Alismatidae de Cronquist, 1968; Alismidae de Takhtajan, 1966), según Tomlinson (1982). Pese a su cercanía evolutiva con los pastos terrestres, o gramíneas de la familia Poaceae (Dawes, 1986), presentan importantes diferencias morfológicas y fisiológicas, por la adaptación a ambientes marinos (Phillips y Meñez, 1988).

Las zonas de mayor abundancia de pastos marinos se localizan en los trópicos destacando dos grandes áreas, una en el Indopacífico y otra en las costas del Caribe y Pacífico de Centroamérica (Phillips y Meñez, 1988). Los pastos marinos son comunes en las lagunas de los arrecifes de coral y también en las aguas someras de la plataforma continental.

Los pastos marinos mantienen una importante productividad primaria en muchas áreas costeras templadas y tropicales. El papel que desempeñan en los ecosistemas costeros no se limita a su actividad como productores primarios, también son estabilizadores del sedimento, proporcionan hábitats y refugios para numerosas especies marinas, muestran una gran eficiencia en el reciclaje de los nutrientes de las aguas marinas y sedimentos. Por lo que su papel podría ser crítico en el control de la calidad de las aguas costeras (Phillips, 1982; Dawes, 1986; Phillips y Meñez, 1988; Zieman y Wedzel, 1980; Hillman *et al.*, 1989; Duarte, 1989).

Las praderas de pastos marinos llegan a ocupar áreas muy extensas, gracias a su tipo de crecimiento vegetativo (crecimiento asexual por extensión de órganos, según Silander, 1985). Este crecimiento vegetativo permite combinar crecimiento vertical de los vástagos y crecimiento horizontal de la planta, mediante la expansión del rizoma horizontal (Tomlinson, 1974). Por ello, los pastos marinos son considerados al igual que los pastos terrestres como organismos de tipo modular, es decir, son plantas rizomatosas que crecen y se desarrollan horizontalmente a través de la adición de series de módulos (vástago/rizoma/raíz) (Noble, *et al.*, 1979).

En todas las plantas vasculares, el crecimiento y la diferenciación, normalmente se inician en los meristemos de ápices de vástagos y subápices de raíces (Esau, 1953). Por tanto las divisiones celulares ocurren en los meristemos y estas divisiones producen la elongación de tallos, vástagos y raíces. De esta manera el morfotipo de una planta se define por la distribución de sus meristemos, principalmente de los apicales debido a que estos son dominantes en el crecimiento y distribución de recursos de la planta (Barlow, 1994). Sin embargo, la dependencia morfogenética de la posición de los meristemos apicales no es absoluta. Según Hardwick (1986), los organismos modulares presentan diferenciación de sus módulos, lo que asegura que los hijos de una ramificación no sean todos iguales; de esta manera la formación de brotes inactivos o latentes posibilita la reparación de un daño (crecimiento iterativo) o una respuesta a la variación en la abundancia de los recursos.

Tomlinson (1974), afirma que el desarrollo del pasto marino *Thalassia testudinum*, se basa principalmente en el mantenimiento del meristemo apical del rizoma horizontal llamando a este fenómeno como dependencia meristemática, ya que es a partir de este meristemo, que se producen los vástagos verticales, que junto con el vástago horizontal, forman el tallo de la planta. Estos vástagos verticales también cuentan con un meristemo apical, pero a diferencia del meristemo anterior, la principal función de este es la producción de hojas, aunque también tengan la capacidad

de producir un meristemo apical que origina la ramificación de un nuevo rizoma horizontal, sólo que esta formación de un nuevo rizoma horizontal, no se presenta en todos los rizomas verticales o vástagos cortos. La presencia de una dependencia meristemática en una planta, implica la ausencia de meristemas secundarios y meristemas latentes, lo que hace que la planta mantenga un tipo de crecimiento bastante rígido o determinado, siguiendo ciertos patrones.

Sin embargo, Van Tussenbroek (1996), sugiere que los vástagos cortos, sin hojas de *T. testudinum* con terminación puntiaguda (vástagos tipo SHI), desnudos o presentando una pequeña lámina etiolada, pueden contener un meristemo en latencia y vivo, por lo que adquirirían un papel muy importante en la regulación de la densidad poblacional de vástagos. Gallegos *et al.*, (1993), sin embargo, consideran este tipo de vástago como muerto. Tomlinson y Vargo (1966), señalan también que no existen brotes inactivos o latentes en *T. testudinum*, por lo que Tomlinson (1974), a la vez concluye que la dependencia de los meristemas apicales es total en los pastos marinos.

El propósito de este trabajo es determinar, a través de observaciones macroscópicas y microscópicas con ayuda de técnicas histológicas, si los vástagos denominados como "inactivos" según Van Tussenbroek (1996), presentan meristemas activos, es decir, meristemas con células vivas que exhiban división continua, o si realmente están muertos como se ha afirmado hasta ahora (Gallegos *et al.*, 1993).

OBJETIVOS.

Objetivo General.

- Realizar un estudio detallado, morfológico e histológico de los distintos tipos de vástagos cortos presentes en *Thalassia testudinum*.

Objetivos específicos.

- Elaborar una clasificación de los distintos vástagos cortos de *T. testudinum*, basada en su morfología macroscópica.
- Comparar la estructura microscópica del meristemo de los diferentes tipos morfológicos predeterminados de vástagos cortos de *T. testudinum*.
- Evaluar si los "vástagos inactivos" de *T. testudinum* (Van Tussenbroek, 1996) cuentan con un meristemo vivo, es decir, que en realidad sean vástagos vivos portadores de meristemos latentes.

JUSTIFICACIÓN.

Thalassia testudinum es una de las angiospermas marinas más ampliamente estudiada y desde muy distintos puntos de vista: morfológico, fisiológico y ecológico (ver: McRoy y Helfferich, 1977; Phillips y McRoy, 1980 y Larkum et al., 1989), dada su importancia ecológica y su proximidad a importantes centros de investigación ecológica litoral.

Sin embargo, todavía existen muchos aspectos desconocidos, sobre todo en lo referente a la integración fisiológica entre sus módulos, su comportamiento clonal y capacidad de respuesta integrativa bajo distintas condiciones ambientales, lo que requiere de más esfuerzo científico. Uno de estos aspectos es la regulación de la densidad de vástagos que conforman la pradera y sus mecanismos involucrados.

Van Tussenbroek (1996), sugiere que la presencia de "vástagos inactivos" podría contribuir a esta regulación, de forma análoga a los "bancos de semillas" propuestos por Harper (1977), o a las "yemas latentes" (Noble et al., 1979); además de proporcionar a la población de un rápido mecanismo de respuesta frente a los cambios ambientales y a la disponibilidad de recursos. En este estudio se pretende dilucidar la presencia o ausencia de meristemos latentes en alguno de los tipos de vástagos de *T. testudinum* considerados como inactivos.

OBJETIVOS.

Objetivo General.

- Realizar un estudio detallado, morfológico e histológico de los distintos tipos de vástagos cortos presentes en *Thalassia testudinum*.

Objetivos específicos.

- Elaborar una clasificación de los distintos vástagos cortos de *T. testudinum*, basada en su morfología macroscópica.
- Comparar la estructura microscópica del meristemo de los diferentes tipos morfológicos predeterminados de vástagos cortos de *T. testudinum*.
- Evaluar si los "vástagos inactivos" de *T. testudinum* (Van Tussenbroek, 1996) cuentan con un meristemo vivo, es decir, que en realidad sean vástagos vivos portadores de meristemas latentes.

JUSTIFICACIÓN.

Thalassia testudinum es una de las angiospermas marinas más ampliamente estudiada y desde muy distintos puntos de vista: morfológico, fisiológico y ecológico (ver: McRoy y Helfferich, 1977; Phillips y McRoy, 1980 y Larkum et al., 1989), dada su importancia ecológica y su proximidad a importantes centros de investigación ecológica litoral.

Sin embargo, todavía existen muchos aspectos desconocidos, sobre todo en lo referente a la integración fisiológica entre sus módulos, su comportamiento clonal y capacidad de respuesta integrativa bajo distintas condiciones ambientales, lo que requiere de más esfuerzo científico. Uno de estos aspectos es la regulación de la densidad de vástagos que conforman la pradera y sus mecanismos involucrados.

Van Tussenbroek (1996), sugiere que la presencia de "vástagos inactivos" podría contribuir a esta regulación, de forma análoga a los "bancos de semillas" propuestos por Harper (1977), o a las "yemas latentes" (Noble et al., 1979); además de proporcionar a la población de un rápido mecanismo de respuesta frente a los cambios ambientales y a la disponibilidad de recursos. En este estudio se pretende dilucidar la presencia o ausencia de meristemas latentes en alguno de los tipos de vástagos de *T. testudinum* considerados como inactivos.

ANTECEDENTES.

Distribución ecológica de los pastos marinos en México.

México cuenta con una gran variedad de ecosistemas debido a los factores geográficos y climáticos que confluyen sobre su territorio. Asimismo cuenta, con una gran variedad de sistemas costeros a lo largo de sus 11,592.77 km de franjas litorales (INEGI, 1984). Esta extensa franja litoral posee 130 lagunas costeras que exhiben una gran variedad de tamaños, regimenes hidrológicos, biota, hábitats, flujos de energía y problemas específicos (Contreras, 1993).

En México existen siete géneros y nueve especies de angiospermas marinas. (Figura 1). En México, *Thalassia testudinum* es considerada como el pasto de más amplia distribución en el Atlántico desde el Norte del Golfo de México (Tamaulipas) hasta el Caribe (Yucatán y Quintana Roo) (Lot-Helgueras, 1977).

GÉNERO Y ESPECIE	REGIÓN
<i>Halodule wrightii</i>	Atlántico (Golfo de México y Caribe)
<i>Halophila engelmannii</i>	Atlántico (Golfo de México y Caribe)
<i>Halophila decipiens</i>	Atlántico (Golfo de México y Caribe)
<i>Phyllospadis torreyi</i>	Pacífico Norte (Baja California)
<i>Phyllospadis scouleri</i>	Pacífico Norte (Baja California)
<i>Ruppia maritima</i>	Pacífico y Atlántico (Golfo de México y Caribe)
<i>Syringodium filiforme</i>	Atlántico (Golfo de México y Caribe)
<i>Thalassia testudinum</i>	Atlántico (Golfo de México y Caribe)
<i>Zostera marina</i>	Pacífico Norte (Golfo de California)

Tabla 1. Distribución de pastos marinos en Territorio Mexicano (según datos de Lot-Helgueras, 1977).

Importancia de los pastos marinos.

Las 57 especies existentes de pastos marinos (Den Hartog, 1970), están adaptadas a la vida acuática y marina con características tales como: capacidad de crecer sumergidas en medios salinos, habilidad para solucionar necesidades importantes en el intercambio de gases, polinización y dispersión por vía hidrófila, así como capacidad de soportar los embates de olas y corrientes maréales (Dawes, 1986; Phillips y Meñez, 1988). La mayoría de las especies de pastos marinos se encuentran en aguas protegidas de la acción de las olas, con corrientes moderadas, menores de los tres nudos y medio (Phillips y Meñez, 1988).

Todas las especies de pastos marinos tienen una morfología y estructura de crecimiento muy similar. Están formados por: rizomas o tallos horizontales modificados y subterráneos que portan a distancia de un nodo o más, raíces ramificadas o sin ramificar, y ramificaciones verticales del rizoma o vástagos cortos. En estos últimos se sitúan las hojas, creciendo basalmente desde su meristemo apical, cada una con una vaina en la base, aunque en algunas especies hay excepciones. Algunos géneros de pastos son dimórficos, es decir, presentan dos tipos de vástagos: largos portando hojas pequeñas o escamosas y cortos con hojas mayores i.e., *Halophila*, *Thalassia*, *Amphibolis*, *Thalassodendron* y *Syringodium*, pero otros son monomórficos, con vástagos portando sólo un tipo de lámina foliar i.e., *Enhalus*, *Cymodocea*, *Halodule*, *Zostera*, *Heterozostera* y *Posidonia* (Tomlinson, 1974; Kuo y McComb, 1989). (Figura 2)

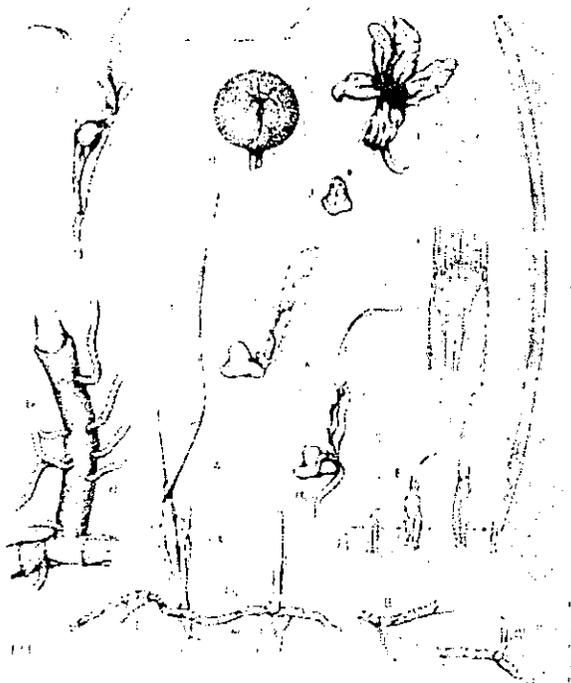


Figura 2. Representación esquemática de la morfología de *Thalassia testudinum*.

A. Representación del crecimiento rizomal dimórfico (vástagos largos y vástagos cortos erectos). B-C. Dos estadios en el desarrollo del vástago corto a partir del ápice del rizoma viejo no ramificado. D. Detalles de un vástago corto que muestra características de inserción internodal. El vástago ha sido despojado de los restos de hojas anteriores, mostrando las cicatrices foliares sobre el rizoma. Se observan las raíces adventicias. E. Series de hojas de un vástago corto joven que muestra la secuencia progresiva de la hoja hacia una mayor complejidad. A la derecha se observa una hoja típica. F. Detalle de la vaina de la hoja. G. Vástago corto con fruto axilar. H. Fruto maduro. I. Fruto dehiscente. J. Semilla. K. Dos estadios en el desarrollo temprano de una semilla. rt. raíz. Tomado de Tomlinson, 1982.

La importancia de los pastos marinos radica en su alta productividad y en la diversidad de funciones que desempeñan en el ecosistema litoral del que forman parte. Algunas de estas funciones o características según Phillips (1982), son:

1. Presentan una alta tasa de productividad (de 125 a 4000 g peso seco m^{-2} año $^{-1}$ para *Thalassia testudinum* en el Caribe).
2. Sus hojas soportan grandes cantidades de organismos epifitos.
3. Una fracción importante de su producción se incorpora a la cadena trófica como detritos.
4. Algunos géneros i.e. *Thalassia*, *Posidonia*, *Enhalus*, tienen además un papel estructural, fundamental en el desarrollo y mantenimiento de la comunidad de organismos que habitan las praderas de pastos marinos.

5. Las raíces retienen el sedimento, facilitando el desarrollo de una importante comunidad microbiana, tanto en el sedimento como en la interfase sedimento/agua.
6. Las hojas detienen las corrientes, incrementando la sedimentación de materia orgánica e inorgánica al rededor de las plantas.
7. Muchos pastos marinos i.e. *Zostera marina* y *T. testudinum* son capaces de absorber los nutrientes a través de las hojas y raíces i.e. nitrógeno y fósforo reteniéndolos o incorporándolos a la cadena trófica según el caso.
8. Mantiene el ciclo de sulfuro activo.

Recientemente se ha empezado a tomar en cuenta a los pastos marinos como especies cuya presencia puede ser determinante para el desarrollo de muchas otras más dentro de los sistemas costeros, por lo que la preservación de estos se debe tomar en cuenta para el manejo y la conservación de ecosistemas enteros.

Thalassia testudinum.

Dentro del Orden Helobiae cuyas plantas son de hábitats acuáticos se encuentra la familia Hydrocharitaceae que cuenta con aproximadamente 5 géneros y más de 100 especies ocupando un amplio rango de hábitats en agua dulce o salada (Tomlinson, 1982). *Thalassia testudinum* se encuentra dentro de esta familia.

T. testudinum está bien adaptada a los sedimentos blandos, y su distribución está limitada a áreas tropicales y subtropicales de aguas relativamente tranquilas con temperaturas entre 15°C y 33°C. (Phillips y Mcroy, 1980).

T. testudinum llega a colonizar profundidades hasta de 25 m, sin embargo, las praderas abundantes de este pasto marino se encuentran en aguas someras menores de 10 m (Dawes, 1986), y en áreas de salinidad normal (25-40 ppm). *T. testudinum* sigue un patrón de crecimiento predeterminado morfológicamente, y es considerada una especie climax dentro de su ambiente (Dawes, 1986). Su producción de biomasa oscila entre 71 y 8,100 g peso seco m⁻² año⁻¹, (0.6-16g peso seco m⁻² día⁻¹) con un promedio equivalente a 825 g peso seco m⁻² año⁻¹ (Phillips y Mcroy, 1980).

Dentro del grupo de los pastos marinos, *T. testudinum* muestra un sistema de vástagos altamente desarrollado con ejes estrictamente dimórficos (Tomlinson, 1974). Ver Figura 2.

El eje horizontal o rizoma (vástago largo) se encuentra enterrado en el sustrato, portando hojas escamosas en los internodos, las hojas escamosas tienen una distribución transversal, dística sobre el rizoma y tienen como función proteger al meristemo del ápice (Tomlinson, 1980). El vástago largo o rizoma posee en su punta al meristemo apical que a intervalos regulares, usualmente 9, 11 ó 13 hojas escamosas da origen a un eje vertical o vástago erecto (vástago corto).

Los vástagos cortos crecen de ramificaciones precoces, esto es que desarrollan hojas más rápido que vástagos largos (según Tomlinson y Vargo, 1966), del ápice del rizoma y tienen hojas separadas por internodos más cortos. Estos internodos pueden estar parcialmente cubiertos por los restos de hojas anteriores.

La ramificación vegetativa lateral de los vástagos cortos para dar origen a un nuevo vástago largo o rizoma, es irregular e infrecuente pero siempre se da originando nuevos meristemas apicales, paralelos al meristemo apical originario. Las hojas escamosas presentes sobre el rizoma, tienen transiciones a láminas foliares en las bases de los vástagos cortos. Hay una escámula por nodo, y ésta es pequeña, de forma triangular. Las hojas adultas tienen en la base forma de vaina que se pierde hacia arriba de la hoja para dar origen a la lámina foliar, sólo están presentes en vástagos cortos. Las raíces están presentes principalmente en vástagos cortos, hacia la superficie y se originan cerca del meristemo apical (Tomlinson, 1982). Los meristemas apicales de los vástagos cortos o verticales tienen un crecimiento determinado, mientras que los meristemas apicales de los vástagos largos u horizontales presentan un crecimiento indeterminado (Tomlinson, 1974). (Figura 2)

***Thalassia testudinum* en el Caribe.**

Van Tussenbroek (1995), registró que la población de *Thalassia testudinum* en la laguna arrecifal de Pto. Morelos mantiene una baja producción de biomasa con valores de 0.88 a 1.45 g peso seco m⁻² d⁻¹ en comparación a muchas otras áreas geográficas.

En el estudio demográfico de vástagos de *T. testudinum* realizado por Gallegos *et al.* (1993), ellos nombran a los vástagos de *T. testudinum* portadores de hojas, como vivos y a los desprovistos de ellas como muertos, tomando en cuenta a los vástagos muertos para el conteo de cicatrices cuando su punta se encontraba redondeada, lo cual les indicaba que no habían sido fragmentados.

Van Tussenbroek (1996), encontró que algunos vástagos desprovistos de hojas tienen raíces vivas, lo que sugiere que son fisiológicamente activos. La misma autora observa patrones de crecimiento de tipo integrativo, lo que es común en muchas especies clonales en donde las rametas que permanecen conectadas entre ellas se comportan como una unidad integrada fisiológicamente. A estos tipos de vástagos, Van Tussenbroek (1996) los denominó como "inactivos". Los patrones de crecimiento revelan una sincronización entre la formación de vástagos inactivos, rizomas laterales, y eventos de floración. Esta sincronización indica que la formación de los vástagos inactivos no es, probablemente, un evento regulado por algún factor ambiental (evento estocástico), sino que está regulado internamente por el organismo, es decir, que responde a una integración clonal del patrón de crecimiento del organismo.

Van Tussenbroek (1996), encontró que un aumento en la densidad poblacional de vástagos cortos está asociado con un aumento en la presencia de vástagos inactivos. Del anterior trabajo se puede plantear la hipótesis de que el mantener vástagos inactivos permitiría una rápida, y menos costosa respuesta en el crecimiento y producción foliar de la pradera, si las condiciones ambientales se toman favorables.

Crecimiento modular y crecimiento clonal.

El crecimiento de casi todas las plantas está basado en la repetición de unidades modulares, que se repiten sucesivamente durante toda la vida de la planta. El crecimiento "modular" contrasta con el crecimiento "unitario" en donde el cigoto o célula huevo se desarrolla hacia una estructura determinada, la cual es repetida sólo cuando inicia un nuevo ciclo de vida, a partir de un estado unicelular, usualmente un nuevo cigoto. Un organismo unitario también tiene partes repetidas, como

segmentos y miembros pero estos fueron formados a partir de una embriogénesis temprana y no por una iteración somática prolongada o continua, y el número de estas partes usualmente está determinado, mientras que en un organismo modular, el número de módulos que lo conformarán no está estrictamente determinado. Aunque los módulos mismos pueden estar determinados estrictamente en su forma (Harper *et al.*, 1986).

El crecimiento clonal, no se presenta en todas las plantas, pero al igual que el crecimiento modular consiste en la repetición sucesiva de unidades o módulos. El crecimiento clonal en las plantas a pesar de ser modular, presenta ciertas características que lo hace diferir del simple crecimiento modular, una de ellas consiste en la potencialidad de los nuevos módulos, para formar nuevos organismos independientes, por lo que su dispersión se da mayormente por reproducción vegetativa, esto de una manera similar a la apomixis, resulta en la producción de nuevos individuos con el mismo genotipo (Hartnett y Bazzaz, 1983), la mayoría de las plantas clonales son organismos que tienen una expansión horizontal (Noble *et al.*, 1979), ya sea por rizomas o estolones, o simplemente formando bulbos o tubérculos. Se define a la rameta (hablando en términos de individuos clonales), como una unidad multicelular de crecimiento iterado que representa al módulo. La iteración continua de rametas regulada por reglas específicas que gobiernan el crecimiento de brotes y ángulos de ramificación, puede originar en las plantas rizomatosas una estructura que es tan geométrica y precisa como las formas de algunos árboles (Harper, 1977).

La repetición espacial de rametas permite al organismo o geneta explotar diferencialmente la variabilidad ambiental en disponibilidad de recursos, lo que puede resultar muy beneficioso al aumentar la adecuación y supervivencia de la geneta a determinados ambientes limitantes. Si los módulos están fisiológicamente integrados y correlacionados, el organismo se ve beneficiado. Sin embargo, no todos los organismos clonales tienen el mismo grado de integración fisiológica, los grados de integración fisiológica son diferentes para cada especie. Algunas especies pierden completamente la integración fisiológica y su interdependencia como parte del desarrollo programado. Así podemos reconocer dos categorías de formas entre los organismos clonales. Uno en el cual los módulos permanecen unidos unos a otros y otro en el cual los módulos o grupos de módulos se separan originando nuevos individuos (Harper *et al.*, 1986).

Una característica importante del crecimiento clonal es que el valor reproductivo de Fisher de una geneta, que mantiene sus interconexiones entre rametas, puede incrementarse con la edad. El crecimiento clonal permite, al menos en teoría, un incremento exponencial en la producción de la progenie. Bajo estas condiciones la evolución de la senescencia puede ser reducida ampliamente o quizás no ocurre del todo. En lugar de ello parece que el fenómeno de senescencia se expresa al nivel de rametas en lugar de genetas, lo que en muchas especies parece inmortalidad potencial (Harper, 1985).

Integración fisiológica.

El "Crecimiento clonal" enfatiza la multiplicación de unidades modulares o rametas dentro de un solo individuo o geneta, integrado fisiológica y morfológicamente (Harper, 1977; White, 1979). Una característica distintiva y potencialmente ventajosa del crecimiento clonal en las plantas, es su capacidad de intercambio de recursos entre los módulos o rametas dentro de un solo individuo, lo que permite un mayor grado de cooperación o integración fisiológica entre las rametas (Hartnett y Bazzaz, 1983; Alpert, 1996).

Así el crecimiento clonal requiere de una fisiología en la cual los módulos precisan de una estrecha integración para su supervivencia (Alpert, 1996). Esta posibilidad de integración de la actividad de las unidades modulares confiere una mayor complejidad a la estructura poblacional de las praderas de los pastos marinos.

1.- Se facilita una mayor cooperación o intercambio de recursos entre módulos, lo que debe a su vez, estar controlado por un crecimiento y senescencia organizado de ramas, hojas, frutos y óvulos (Hardwick, 1986).

Esta integración en el crecimiento y autopoda, autoatenuación o autoaclareo (Begon *et al.*, 1988) de la población de vástagos se ha visto corroborada por observaciones que han evidenciado que la competencia no regula la densidad de los módulos (Dickerman y Wetzel, 1985; Lapham y Drenhan, 1987). Un elevado nivel de integración fisiológica, no implica que la respuesta de la planta a la variación ambiental deba darse de un modo homogéneo o unitario (similar a una planta no clonal) (Hartnett y Bazzaz, 1984).

2.- Otro aspecto de la integración clonal es la posibilidad de explotar distribuciones heterogéneas de recursos, es decir, de localizar y aprovechar parches con mayor disponibilidad de recursos (Alpert, 1996; Steufer *et al.*, 1994; Hartnett y Bazzaz, 1983). Se ha propuesto que esta "integración fisiológica" puede incrementar la probabilidad de los módulos o rametas a sobrevivir en ambientes heterogéneos (Pitelka y Ashmun, 1985), por medio de la translocación de recursos hacia los módulos que experimenten una limitación localizada de éstos (Cook, 1983). Esto ha sido examinado bajo condiciones artificiales (Tomasko y Dawes, 1989; Stuefer *et al.*, 1994) y naturales (Alpert, 1996), lo que ha permitido concluir que esta translocación de recursos se puede dar a través de todos los módulos de un individuo dependiendo del tipo de nutriente y vía de transporte (Alpert, 1996).

Organización modular y proliferación de pastos marinos.

Según Tomlinson (1974), los pastos marinos presentan un alto grado de dependencia de los meristemas lo que significa que la producción de nuevos órganos y proliferación de sistemas indeterminados de vástagos, es completamente dependiente de los meristemas apicales continuamente activos. Aunque esta dependencia de meristemas no es completa pues también depende de la presencia de yemas axilares latentes. A pesar de que varios géneros de pastos marinos presentan yemas ó meristemas latentes, poco se conoce de su funcionamiento (Tomlinson, 1974).

Tanto los vástagos horizontales como los verticales presentan dos diferentes tipos de meristemas: meristemas apicales y meristemas laterales. Tomlinson (1974), toma en cuenta a los meristemas laterales que no se llegan a desarrollar como posibles meristemas latentes.

Meristemas.

Las plantas vasculares presentan determinadas áreas especializadas cuyas células mantienen características embrionarias lo que les permite formar nuevos tejidos y órganos durante el resto de la vida de la planta y aun después de haber pasado por una etapa embrionaria.

A éstas áreas donde se produce el crecimiento vegetativo del organismo se les llama meristemas: el término meristemo se deriva del griego *meristo* = divisible (Esau, 1965).

La presencia de los meristemas en plantas las distingue de los animales, los cuales desarrollan todos sus tejidos, órganos y sistemas únicamente durante su etapa embrionaria. Las plantas, sin embargo, durante la etapa embrionaria sólo desarrollan un eje rudimentario con los meristemas distribuidos en los extremos del cuerpo del embrión. La aparición de los meristemas en el vástago y la raíz no se debe a un simple crecimiento de rudimentos embrionarios, sino que es una verdadera formación epigenética de órganos y tejidos que no estuvieron presentes en el embrión (Steeves y Sussex, 1989).

Debido a que los meristemas apicales son áreas en las que tienen lugar procesos morfogénicos, la distribución de meristemas y sus características son claves en la determinación del morfotipo del organismo (Barlow, 1994). Los meristemas no sólo dan lugar a un aumento en el número de células de la planta sino que también se autoperpetúan, ya que algunas de las células que resultan de las divisiones de los meristemas no terminan diferenciándose, sino que permanecen como meristemáticas (Esau, 1965).

Los *meristemas primarios* son llamados así debido a que derivan directamente del embrión. Estos se localizan en las principales zonas de producción celular conocidas como: meristemo apical de la raíz y meristemo apical del vástago. Además de los llamados meristemas primarios existen otros tipos de meristemas no menos importantes, pero originados a partir de los primarios, y denominados, *meristemas secundarios*. Uno de los meristemas secundarios es el *cambium* (cambium vascular y cambium felógeno) responsable de producir el crecimiento secundario o crecimiento en grosor de las plantas, principalmente en dicotiledóneas y también presentes algunas veces en monocotiledóneas. Otro tipo de meristemo secundario es el *meristemo difuso* presente en la punta de las raíces laterales o adventicias. El origen de este meristemo es el periciclo de la raíz, y no directamente del meristemo apical de la raíz. Un tercer tipo de meristemo secundario es el *meristemo intercalar* que se encuentran en las bases de los internodos y en las vainas de las hojas de muchas monocotiledóneas, sobre todo gramíneas. Un último tipo de meristemo secundario se localiza en los ápices de las ramas laterales del tronco principal de la planta, y surge a partir del meristemo primario como una protuberancia a un lado de la base de la hoja dando lugar posteriormente a una nueva rama. (Foster y Gifford, 1974; Fahn, 1975; Steeves y Sussex, 1989).

El crecimiento de la planta, está limitado a las áreas meristemáticas, con un costo energético substancial (Barlow, 1994). Cuando en una planta se presenta la formación de brotes inactivos ésta se debe a la dominancia apical, la activación de los brotes es consecuencia de una pérdida del meristemo apical, lo que es igual a la pérdida de la dominancia apical (Hardwick, 1986).

Meristemas apicales de los vástagos.

Por debajo de los primordios foliares más jóvenes se encuentra el meristemo apical primario del brote que puede presentar una gran variedad de formas, desde la cónica más frecuente (forma de domo) hasta los aplanados o aún ligeramente deprimidos.

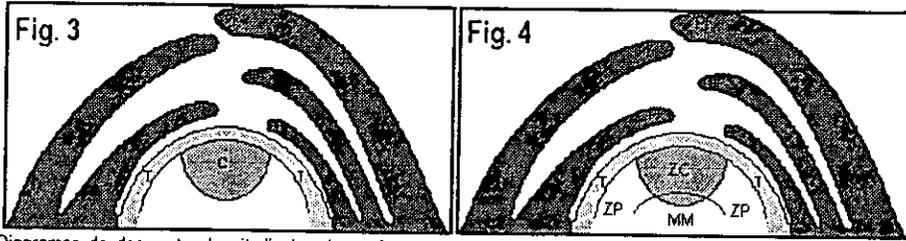
El diámetro de esta región al nivel de inserción de los primordios más pequeños oscila entre 100-250 μm en la mayoría de las especies (Steeves y Sussex, 1989). Tanto el tamaño como la

forma de los meristemos del vástago varían entre especies y en los diferentes estadios de desarrollo de una misma especie (Steeves y Sussex, 1989).

En un corte longitudinal del ápice se observa debajo de los primordios foliares una aparente homogeneidad celular. Las células son pequeñas, de tamaños similares, de pared delgada y caracterizadas por tener un núcleo grande en relación con el volumen de su citoplasma y por su relativamente inconspicua vacuolización. Las células meristemáticas se disponen en el tejido en forma muy compacta, dejando pocos espacios intercelulares. Además se observa una estratificación definida de las regiones más superficiales del ápice, lo que refleja una orientación de planos de división celular en diferentes capas. En las capas celulares más externas las divisiones celulares son más conspicuas y están restringidas al plano anticlinal (en ángulos rectos a la superficie). En las regiones más profundas del ápice los planos de división celular están presentes con menor regularidad y parecen estar orientados azarosamente. La estratificación se vuelve menos clara en los márgenes donde inician los primordios foliares (Esau, 1953).

En 1924 Schmidt describió la estratificación celular que generalmente presentan los meristemos de las angiospermas, denominando como *túnica* a las capas más superficiales del ápice (Steeves y Sussex, 1989), que muestran una división celular únicamente orientada anticlinalmente. La región del meristemo que queda debajo de la túnica recibe el nombre de *corpus*. El número de estratos observados en la túnica varía de uno a cinco (la mayoría de las especies tienen sólo dos capas, aunque también puede no estar presente la túnica); Fig. 3.

En 1938 Foster realizó una nueva distinción de zonas en el meristemo de *Ginkgo biloba* (gimnosperma), basándose en los diferentes grados de tinción que presentan distintas áreas (diferenciación cito-histológica), en lugar de los ángulos de división celular (Steeves y Sussex, 1989). En este tipo de zonación, el meristemo muestra una organización radial alrededor de un grupo de células alargadas y vacuoladas que parecen dividirse infrecuentemente, a las cuales llamó *zona de células madre*. El meristemo está rodeado distalmente por una *capa superficial*, en la cual predominan las divisiones anticlinales, aunque las divisiones periclinales también tienen lugar en la capa superficial junto con divisiones oblicuas que son más frecuentes en la cima del ápice. Las células de la cima del ápice son llamadas *grupo apical inicial*. Sus células más internas aumentan de tamaño y se vuelven parte de la zona de células madre centrales. Alrededor de la zona de células madre centrales en un arreglo anular se encuentra una región de células pequeñas y de citoplasma muy denso llamadas capas de la *superficie periférica*. Debajo de la zona de células madre centrales se encuentra un *meristemo medular* formado por una serie de hileras o filas de células pequeñas vacuoladas. La distribución de estas células sugiere una orientación de divisiones celulares en ángulos rectos con respecto al eje del ápice. Entre las células madre centrales y las células que las rodean lateralmente y basalmente se observa una zona de transición en la cual las características citológicas de la zona central de células madre son gradualmente remplazadas por las de las zonas que la rodean (Fig. 4).



Diagramas de dos cortes longitudinales de meristemo apical. Figura 3, según el modelo de la túnica-carpus: PF, primordio foliar; T, túnica; C, corpus. Fig. 4. Zonación propuesta por Foster: MM, meristemo medular; PF, primordio foliar; T, túnica; ZC, zona central; ZP zona periférica. Basado en Steeves y Sussex, 1989.

Histología de *Thalassia testudinum*.

Los estudios histológicos aplicados a *T. testudinum* se refieren mayormente a la anatomía de sus órganos principales, contando con cortes medianos, laterales o transversales de sus vástagos (Tomlinson y Vargo 1966; Tomlinson y Bailey 1972; Tomlinson 1982), hojas (Tomlinson 1972), raíces (Tomlinson 1969) y órganos florales.

Tomlinson (1972), al realizar cortes histológicos de los meristemos apicales de vástagos cortos vivos y vástagos largos de *T. testudinum*, confirmó que la hoja escamosa es equivalente a una pequeña vaina foliar con una hoja abortada.

Tomlinson y Bailey (1972), mencionan que el meristemo del rizoma horizontal es aproximadamente hemisférico, pero con una marcada tendencia a estar aplanado por los ángulos de inserción de los primordios foliares, los cuales son iniciados por divisiones periclinales en la capa subepidérmica sobre los flancos del meristemo, el cual cuenta con una sola capa de células formando la túnica. El inicio de una nueva hoja se origina por divisiones periclinales rápidas en la capa de la túnica, el crecimiento inicial de la hoja es en longitud pero está acompañado por crecimiento marginal rápido, originando un primordio foliar constituido por tres capas de células, las dos más externas se continúan con la capa de túnica del meristemo, dividiéndose exclusivamente en planos anticlinales, y formando la protodermis que dará origen a la epidermis de la hoja. La capa interna produce a su vez, los tejidos internos de la hoja o mesófilo.

Competencia intraespecífica.

Como una manifestación de la interacción que obligatoriamente se da entre un individuo y el ambiente que lo rodea, surge la competencia entre organismos de una misma especie debido a que estos tienen las mismas necesidades para sobrevivir, esta competencia se acentúa cuando un recurso o más son escasos. Esta competencia por los recursos requiere de tiempo y energía por lo que sus efectos se ven reflejados en la disminución en la supervivencia, el crecimiento y/o la reproducción de los individuos, la disminución en los valores de alguno de estos factores o una disminución conjugada de éstos induce un efecto final sobre la población que es una menor contribución (en número de individuos) a la generación siguiente lo que reduce el tamaño poblacional (Harper, 1977; Begon et al., 1988).

Competencia intraespecífica y regulación poblacional en plantas no clonales

Los efectos de esta competencia son densodependientes, a mayor densidad mayor competencia, por lo que sus efectos serán más marcados. Al actuar sobre las tasas de natalidad y mortalidad, la competencia intraespecífica puede regular las poblaciones hasta una densidad estable, en la que los valores de natalidad sean iguales a los valores de mortalidad, teniendo finalmente una población con una densidad constante. Además de regular las tasas de mortalidad y fecundidad, la competencia intraespecífica también afecta el crecimiento individual de los organismos lo cual se ve reflejado en la biomasa de la población. Así el tamaño de los organismos que se encuentran en una población muy densa se espera que sea pequeño, mientras que en una población de poca densidad el tamaño de los organismos puede ser mayor. Lo que sorprende de lo antes dicho es que el valor de la biomasa de dos poblaciones de una sola especie con diferentes densidades puede ser muy similar, teniendo una constancia de producción final. A pesar de que los individuos de una misma especie son muy similares entre sí, sus respuestas a diferentes estímulos del medio varían, por lo que se puede observar que no todos los individuos de una población muy densa crecerán poco sino que existe una media y algunos rebasaran esa media, estos organismos en especial entre las plantas, son los que se pueden beneficiar de su talla por medio de la "autoatenuación poblacional". La "autoatenuación", "autoaclareo" o "autopoda" es la disminución progresiva de una población de individuos en crecimiento a consecuencia del crecimiento continuo de los organismos de mayor talla, de este modo la población en el transcurso del tiempo se transforma en una población de individuos cada vez más grandes aunque el número de individuos totales disminuya. Al parecer esto se manifiesta en la mayoría de especies vegetales, no clonales en el mismo estado de desarrollo y está representada por la ley de Yoda o de los $-3/2$ (Yoda, 1963) que describe un patrón general en el crecimiento poblacional de los organismos vegetales, de forma que la biomasa por individuo está asociada a la variación de la densidad de individuos siguiendo una relación alométrica con un factor de escala constante de valor $-3/2$. Aunque esta "ley" no se cumple cuando los niveles de luminosidad requeridos por una planta son bajos ya que un nivel bajo de fotosíntesis sólo puede mantener niveles menores de tejido, esto tiene como efecto que la pendiente obtenida tome valores cercanos a -1 lo cual indica que la población mantiene una biomasa constante (Harper, 1977; Begon *et al.*, 1988).

Competencia intraespecífica y regulación poblacional en plantas clonales.

Debido a que una clonal tiene una estructura morfológica de tipo poblacional (la estructura poblacional de las plantas clonales está basada en la adición de módulos a la población total de rametas); las reducciones en la tasa de crecimiento dependientes de una alta densidad poblacional, se manifiestan (al nivel de sus rametas) en cambios mediados por un aumento en los índices de mortalidad, una reducción en el crecimiento o en la capacidad reproductora de nuevas rametas (Harper, 1977). La reducción en la capacidad reproductora de la planta se refleja en cambios en el número de rametas o partes de esa planta. Por ejemplo la reducción en la capacidad de crecimiento de una planta se puede reflejar en alteración de las tasas de crecimiento y muerte de las hojas y ramas de una planta (Hartnett y Bazzaz, 1984). De aquí que la mortalidad de los individuos y la plasticidad en el tamaño de estos puedan ambos ser vistos y estudiados como respuestas demográficas.

Además de regular las tasas de mortalidad y reclutamiento de nuevas rametas, la competencia intraespecífica también regula el crecimiento de las rametas de la población. En el caso de *T. testudinum*, debido a que su reproducción es básicamente vegetativa, la capacidad reproductora está representada por sus módulos, considerados principalmente en este trabajo como los vástagos cortos por lo que la disminución en la capacidad reproductora de la planta está

representada por la disminución en el reclutamiento de nuevas rametas o vástagos cortos. De igual manera la tasa de mortalidad se representa en una población mayormente por la muerte de los vástagos más que por la muerte de toda la planta o geneta. Así, La competencia entre vástagos cortos constituiría el factor regulador de la variación de sus tasas de reclutamiento y mortalidad, pero también de la producción foliar del vástago corto *i.e.* tasa de elongación de hojas, tiempo de generación de dos hojas consecutivas, etc. Menores densidades de vástagos pueden ir asociados a mayores biomásas por vástago, lo que permite que a pesar de los cambios en el tamaño de la población, la biomasa por unidad de área y la productividad no cambie tanto, e incluso llegue a mantenerse constante.

MATERIAL Y MÉTODOS.

Área de muestreo.

La laguna arrecifal de Puerto Morelos está localizada en la costa noroeste de la península de Yucatán, México (21°N, 87°O). Tiene varios cientos de metros de ancho delimitados por la costa y el arrecife, y de tres a cuatro metros de profundidad con un fondo cubierto por arena calcárea estabilizada por pastos marinos.

En la distribución de la vegetación de la laguna se pueden distinguir tres zonas: Una estrecha franja costera, una amplia zona de laguna media y el arrecife posterior (Ruiz-Rentería *et al.*, en prensa). (Figura 5)

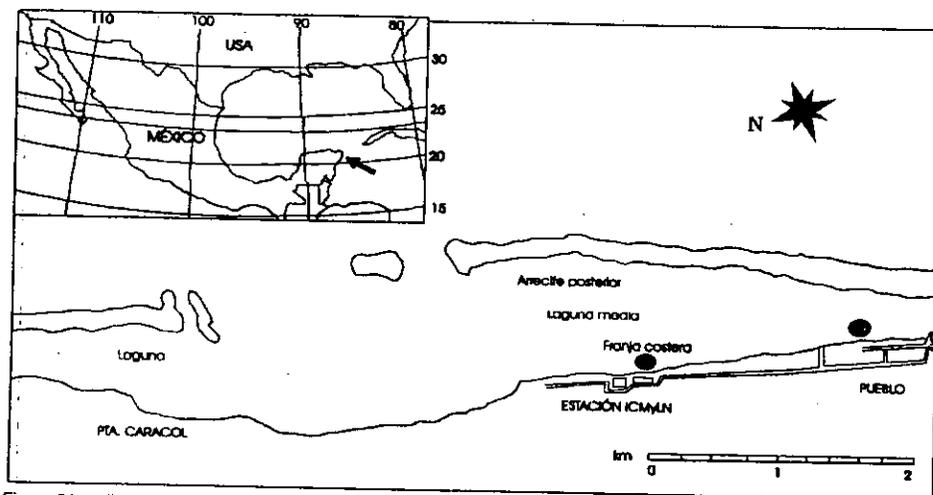


Figura 5 Localización de la zona de muestreo 21°N, 87°O, Puerto Morelos, Quintana Roo. Los círculos negros indican las áreas de muestreo.

Obtención de muestras.

Se seleccionaron dos áreas de la zona de franja costera dentro de la laguna, una frente al pueblo y otra frente a la estación de Biología del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL) de la U.N.A.M.

En el periodo del primero de abril al siete de mayo de 1998, se tomaron muestras de cada una de las áreas por medio de un nucleador de metal de 20 cm de diámetro empujado a una profundidad de aproximadamente 20 cm dentro del sedimento.

El material de los núcleos colectados, fue separado del substrato y otras especies, lavándolo con agua para su posterior análisis tanto macroscópico como microscópico.

Después de lavar el material colectado, los vástagos de *T. testudinum* fueron seleccionados del rizoma horizontal para facilitar su comparación y distinguir los distintos tipos de vástagos ("HM", "HD", "HIJ", "HIR", "SHI" Y "SHM"), en promedio se preservaron 15 vástagos de cada tipo. Una vez

clasificados los vástagos en los seis distintos grupos, cada grupo fue colocado dentro de frascos con el fijador FAA para evitar los procesos naturales de lisis celular en tejidos vegetales. Después, para cada diferente tipo de vástago se obtuvo la imagen macroscópica del vástago más representativo de su tipo con base en las características, por las cuales fueron clasificados.

Posteriormente fueron seccionadas las zonas apicales de diez ejemplares de cada tipo de vástago y procesados para su inclusión en paraplást. Con ayuda de un micrótopo American Optical modelo 820 de manija rotatoria, se obtuvieron cortes longitudinales del ápice del vástago, de un grosor de ocho micras. Estos cortes fueron teñidos con reactivo de Feulgen, cuyo efecto es resaltar los núcleos celulares (O'Brien y McCully 1981). Finalmente se seleccionaron aquellos cuyo ángulo de corte permitió distinguir mejor las estructuras celulares, para obtener sus respectivas microfotografías.

La descripción de las técnicas histológicas y preparación de soluciones empleadas puede ser revisada en el apéndice.

RESULTADOS.

Observaciones macroscópicas.

Una primera observación macroscópica permitió distinguir seis diferentes tipos de vástagos cortos, según las características de sus ápices y su producción foliar, además de la existencia de un séptimo tipo de vástago (vástago quebrado), que debido a factores no fisiológicos pierde la porción apical.

1. Vástagos con hojas.

- **CON HOJAS MADURAS (HM).** Los vástagos cortos cuyos ápices son portadores de hojas bien desarrolladas, verdes y turgentes; que protegen al meristemo apical y a sus primordios foliares. Son los vástagos que normalmente se observan sobre del rizoma horizontal. El tallo de este vástago presenta cicatrices de crecimiento cubiertas por los restos de las hojas anteriores, puede tener raíces a todo lo largo del tallo aunque su presencia es más frecuente tanto cerca del ápice como a la altura de la base. Este tipo de vástago es fácil de distinguir pues es el típico vástago que se observa sobre la superficie del sustrato y que domina sobre lo largo del rizoma horizontal. Lámina 1 figura HM
- **CON HOJAS DESPRENDIBLES (HD).** Vástagos cortos de tallos largos bien desarrollados, con cicatrices foliares cubiertas por restos de hojas, presentan raíces aunque en menor número comparándolos con los tallos de los vástagos vivos, pero de mayor número si se compara con los vástagos SHM. Generalmente son vástagos de aspecto no juvenil que presentan un ápice portador de hojas maduras (hoja con vaina y lámina foliar) en una aparente etapa de senescencia debido al fácil desprendimiento de la hoja y la vaina, descubriendo pequeños rudimentos de hojas incoloras que también se pueden desprender fácilmente, dando lugar a un vástago sin hojas de aspecto similar al vástago SHI. Debido a que estos vástagos pueden perder fácilmente sus hojas se pueden considerar una fase intermedia entre los vástagos con hojas HM y/o HIJ y los vástagos sin hojas, SHI y SHM. Lámina 1 figura HD

SE DISTINGUIERON DOS DIFERENTES TIPOS DE VÁSTAGOS PORTADORES DE HOJAS INMADURAS, CON RELACIÓN A LA POSICIÓN QUE OCUPABAN A LO LARGO DEL RIZOMA HORIZONTAL:

- **CON HOJAS INMADURAS I (HIJ).**
 - Presentes en el extremo del rizoma. La principal característica de estos vástagos, además de sus hojas poco desarrolladas, es el hecho de que éstos como todos los vástagos cortos, se originan a partir del meristemo apical del rizoma horizontal. Por lo que este vástago es el típico vástago corto nuevo recluta y únicamente se encuentra cerca de la punta del rizoma. Por ser vástagos muy jóvenes su tallo es muy corto y delgado, y está protegido por hojas que crecen de la base del mismo tallo, con transiciones de hojas escamosas a hojas foliares, generalmente son incoloras y delgadas, se consideran inmaduras por ser vainas que aún no originan al resto de la hoja y que envuelven a las hojas más jóvenes y menos desarrolladas. Este tipo de vástago corto generalmente presenta pocas raíces en la base del tallo o no presenta, pues el tallo apenas comienza a desarrollarse, por lo que sus cicatrices foliares generalmente no llegan a ser numerosas. Normalmente este tipo de vástago corto no tiene la talla suficiente para alcanzar la superficie del sustrato. Lámina 1 figura HIJ

- **CON HOJAS INMADURAS II (HIR).**
 - De posición intermedia sobre el rizoma. Estos vástagos cortos a pesar de no encontrarse sobre el extremo del rizoma, pueden ser considerados como juveniles pues sus ápices son bastante similares a los de los vástagos **HIJ** por presentar tallos protegidos por hojas inmaduras, que reflejan transiciones entre hojas escamosas y vainas de nuevas hojas, que generalmente son incoloras y delgadas. En los vástagos **HIR** a diferencia de los **HIJ**, se observan características no juveniles además de no ocupar una posición apical sobre el rizoma, como la presencia de tallos más desarrollados, de longitud mucho mayor a la de los vástagos **HIJ**, además de presentar mayor número de cicatrices foliares las cuales frecuentemente se encuentran más unidas entre sí en el extremo apical; éstas se encuentran cubiertas por restos de hojas que cubren el tallo de forma similar a los vástagos cortos normales **HM**. Estos vástagos cortos también presentan raíces, la mayor parte de ellas por debajo de la punta del ápice y algunas cerca de la base, al igual que los vástagos cortos **HM** ó **SHI**. Lámina 1 figura **HIR**

2. Vástagos sin hojas

- **CON ÁPICE EN FORMA DE CONO (SHI).** Este tipo de vástago corto es el descrito por Van Tussenbroek (1996), De ápice generalmente no redondeado sino más bien de forma cónica que es cubierto por restos de hojas, que al ser removidos descubren el ápice blanco y turgente. Su tallo presenta numerosas cicatrices foliares que frecuentemente llegan a estar más unidas entre ellas hacia la punta del vástago, además de presentar varias raíces, blancas y turgentes, distribuidas en mayor medida cerca de la punta y en la base del vástago. La punta del ápice está protegida por estructuras similares a las hojas escamosas que protegen el ápice del rizoma, pero éstas son más delgadas y pequeñas. Lámina 1 figura **SHI**
- **CON ÁPICE EN FORMA DE DOMO (SHM).** Los ápices de estos vástagos suelen presentarse completamente negros y con las puntas totalmente redondeadas o estar ausentes. Presentan pocos filamentos o restos foliares y generalmente estos llegan a estar ausentes dejando ver numerosas cicatrices poco marcadas de apariencia desgastada y cercanas a la base. Generalmente sin raíces o cuando presenta, éstas se encuentran por debajo del ápice. Lámina 1 figura **SHM**
- **VÁSTAGOS SIN ÁPICE.** Vástagos que perdieron su ápice por daño físico u otras causas debidas al medio y no relacionadas con los procesos fisiológicos de la planta (vástagos quebrados). Ya que este tipo de vástagos no cuentan con ápice y generalmente se encuentran en estado de descomposición se descartó la necesidad de realizar pruebas histológicas, así como la de tomar las respectivas fotografías. La presencia de este vástago no es muy frecuente y se distingue de los demás vástagos sin hojas **SHM** y **SHR**, por la ausencia total de ápice. Este tipo de vástago se puede originar a todo lo largo del rizoma horizontal, ya que no es resultado de un proceso interno de la planta sino originado por factores del medio.

Observaciones microscópicas.

Las siguientes características histológicas fueron observadas en los meristemos apicales de cada tipo de vástago corto.

Meristemas de vástagos con hojas

- **CON HOJAS MADURAS.** Lámina 2 figuras **HM**, **HM'** y **HM''**. Se puede observar en primer plano el área meristemática con su característica forma de domo y cubierta de una sustancia no determinada. Los núcleos de las células meristemáticas se pueden observar de color gris oscuro y de gran tamaño respecto al volumen total de la célula. Formando la parte más externa del meristemo se distingue una capa celular primaria o túnica caracterizada por sus planos de división perpendiculares a la superficie del mismo meristemo (división anticlinal), también se distingue el corpus que se encuentra debajo de la túnica, como en cualquier monocotiledónea. A los lados del meristemo se pueden apreciar los primordios foliares. Estos están situados en posición casi vertical originándose en la base del meristemo y muy unidos entre ellos. Se puede apreciar que los primordios están formados por tres capas celulares.
- **CON HOJAS DESPRENDIBLES.** Lámina 2 figuras **HD**, **HD'** y **HD''**. Se consideró al vástago corto con hojas desprendibles, ó vástago **HD**, como una etapa intermedia entre vástagos cortos con hojas bien desarrolladas o vástagos **HM** y los vástagos cortos sin hojas **SHM** y **SHI**. Al momento de preparar el material para aplicar las técnicas histológicas correspondientes a los meristemas de los vástagos **HD**, se retiraron las pequeñas hojas desprendibles, dejando de existir diferencias entre las áreas apicales de estos y los vástagos **SHI**. Aunque las imágenes microscópicas de los vástagos **HD** son similares a las de los vástagos **HM**.
- **CON HOJAS INMADURAS I.** Presentes en el extremo del rizoma. Lámina 3 figuras **HIJ**, **HIJ'** y **HIJ''**. Se puede observar en el centro de las imágenes el área meristemática con su característica forma de domo, aquí a diferencia del meristemo del vástago con hojas bien desarrolladas ó vástago **HM**, no se observa ninguna sustancia cubriendo el domo del meristemo. Los núcleos de las células meristemáticas aparecen de color gris oscuro y de gran tamaño respecto al total de la célula. Cubriendo la superficie del meristemo se distingue la túnica caracterizada por sus planos de división perpendiculares a la superficie del meristemo, y el corpus debajo de ésta. Se pueden apreciar también los primordios foliares a los lados del meristemo, éstos se encuentran en pleno crecimiento y los más viejos se removieron al momento de realizar el corte, pero se ven muy similares a los de un meristemo de vástago con hojas bien desarrolladas o vástago **HM**.
- **CON HOJAS INMADURAS II.** De posición intermedia sobre el rizoma. Lámina 3 figuras **HIR**, **HIR'** y **HIR''**. Este meristemo es muy similar al meristemo del vástago con hojas bien desarrolladas o vástago **HM** y al meristemo del vástago con hojas inmaduras del extremo del rizoma ó vástago **HIJ**. También se puede observar en las imágenes el área meristemática con su característica forma de domo, que al igual que en el meristemo del vástago **HIJ**, y meristemo del vástago sin hojas con ápice en forma de cono ó vástago **SHI**, no se observa ninguna sustancia cubriendo el domo del meristemo. Los núcleos de las células meristemáticas se distinguen por su color gris oscuro, siendo de gran tamaño respecto al total de la célula. Cubriendo al meristemo se distingue también la túnica, con sus planos de división anticlinales, y por debajo de ella, el corpus que se puede observar muy similar al corpus del meristemo del vástago **HM** en cuanto a su organización celular. En la imagen se pueden apreciar los primordios foliares y distinguir que las células de éstos tienen una estructura completamente normal.

Meristemas de vástagos sin hojas

- **CON ÁPICE EN FORMA DE CONO.** Lámina 4 figuras SHI, SHI' y SHI''. Se puede observar en primer plano el área meristemática con su característica forma de cono. De nuevo y al igual que en el meristemo del vástago HIJ, no se observa ninguna sustancia cubriendo el domo del meristemo. Los núcleos de las células meristemáticas igualmente se observan de color gris oscuro y de gran tamaño respecto al total de la célula. Dentro del meristemo y siendo la capa más externa, se distingue la túnica, con sus planos de división perpendiculares a la superficie del meristemo, y debajo de ella el corpus, aunque este último parece estar organizado en menor grado que el corpus del meristemo del vástago HM. En las imágenes también se pueden apreciar los primordios foliares a un lado del meristemo, pero no en posición vertical y a un lado del meristemo como en el vástago vivo, sino cubriéndolo un poco. Los primordios foliares parecen un poco más separados entre ellos. Este arreglo de los primordios foliares sobre el meristemo es muy parecido al arreglo que presentan los primordios foliares sobre el meristemo del ápice de los vástagos largos o rizoma horizontal (Tomlinson, 1972). También se puede observar que las células de los primordios más externos al meristemo se encuentran más dañadas. En estas imágenes se observa del lado derecho del meristemo una protuberancia que aparentemente es el origen de un nuevo primordio foliar, lo que indica una constante formación de nuevas estructuras.
- **CON ÁPICE EN FORMA DE DOMO.** Lámina 4 figuras SHM, SHM' y SHM''. En las imágenes se puede observar que su estructura esta formada únicamente por paredes celulares con la ausencia total del contenido citoplasmático, por lo que este vástago definitivamente es un vástago muerto.

A partir de las observaciones macroscópicas y microscópicas hechas a los vástagos cortos del pasto marino *Thalassia testudinum* se distinguieron seis tipos diferentes de vástagos, según la morfología del ápice y su producción foliar. Esta clasificación es resumida en la figura 6.

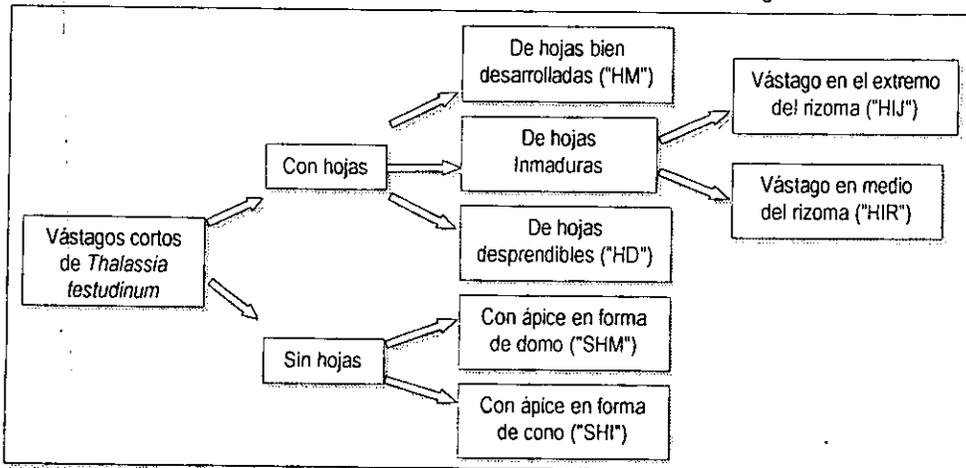
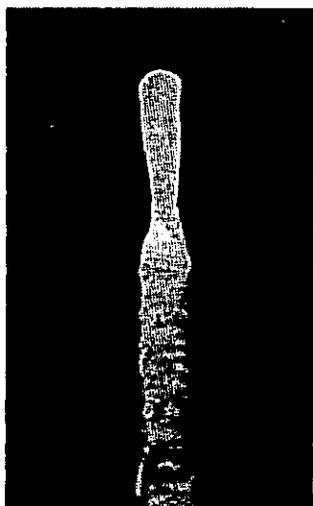
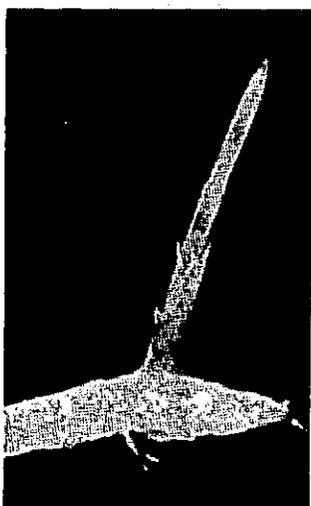


Fig. 6. Cuadro sinóptico de los distintos tipos de vástagos encontrados en *Thalassia testudinum*, según las características de sus ápices y su producción foliar.



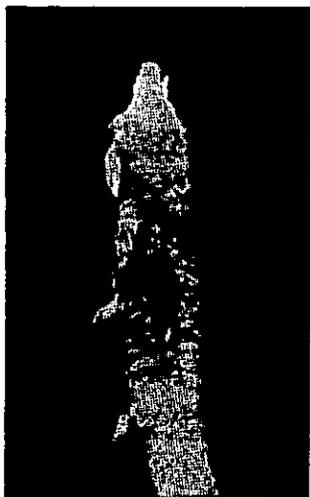
HM



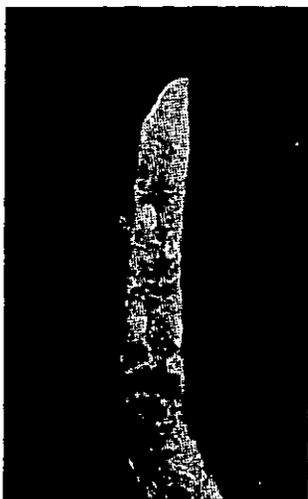
HIJ



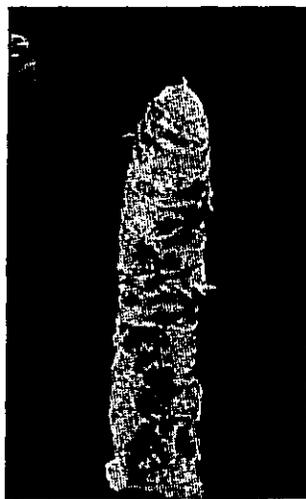
HIR



HD



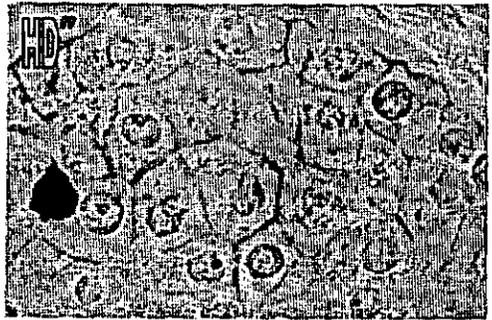
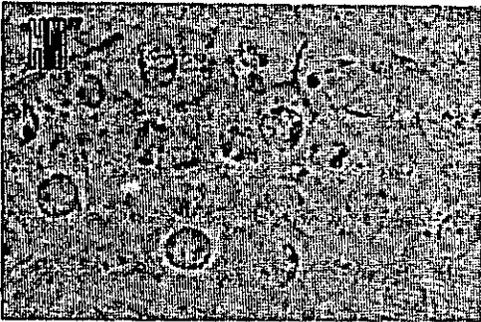
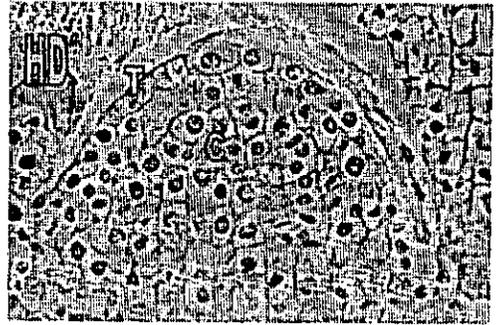
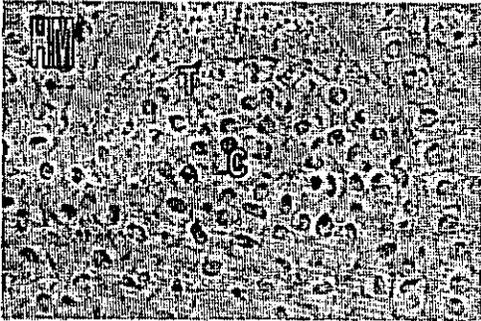
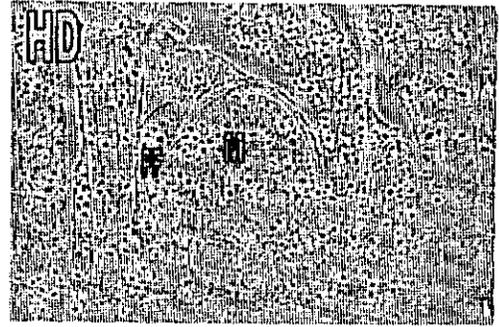
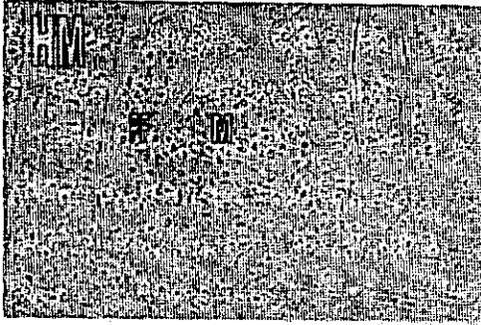
SHI



SHM

Lámina 1. Morfologías distintas de vástagos de *Thalassia testudinum*.

A los ejemplares presentados, se les retiraron los restos de hojas y raíces dejando al descubierto los tallos y sus ápices. Al vástago HM se le retiraron las láminas foliares externas del ápice dejando únicamente las más internas y pequeñas. La línea negra equivale a 1cm.



NORMAL

INTERMEDIO

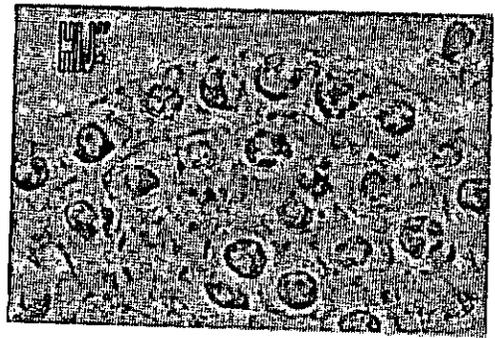
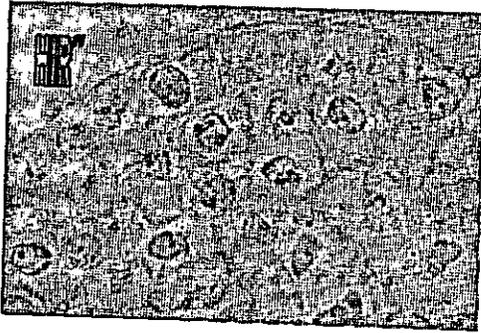
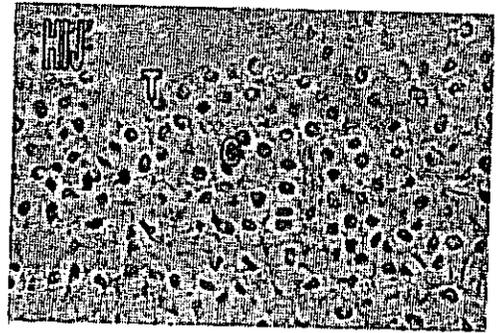
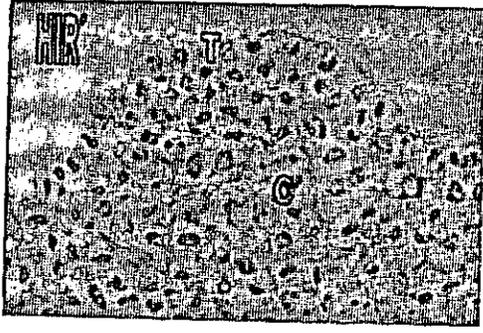
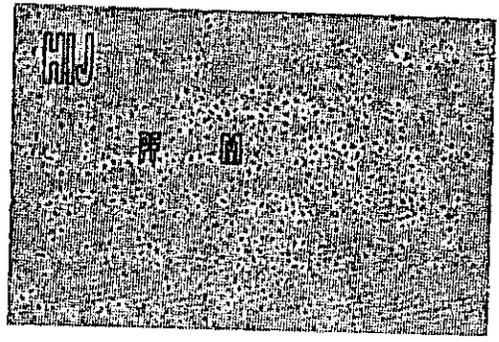
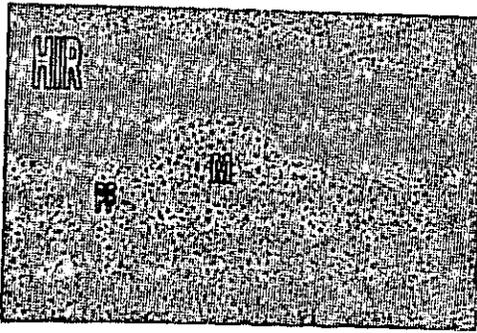
Lámina 2. Figuras HM y HD (16x4), HM' y HD' (40x4) y HM'' y HD'' (100x4)

C = corpus

M = meristemo

PF = primordio foliar

T = túnica



REACTIVADO

JUVENIL

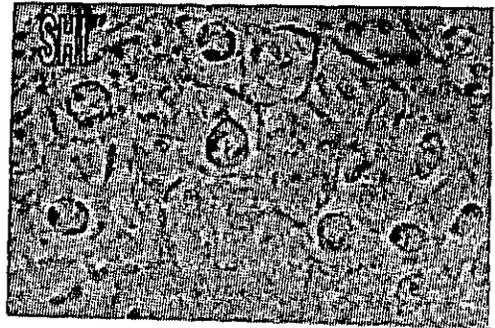
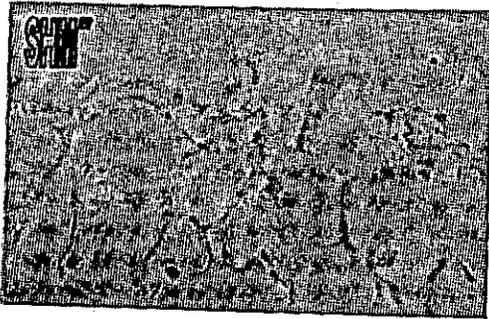
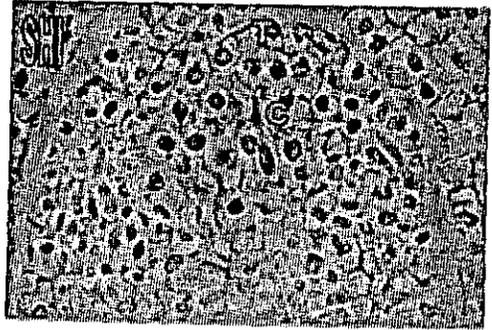
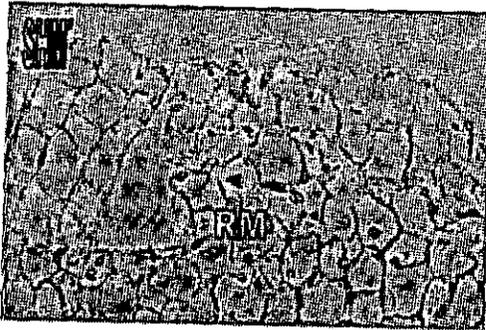
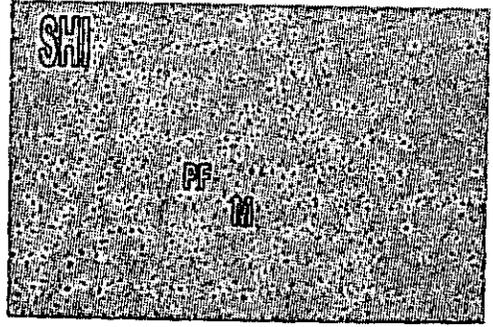
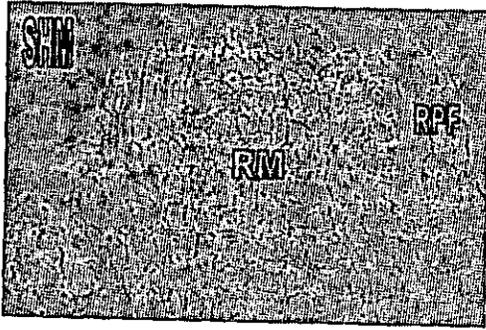
Lámina 3. Figuras HIR y HIJ (16x4), HIR' y HIJ' (40x4) y HIR'' y HIJ'' (100x4)

C = corpus

M = meristemo

PF = primordio foliar

T = túnica



MUERTO

INACTIVO

Lámina 4. Figuras SHI y SHM (16x4), SHI' y SHM' (40x4) y SHI'' y SHM'' (100x4)

C= corpus

M= meristemo

PF= primordio foliar.

RM= restos de meristemo

RPF= restos de primordio foliar

T= túnica

DISCUSIÓN.

Los dos tipos de vástagos sin hojas (**SHI** y **SHM**), son muy distintos microscópicamente, pues los primeros son portadores de un meristemo apical que muestra una producción celular constante, mientras que los meristemas de los segundos están formados por paredes celulares sin contenido citoplasmático. Por lo anterior, se puede afirmar que los vástagos cortos **SHI** son vástagos vivos con meristemas latentes, que se mantienen en un estado de ausencia en la producción foliar, o inactividad; mientras los vástagos cortos **SHM**, han llegado al final de su existencia celular, lo cual significa, que son vástagos muertos.

Los dos tipos de vástagos con hojas inmaduras tienen una histología similar. Sin embargo, la mayor diferencia entre estos dos tipos de vástagos se observa a nivel macroscópico, según la posición que ocupen sobre el rizoma, un vástago **HIJ** sólo se encuentra en el extremo del ápice del rizoma pues es ahí donde se originan los nuevos reclutas de vástagos cortos, mientras que un vástago **HIR** no puede ser un nuevo recluta por no encontrarse en el extremo del rizoma, y poseer características no juveniles como un tallo desarrollado con numerosas cicatrices cubierto por restos de hojas anteriores, además de presentar actividad radicular. En cambio los vástagos **HIJ** son claramente nuevos reclutas, su tallo está poco desarrollado por lo que es muy pequeño y por consiguiente presenta pocas cicatrices foliares las cuales en su mayoría están cubiertas por hojas inmaduras en lugar de restos de hojas, además de tener pocas raíces o no presentarlas. Una segunda aproximación microscópica entre los vástagos cortos **HIJ** y **HIR**, nos indica que no existen grandes diferencias estructurales entre estos dos vástagos por lo que se puede considerar a ambos como vástagos en una fase de desarrollo temprano.

La presencia de un vástago con hojas juveniles alejado del meristemo apical, del extremo del rizoma horizontal de *Thalassia testudinum* sugiere tres o más argumentos sobre posibles orígenes:

- Resultado del mantenimiento de un vástago juvenil por tiempo indeterminado e intercalado con vástagos de desarrollo normal. Lo cual no es posible ya que una vez desarrollados los perfiles, éstos siguen su desarrollo hasta la formación de hojas maduras.
- Por la presencia de un meristemo lateral inactivo sobre el rizoma horizontal, dicho meristemo se tendría que mantener latente, probablemente como una yema, para posteriormente desarrollarse. Pero *T. testudinum*, no presenta yemas latentes (Tomlinson, 1974).
- La presencia de un vástago que se desarrolla normalmente hasta llegar a la madurez (desarrollo de hojas maduras) para después pasar por una fase similar a la senescencia perdiendo su hojas, pero manteniendo un meristemo de muy poca actividad, como para desarrollar hojas pero conservando sus características distintivas, como la producción de células indiferenciadas.

De los posibles orígenes de un vástago juvenil alejado del extremo apical del rizoma horizontal, los dos primeros argumentos antes planteados se pueden descartar o pensar como menos probables debido a que *T. testudinum* tiene un patrón preestablecido de desarrollo de vástagos cortos, bien determinado, mientras el tercer argumento es el más probable.

El primer argumento se puede descartar por la ausencia de vástagos de tipo juvenil cercanos a los vástagos muertos, lo cual sería lo esperado si estos dos vástagos tuvieran una relación más estrecha. El segundo argumento se descarta con la ayuda de la observación hecha por Tomlinson

(1974), al señalar la ausencia de yemas o meristemas laterales sobre el rizoma horizontal, esto se puede comprobar al observar que el espacio entre dos vástagos cortos es muy poco variable por lo que la probabilidad de que exista una yema lateral latente es poco probable. El tercer argumento es el más probable por la presencia de vástagos cortos de hojas desprendibles (HD) que parecen representar una fase intermedia entre un vástago maduro con hojas bien desarrolladas (HM) y un vástago corto sin hojas de ápice en forma de cono "vástago inactivo" (SHI) que posiblemente se vuelva a reactivar originando vástagos de aspecto juvenil pero presentes en medio del rizoma horizontal, además de que la presencia de estos cuatro vástagos está muy relacionada.

Por lo anterior se puede inferir que los distintos vástagos de *T. testudinum* representan las distintas etapas de desarrollo por las cuales puede pasar un vástago corto, aunque se podría pensar que la aparición de estas etapas varíen dependiendo de las condiciones ambientales. Si se considera que cada tipo de vástago corto representa a una etapa distinta que puede estar presente durante el desarrollo de la vida de los vástagos cortos, la figura 6 de la página 22, bien podría ser modificada, resultando la nueva figura 7.

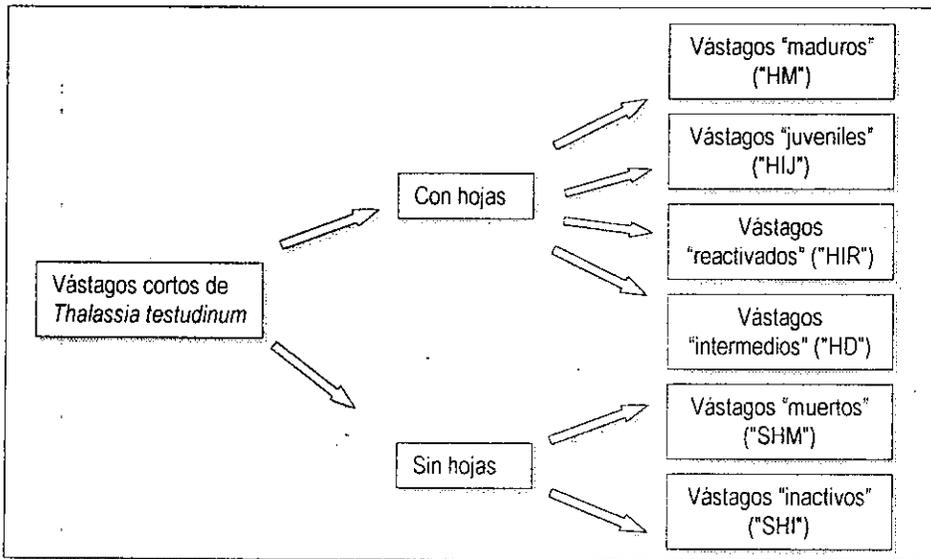


Figura 7. Se propone llamar a los diferentes tipos de vástagos cortos de *Thalassia testudinum*, según la fase de producción foliar en la que se encuentran sus meristemas.

En la clasificación de vástagos cortos de la figura 7 los vástagos de tipo "HM", "HIJ", "HIR", "HD", "SHI", y "SHM" son considerados como: vástagos normales o maduros; vástagos juveniles nuevos reclutas; vástagos juveniles no nuevos reclutas o reactivados; vástagos intermedios; vástagos inactivos y vástagos muertos, respectivamente.

La figura 8 es el esquema propuesto para representar el posible ciclo de vida de un vástago corto. El ciclo típico (líneas más claras) por el que pasa un vástago corto, consta de distintas etapas: inicialmente es originado como juvenil nuevo recluta (línea clara #1), posteriormente pasa a ser un vástago maduro (línea clara punteada #2), la siguiente etapa se caracteriza por la pérdida de las

hojas y se puede considerar como una etapa intermedia "vástago intermedio" (línea clara de puntos y rayas #3), antes de llegar a la muerte "vástago muerto" (línea clara #6). Una posible modificación a este ciclo típico se propone que se puede dar como se representa en la figura 8, en donde de la raya clara o ciclo normal antes de llegar a la fase de vástago muerto, surge una ramificación (línea oscura de puntos y rayas #3), ésta representa la fase de vástago intermedio dirigiéndose hacia el posible origen de un vástago de tipo juvenil (línea oscura #5), a partir de un vástago que pasa por una fase de inactividad o latencia controlada (línea de puntos y rayas de color oscuro #4). Se puede plantear una hipótesis que proponga el regreso de éste vástago inactivo, a una nueva fase de actividad, es decir, volver a ser un vástago de hojas bien desarrolladas y maduras (línea punteada oscura #2), esto como respuesta a la densidad poblacional.

De esta forma las modificaciones que experimenta el ciclo típico de un vástago corto pueden tener variaciones representadas por las líneas oscuras, éstas pueden surgir tanto del vástago intermedio originado por el vástago maduro. Así como del vástago intermedio originado de los vástagos juveniles nuevos reclutas. A partir de un vástago intermedio y después de un tiempo indeterminado éste puede seguir dos rutas distintas

- 1.- El vástago intermedio después de un tiempo indeterminado da origen a un vástago muerto.
- 2.- El vástago intermedio después de un tiempo indeterminado, puede dar origen a un vástago inactivo o latente, que a su vez puede originar a un vástago juvenil que puede pasar a vástago maduro o interrumpir su crecimiento normal, para formar nuevamente un vástago intermedio.

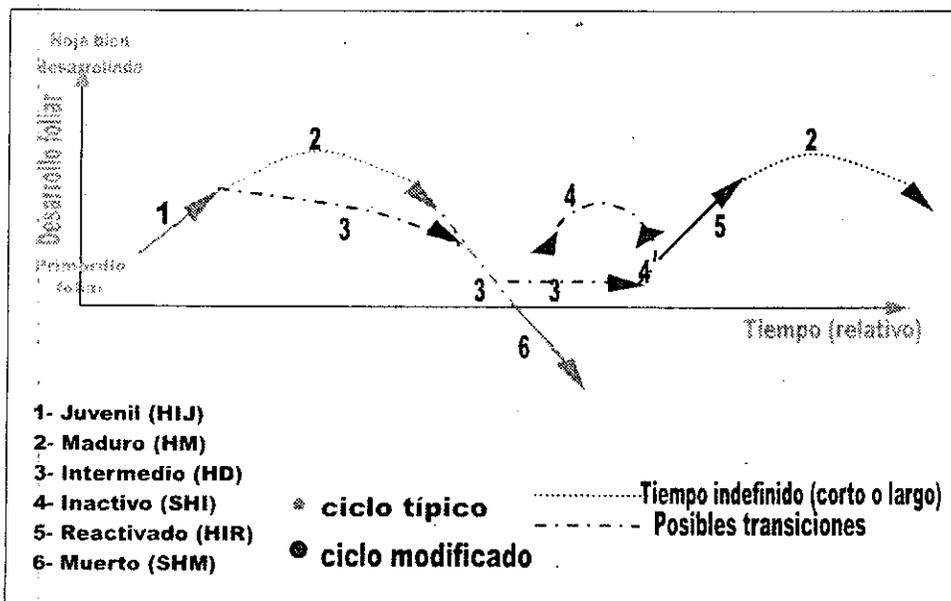


Figura 8 Posible ciclo de vida de los vástagos cortos de *Thalassia testudinum*. El séptimo tipo de vástago "fracturado" se puede originar en cualquier fase del ciclo.

Este es el primer trabajo que refuerza la teoría de los vástagos inactivos (Van Tussenbroek, 1996) que propone que los vástagos inactivos de *T. Testudinum* mantienen meristemos en estado de latencia, sólo que aún queda por demostrar su papel ecológico.

Aunque *T. testudinum* no es el único pasto marino en el que se registran meristemos en estado de latencia, según Tomlinson (1974), los géneros de pastos marinos que presentan yemas axilares las cuales pueden funcionar como meristemos inactivos o latentes son: *Posidonia*, *Zostera*, *Phyllospadix*, *Thalassodendron*. Al menos *Cymodocea nodosa* es particularmente diferente de los anteriores ya que el meristemo apical del rizoma del vástago horizontal, se inactiva en lugar de ser el meristemo de una yema axilar y debido a cambios estacionales adquiere las características de un vástago vertical, mostrando internodos cortos similares a los vástagos cortos o verticales y llegando a perder sus hojas más viejas, además de presentar pocas raíces y ninguna ramificación (Tomlinson 1974). El tipo de latencia presente en *Cymodocea* es similar al de *T. testudinum* por presentarse no en una yema axilar sino en un ápice terminal, con la diferencia de que en *T. testudinum* esta inactividad tiene lugar en el meristemo apical de los vástagos verticales o vástagos cortos, y no parece deberse a un cambio estacional. Posiblemente un cambio ambiental de otro tipo como la limitación de recursos, es lo que se propone para explicar el desarrollo de meristemos inactivos en *T. testudinum*. En este caso los vástagos inactivos pueden ser un mecanismo que permita regular la densidad poblacional.

Hutchings (1979), indica que las plantas clonales logran autoregular sus poblaciones evitando la sobrepoblación y por lo tanto la autoatenuación o autopoda, al nivel de sus rametas, debido a su integración clonal. Pitelka (1984) siguiendo el estudio de Hutchings señala que la regulación poblacional al evitar seguir la ley de autoatenuación o autopoda, las plantas mantienen tanto la tasa de producción y de biomasa, así como el número de vástagos sin traspasar el límite de autoatenuación o autopoda después del cual las poblaciones al mantener una producción constante de biomasa, se ven afectados los individuos por su propia reducción en número, hasta llegar en algunos casos a la extinción. Según Hamtnett y Bazzaz (1984), las plantas clonales que responden a un aumento en la densidad lo hacen al nivel de sus rametas, por medio de la reducción en la tasa de producción de hojas, número de rametas, y de flores. Sin embargo, el efecto es moderado y sin seguir la ley de la autoinhibición, en comparación al efecto ejercido en plantas que pierden sus interconexiones.

Se sugiere que *T. testudinum* evita la autopoda o autoatenuación, como respuesta a la disminución de recursos, regulando sus poblaciones en relación a la producción de vástagos inactivos que se puede dar aún entre los vástagos juveniles, estos vástagos inactivos que se mantienen vivos representan un papel muy importante dentro de la población de rametas, pudiendo volver a activarse como una respuesta rápida a cambios en las condiciones ambientales.

T. testudinum por ser una planta clonal, y debido a que su patrón estructural está basado en la presencia de sus meristemos apicales, no puede modificar su morfología estructural, ya que no presenta yemas latentes debido a su rígida organización (Tomlinson, 1974), parece ser que los meristemos apicales de vástagos cortos que se mantienen con un metabolismo bajo produciendo 'vástagos inactivos' (Van Tussenbroek, 1996), pueden ser comparables a lo que Noble, *et al.* (1979), llaman como 'yemas latentes', de tal manera que *T. testudinum* podría mantener meristemos latentes de un modo diferente a la producción de yemas. Por medio de la integración fisiológica *T. testudinum* mantiene a los meristemos de los vástagos que se enfrentan a condiciones de estrés de

densidad, como inactivos o latentes y éstos pueden restablecer su crecimiento si las condiciones mejoran o como parte de una estrategia a la invasión de otras plantas. Entonces *T. testudinum* tiene una estrategia de colonización conocida como estrategia phalanx propuesta por Lovett Doust (1981), la cual se basa en la producción de rametas de una geneta o planta, que sobreponen sus zonas de aprovechamiento de recursos, impidiendo con ésto, el desarrollo de otras plantas.

Así el conservar meristemas en un estado de inactividad parece tener varias ventajas tal como afirman Noble, *et al.* (1979): 'El destino de las "yemas latentes" producidas por una planta rizomatosa, es crucial para la demografía del desarrollo clonal'. Tal parece que el formar bancos de yemas latentes (Noble, *et al.*, 1979) o como en este caso de vástagos inactivos, tiene la finalidad de preservar meristemas o formar 'bancos de meristemas'.

Como perspectiva para aumentar el conocimiento que se tiene acerca de los pastos marinos se propone analizar la presencia de estos vástagos inactivos en otras especies que debido a sus patrones de crecimiento sólo puedan producir meristemas latentes en forma de vástagos inactivos. Se puede concluir que tal como Noble, *et al.* (1979) afirman, los intentos por estudiar estructuras poblacionales en las plantas clonales se deben enfocar idealmente hacia una demografía de meristemas, pues tanto el número como la longevidad de ellos, son cruciales para un entendimiento de la dinámica de poblaciones rizomatosas.

CONCLUSIONES

- ❖ Además de los vástagos con hojas que son los visibles sobre el substrato, *Thalassia testudinum* en Pto. Morelos cuenta con otros cinco tipos de vástagos cortos, dependientes de su meristemo apical y su producción foliar, aún sin tomar en cuenta los vástagos dañados o fracturados por algún daño físico u otras causas debidas al medio y no relacionadas con los procesos fisiológicos de la planta.
- ❖ De los seis tipos de vástagos cortos encontrados en *T. testudinum*, cinco cuentan con un meristemo activo y el sexto se considera como muerto.
- ❖ Cuatro de los seis tipos de vástagos cortos, tienen en su ápice hojas foliares maduras, hojas foliares juveniles, hojas en la etapa de desarrollo de primordios foliares hacia hojas juveniles, y hojas que se desprenden fácilmente, mientras el quinto tipo únicamente presenta primordios foliares, por lo que se plantea que estos vástagos se encuentran en un estado de inactividad debido a que también sus meristemas se encuentran en un estado de inactividad.
- ❖ Se sugiere que al mantener activos a los vástagos latentes, *T. testudinum* forma un banco de meristemas similar al banco de yemas sugerido por Noble *et al.*, (1979), para la planta clonal *Carex arenaria*.
- ❖ Se plantea la hipótesis que sugiere que los vástagos latentes pueden tener un papel importante en la regulación de la densidad de rametas de *T. testudinum* como respuesta a condiciones ambientales.

REFERENCIAS.

- Alpert, P. 1996. Nutrient sharing in natural clonal fragments of *Fragaria chiloensis*. Journal of Ecology **84**: 395-406.
- Barlow, P. W. 1994. From Cell to System: Repetitive Units of Growth in the Development of Roots and Shoots. En: Growth Patterns in Vascular Plants. (ed. Muhammed Iqbal), Dioscorides Press, Oregon, U.S.A.
- Begon, M. y M. Mortimer. 1986. Population Ecology. Blackwell Scientific publications, Oxford.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1988. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Editorial Omega. España.
- Contreras, F. 1993. Ecosistemas costeros mexicanos. Universidad Autónoma Metropolitana. México.
- Cook, R.E. 1983. Clonal plant populations. American Scientist **71**: 244-253.
- Den Hartog, C. 1970 The seagrasses of the world. North Hollan Pub. Amsterdam.
- Dawes, C.J. 1986. Botánica Marina. LIMUSA, México.
- Dickerman, J.A. y R.G. Wetzel. 1985. Clonal growth in *Typha latifolia*: Population dynamics and demography of the ramets. Journal of Ecology **73**:535-552.
- Duarte, C.M. 1989. Temporal biomass variability and production biomass relationships of seagrass communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. **51**: 269-276.
- Duarte, C.M., Marbá, N., Agawin, N., Cebrián, J., Enriquez, S., Fortes, M.D., Gallegos, M.E., Merino, M., Olesen, B., Sand-Jensen, K., Uri, J. y Vermaat, J. 1994. Reconstruction of seagrass dynamics: age determination and associated tools for the seagrass ecologist. Marine Ecology Progress Series **107**: 195-209.
- Esau, K. 1965. Plant Anatomy. Wiley. Nueva York.
- Fahn, A. 1975. Plant anatomy. Pergamon Press. U.S.A.
- Foster, A.S. y E.M. Glifford. 1974. Comparative morphology of vascular plants. San Francisco Cal. W.H. Freeman.
- Gallegos, M.E., M. Merino, N. Marba, C.M. Duarte. 1993. Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizom growth.
- Hardwick, R.C. 1986. Physiological consequences of modular growth in plants. En: The Growth and form of modular Organisms. (Ed. J.L. Harper, B.R. Rosen y J. White.), University Press. Cambridge.

- Harper, J.L. 1977. Population Biology of plants. Academic Press, Oxford.
- Harper, J.L. 1985. Modules, Branches and The Capture of Resources. En: Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. (ed. J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook.), Yale University Press. London
- Harper, J.L., Rosen, B.R. y White J. 1986 The Growth and form of modular Organisms. (Ed. J.L. Harper, B.R. Rosen y J. White.) University Press. Cambridge.
- Hartnett, D.C. y F.A. Bazzaz. 1983. Physiological Integration Among Intraclonal Ramets in *Solidago canadensis*. Ecology 64(4): 779-788.
- Hartnett, D.C. y Bazzaz, F.A. 1984. The Regulation of Leaf, Ramet and Genet Densities in Experimental Populations of The Rhizomatous Perennial *Solidago canadensis*. Journal of Ecology ?
- Hillman, K., D.I. Walker, A.W.D. Larkum y A.J. McComb. 1989. En: Biology of Seagrasses. (ed. Larkum, A.W.D., McComb, A.J. y Shepherd S.A.) Elsevier. Amsterdam, The Netherlands.
- Hutchings, M.J. 1979. Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the -3/2 power law. Journal of Ecology 67: 21-33.
- INEGI. 1984. Geografía en informática. Dirección Gral. de Geografía, Marzo 26 de 1984.
- Kays, S. y Harper, J. L. 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. Journal of Ecology 62: 97-105.
- Kuo, J y A.J. McComb. 1989. Seagrass taxonomy, structure and development. En: Biology of Seagrasses. (ed. Larkum, A.W.D., McComb, A.J. y Shepherd S.A.) Elsevier. Amsterdam, The Netherlands.
- Lapham, J. y D.S.H. Drenhan. 1987. Intraespecific regulation of populations of the clonal herb, *Cyperus esculentus*. Journal of Applied Ecology 24:1011-1024.
- Larkum, A.W.D., A.J. McComb y S.A. Shepherd. 1989. Biology of Seagrasses. Elsevier. Amsterdam, The Netherlands.
- López, M.L., J.M. Márquez-Guzmán y G. Murguía. 1998. Técnicas para el estudio en el desarrollo en angiospermas. Facultad de Ciencias. UNAM. Mexico.
- Lot-Helgueras, A. 1977. General estatus of the research on seagrass ecosystem in México. En: Seagrass Ecosystem. (ed. C.P. McRoy y C. Helfferich), Marcel Dekker, Inc. New York, USA.
- Lovett-Doust, L. 1981. Population dynamics and local especialization in a conal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. Journal of Ecology 69: 743-755
- McRoy, C y C. Helfferich. 1977. Seagrass Ecosystem. Marcel Dekker, Inc. New York, USA.

- Noble, J.C., Bell, A.D. y Harper, J.L. 1979. The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. Journal of Ecology **67**: 983-1008.
- O'Brien, T.P. y M.E. McCully. 1981. The study of plant structure principles and selected methods. Temarcarphi. PTY, L.T.D., Australia
- Pitelka, L.F. 1984. Application of the $-3/2$ power law to clonal herbs. The American Naturalist **123**(4): 442-449.
- Pitelka, L.F. y Ashmun, J.W. 1985. Physiology and integration of ramets in clonal plants. En: The population biology and evolution of clonal organisms. (ed. J.B.C. Jackson, L.C. Buss, y R.E. Cook), Yale University Press, New Haven, CT.
- Phillips, R.C. 1982. Seagrass meadows. En: Creation and restoration of coastal plant communities. (Ed. R.R. Lewis III), C.R.C. Press, inc., Boca raton, Florida.
- Phillips, R.C. y C.P. Mcroy. 1980. Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective. Garland STPM Press. New York.
- Phillips, R.C. y E.G. Meñez. 1988. Seagrasses. En: Smithsonian contributions to the marine sciences No.34. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Ruiz-Rentería, F., B.I. Van Tussenbroek y E. Jordan-Dahlgren. En prensa. Characterization of the Puerto Morelos (Mexico) CARICOMP site. En: Caribbean Coastal Marine Productivity (CARICOMP): Coral reef, seagrass, and mangrove site characteristics. (Ed. B. Kjerfve), UNESCO, Paris.
- Silander, J.A. 1985. Microevolution in clonal plants. En: Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. (Ed. J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook.), Yale University Press. London.
- Steeves, T.A. y I.M. Sussex. 1989. Patterns in plant development. Cambridge University Press. U.S.A.
- Stuefer, J.F., H.J. During y H. De Kroon. 1994. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. Journal of Ecology **82**: 511-518.
- Tomasko D. A. y C. J. Dawes. 1989 Evidence for physiological integration between shaded and unshaded short shoots of *Thalassia testudinum*. Marine Ecology Progress Series **54**:299-305.
- Tomlinson, P.B. y G.A. Vargo. 1966. On the Morphology and Anatomy of turtle grass, *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). I. Vegetative Morphology. Bulletin of Marine Sciences **16**: 748-761.
- Tomlinson, P.B. 1969. On the Morphology and Anatomy of turtle grass, *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). II. Anatomy and development of the root in relation to function. Bulletin of Marine Sciences **19**: 57-71.
- Tomlinson, P.B. y G.W. Bailey. 1972. Vegetative branching in *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). A correction. Botanical gazette **133** (1): 43-50.

- Tomlinson, P.B. 1972. On the Morphology and Anatomy of turtle grass, *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). IV. Leaf anatomy and development. Bulletin of Marine Sciences **22**: 75-93.
- Tomlinson, P.B. 1974. Vegetative Morphology and Meristem Dependence, the Foundation of Productivity in seagrasses. Aquaculture **4**: 107-130.
- Tomlinson, P.B. 1980. Leaf morphology and anatomy in seagrasses. En Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective. (ed. Phillips, R.C. y Mcroy, C.P.) Garland STPM press. New York.
- Tomlinson, P.B. 1982. Anatomy of the Monocotyledons. VII. HELOBIAE (ALISMATIDAE). (ed. C.R. Metcalfe), Clarendon press. Oxford.
- Van Tussenbroek, B.I. 1995. *Thalassia testudinum* leaf dynamics in a mexican caribbean coral reef lagoon. Marine Biology **122**: 33-40.
- Van Tussenbroek, B.I. 1996. Integrated Growth of Turtle grass, *Thalassia testudinum* Banks ex König. Acuatic Botany **55**: 139-144.
- White, J. 1979. The Plants as metapopulation. Annual Revision Ecology Systematics **10**: 109-145.
- Yoda, K., T. Kira, H. Ogawa y K.J., Hozumi. 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. Journal of Biology Osaka Cy University **14**:107-129.
- Zieman, J.C. y R.G. Wedzel. 1980. Productivity in seagrasses: methods and rates. En: Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective. (ed. Phillips, R.C. y Mcroy, C.P.) Garland STPM press. New York.

APÉNDICE.

Procesamiento del material.

Una vez limpio el material los vástagos fueron seccionados del rizoma horizontal y clasificados según su morfología macroscópica. Este material fue colocado en el fijador conocido como FAA, con el fin de evitar la descomposición de los tejidos.

El material fijado fue utilizado para obtener cortes histológicos de 8 µm por medio de inclusión en parafina. posteriormente los cortes fueron teñidos con reactivo de Feulgen cuya finalidad es la de teñir material nuclear permitiendo su posterior observación al microscopio óptico mediante las siguientes técnicas histológicas (López, *et al.*, 1988)

Técnicas histológicas.

1.- Preparación del fijador FAA.

FAA(Formol, Ácido acético, Alcohol etílico)	
Formaldehido	100 ml
Alcohol etílico	500 ml
Ac. Acético glacial	50 ml
Agua destilada	350 ml

2.- Lavado.

Antes de llevar a cabo la deshidratación se elimina el fijador con agua corriente durante 30 min.

- Tomlinson, P.B. 1972. On the Morphology and Anatomy of turtle grass, *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). IV. Leaf anatomy and development. Bulletin of Marine Sciences **22**: 75-93.
- Tomlinson, P.B. 1974. Vegetative Morphology and Meristem Dependence, the Foundation of Productivity in seagrasses. Aquaculture **4**: 107-130.
- Tomlinson, P.B. 1980. Leaf morphology and anatomy in seagrasses. En Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective. (ed. Phillips, R.C. y Mcroy, C.P.) Garland STPM press. New York.
- Tomlinson, P.B. 1982. Anatomy of the Monocotyledons. VII. HELOBIAE (ALISMATIDAE). (ed. C.R. Metcalfe), Clarendon press. Oxford.
- Van Tussenbroek, B.I. 1995. *Thalassia testudinum* leaf dynamics in a mexican caribbean coral reef lagoon. Marine Biology **122**: 33-40.
- Van Tussenbroek, B.I. 1996. Integrated Growth of Turtle grass, *Thalassia testudinum* Banks ex König. Aquatic Botany **55**: 139-144.
- White, J. 1979. The Plants as metapopulation. Annual Revision Ecology Systematics **10**: 109-145.
- Yoda, K., T. Kira, H. Ogawa y K.J., Hozumi. 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. Journal of Biology Osaka Cy University **14**:107-129.
- Zieman, J.C. y R.G. Wedzel. 1980. Productivity in seagrasses: methods and rates. En: Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective. (ed. Phillips, R.C. y Mcroy, C.P.) Garland STPM press. New York.

APÉNDICE.

Procesamiento del material.

Una vez limpio el material los vástagos fueron seccionados del rizoma horizontal y clasificados según su morfología macroscópica. Este material fue colocado en el fijador conocido como FAA, con el fin de evitar la descomposición de los tejidos.

El material fijado fue utilizado para obtener cortes histológicos de 8 μm por medio de inclusión en parafina. posteriormente los cortes fueron teñidos con reactivo de Feulgen cuya finalidad es la de teñir material nuclear permitiendo su posterior observación al microscopio óptico mediante las siguientes técnicas histológicas (López, et al., 1988)

Técnicas histológicas.

1.- Preparación del fijador FAA.

FAA(Formol, Ácido acético, Alcohol etílico)	
Formaldehido	100 ml
Alcohol etílico	500 ml
Ac. Acético glacial	50 ml
Agua destilada	350 ml

2.- Lavado.

Antes de llevar a cabo la deshidratación se elimina el fijador con agua corriente durante 30 min.

3.- Deshidratación.

Se realiza con series graduales de alcohol etílico, o acetona según la técnica de inclusión utilizada posteriormente: diluciones al 30%, 50%, 70%, 85%, 96%, 100%.

4.- Inclusiones.

En Parafina:

Una vez que el material ha sido deshidratado en la serie gradual de alcoholes durante 30 min en cada uno, se pasa a mezclas de xilol-parafina 2:1, xilol-parafina 1:1 y xilol-parafina 1:2, las muestras se mantienen en cada una de estas mezclas durante 12 h como tiempo mínimo, dentro de una estufa a una temperatura entre 58° C y 60°C. Después de esto las muestras se pasan a parafina pura al menos durante una hora. La parafina utilizada fue Paraplast que es una mezcla de parafina pura y plásticos que ofrece una mejor infiltración en los tejidos.

5.- Obtención de cortes de tejidos vegetales incluidos en parafina.

Preparación del bloque de parafina y obtención de cortes:

- Los bloques de parafina que contienen el material se separan de las cajas y se pegan a una base de madera.
- Se forma una pirámide truncada que incluya la muestra.
- Se refrigera por 10 min el portamuestras con el bloque, para endurecerlo.
- Montar el portamuestras en un micrótopo y accionar la manivela manteniendo un ritmo constante y uniforme con el fin de obtener series de cortes.
- Extender los cortes y colocarlos en portaobjetos.

Extensión de los cortes en baño de flotación:

- Llenar con agua $\frac{1}{4}$ del volumen del recipiente.
- Encender el baño de flotación con suficiente anticipación para que al momento de usarlo, se encuentre a una temperatura aproximada de 40 C.
- Espolvorear la superficie del agua caliente con un poco de gelatina y esperar a que se funda, esta servirá como adhesivo a los cortes.
- Una vez extendidos los cortes, pasarlos a un portaobjetos sumergiéndolo por debajo de ellos y al levantarlo para sacarlo del agua detener la serie de cortes con una aguja de disección.
- Escurrir el exceso de agua de los portaobjetos.

6.- Desparafinación.

Para eliminar la parafina de los cortes adheridos en los portaobjetos, se procede de la siguiente manera:

- Meter los portaobjetos a la estufa (56-58 C) durante 20-30 min.
- Hacer 3 cambios de xilol.
- Hidratar en una serie de alcohol 100%, 96%, 85%, 70%, 50% , 30% y agua (se debe llegar sólo hasta la concentración del solvente en que esté preparado el colorante).

7.- Tinción.

Feulgen:

Soluciones stock: Reactivo de Schiff, 1N o 5N HCl, Metabisulfito de Sodio ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_5$) al 5%.

- Colocar los portaobjetos en 1N HCl a 60°C por 10 min o en 5N Hcl por 30 min.-1hr.
- Aplicar unas gotas de reactivo de Schiff 30 min., enjuagar con una solución de metabisulfito al 5% en una dilución 1% de HCl concentrado.
- Lavar con agua corriente de 5 a 10 min.
- Secar y aplicar el cubre objetos.

Resultado del Feulgen (O'Brien y McCully, 1981): Los cromosomas y cromatina se tiñen de rojo a morado. Es altamente específico para DNA. En la reacción de Feulgen el tejido fijado es tratado con HCl. Este tratamiento despuriniza el ADN desenmascarando a la 2-deoxipentosa (2 deoxiribosa) que reacciona con el reactivo de Schiff para formar un complejo morado rojizo. La especificidad de la reacción de ADN depende del hecho que las aldosas normales (incluyendo ribosa) no forman tales complejos con Schiff.