



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

**“GERMINACIÓN, ESTABLECIMIENTO Y
CRECIMIENTO DE SEIS ESPECIES EN
MATORRALES DE DUNAS COSTERAS”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

(ECOLOGÍA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

P R E S E N T A :

MARÍA DEL CONSUELO LÓPEZ RAMÍREZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. PATRICIA MORENO CASASOLA

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2007



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.

DEDICATORIA

A la memoria de mi mamá

A mis padres:

Teresa Ramírez Domínguez †
y
José López Cuevas

Por su gran paciencia, entrega y ejemplo de amor y trabajo.
Con profunda gratitud y amor.

A mi hermano:

José Manuel López Ramírez

Por tu paciencia, buen humor y apoyo incondicional
Gracias hermano, te quiero mucho.

A Mara:

María Eduvigis Xochicale Chimalhua

Por tu comprensión, cariño y entrega total.
Gracias nana querida.

AGRADECIMIENTOS

Mi sincero agradecimiento a:

A la Dra. Patricia Moreno Casasola por su constante e invaluable apoyo, por la asesoría para la realización de este trabajo, por su ejemplo y por la amistad que me brinda.

A los miembros del Jurado: Dra. Alma D. Orozco Segovia, Dr. Javier Álvarez Sánchez, Dr. Emmanuel Rincón Saucedo y Dra. María Luisa Martínez Vázquez por su apoyo y sugerencias para la presentación de este trabajo.

A la Dra. Maria Luisa Martínez por su apoyo durante la realización de este trabajo, en la realización de los análisis, por las sugerencias para mejorar esta tesis y por su amistad.

A la M. C. Dulce Ma. Infante Mata por su apoyo en la actualización de los análisis de esta tesis, por su ánimo y amistad.

A mis amigas: Ma. Gudelia Salinas Pulido y Graciela Sánchez Ríos por mantener siempre su confianza, por sus consejos y su apoyo en todo momento.

A mis amigos del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias por su apoyo, ayuda incondicional y por los buenos momentos que pasé con ustedes: Irene Sánchez Gallén, Guadalupe Barajas, Irma Acosta Calixto, Nerida Pérez Vázquez, Mariana Apolinar.

A los Srs. Enrique y Tacho por su ayuda durante la realización de este trabajo y por la amistad brindada.

A mis amigas: Gude, Graciela y Maya por escucharme y apoyarme.

El presente trabajo se realizó con el apoyo del Instituto de Ecología A.C. (Departamento de Ecología Funcional 902-16). La tesis se imprimió con el apoyo del Proyecto Conafor CONACYT 14766.

ÍNDICE

Resumen.....	6
Capítulo I. Introducción.....	7
Eventos fenológicos.....	10
Germinación.....	14
Latencia.....	15
Factores que afectan la germinación.....	16
Viabilidad-edad de las semillas.....	18
Supervivencia de plántulas.....	19
Literatura citada.....	21
Objetivos.....	31
Capítulo II. Sitio de estudio.....	33
Localización.....	34
Clima.....	34
Descripción de dunas costeras.....	37
Tipos de suelo.....	37
Vegetación en la zona de dunas costeras de La Mancha, Veracruz.....	41
Literatura citada.....	42
Capítulo III. Selección de especies.....	43
<i>Cedrela odorata</i> L.	45
<i>Chrysobalanus icaco</i> L.....	47
<i>Diphysa robinoides</i> Benth.....	49
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Grises.....	51
<i>Randia laetevirens</i> Standl.....	53
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss ex H.B.K.....	55
Literatura citada.....	57
Capítulo IV. Fenología.....	59
Antecedentes.....	60
Métodos.....	61
Selección de matorrales.....	61
Eventos fenológicos.....	62
Resultados.....	66
Discusión.....	83
Literatura citada.....	88

Capítulo V. Germinación.....	92
Antecedentes.....	93
Métodos.....	94
Almacenamiento.....	95
Pruebas de germinación en laboratorio.....	97
Pruebas de germinación en campo.....	98
Análisis de datos.....	99
Resultados.....	103
Discusión	116
Literatura citada.....	119
Capítulo VI. Establecimiento.....	125
Antecedentes.....	126
Métodos.....	127
Supervivencia.....	127
Crecimiento.....	128
Análisis de datos.....	128
Resultados.....	130
Discusión.....	150
Literatura citada.....	155
Capítulo VII. Discusión General.....	160
Literatura citada.....	168

RESUMEN

Para entender si los matorrales de dunas costeras funcionan como nucleadores durante el proceso de sucesión, se estudió la germinación y se evaluó la supervivencia de plántulas de 6 especies arbóreas y arbustivas (*Cedrela odorata*, *Chrysobalanus icaco*, *Diphysa robinoides*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Randia laetevirens* y *Tecoma stans*) establecidas naturalmente en los matorrales. Se realizó una descripción de los matorrales y se registraron datos de la fenología de cada una de las especies con el fin de conocer en qué época del año ocurre cada evento, poniendo especial atención en la germinación. Se evaluó la germinación de semillas de las 6 especies en condiciones de laboratorio y de campo. En el laboratorio se realizaron pruebas con semillas jóvenes (recién colectadas) y almacenadas (12-15 meses) y se emplearon dos tratamientos de temperatura (25°C y 25-35°C), luz y oscuridad. En el campo se realizaron pruebas de germinación empleando 3 matorrales con diferente composición y cobertura, en 2 condiciones (bajo dosel y en el borde) y se utilizó un pastizal como referencia. También y considerando la época de germinación, se registraron plántulas establecidas naturalmente en los matorrales y se siguió su supervivencia y crecimiento (altura).

Las seis especies respondieron diferencialmente a los tratamientos empleados en las pruebas de germinación de laboratorio y campo. En laboratorio 4 especies (*C. odorata*, *C. icaco*, *D. robinoides* y *T. stans*) no presentaron requerimientos especiales para germinar, en tanto se tuvo que escarificar mecánicamente las semillas de *E. cyclocarpum* para obtener germinación. También las semillas jóvenes de *R. laetevirens* no germinaron en los tratamientos empleados pero las almacenadas sí, aunque con porcentajes bajos. Se concluyó que es probable que las semillas jóvenes de esta especie tengan requerimientos especiales o presentan algún tipo de latencia que se pierde con el tiempo. Las seis especies germinaron en los matorrales y la condición de borde resultó ser el sitio preferido para germinar. *D. robinoides* fue la especie que tuvo los porcentajes más altos en los matorrales y también en el pastizal. Por otro lado *E. cyclocarpum* presentó los porcentajes de germinación más bajos en los matorrales y *C. icaco* no germinó en el pastizal.

Se registraron plántulas de 5 especies establecidas naturalmente en 8 matorrales, de éstas en general la mortalidad fue constante durante las épocas de nortes y secas, siendo las principales causas la sequía y herbivoría dada principalmente por hormigas (*Camponotus planatus*) y probablemente por cangrejos (*Gecarcinus lateralis*). Las plantas que sobrevivieron presentaron un crecimiento mayor durante la época de lluvias. Sin embargo, de las que sobrevivieron el primer año, casi el 100% murieron por la inundación en el segundo año. Los resultados obtenidos permiten señalar que las condiciones en los matorrales son propicias la germinación y establecimiento tanto especies consideradas como pioneras, como de especies de etapas sucesionales más avanzadas. Sin embargo, en algunos años ocurren eventos catastróficos que eliminan las poblaciones de plántulas de las especies que se establecen en estos ambientes.

**CAPÍTULO I
INTRODUCCIÓN**

CAPÍTULO I INTRODUCCIÓN

Las zonas costeras son espacios en donde entran en contacto tierra, agua y aire, e interactúan los ambientes terrestres, marinos y lacustres (Carter 1988). En las costas existe una amplia variedad de ambientes y comunidades, lo que permite la existencia de una gran riqueza y heterogeneidad de hábitats que favorecen la presencia de numerosas especies animales y vegetales.

Entre los diferentes tipos de ambientes que se presentan en las costas están las playas arenosas, playas rocosas, acantilados, manglares, marismas, esteros, etc. Cada uno presenta distintas condiciones (substrato, nutrientes, salinidad, humedad) que limitan el conjunto de especies que se pueden establecer. En estos sistemas los factores físicos son determinantes para el establecimiento y la supervivencia de las plantas colonizadoras (Castillo y Moreno-Casasola 1998).

En las playas arenosas el substrato es móvil y es acarreado por el oleaje y las mareas. Los granos de arena son constantemente transportados y depositados por el viento en sitios donde hay obstáculos como por ejemplo plantas, con lo que se constituyen las dunas embrionarias que con el tiempo forman cordones o campos de dunas (Ranwell 1972, Carter et al. 1990, Martínez et al. 1993). Las dunas son formaciones topográficas de origen eólico. Están compuestas por granos de arena depositados por el viento a partir de una fuente natural (Moreno-Casasola 1982). Las dunas costeras se localizan por encima de la línea de la marea alta detrás de las playas de arena (Carter et al. 1990). Se encuentran en muchas partes del mundo y no obstante las diferencias regionales y geográficas entre las dunas, éstas muestran varias características físicas y ambientales (topografía, aspersión salina, humedad, cantidad de nutrientes, etc.) que han llevado a los ecólogos a considerarlas ecosistemas particulares (Valverde et al. 1997). En la República Mexicana se encuentran en ambos litorales. En estos existe una gran complejidad topográfica y florística, ésta última dada por la existencia de una gran variedad de condiciones ambientales locales y una distribución en varios climas (Moreno-Casasola et al. 1982, Moreno-Casasola y Espejel 1986, Castillo y Moreno-Casasola 1998).

Las dunas costeras en el Golfo de México se caracterizan por tener un sustrato arenoso, pobre en nutrientes, de partículas silíceas y con una cantidad variable de arena calcárea, en tanto que en el Caribe el sustrato está formado por partículas predominantemente calcáreas. Además la topografía cambia a lo largo de la costa encontrándose una mayor diversidad de ambientes en el centro de Veracruz y norte de Tamaulipas. Existen sistemas con playas angostas y uno o más cordones de dunas paralelas de 3-8 m de alto y también hay sistemas topográficamente más complejos con dunas de 25 a 60 m de alto con

diferentes grados de estabilización (Moreno-Casasola 1991, Castillo y Moreno-Casasola 1996).

La complejidad topográfica de los sistemas de dunas y su variabilidad permiten la existencia de distintos hábitats que van desde sitios inundables hasta aquellos en los que el manto freático está fuera del alcance de las raíces de las plantas, de lugares donde el sustrato es móvil (playas y dunas móviles) hasta otros donde está totalmente fijo, algunos muy pobres hasta otros con bastante materia orgánica y nutrientes como para sostener comunidades ricas y complejas como pastizales, matorrales y selvas (Castillo y Moreno-Casasola 1998). Se ha reportado (Salinas 1992) que muestras de suelo provenientes de distintas zonas (playa, pastizal, matorrales y selva) presentan diferencias en el contenido de nutrientes, principalmente de nitrógeno y materia orgánica.

Autores como Pluis (1992) y Martínez et al. (1997) mencionan que en los ambientes de dunas costeras, se pueden observar diferentes estadios de colonización vegetal que son resultado de las variaciones en las condiciones físicas y climáticas. Dubroeuq et al. (1992), en un estudio realizado en las dunas costeras del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) en Veracruz, mencionan que existe una secuencia de formas y suelos de la playa de la orilla hacia adentro que está relacionada con la secuencia de comunidades vegetales.

En estos ambientes a través del proceso de fijación de las dunas iniciado por plantas pioneras y su consecuente estabilización, se desarrolla un proceso sucesional durante el cual es frecuente que coincidan fases estabilizadas donde la duna ha sido fijada por la vegetación y fases móviles en las que aún no hay gran cantidad de plantas y el sustrato es móvil. En estudios iniciales sobre sucesión autores como Yarranton y Morrison (1974) consideraron que las secuencias o mosaicos que se observan en las dunas representan las secuencias o mosaicos temporales de la sucesión. Este juego de mosaicos espaciales y temporales incrementa la cantidad y heterogeneidad de los hábitats disponibles para distintas especies. El resultado es que en dichos mosaicos existen diferencias florísticas importantes, ya que las distintas condiciones que en ellos se presentan permiten el establecimiento y crecimiento de especies particulares para cada sitio (Moreno-Casasola 1982, 1988; Castillo et al. 1991).

El proceso de sucesión inicia con la ocupación de los distintos hábitats por especies pioneras que toleran las condiciones ambientales severas como el enterramiento producido por el movimiento del sustrato. Conforme se estabiliza el sustrato y se hacen menos drásticas las variaciones en los factores ambientales aparecen especies de etapas sucesionales más avanzadas. Moreno-Casasola (1997) menciona que con el incremento de cobertura vegetal, tanto herbácea como arbórea se reduce el efecto drástico del ambiente físico sobre las plantas, disminuyen las fluctuaciones de temperatura, se estabiliza el sustrato y aumenta el contenido de nutrientes en el mismo. No obstante, aún

en las zonas más estabilizadas y con mayor cobertura vegetal el efecto del ambiente sigue limitando la presencia, crecimiento y reproducción de las plantas y reduce el número de especies que pueden sobrevivir en estas condiciones. Por ello es importante conocer no sólo etapas particulares del ciclo de vida de las plantas que logran establecerse en estos ambientes, sino tener una visión más amplia conociendo los aspectos fenológicos como la floración, fructificación, la dispersión, si cuentan con bancos de semillas, determinar las épocas de germinación y conocer las principales causas de mortalidad de las plántulas de dichas especies.

Eventos fenológicos

El término fenología es definido como el estudio de la sincronización estacional de los eventos del ciclo de vida de los organismos (Rathke y Lacey 1985). No obstante, entre las especies, al igual que entre diferentes poblaciones de una misma especie, existen diferencias en la secuencia de cada una de las diferentes fases del ciclo de vida (Wolda 1987).

Dicha sincronización estacional de los eventos fenológicos se relaciona con cambios en el ambiente (Frankie et al. 1974, Rathke y Lacey 1985, Wright 1996 Morellato y Leitão-Filho 1996). Distintos autores han planteado que en ambientes muy extremos (zonas áridas, frías, etc.) las causas principales del comportamiento fenológico de las especies son las condiciones físicas (Mott & McComb. 1974, Davies 1976, Dickinson et al. 1976, Castellanos 1980, Friedel et al. 1994, Fresnillo-Fodorenko et al. 1996, Law et al. 2000). También se han mencionado otros factores que influyen de forma importante en el comportamiento fenológico de especies tropicales como son el patrón de lluvias, la inundación y la radiación solar (Wright y van Schaik 1994, Wright 1996, Berlin et al. 2000, Peñuelas et al. 2004, Haugaasen y Peres 2005).

Otros autores han observado y señalado la existencia de una correlación positiva entre la presencia de polinizadores y dispersores y los eventos fenológicos de las plantas (Janzen 1967, Levin & Anderson 1973, Frankie et al. 1974, Gentry 1974, Percival 1974, Cortes et al. 1994, Bosch et al. 1997, Granja et al. 2001, Pavón y Briones 2001, Osada et al. 2004). Lo anterior permite decir que tanto los factores físicos (abióticos) como los biológicos (bióticos) influyen sobre la secuencia de los eventos fenológicos en las especies así como en las comunidades vegetales.

Muchos autores han realizado estudios sobre los eventos fenológicos en una gran variedad de especies y comunidades vegetales tanto de zonas templadas como tropicales. En zonas tropicales los estudios han tenido diversos enfoques, desde registrar los períodos de abscisión foliar en relación a los períodos de lluvia (Borchert et al. 2002), registrar los períodos de floración y fructificación (Aldicir-Scariot et al. 1995) y relacionar los períodos de floración, fructificación y/o dispersión en relación con factores abióticos y bióticos (Janzen 1967, Milton

1980, Guevara de Lampe et al. 1992, Morellato y Leitão-Filho 1996, Ganesh y Davidar 1997, Berlin et al. 2000, Williams et al. 1999, Borchert et al. 2002, Ramírez 2002).

Se han realizado distintos estudios sobre la dispersión de semillas en relación a factores bióticos y abióticos (Howe y Smallwood 1982, Sinha y Davidar 1992, Medellín 1994, Whitney et al. 1998, Dalling y Wirth 1998) y sobre los patrones de germinación de distintas especies (Baskin y Baskin 1983, Silvertown 1984). Garwood (1983) en un estudio realizado en una selva de Panamá encontró que el 75% de las especies leñosas germinan al inicio de la estación lluviosa. La autora menciona que los factores abióticos son los que probablemente producen esta germinación sincrónica de las especies y que los hábitats proveen solamente un breve tiempo para el establecimiento de plántulas.

En relación a las zonas costeras de zonas templadas y tropicales, se han hecho algunos estudios sobre eventos fenológicos de floración, fructificación, dispersión y germinación en distintas especies localizadas en diferentes hábitats dentro de estos ambientes (Van Dijk et al. 1997, Granja et al. 2001, Castley et al. 2001, Donohue, 1997, Maun 1981).

Los eventos que implican un comportamiento fenológico son la germinación, la floración, la fructificación, la dispersión y la germinación:

Floración

La floración incluye la iniciación de las yemas y su desarrollo, la floración y la persistencia floral (Lana 1965, Evans 1980, Borchert 1983). La floración puede ocurrir pocas semanas después de la germinación en plantas anuales, o después de muchos años como en árboles que pueden tardar hasta 20 o más años antes de florecer (Taiz y Sieger 1991). A menudo estos árboles cuando maduros, no florecen todos los años (Bullock y Bawa 1982).

Los factores que tienen importancia para que ocurra la floración incluyen factores abióticos y bióticos. Entre los factores abióticos que se han relacionado con la floración se encuentran la temperatura, la precipitación, la duración del día o fotoperiodo y los vientos. Los factores bióticos que se han relacionado con la floración son la presencia de organismos polinizadores entre los que destacan insectos, aves y murciélagos (Rathke y Lacey 1985, Castillo y Carabias 1982, Sabat y Ackerman 1996, Kearns e Inouye 1997, Bishop et al. 1998, Law et al. 2000, Domínguez y Dirzo 2005).

La duración de la floración es otro aspecto importante. En diferentes especies de plantas perennes la duración de la floración entre las poblaciones puede ser de un día o hasta de un año entero (Bawa 1983, Frankel y Galun 1977). Gentry (1974) categorizó los patrones de floración para diferentes especies basándose en la duración: especies de corta duración comúnmente producen gran cantidad de flores en un despliegue sincrónico (floración en masa) mientras que las especies de duración extendida generalmente producen pocas

flores al día sobre largos períodos de tiempo (floración constante). Más recientemente Newstrom et al. (1994) presentaron otra clasificación de los patrones fenológicos basados en las floración que incluye 4 clases: continua (con interrupciones esporádicas), sub-anual (más de un ciclo por año), anual (un ciclo por año) y supra-anual (un ciclo de más de un año).

Algunos estudios realizados en selvas y sabanas muestran que la floración en masa es común entre los árboles que florecen durante la estación seca o lluviosa, mientras que la floración constante se presenta entre las especies de sotobosque (Janzen 1967, Frankie et al. 1974, Gentry 1974, Augspurger 1980, Opler et al. 1980, Bawa 1983, Rathke y Lacey 1985, Williams et al. 1999, Berlin et al. 2000), aunque existen variaciones entre esos dos extremos.

Fructificación

La fructificación incluye la iniciación, el crecimiento y la maduración de los frutos y la presentación de estos a los dispersores, así como la dispersión eventual de los frutos de la planta progenitora (Rathke y Lacey 1985).

Las señales ambientales rara vez estimulan el comienzo de la maduración de los frutos. El inicio está determinado por factores internos que controlan la tasa de desarrollo de los frutos. Los factores ambientales más bien pueden actuar en forma secundaria en la maduración al influir sobre el metabolismo de las plantas (Rathke y Lacey 1985). En muchas especies de árboles tropicales los frutos maduran muchos meses después de la floración. En otras los frutos alcanzan su tamaño máximo inmediatamente después de la floración, y en otras más los frutos permanecen pequeños por algunos o muchos meses (60-80% del período de desarrollo de los frutos) y después en pocas semanas se desarrollan a su tamaño máximo o se aproximan a éste (Janzen 1983).

Una gran cantidad de especies de zonas tropicales fructifican durante el período de lluvias (Frankie et al. 1974, van Schaik et al. 1993, Sobral y Machado 2001, Ramírez 2002). Otros estudios indican que algunas especies lo hacen durante la estación seca (Morellato y Leitao-Filho 1996). Pavón y Briones (2001) en un estudio realizado en el valle de Zapotitlán, una zona árida en México, reportan que los eventos fenológicos (floración y fructificación) están relacionados con la humedad principalmente pero algunas especies son relativamente independientes de ésta y en las comunidades tienen importancia otras variables climáticas como la temperatura y el fotoperiodo y también los factores bióticos como la presencia de murciélagos polinizadores.

Dispersión

Después de que se separan de la planta madre, las semillas pueden quedarse muy cerca de ella o viajar muy lejos y en ambos casos se le denomina dispersión. Van der Pijl (1982) menciona que la caída simple de las semillas es un modo de dispersión de las especies.

En general la dispersión de las diásporas puede realizarse por medios abióticos y bióticos. Factores abióticos como son el viento y agua y bióticos los insectos y animales ya sea en su pelaje (ectozoocoria) o al ser consumidas por ellos (endozoocoria). Las semillas de algunas plantas pueden ser dispersadas por ambos medios (Fenner 1993).

Willson (1992) menciona que factores numerosos pueden contribuir a la fenología de la dispersión y que aunque se sabe poco acerca de la ecología evolutiva de la dispersión, los principales factores que la favorecen son la evasión de enemigos naturales o las interacciones entre miembros de la misma especie y la probabilidad de encontrar un sitio adecuado para el establecimiento.

En zonas tropicales se ha encontrado, en algunos estudios realizados en selvas estacionales, que la mayoría de las especies dispersadas por viento maduran y liberan frutos cerca del fin de la estación seca cuando los vientos son fuertes y los individuos han perdido sus hojas (Janzen 1967, Smythe 1970). También se ha visto que distintas especies tropicales y de zonas costeras a menudo producen frutos que son consumidos por numerosas especies de animales que además pueden contribuir a la dispersión de las semillas (Bonaccorso 1979, 1980, Howe 1990, Schupp 1993, Cortes et al. 1994, Loiselle et al. 1996, Peres et al. 1997, Marone et al. 1998, Wenny 2000, Castley et al. 2001).

Permanencia de las semillas en el suelo.

Se ha denominado a la distribución espacial de las semillas dispersadas alrededor de su fuente como una "sombra de semillas" (Janzen 1971). Aunque se refiere a la distribución de las semillas después de la dispersión alrededor de la planta progenitora, también puede referirse a la distribución de las semillas alrededor de un grupo compuesto por varios progenitores (Willson 1992). El destino de las semillas y frutos después de la dispersión puede ser permanecer por un corto o un largo tiempo en el suelo. Grime (1980) menciona que existen dos tipos de comportamiento, uno en el que la mayoría o todas las semillas germinan poco tiempo después de la dispersión y otro en el que se incorporan a un banco de semillas en latencia. Simpson et al. (1989) señalan que el banco de semillas puede ser transitorio (las semillas germinan antes del siguiente año a la dispersión) o persistente (las semillas permanecen en el suelo por más de un año).

Distintos autores han reportado que un gran número de especies de zonas templadas y frías poseen bancos de semillas (Keddy y Reznicek 1982, Hopkins y Parker 1984, Jutila

2002). Así mismo se ha reportado que especies tropicales también forman bancos de semillas (Dalling y Denslow 1998, Cubiña y Aide 2001). En las zonas costeras tanto templadas como tropicales algunos autores reportaron un escaso o nulo banco de semillas (Planisek y Pipen 1984), no obstante otros autores han registrado la presencia de bancos de semillas tanto en especies de zonas templadas como de zonas tropicales (Zhang y Maun 1990, Altamirano y Guevara 1982, Pérez 1993, Hernández 2000).

En algunos estudios sobre bancos de semillas en el suelo de las dunas costeras, se ha reportado que la cantidad de semillas es muy baja y que puede ser nula (Boorman y Fuller 1984). Autores como Zhang y Maun (1990) reportan la existencia de bancos de semillas persistentes en ambientes costeros de zonas templadas. Estos autores han sugerido que las razones por las que se ha encontrado un escaso banco de semillas en zonas de dunas costeras pueden ser varias: una dispersión irregular, la inestabilidad del sustrato, la erosión o acreción de arena o a técnicas inapropiadas de muestreo.

Germinación

Después de la dispersión, si las condiciones ambientales son las adecuadas para las semillas, ocurre la germinación. Esta empieza con la imbibición y termina con el inicio de la elongación de tejido embrionario, generalmente la radícula. Incluye procesos como por ejemplo la hidratación de las proteínas, cambios estructurales, respiración, síntesis de macromoléculas y elongación (Bewley y Black 1994).

La germinación es una etapa muy importante en el ciclo de vida de las plantas, ya que de ella depende el mantenimiento y la diversidad genética de las poblaciones y comunidades. En condiciones naturales la germinación está determinada por una serie de factores bióticos y abióticos que también pueden controlar la sincronía dentro y entre las especies (Rathcke y Lacey 1985).

En cuanto a los factores abióticos que intervienen en la germinación, se puede decir que una gran diversidad de éstos pueden actuar directamente promoviendo o impidiéndola. Entre ellos están la temperatura, la humedad, la intensidad y la calidad de la luz, el fotoperíodo, el bióxido de carbono y los minerales (Heydecker 1973, Angevine y Chabot 1979, Mayer 1980). Los factores bióticos como la competencia interespecífica también pueden influir en la sincronización estacional de la germinación. En relación a esto último, Garwood (1985) sugiere que debido a la intensa competencia, la emergencia rápida de las plántulas es crítica para el establecimiento exitoso en los claros de la selva tropical húmeda. Además los mismos factores bióticos y abióticos que determinan cuando las semillas germinan, pueden controlar también el grado de sincronización en la germinación dentro y entre las especies.

La localización de la semilla también influye en la germinación y el establecimiento de las plántulas, por ejemplo algunas especies de pioneras germinan más rápidamente en claros

por la influencia de la luz (Vázquez-Yanes 1980, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982, Pons 1992). En otras las fluctuaciones de temperatura del suelo de estos sitios parecen ser las responsables (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982). También, factores tales como la lluvia pueden disparar la germinación (Augspurger 1979). La distancia a la planta progenitora (Augspurger 1983) y el tamaño de la semilla dentro de una especie (Howe y Richter 1982) también pueden influir sobre el éxito de la germinación en especies tropicales.

Es importante señalar que aunque las condiciones ambientales sean favorables, las semillas no germinan hasta que han pasado un período considerable de maduración. En este período acumulan reservas y una gran mayoría finalmente llegan a estar “secas” (quiescentes). Así pueden almacenarse por meses o por años sin que sufran daños, aunque ello depende de las características de la especie.

Las semillas de muchas especies se pueden secar hasta un 2 a 5% y algunas hasta un 0.5% de contenido de humedad sin perder la viabilidad. Estas se han denominado semillas ortodoxas. En otras especies, las semillas maduras no se secan en la planta progenitora y su contenido de humedad puede ser muy alto, cercano al 100% cuando se dispersan. En éstas, si su contenido de humedad cae por debajo de un 30 a 65% pierden su viabilidad, dependiendo de la especie y son denominadas semillas recalcitrantes (Chin et al 1989, Baskin y Baskin 2000).

Así, existen especies que poseen semillas capaces de germinar poco después de la dispersión, pero en muchas otras las semillas presentan latencia. Ello juega un papel importante en la supervivencia a condiciones adversas como sequía, congelamiento y poca humedad, entre otras (Fenner 1992).

Latencia

La latencia, a diferencia de la quiescencia, es ocasionada por un bloqueo para la germinación en la semilla (Murdoch & Ellis 1992). Bewley y Black (1994) mencionan que la latencia es fundamentalmente la inhabilidad del embrión para germinar a causa de algún impedimento, pero que en muchos casos se manifiesta solo en la semilla intacta ya que el embrión aislado puede germinar normalmente.

Distintos autores han descrito el término y han clasificado los diferentes tipos de latencia. Harper (1957 en Fenner 1992) definió tres tipos de latencia: innata o endógena, inducida o secundaria e impuesta o exógena. 1) Latencia innata o endógena. El embrión deja de crecer cuando aún está en la planta madre, hasta que el impedimento endógeno cesa y las semillas están en condiciones de germinar. 2) Latencia inducida o secundaria. Puede producirse cuando las semillas en condiciones de germinar se encuentran en un medio que presenta alguna característica muy desfavorable. 3) Latencia impuesta o exógena. Se

presenta en semillas aptas para germinar, pero que no lo hacen incluso en condiciones adecuadas de humedad y temperatura por falta de luz, termoperíodo adecuado, oxígeno o algún otro factor. Sin embargo cualquiera de estos tipos de latencia dependen de la latencia en el embrión o de la latencia impuesta por la testa.

La latencia es un mecanismo que favorece no solo la supervivencia de las especies sino también la distribución de la germinación en el tiempo y en el espacio (Vázquez, 1988). Una vez que la latencia se ha roto la semilla germina, pero el porcentaje y la tasa de germinación de las semillas se ve afectado por diversos factores. Algunos de los factores que afectan el proceso de la germinación son la luz, la temperatura, la humedad y la edad de las semillas.

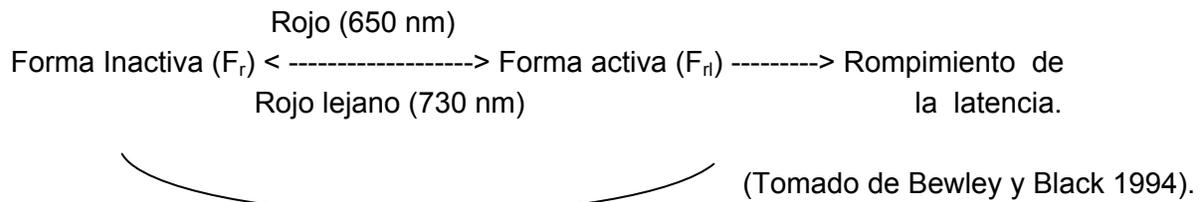
Factores que afectan la germinación

Luz

La luz es uno de los principales factores que controlan la latencia en las semillas (Pons 1992, Bewley Black 1994). Existen especies que tienen semillas que no son sensibles a la luz, pero existen otras que si tienen semillas sensibles a sus efectos; estas últimas se han denominado fotoblásticas. Se ha encontrado que el fotoblastismo puede ser positivo o negativo de acuerdo a la respuesta en la germinación (Bewley y Black 1994).

La luz es uno de los principales factores que controlan la latencia en las semillas y los requerimientos de ésta (cantidad, calidad y características del fotoperíodo) son tan variables como las especies (Bewley y Black 1982). La respuesta a la luz puede controlar la sincronización de la germinación en el campo, lo que resulta un factor importante en la supervivencia de las plántulas (Pons 1992). Se ha visto que en condiciones naturales, la luz que recibe una semilla depende de que tan profundamente esté enterrada en el suelo, de la existencia de otras plantas cuyo follaje reduce la intensidad de la luz y de la hojarasca seca en el suelo (Baskin y Baskin 1998, Crawley 1997, Vazquez-Yanes et al. 1990).

Los cambios en la composición espectral de la luz son detectados por el sistema del fitocromo de la semilla. La proporción de sus dos formas (activa e inactiva) en las mismas es importante para que se realice la germinación. Diferentes autores han descrito el funcionamiento del fitocromo (Bewley y Black 1982, 1994, Vazquez-Yanes y Orozco, 1984). En forma general se puede decir que la conversión del F_r (fitocromo rojo) a F_{ri} (fitocromo rojo lejano), forma fisiológicamente activa, se lleva a cabo por lo general bajo el efecto de la luz roja y ésta puede actuar para romper la latencia. La reacción opuesta se lleva a cabo bajo el efecto del rojo lejano, lo que corresponde al espectro de absorción de esta sustancia en cada una de sus formas. La fotorreacción se representa de la siguiente forma:



Esta reacción de conversión en ambos sentidos está relacionada y puede ser modificada o controlada por otros factores ambientales, por ejemplo la temperatura, la intensidad de luz, el fotoperíodo y la cantidad de rojo en relación con el rojo lejano presente (lo que se ha denominado cociente R/RI) (Toole 1973 en Vazquez-Yanes 1974).

El final de la latencia y el control de la germinación dependen del fitoequilibrio del fitocromo en la semilla que está determinado por la relación F_{ri}/F_{total} . Dicho fitoequilibrio en la semilla es capaz de detectar la calidad de la luz en el ambiente.

Temperatura

La temperatura es otro factor que interviene en el proceso de la germinación. Puede afectar la capacidad de germinación y también el porcentaje de germinación (Bewley y Black 1994).

Los cambios que ocurren en las semillas comprenden procesos metabólicos que se producen en estrecha relación con la temperatura. Las semillas de cada especie tienen la capacidad de germinar sobre un intervalo definido de temperaturas. Sachs (1860, en Bewley y Black 1982) definió las temperaturas cardinales para la germinación en mínima, óptima y máxima. Pero no solo las temperaturas constantes sino también los termoperíodos, afectan la germinación. Además, en condiciones naturales las semillas rara vez se encuentran continuamente a una misma temperatura durante largos períodos de tiempo. Existen fluctuaciones de temperaturas diurnas y estacionales. Algunos autores (Vazquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982) mencionan que la temperatura del suelo actúa como un indicador ambiental para la germinación.

Por otro lado se ha visto que en semillas puestas a germinar en luz, las fluctuaciones tienen un mayor efecto estimulante. Muchas semillas que requieren de luz para germinar en una temperatura constante pueden germinar al ser sometidas a fluctuaciones. Ello indica que el requerimiento de la luz de las semillas puede ser substituido por fluctuaciones de temperatura para iniciar la germinación (Bewley y Black 1982). Sin duda la temperatura juega un papel muy importante al controlar la germinación, pero aún a temperaturas

óptimas para la germinación, las semillas pueden permanecer latentes si el régimen de humedad del suelo no es favorable.

Humedad

Las semillas maduras han pasado por un período de crecimiento, desarrollo, acumulación de reservas y en su caso de desecación. Están quiescentes y no germinarán hasta que sean hidratadas y se encuentren bajo condiciones adecuadas para que se realice la germinación, esto si no tienen algún tipo de latencia (Simon 1984, Bewley y Black 1994).

Independientemente del tipo de semilla, al iniciarse la germinación éstas absorben agua del medio (imbibición). A partir de ello pueden continuar todos los procesos siguientes que se traducen en la emergencia de la radícula o en algunos casos del vástago. Sin embargo las semillas en el suelo pueden sufrir deshidratación y sólo germinan si pueden absorber agua más rápido de lo que la pierden (Fenner 1985, Baskin y Baskin 1998).

Existe una relación estrecha entre la superficie de contacto de la semilla con el suelo y la humedad en el mismo. Un aspecto de gran importancia que se relaciona con la absorción de agua, son las características del sustrato así como la microtopografía del lugar en donde se encuentra la semilla (Oomes y Elberse 1976, Baskin y Baskin 1998). Las semillas de muchas especies pueden ser muy sensibles a la tensión hidrostática del suelo. Se ha visto que fluctuaciones grandes en el contenido de humedad en el suelo pueden ser dañinas o aún letales al inicio de la germinación, sobre todo si ésta se induce y el abastecimiento de agua no es el necesario para la emergencia de la plántula y su sobrevivencia (Augpurger 1979, Schupp 1988). Muchas especies germinan solamente cuando los niveles de humedad en el suelo son altos. Esta respuesta está muy relacionada con la intensidad de las lluvias (Bewley y Black 1994).

Viabilidad- edad de las semillas

Con el paso del tiempo la capacidad germinativa puede disminuir a causa de la pérdida de viabilidad (Grime et al. 1981, Vazquez-Yanes y Orozco 1982). También con el paso del tiempo la respuesta de las semillas a algunos factores cambia drásticamente, sobre todo a factores como la luz o fluctuaciones de temperatura (Bewley y Black 1982). No obstante, las semillas pueden mantenerse viables por períodos muy variables de tiempo dependiendo de la especie y/o de las condiciones de almacenamiento (Vazquez-Yanes 1974, Fenner 1992).

Se han efectuado distintos estudios relacionados con la longevidad de las semillas de zonas templadas y tropicales (Odum 1965, Barton 1961, Moreno-Casasola 1973 entre otros). En general se sabe que las semillas recalcitrantes tienen una longevidad muy corta, en tanto que las ortodoxas pueden permanecer viables durante varios años. La duración

de la viabilidad de las semillas, así como la de la latencia son determinantes en las posibilidades de supervivencia de las especies en ciertos ambientes (Vazquez-Yanes 1974). La duración de la latencia también varía con el paso del tiempo. El cambio más frecuentemente observado ha sido su disminución e incluso su desaparición, proceso que se ha sido llamado post-maduración (Grime et al. 1981, Bewley y Black 1982).

Sin embargo, y como ya se ha mencionado, antes de que las semillas puedan germinar se enfrentan a diversos factores que pueden causarles la muerte. Así, de entre el vasto número de semillas que llegan a la superficie del suelo a través de la dispersión, sólo una pequeña fracción germina (Harper 1977). Pueden ocurrir pérdidas grandes (en ocasiones más del 99%) entre la maduración de las semillas y la emergencia de las plántulas (Maun 1990); siendo esta etapa uno de los momentos más críticos en la historia de vida.

Los factores que pueden ocasionar mortalidad de las semillas son variados. Entre ellos destacan la desecación, el enterramiento y la inundación (Mitchel 1977, Martínez et al. 2002, Christian y Stanton 2004), el ataque por hongos u otros organismos (Hyatt 1998, Blaney y Kotanen 2001, Schafer y Kotanen 2003) y la depredación. Este último, la depredación, es uno de los más importantes. Muchas especies sufren depredación antes de la dispersión, especialmente por insectos huésped (Janzen 1971, Dirzo 1980, Molau et al. 1989, García 2000, Toledo 2000). Cuando las semillas ya han sido liberadas también sufren depredación por diversos organismos entre los que destacan los insectos, mamíferos y aves (Janzen 1971, Crawley 1983, Brewer 2001, Pizo y Vieira 2004, DeMattia et al 2004, Lindquist y Carroll 2005). Cuando las semillas sobreviven, es posible que puedan germinar. La transición de una semilla a plántula dependerá de las condiciones en las que éstas se encuentren localizadas y el desarrollo de una población de plántulas dependerá de que cada individuo se encuentre en un conjunto de condiciones apropiadas (Harper 1977).

Supervivencia de plántulas

Una de las etapas más estudiadas del ciclo de vida de las plantas en distintas comunidades vegetales ha sido la transición de semilla a plántula. Esta es quizás el eslabón más vulnerable en el mantenimiento de las poblaciones o en la colonización de nuevas áreas (Stebbins 1971, Louda et al 1990). Las plántulas enfrentan muchos factores que pueden ocasionarles daños y en muchos casos la muerte durante el establecimiento y colonización de nuevas áreas y en el mantenimiento de poblaciones.

Algunos autores (Ausgpurger 1979, 1983, 1984, Harcombe et al. 1982, Sork 1987, Howe 1990 entre otros) mencionan diferentes factores que pueden ser causa de variación en el porcentaje de mortalidad de plántulas de distintas especies. Tales factores pueden ser el tiempo, las perturbaciones (fuego o inundación), los regímenes lumínicos, la herbivoría o depredación, los patógenos, la competencia y la alelopatía.

En zonas costeras se han realizado diversos estudios en distintas especies principalmente en zonas templadas. Maun (1990) ha señalado que el establecimiento de las plántulas es especialmente riesgoso en estos ambientes y que está influenciado por un gran número de factores bióticos y abióticos. Entre estos factores destacan la depredación, enfermedad, desecación, competencia, aspersion salina, el bajo contenido de nutrientes y las altas temperaturas en la superficie del suelo, la luz, el enterramiento por arena y la exposición por la erosión (Payne y Maun 1984, Zhang y Maun 1990, Martínez y Moreno-Casasola, 1993, 1995, Kellman y Delfosse 1993, Maun 1994, 1998, Yanful y Maun 1996, Green et al. 1997, Gul y Weber 1999, Chen y Maun 1998, 1999, 2004, Zhenying et al. 2004, Balestri y Cinelli 2004, y Zheng et al. 2003, 2005, entre otros).

LITERATURA CITADA

- Altamirano, R.M. y S. Guevara. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: semillas en el suelo. *Biotica* 7(4): 569- 575.
- Angevine, M.W. y B.F. Chabot. 1979. Seed germination syndromes in higher plants. In: Solbrig, O.T., S. Jain. G.B. Johnson, P.H. Raven (Eds) *Topics in Plant Population Biology*. Columbia Univ. Press, New York: 188-206.
- Augspurger, C.K. 1979. Irregular rain cues and the germination and seedling survival of a Panamanian shrub (*Hybanthus prunifolius*). *Oecologia (Berl.)* 44: 53- 59.
- 1980. Mass flowering of a tropical shrub *Hybanthus prunifolius*: Influence of pollinator attraction and movement. *Evolution* 34: 475-488.
- . 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans* and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *J. Ecol.* 71: 759-771.
- 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance: light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65(6): 1705-1712.
- Balestri E. y F. Cinelli. 2004. Germination and early-seedling establishment capacity of *Pancratium maritimum* L. (Amaryllidaceae) on coastal dunes in the North-western Mediterranean. *J. Coast Research* 20(3): 761-770.
- Barton, L. V. 1961. *Seed preservation and longevity*. Leonard Hill, London. U.K.
- Baskin, C.C. y J.M. Baskin. 1998. *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego, C. A.
- Bawa, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones C.E. & Little R.J (Eds). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York. 394-410
- Berlin, K.E., T.K. Pratt, J.C. Simon y J.R. Kowalsky. 2000. Plant phenology in a cloud forest on the island of Maui, Hawaii. *Biotropica* 32(1): 90-99.
- Bewley J. D. y M. Black. 1994. *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Plenum Press 2a. Ed. New York.
- Blaney C. S. y P.M. Kotanen. 2001. Effects of fungal pathogens on seeds of native and exotic plants: a test using congeneric pairs. *J. Appl. Ecol.* 38: 1104–1113.

- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica* 15(2): 81-89.
- Bosch, J., J. Retana y X. Cerdà. 1997. Flowering phenology, floral traits, and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia (Berlin)* 109(4):583-591
- Brewer, S. W. 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos* 92 (2): 245-256.
- Castillo, S. y P. Moreno-Casasola. 1991. Coastal sand dune vegetation of Tabasco and Campeche, Mexico. *J. Veg. Sci.* 2:73-88.
- . 1996. Coastal sand dune vegetation: an extreme case of species invasion. *J. of Coastal Conserv.* 2:13-22.
- Carter, R.W.G. 1988. Coastal Enviroments. Academic Press. London, U.K.
- Carter, R.W.G., K.F. Nordstrom and N.P. Psuty. 1990. The study of coastal dunes. In: Nordstrom, K.F., N.P. Psuty and R. W.G. Carter (Eds) *Coastal Dunes: Form and Process*. John Wiley & Sons Ltd., New York: 1-9.
- Castellanos, A.V. 1980. Cambios estacionales de la vegetación en una comunidad de *Larrea flourensia* en el N. E. de Zacatecas, México. Tesis Fac. Ciencias. UNAM.
- Castillo, S. y P. Moreno-Casasola. 1998. Análisis de la flora de dunas costeras del litoral atlántico de México. *Acta Botanica Mexicana.* 45: 55-88.
- Castley, J.G., J.S. Bruton, G.I.H. Kerley y A. McLachlan. 2001. The importance of seed dispersal in the Alexandria Coastal Dunefield, Soth Africa. *J. of Coastal Conserv.* 7: 57-70.
- Chen, H. y M.A. Maun. 1999. Effects of sand burial depth on seed germination and seedling emergence of *Cirsium pitcheri*. *Plant Ecol.* 140(1): 53-60.
- Christian, C.E. y M.L. Stanton. 2004. Cryptic consequences of a dispersal mutualism: seed burial, elaiosome removal, and seed-bank dynamics. *Ecology* 85(4): 1101-1111.
- Cortes, J.E.F., J. Vasconcelos-Neto, M.A. García y S.A.L. de Teixeira. 1994. Sarcocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica* 26(3):295-301.
- Crawley, M. 1983. *Herbivory*. University of California Press, Berkeley, California.

- Dalling, J.W. y J.S. Denslow. 1998. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panama. *J. Veg. Sci.* 9: 669-678.
- Davies, S.V. 1976. Studies of the flowering season and fruit production of some arid zone shrubs and trees in Western Australia. *J. Ecol.* 64(2): 665-687.
- De Mattia, E. A., L.M. Curran y B.J. Rathcke. 2004. Effects of small rodents and large mammals on neotropical seeds. *Ecology* 85(8): 2161-2170.
- Dickinson, C.E. y J. L. Dodd. 1976. Phenological pattern in the shortgrass prairie. *Amer. Midl. Nat.* 96 (2): 367-378.
- Dubroeuq, D., D. Geissert, P. Moreno y G. Millot. 1992. Soil evolution and plant communities in coastal dunes near Veracruz, Mexico. *Cah. Orstom. Ser. Pédol. Vol. XXVII . (2): 237-250.*
- Evans, L.T. 1980. The natural history of crop yield. *Am.Sci.* 68: 388-397.
- Fenner, M. 1992. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities.* C.A.B. International. Redwood Press. Ltd, Melksham.
- Frankel, R. y E. Galum. 1977. *Pollination Mechanisms, Reproductions and Plant Breeding.* Springer-Verlag. Berlin . 281 pp.
- Frankie, J.W., H. G. Baker y P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowland in Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919.
- Friedel, M.H., Nelson D.J., Sparrow A.D., Kinloch J.E. y Maconochie, J. R. 1994. Flowering and fruiting of arid zone species of *Acacia* in central Australia. *J. Arid Environ.* 27:221-239.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). México, D. F. pp. 76
- García, J.A. 2000. Utilización de frutos de *Enterolobium cyclocarpum* por larvas de un lepidóptero como estrategia para su crecimiento y desarrollo. En: *Curso Ecología de Campo.* Instituto de Ecología, Xalapa, Ver.
- Garwood, N. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecol. Monogr.* 53: 159-181.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.

Granja, B.M., V. Rico-Gray y C. Díaz C. 2001. Sincronía de floración entre *Lantana camara* L. (verbenaceae) e *Psittacanthus calyculatus* (DC.)G. Don (Loranthaceae) occorrentes nas dunas de la Mancha, Veracruz, México. Acta Botanica Mexicana 57:1-14.

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

Grime, J. P., G. Mason, A.V. Curtis, J. Rodman, S.R. Band, M.A. G. Mowforth, A. M. Neal y S. Shaw. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. J. Ecol. 69: 1017-1059.

Harper, J. L. 1977. Population Biology of Plants. London: Academic Press. 892 pp.

Harcombe, P.A., B.D. White y J.S. Glitzenstein. 1982. Factors influencing distribution and first-year survivorship of a cohort of beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.). Castanea 47: 148-157.

Hernández, M.M. 2000. Banco de semillas en diferentes unidades de vegetación dentro del sistema de dunas costeras en la Mancha, Ver. Curso de Ecología de Campo. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Ver.

Heydecker, W. 1973. Seed Ecology. Pennsylvania St. Univ. Press. University Park. Penn: 578 pp.

Hopkins D.R. y V.T. Parker. 1984. A study of the seed bank of a salt marsh in northern San Francisco Bay. Amer. J. of Botany 71: 348-355.

Howe, H.F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. J. Trop. Ecol. 6:259-280.

Janzen, D. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21: 620-637.

----- 1971. Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 465-492.

Jutila, H.M. 2002. Seed banks of river delta meadows on the wet coast of Finland. Ann. Bot. Fenn. 39:49-61.

Kearns, C.A. y D. W. Inouye. 1997. Pollinators, flowering, and conservation biology. BioScience 47(5): 297-307.

Keddy, P.A. y A.A. Reznik. 1982. The role of seed banks in the persistence of Ontario's coastal plain flora. *Am. J. Bot.* 69:13-22.

Lang, A. 1965. Physiology of flower initiation. In: W. Ruthland (Ed.) *Encyclopedia of Plant Physiology*. Springer Verlag, Berlin: 1380-1536.

Law, B., C. Mackowski, L. Schoer y T. Tweedie. 2000. Flowering phenology of myrtaceous trees and their relation to climatic, environmental and disturbance variables in northern New South Wales. *Austral. Ecol.* 25(2): 160-178.

Levin, D.A. y W.W. Anderson. 1973. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *Am. Nat.* 104: 455-467.

Linquist, E.S. y R.C. Carroll. 2004. Differential seed and seedling predation by crabs: impacts on tropical coastal forest composition. *Oecologia* 141 (4):661-672.

Loiselle B. A., E. Ribbens y O. Vargas. 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 28(1):82-95.

Marone L., M.E. Horno y R. González Del Solar. 2000. Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years. *J. Ecol.* 88: 940-949.

Martínez, M. L., P. Moreno-Casasola y S. Castillo. 1993. Biodiversidad Costera: Payas y dunas. In: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (Eds.). *Biodiversidad Marina y Costera de México*. CONABIO y CIQRO, México: 160-181.

Martínez, M. L., P. Moreno-Cassola y G. Vázquez. 1997. Effects of disturbance by sand movement and inundation by water on tropical dune vegetation dynamics- *Can. J. Bot.* 75: 2005-2014.

Martínez, M. L. 2002. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. *Plant Ecol.* 168(2): 333-345

Martínez, M. L., G. Vázquez, D.A. White, G. Thivet, y M. Brengues. 2002. Effects of burial by sand and inundation by fresh- and seawater on seed germination of five tropical beach species. *Can. J. Bot.* 80(4): 416–424.

Maun, M.A. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. *Vegetatio* III: 59-70.

Mayer, A.M. 1980 Control mechanisms in seed germination. *Isr. J. Bot.* 29: 1-32.

- Mitchell, R. 1977. Bruchid beetles and seed packaging by Palo Verde. *Ecology* 58 (3):644-651.
- Molau, V. et al. 1989. Predispersal seed predation in *Bartsia alpina*. *Oecologia* 81: 181-185.
- Morellato, P.C. y H.F. Leitao-Filho. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian Forest. *Biotropica* 28: 180-191.
- Moreno-Casasola, P. 1973. Estudios sobre viabilidad y latencia de semillas tropicales. Tesis Licenciatura. Fac. Ciencias. UNAM. México.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biotica* 7: 577-602.
- Moreno-Casasola, P. 1988. Patterns of plant species distribution on Mexican coastal dunes along the Gulf of Mexico. *J. Biogeog.* 15: 787-806.
- Moreno-Casasola, P. 1991. Sand dune studies on the eastern coast of Mexico. *Proc. Canad. Symp. on Coastal Dunes*. National Research Council, Guelph, Ontario, Canada. pp 215-230.
- Moreno-Casasola, P. 1997. Environmental dynamics and vegetation differentiation in a Mexican Gulf Coast dune area. In; E. van der Maarel. (Ed.) *Dry Coastal Ecosystems*. Elsevier, Amsterdam. 469-482.
- Moreno-Casasola, P. y S. Castillo. 1992. Dune ecology on the eastern coast of Mexico. In: Seelinger U. (Ed.). *Coastal Plant communities of Latin America*. Academic Press. New York: 309-321.
- Moreno-Casasola, P. e I. Espejel. 1986. Classification and ordination of coastal dune vegetation along the Gulf and Caribbean sea of Mexico. *Vegetatio* 66: 147-182.
- Moreno-Casasola, P., E. van del Maarel, S. Castillo, M. L. Huesca e I. Pisanty. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Estructura y composición en el Morro de la Mancha, Ver. 1. *Biotica* 7(4): 491-526.
- Morellato, P.C., H. F. Leitão-Filho. 1996. Reproductive phenology in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28(2): 180-191.
- Morrison, R.G. y G.A. Yarranton. 1974. Vegetational heterogeneity during a primary sand dune succession. *Can. J. Bot.* 52:397- 410.

- Mott, J.J. y A.J. Mc. Comb. 1974. The role of photoperiod and temperature in controlling the phenology of three annual species from an arid region of Western Australia. *J. Ecol.* 63: 633-641.
- Murdoch, A.L. y R.H. Ellis. 1992. Longevity, viability and dormancy. In: Fenner, M. (Ed.) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C.A.B. International UK.: 193-230.
- Newstrom, L. E., G.A. Frankie y H.G. Baker. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2): 141-159.
- Opler, P.A., G.W. Frankie y H.G. Baker. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *J. Biogeogr.* 3:231-236.
- Osada, N., S. Sugiura, K. Kawamura, M. Cho y H. Takeda. 2004. Community-level flowering phenology and fruit set: comparative study of 25 woody species in a secondary forest in Japan. *J. of Ecol. Research* 18(6):711-723.
- Payne, A.M. y M.A. Maun. 1984. Reproduction and survivorship of *Cakile edentula* var. *lacustris* along the Lake Huron shoreline. *Am. Midl. Nat.* 111:86-95.
- Pavón, N. y O. Briones. 2001. Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican Scrub. *J. of Arid Environ.* 49: 265-277.
- Peñuelas, J., I. Filella, X. Zhang, L. Llorentes, R. Ogaya, F. Lloret, P. Comas, M. Estiarte y J. Terradas. 2004. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytol.* 161 (3): 837-846.
- Percival, M. 1974. Floral ecology of coastal shrub in southeast Jamaica. *Biotropica* 6(2): 104-129.
- Peres, C. A., L. C. Schiesari y C.L. Dias-Leme. 1997. Vertebrate predation of Brazil nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), an agouti-dispersed Amazonian seed crop: a test of the escape hypothesis. *J. Trop. Ecol.* 13:69-79.
- Pérez, N.L. 1993. Banco de semillas en matorrales de dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz. Tesis Licenciatura. Fac. Ciencias. UNAM. México.
- Piso, M. y P. S. Oliveira. 2004. The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic forest of Southeast Brazil. *Biotropica* 32(4b): 851-861.

- Planisek S.L. y R. W. Pipen 1984. Do sand dunes have seed banks? Mich. Bot. 23, 169.
- Pluis, J. L. A. 1992. Relationship between deflation and near surface wind velocity on a coastal dune blowout. Earth Surface Processes and Landforms, vol. 17, 7: 663-73.
- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. Am. J. Bot. 89 (5): 836-842.
- Ranwell, D. 1972. Ecology of Salt Marshes and Dunes. Chapman and Hall. London: 135-200.
- Rathke, B. y E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16: 179-214.
- Salinas, G. 1992. Crecimiento de especies arbóreas de dunas costeras bajo diferentes condiciones de suelo y cobertura. Tesis Licenciatura. UNAM. México.
- Schafer, M. y P. M. Kotanen. 2003. The influence of soil moisture on losses of buried seeds to fungi. Acta Oecol. 24: 255-263
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. Vegetatio 107/108: 15-29.
- Sobral L.M. e I. C. S. Machado. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. J. of Trop. Ecol. (2001) 7: 303-321.
- Sork, V. L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. Ecology 68: 1341-1350.
- Simpson R.L., M.A. Leck y T. Parker. 1989. Seed Banks: General concepts and methodological issues. In: Leck M. A., Parker V. T. & Simpson R. L. (Eds). Ecology of soil seed banks. Academic Press. San Diego: 3-8.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting season and seed dispersal methods in a neotropical forest. Am. Nat. 104 (935): 25-35.
- Stebins, G. L. 1971. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms. II. Seeds and seedlings. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2:237-260.
- Taiz, L. y E. Zieger. 1991. Plant Physiology. The Benjamin/Cummings Publishing Co. Inc. R. C. California: 513-529.

- Toledo, T.A. 2000. Efecto del gradiente Selva-Borde-Duna sobre la remoción de semillas de *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (Leguminosae) en La Mancha, Ver. Curso de Ecología de Campo. Instituto de Ecología, Xalapa, Ver.
- Travieso-Bello, C. 2000. Biodiversidad del paisaje costero de La Mancha. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz, México.
- Valverde, T. 1992. Historia de vida de *Schizachirium scoparium* var. *littoralis* en diferentes microambientes de dunas costeras. Tesis Maestría. UNAM. México.
- Valverde, T., I. Pisanty y E. Rincón. 1997. Growth response of six tropical dune plant species to different nutrient regimes. *J. Coast. Research* 13(2): 497-505.
- Van der Pijl, L. 1972. Principles of Dispersal in Higher Plants. Berlin: Springer-Verlag. 162 pp.
- Van Schaik, C.P., J.W. Terborgh y S.J. Wright. 1993. The phenology of tropical forest: adaptative significance and consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24:353-377.
- Vázquez-Yanes, C. 1974. Estudio sobre ecofisiología de la germinación en una zona cálido – húmeda de México. Tesis Doctoral. Fac. de Ciencias. UNAM.
- Vázquez-Yanes, C. 1980. Light quality and seed germination in *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* from a tropical rainforest in Mexico. *Phyton* 38:33-35.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1982. Seed germination of a tropical rainforest tree *Heliocarpus donell-smithii* in response to diurnal fluctuations of temperature. *Physiol. Plantarum* 56, 295-298.
- . 1982. Germination of the seeds of a tropical rain forest shrub, *Piper hispidum* SW. (Piperaceae) under different light qualities. *Phyton* 42:143-149.
- . 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world: a review. In: Medina, E., H. Mooney y C. Vazquez-Yanes (Eds) *Physiological Ecology of the Wet Tropics*. Dr. W. Junk, The Hague. The Netherlands. 37-50.
- Williams, R.J., B.A. Miers, D. Eamus y G.A. Duff. 1999. Reproductive phenology of woody species in a North Australian tropical savanna. *Biotropica* 31(4): 626-636.
- Willson, M.F. 1992. The ecology of seed dispersal. In: Fenner, M. (Ed.) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C.A. B. International U.K. : 61-86.

Wenny, D.G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecol. Monogr.* 70(2):331-351.

Wolda, H. 1987 Seasonality and the community. In: Gee, J.H.R. y P.S. Giller (Eds). *Organization of Communities. Past and Present.* Blackwell Scientific Publications, Oxford: 69-95

Wright, S.J. 1996. Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. In: Mulkey, S.S., R.L. Chazdon y A. P. Smith (Eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology.* Chapman and Hall. New York: 440-460.

Yanful, M. y M.A. Maun. 1996. Effects of burial of seeds and seedlings from different seed sizes on the emergence and growth of *Strophostyles helvola*. *Can. J. Bot.* 74: 1322-1330.

Zhang J. y M. A. Maun. 1990. Seed banks in sand dunes of Lakes Huron and Erie. In: Davison-Arnott, R. (Ed). *Proceedings of the Symposium on Coastal Sand Dunes 1990.* Guelp, Ontario Canada.

Zheng, Y., X.Z. Zie, Y. Gao, H. Shimizu, L.H. Jiang, y. Yu. 2003. Ecological restoration in northern China: germination characteristics of 9 key species in relation to air seeding. *Belgian J. Bot.* 136: 129-138.

Zheng, Y., Z. Xie, Y. Yu, L. Jiang, H. Shimizu y G.M. Rimmington. 2005. Effects of burial in sand and water supply regime on seedling emergence of six species. *Annals of Botany* 95(7):1237-1245.

Zhenying, H., M. Dong y Y. Gutterman. 2004. Factors influencing seed dormancy and germination in sand, and seedling survival under desiccation of *Psammochloa villosa* (Poaceae), inhabiting the moving sand dunes of Ordos, China. *Plant and Soil* 159: 231-242.

OBJETIVOS

OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo exploratorio fue estudiar el comportamiento fenológico, la germinación y el establecimiento en seis especies arbustivas y arbóreas importantes en la formación de matorrales, como parte de la sucesión en dunas costeras del CICOLMA en Veracruz.

Para ello se propuso:

- I. Determinar en un lapso de dos años los eventos fenológicos (floración, fructificación y dispersión) en individuos de *Cedrela odorata*, *Chrysobalanus icaco*, *Diphysa robinoides*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Randia laetevirens* y *Tecoma stans* localizados en los matorrales en estudio. Además, conocer el tiempo de permanencia de las semillas en el suelo y la época de germinación en condiciones naturales.
- II. Describir el proceso de germinación de las semillas de estas especies, en campo dentro de los matorrales, en pastizal y en laboratorio bajo condiciones controladas de luz y temperatura.
- III. Evaluar la supervivencia y el establecimiento de plántulas establecidas naturalmente en los matorrales, para cada una de las especies en estudio.

CAPÍTULO II
SITIO DE ESTUDIO

CAPÍTULO II SITIO DE ESTUDIO

El trabajo de campo de este estudio se llevó a cabo en matorrales que se encuentran en los terrenos de la Estación Biológica CICOLMA (Centro de Investigaciones Costeras La Mancha) que pertenece al Instituto de Ecología A.C. en Veracruz, México.

Localización

La estación se localiza en la planicie costera de sotavento que se extiende al suroeste del Golfo de México, en una porción casi recta comprendida de la punta de Villa Rica, al noreste del Puerto de Veracruz, hasta las estribaciones de la sierra de San Martín Tuxtla. Se ubica en los 96°22'40" de longitud oeste y 19° 36' de latitud norte, aproximadamente a 32 km al noreste de Ciudad José Cardel en el Municipio de Actopan, Veracruz. Se encuentra sobre la carretera costera federal número 180 Cardel - Nautla, en el kilómetro 27.5, siguiendo el camino al este aproximadamente a 2 km. (Novelo 1978).

Clima

El clima corresponde al tipo Aw², cálido - subhúmedo con lluvias en verano y un P/T mayor de 55.3. La temperatura máxima extrema es de 34°C, la mínima extrema es de 16°C y la media anual está entre los 22°C y los 26° C. La precipitación oscila entre los 1200 y 1500 mm anuales (García 1988).

Se dividió el año en tres períodos o épocas considerando los promedios mensuales de temperatura y la precipitación mensual total (Fig. 1).

i) Período de secas. Se presenta durante los meses de marzo a mayo. En éste las condiciones son temperatura alta (24.1°C en promedio) y los niveles de precipitación son bajos (57 mm en promedio en los dos años). En 1991 se registró una precipitación mínima de 11 mm en mayo y una máxima de 86.6 en marzo y en 1992 una mínima de 34 mm en marzo y una máxima de 62 en mayo. El total de precipitaciones en estos meses fue de 131 mm para el primer año y 153.5 mm para el segundo.

ii) Período de lluvias. Se presenta durante los meses de junio a octubre. En éste las condiciones son de temperatura muy alta (26.1°C en promedio) y los niveles de precipitación también son muy altos (288.93 mm en promedio). En el primer año se registró una precipitación mínima de 105.5 mm en octubre y una máxima de 312.5 mm en julio y en el segundo año se registró una precipitación mínima de 166.5 mm en junio y una máxima de 529.5 mm en agosto. El total de precipitación en estos meses fue de 1264.3 mm para el primer año y de 1492 mm para el segundo.

iii) Período de nortes. Se presenta durante los meses de noviembre a febrero. En éste las condiciones son de temperatura baja (21.3°C en promedio), presentándose descensos fuertes de temperatura. Los niveles de precipitación fueron bajos (19.7 mm en promedio). En el primer período (1990-91) se registró precipitación nula en diciembre y una máxima de 27.5 mm en noviembre y en el segundo período (1992) una mínima de 7 mm y una máxima de 51 mm en diciembre. El total de precipitación fue de 35.5 mm en el primer año y de 122 mm en el segundo año. Durante este período también se presentan vientos fuertes provenientes del norte.

Es importante mencionar que los niveles de precipitación total durante 1991 y 1992 alcanzaron los 1430.8 mm y 1767.5 mm respectivamente. Moreno-Casasola y Vázquez (1999) en un estudio realizado en distintas zonas registraron que el nivel freático durante 1992 fue superior a los 50 cm sobre la superficie del suelo y que distintos sitios seleccionados para su estudio permanecieron inundados desde 3 hasta 5 meses. Los niveles de precipitación en 1992 fueron muy altos también en relación a los años siguientes (ver Martínez et al. 2001), lo que ocasionó que hubiera inundaciones en varias zonas de las dunas, incluyendo zonas de matorrales utilizadas para este trabajo. Sin embargo este fenómeno no es constante. Martínez et al. (1997) señalan que la inundación es un fenómeno común pero que su frecuencia es muy impredecible.

Los registros de precipitación y temperatura media mensual promedio de 10 años (1981-1990) se presentan en el cuadro 1.

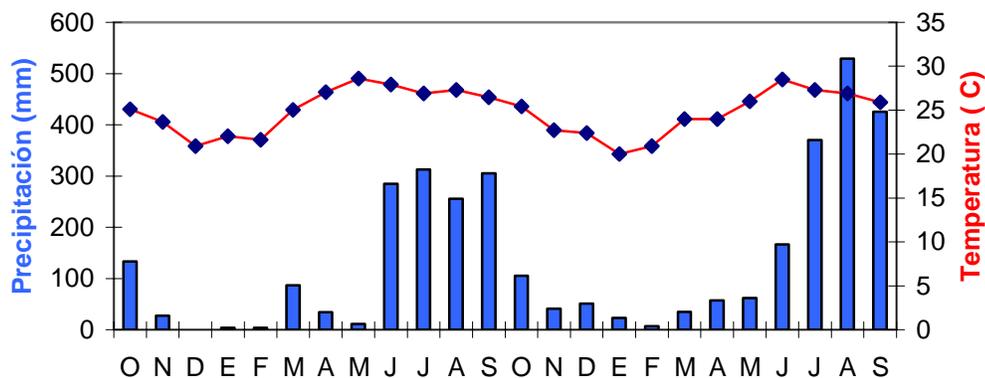


Fig. 1. Indica en la parte superior con línea continua los promedios de temperatura mensual y con barras la precipitación total mensual en el periodo de estudio que comprendió de octubre de 1991 a septiembre de 1992 registrados en la estación climatológica del CICOLMA, en Veracruz.

DATOS DE CLIMA	1990-1			1991-2			Promedio de 1980-90			TOTAL
	NORTES	SECAS	LLUVIAS	NORTES	SECAS	LLUVIAS	NORTES	SECAS	LLUVIAS	Y PROMEDIO
Precipitación total (mm)	35.5	131.6	1264.3	122	153.5	1576	71.04	116.64	1046.69	1234.37
Precipitación mes más seco	0	11	105.5	7	34.5	84	0	0	0	0
Precipitación mes más lluvioso	275	86.6	312.5	51	62	529.5	133.4	126.9	489	489
Temperatura promedio (oC)	21.68	24.13	26.28	21.05	24.13	26	21.5	25.49	26.78	24.59

Cuadro 1. Presenta los promedios de temperatura y la precipitación total agrupados por épocas de nortes (noviembre –febrero), secas (marzo -mayo) y lluvias (junio - octubre). Asimismo se indica la precipitación total promedio de diez años. También se presentan la precipitación en el mes más seco y lluvioso de los años 1990-1992 y los promedios de 10 años (1980-1990) registrados en la estación climatológica en el CICOLMA, en el municipio de Actopan, Veracruz.

Descripción de las dunas costeras

Las dunas han sido definidas como una formación topográfica de origen eólico compuesta por granos depositados por el viento a partir de una fuente natural de arena. Las formas de las dunas pueden ser muy variadas. En La Mancha en Veracruz se presentan dunas con forma de parábola, es decir de media luna, orientadas en dirección aproximada norte-sur. Su tamaño varía de unos cuantos metros a cientos. Los vientos provenientes del norte son responsables de la forma y orientación de las dunas en esta zona (Moreno-Casasola 1982). En las dunas (Fig. 2) se pueden apreciar distintas zonas como son la cima, brazos, hondonadas y las pendientes de barlovento (interna) y sotavento (externa) (Ranwell 1972).

Tipos de suelo

Travieso-Bello (2000) identificó en la zona (Fig. 3) 6 distintos tipos de suelo (gleysoles, leptosoles, arenosoles, vertisoles, cambisoles y phaeozems). Para el complejo de vegetación de dunas costeras (pioneras, herbáceas y arbustivas) indica que el suelo es un arenosol e identificó 4 subtipos: a. cámbico, a. lúvico, a. calcárico poco humificado y a. calcárico ligeramente humificado. También indica que en este tipo de suelo se encuentra vegetación de selva mediana sub-caducifolia y baja caducifolia.

En relación al contenido de minerales los resultados de análisis físico-químicos (humedad del suelo, ph, materia orgánica, nitrógeno, potasio, sodio, fósforo, cloro, carbonatos y cationes de algunos minerales importantes para las plantas) indican que son ambientes que presentan valores bajos de contenido de los nutrimentos necesarios para las plantas. Se ha indicado que suelos provenientes de selva y matorrales, en estos ambientes, muestran los valores más altos de materia orgánica y nitrógeno (Valverde 1992, Salinas 1992) (Cuadros 2 y 3).

Dubroeuq et al. (1992) realizaron también un estudio en cuatro diferentes zonas del CICOLMA y efectuaron análisis físico-químicos del suelo. Los autores concluyen que existe una relación estrecha entre la secuencia de suelos de playa y tierra adentro y la secuencia de las comunidades vegetales considerando el contenido de nutrimentos en cada zona. Esta relación muestra la evolución del suelo y la colonización vegetal resultado de la interacción entre ésta última, la fauna y microfauna.

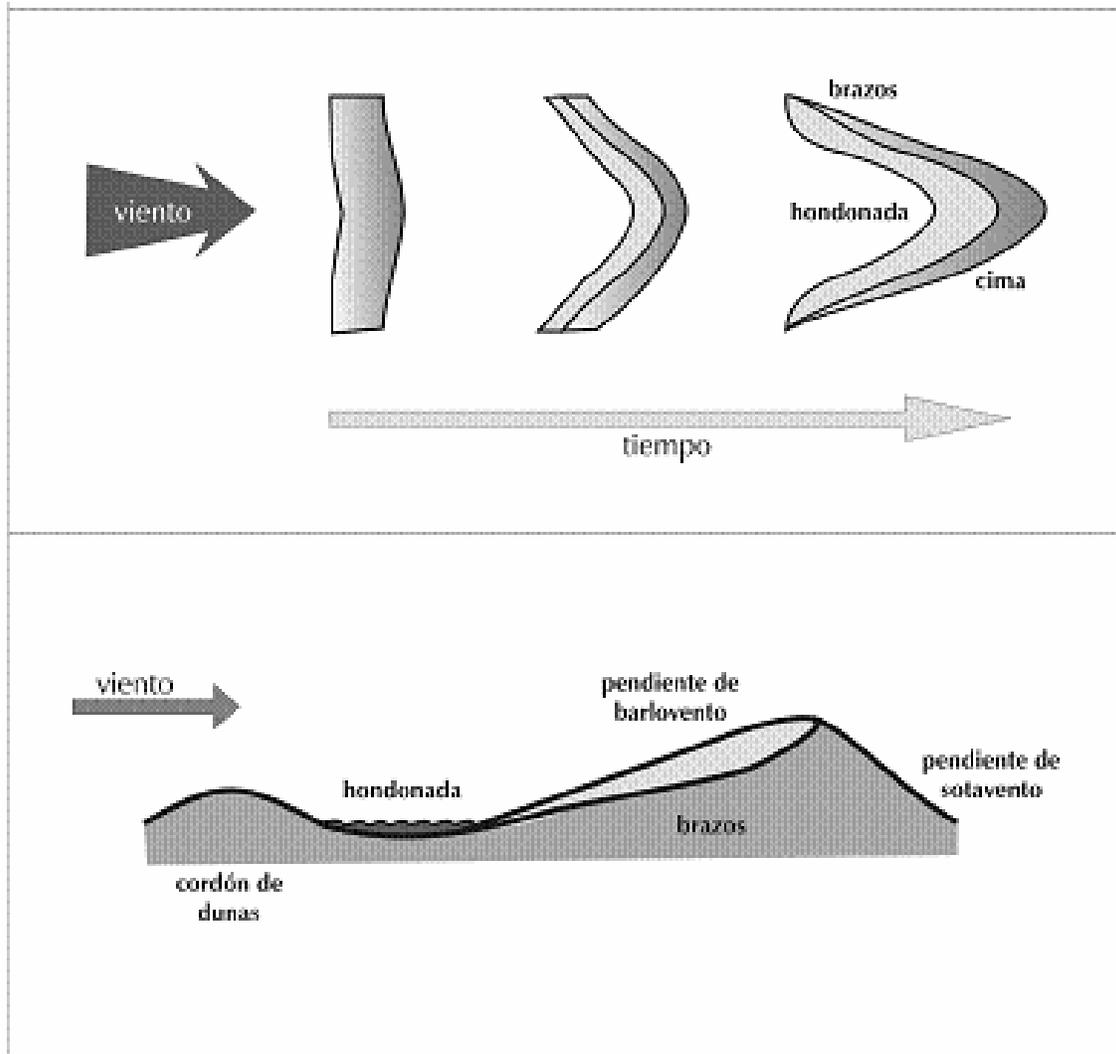
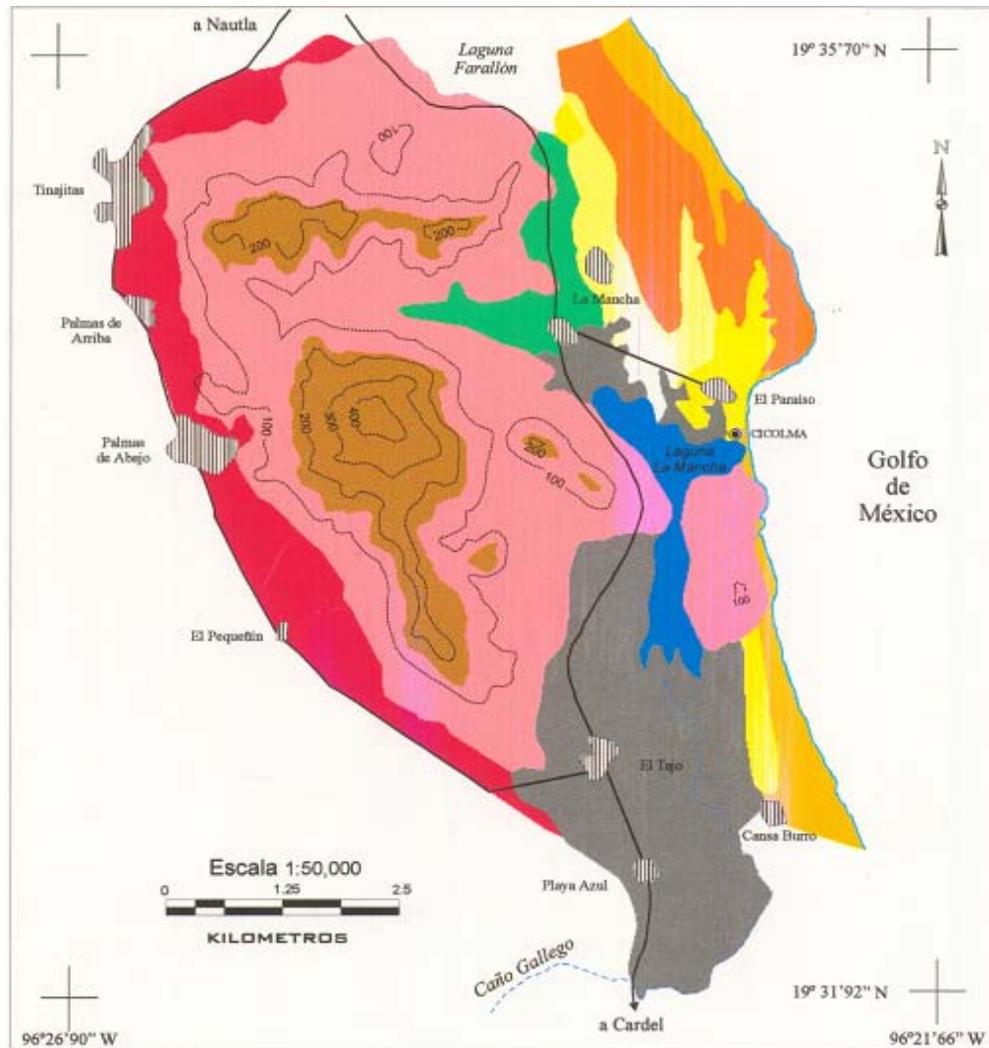


Fig. 2. Formas y formación de las dunas (brazos, cima, hondonadas y pendientes de barlovento y sotavento) por la acción del viento a través del tiempo. (Tomado de Moreno-Casasola, 2004).



Tipo	Subtipo	Símbolo
I.- Gleysol	1.- Gleysol mólico	
II.- Leptosol	2.- Leptosol lítico	
III.- Arenosoles	3.- Arenosol cámbico	
	4.- Arenosol lúvico	
	5.- Arenosol calcárico poco humificado	
	6.- Arenosol calcárico ligeramente humificado	
IV.- Vertisol	7.- Vertisol eútrico	
V.- Cambisol	8.- Cambisol eútrico	
VI.- Phaeozems	9.- Phaeozems háplico	

Otros símbolos	
	Cuerpos de agua
	Poblados
	Corriente perenne
	Curva de nivel acotada en metros
	Carretera

Fig. 3. Mapa de tipos de suelos. Indica que en la zona de estudio el tipo de suelo es un arenosol (Tomado de Travieso-Bello 2000).

PARÁMETROS EDÁFICOS	ZONA DE PIONERAS	ZONAS HUMEDAS	ZONAS SECAS	ZONA DE MATORRALES	ZONA ESTABILIZADA
Humedad del suelo(%)	2.9	7.78	1.18	1.82	1.23
Materia orgánica(%)	0.11	0.79	0.25	0.37	0.68
pH	8.5	8.1	7.2	8.5	7.8
Fósforo (meqx1 ¹)	0.12	traz.	0.06	0.27	0.74
Sodio (meqx1 ¹)	2.42	1.06	0.99	0.96	0.66
Cloro (meqx1 ¹)	1.75	0.92	0.83	1	1.12
Potasio (meqx1 ¹)	0.38	0.34	0.26	0.36	0.22
Carbonatos (meqx1 ¹)	0	0.98	0.59	0.21	0.61
Bicarbonatos(meqx1 ¹)	3.1	3.15	2.47	3.26	1.93
Sulfatos (meqx1 ¹)	3.23	4.6	3.44	3.26	1.98
Calcio (meqx1 ¹)	2.1	4.15	2.53	3.05	2.93
Magnesio (meqx1 ¹)	1.41	1.68	0.93	0.97	0.88
Nitrógeno (meqx1 ¹)	0.038	0.33	0.02	0.033	0.04
Arena de cuarzo (%)	94.1	92.1	92.6	88.6	91.73
Arena fina (%)	5.7	7.6	6.8	10.6	7.8

Cuadro 2. Se presentan los valores promedio para los parámetros edáficos analizados en los distintos ambientes de las dunas (Tomado de Pisanty y Aguirre 1991, en Salinas 1992).

Tratamientos	pH (H ₂ O)		Materia Orgánica (%)	Nitrógeno Total (%)	P asimilable ppm	Carbonatos (%)	Cationes ** (%)	Intercambiables !00mg		
	1	2.5						Ca**	Mg**	K*
SELVA	7.83		3.67	0.158	No detectable	17.13	0.9	0.263	0.037	0.037
MATORRAL	8.05		0.39	0.03	No detectable	19.35	6.16	0.383	0.029	0.018
PASTIZAL	8.69		0.14	0.028	No detectable	20.46	5.74	0.455	0.04	0.015
PLAYA	8.72		0.07	0.028	No detectable	19.05	5.54	0.285	0.012	0.02

Cuadro 3. Se presentan los valores obtenidos de análisis físico-químicos de muestras de suelo de distintos ambientes en las dunas (Tomado de Salinas 1992).

Vegetación en la zona de dunas costeras de la Mancha, Veracruz.

En la zona se encuentran diferentes tipos de vegetación entre los que están las agrupaciones florísticas de las dunas costeras (Travieso-Bello, 2000). El mosaico vegetacional está relacionado con la heterogeneidad ambiental, misma que está determinada por la topografía y dinámica del sustrato. De acuerdo al grado de estabilización del sustrato y considerando la complejidad y diversidad de la vegetación existente Moreno-Casasola (1982) clasificó el complejo en: zona de pioneras, zona móvil, zona semimóvil y zona estabilizada.

La zona de interés para este trabajo fue la estabilizada donde se encuentran los matorrales. Estas agrupaciones vegetales son diversas en cuanto a su composición y estructura, Moreno-Casasola et al. (1982) determinaron ocho agrupaciones florísticas. En dichas agrupaciones las especies dominantes son 1) *Randia laetevirens*, 2) *Diphysa robinoides*, 3) *D. robinoides*, *Amphilophium paniculatum* y *Serjania racemosa*, 4) *Acacia macracantha*, *R. laetevirens*, *Lantana camara* y *Serjania racemosa*, 5) *Acacia farnesiana*, 6) *R. laetevirens*, *Opuntia stricta* var. *dillenii*, *Pectis saturejoides*, *Bidens squarrosa*, 7) *Panicum maximum*, *Porophyllum punctatum* y 8) *Lantana camara*.

Otras especies que se encuentran en estos matorrales son: *Metastelma pringlei*, *Psidium guajava*, *Waltheria indica*, *Jaquinia pungens*, *Coccoloba barbadensis*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Bursera simaruba*, *Nectandra loeseneri*, *Celtis reticulata* y *Acrocomia mexicana* (Moreno Casasola et al. 1982).

LITERATURA CITADA

- Dubroeuq, D., D. Geissert, P. Moreno y G. Millot. 1992. Soil evolution and plant communities in coastal dunes near Veracruz, Mexico. Cah. Orstom. Ser. Pédol. Vol. XXVII . (2): 237-250.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). México, D.F. 76p.
- Martínez, M.L., P. Moreno-Casasola y S. Castillo. 1993. Biodiversidad costera: payas y dunas. In: Salazar-Vallejo, S.I. y N.E. González (Eds.). Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO y CIQRO, México: 160-181.
- Martínez, M. L., P. Moreno-Cassola y G. Vázquez. 1997. Effects of disturbance by sand movement and inundation by water on tropical dune vegetation dynamics- Can. J. Bot. 75: 2005-2014.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. Biotica. 7: 577-602.
- Moreno-Casasola, P. 2004. A case study of conservation and management of a tropical sand dune system: La Mancha-El Llano. En: Martínez, M.L., N.Psuty y R. Luke (Ed.). Coastal Sand Dunes. Ecology and Conservation. Ecological Studies 171. Springer Verlag. New York: 319-334.
- Novelo, A. R. 1978. La vegetación de la Estación Biológica El Morro de la Macha, Veracruz. Biotica 3(1): 9-23.
- Ranwell, D. 1972. Ecology of Salt Marshes And Dunes. Chapman and Hall. London:135-200.
- Salinas, G. 1992. Crecimiento de especies arbóreas de dunas costeras bajo diferentes condiciones de suelo y cobertura. Tesis Licenciatura. UNAM. México.
- Travieso-Bello, C. 2000. Biodiversidad del paisaje costero de La Mancha. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz, México.
- Valverde, T. 1992. Historia de vida de *Schizachirium scoparium* var. *littoralis* en diferentes microambientes de dunas costeras. Tesis Maestría. UNAM. México.

CAPÍTULO III
SELECCIÓN DE ESPECIES

CAPÍTULO III SELECCIÓN DE ESPECIES

Se seleccionaron seis especies arbóreas o arbustivas que de acuerdo con el estudio de estructura y composición de la vegetación en el Morro de la Mancha, Veracruz, realizado por Moreno-Casasola et al. (1982) y con las condiciones actuales de grado de estabilización de la zona, son especies componentes importantes de los matorrales (zona estabilizada) de las dunas costeras. Las especies son: *Cedrela odorata* L., *Chrysobalanus icaco* L., *Diphysa robinoides* Benth., *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq) Griseb., *Randia laetevirens* Standl. y *Tecoma stans* (L.) Juss. ex. H.B.K.H.B.K.

Estas especies y otras pertenecientes a diferentes zonas de las dunas del CICOLMA han sido objeto de estudio dentro del proyecto global de investigación "Composición, estructura y ecología de ecosistemas costeros: dunas" del Instituto de Ecología A.C. En estos ecosistemas se han estudiado tanto aspectos fisiológicos como ecológicos. Al seleccionarlas para este estudio se pretendió dar continuidad al conocimiento de las especies mismas y de los matorrales en el proceso de sucesión, el cual pasa por la formación de acahuales como etapa previa al establecimiento de una selva baja caducifolia (Moreno-Casasola 2004 a y b).

***Cedrela odorata* L. (Meliaceae).**

Cedro (nombre aplicado en toda su área de distribución), chujté (tzetal, zona lacandona, Chis.); icté (huasteco); tiocuáhuatl (náhuatl).

De acuerdo con Pennington y Sarukhán (1998) es un árbol de hasta 35 m y 1.7 m de d.a.p., con el tronco derecho formando a veces pequeños contrafuertes, poco prominentes, ramas ascendentes y gruesas, copa redondeada y densa. Hojas dispuestas en espiral, paripinnadas o imparipinnadas, de 15 - 50 cm incluyendo el pecíolo, compuestas de 10 a 22 folíolos opuestos o alternos. Es una especie monoica, tiene flores masculinas y femeninas en la misma inflorescencia dispuestas en panículas terminales de 15 a 30 cm de largo; las flores están suavemente perfumadas, son actinomorfas, las masculinas con el cáliz verdoso de 2 a 3 mm de largo con 5 pétalos; las femeninas parecidas a las masculinas, pero con anteras abortivas, sin polen y el ovario hinchado. Presenta infrutescencias hasta de 30 cm péndulas. Cápsulas de 2.5 a 5 cm de largo, pardo verdosas a morenas con numerosos grupos de lenticelas. Contienen alrededor de 30 semillas.

Niembro (2000) describe a las semillas de esta especie como oblongas a obovadas, lateralmente comprimidas, de unos 6 a 7 mm de largo por 3.5 a 4 mm de ancho, por 0.6 a 0.7 mm de grueso; provistas de un ala lateral cartácea ovada de 20 a 30 mm de largo por 5 a 6 mm de ancho incluyendo a la semilla. La cubierta seminal es de color castaño rojizo, con brillo apagado, lisa cartácea.

Después de la caoba, es la especie maderable más importante en la industria forestal de México. Su madera de características excelentes es ampliamente usada. Se ha encontrado que algunos de sus compuestos tienen actividad contra la malaria (Omar et al. 2003). Se distribuye en la vertiente del Golfo desde el sur de Tamaulipas, sureste de San Luis Potosí hasta Yucatán y en la del Pacífico, desde Sinaloa hasta Guerrero.

Es abundante en la vegetación secundaria de diversas selvas. Se desarrolla igualmente en suelos de origen volcánico o calizo, siempre que tengan buen drenaje. Alcanza sus tamaños máximos en lugares con precipitaciones de 2500 mm. Es frecuente en potreros y zonas de cultivo como árbol de sombra.

Ejemplares consultados en Herbario del Instituto de Ecología A.C. (XAL) en Xalapa.
Referencias: 04-12-1980 77988, W-122, 07-09-1981 78286.

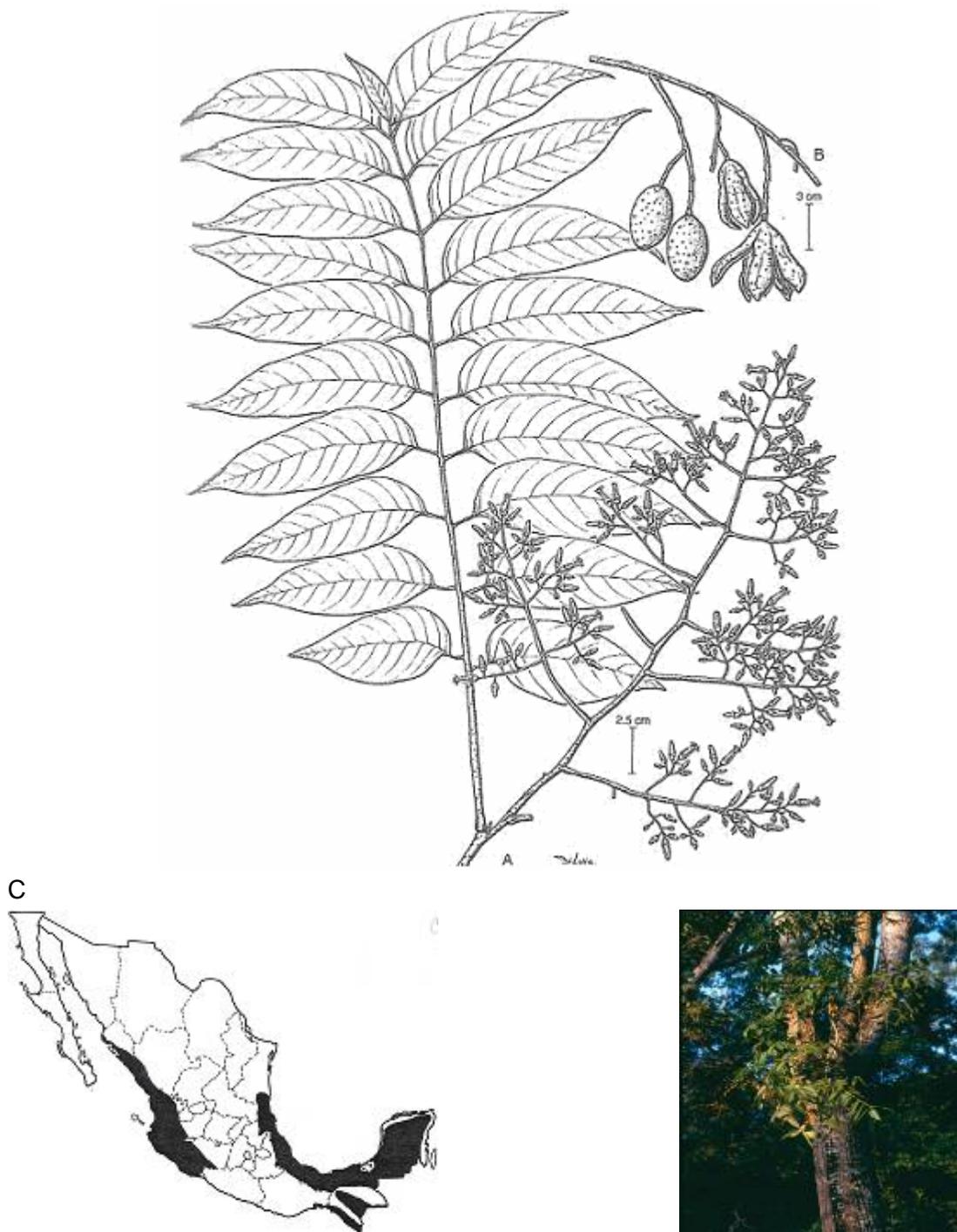


Fig. 1. *Cedrela odorata*. A, rama con inflorescencia; B, cápsulas; C, distribución en la República Mexicana (Tomado de Pennington y Sarukhán 1998).

***Chrysobalanus icaco* L. (Rosaceae)**

Icaco; hicaco; jicaco.

De acuerdo con Standley y Steyermark (1946) y Cabrera et al. (1982) es un arbusto bajo de 1-1.5 m de alto, algunas veces un árbol de hasta 9 m, con un tronco de 30 cm de diámetro. Su corteza es delgada, lisa, con abundantes lenticelas blancas, moreno grisácea, su madera es dura. Las hojas son persistentes, de forma elíptica u orbicular, miden de 5-7 cm de longitud y son sésiles y coriáceas. Las flores son cimosas, pedunculadas blanquecinas, más cortas que las hojas, el cáliz densamente seríceo, los lóbulos tri-angular-ovados, agudo de 2.5 mm de largo, pétalos blancos, cuneado-ovados, dos veces tan largos como los sépalos. Sus frutos son drupas, globosos o muy cercanos a globosos, miden de 2-4 cm de diámetro, de color blanco cremoso, rosa a morado o azul negro, la pulpa es blanca, dulce y jugosa).

Las semillas fueron usadas por los caribes para encender sus lámparas; éstas contienen una gran cantidad de aceite y son comestibles al igual que el fruto. Con éste se hace un dulce. Medicinalmente se utilizan la corteza, las hojas y la raíz como remedio para tratar la disentería. De las hojas y frutos se extrae una tinta o tintura de color negro. Actualmente se analizan algunos ácidos que se extraen de las hojas para tratamiento contra la leucemia (Fernández et al. 2003) y contra diferentes patologías (Ferreira-Machado et al. 2004).

Esta especie se distribuye en México, de Guerrero a Chiapas por la vertiente del océano Pacífico y de Tamaulipas a la Península de Yucatán por la vertiente del Golfo. También se encuentra en Honduras, Panamá, Guatemala, Florida y en el noreste de Sudamérica. Se encuentra en ciénegas costeras o en matorrales a lo largo de las playas, al nivel del mar. A menudo es plantado tierra adentro en fincas a lo largo de cercas. En Quintana Roo es particularmente abundante hacia el centro y el norte del estado en donde comúnmente se encuentra en asociaciones vegetales de dunas costeras y en las zonas periódica o permanentemente inundadas como manglares, tasistales y chechenales (Standley y Steyermark 1946, Cabrera, Souza y Téllez 1982).

Ejemplares consultados en el Herbario del Instituto de Ecología A.C. (XAL) en Xalapa.
Referencias: 07-05-1988 2059, 20-08-1981 78219.

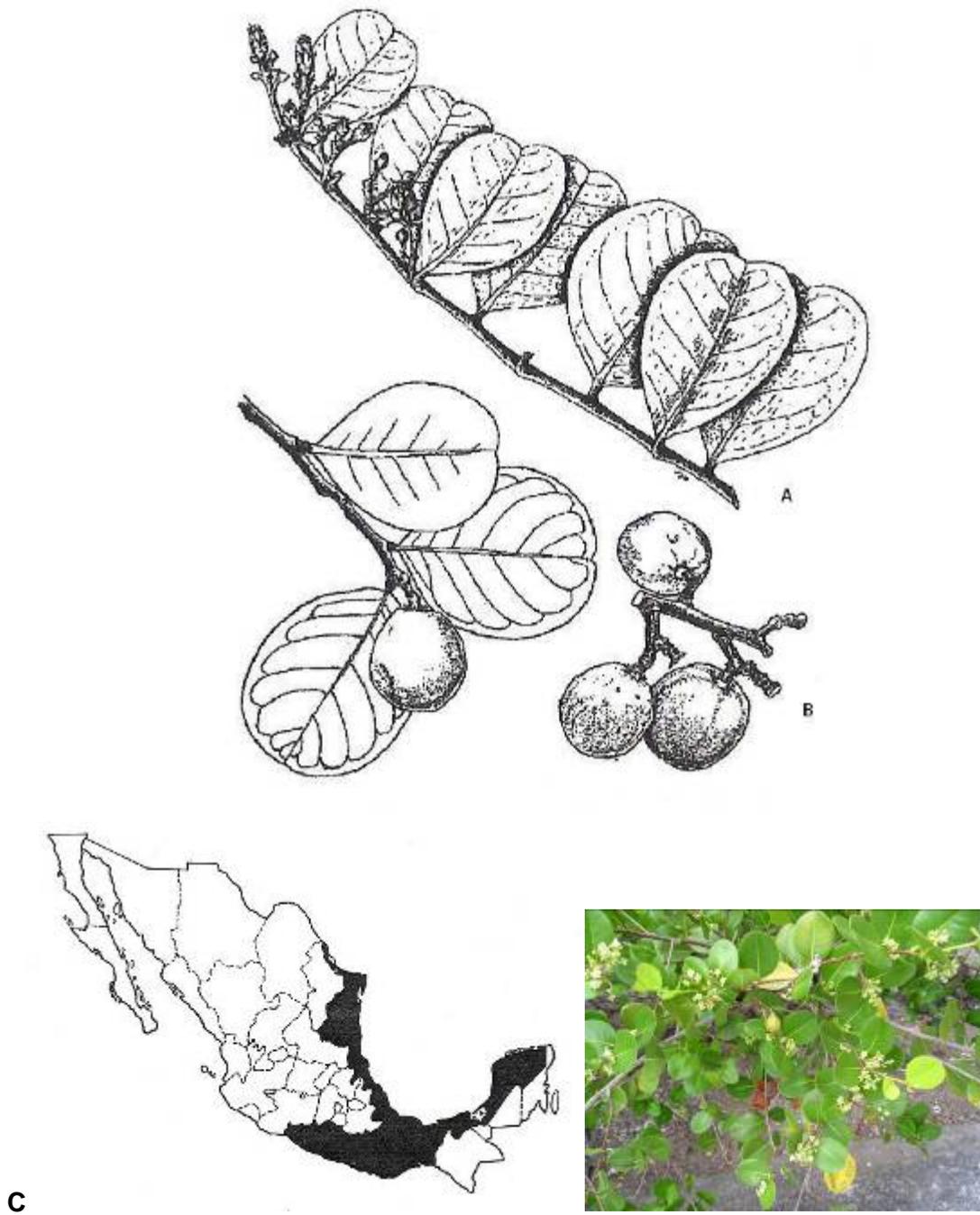


Fig. 2. *Chysobalanus icaco*. A, rama con hojas; B, frutos; C, distribución en la República Mexicana (Tomado de Stanley y Steyermark, 1946).

***Diphysa robinoides* Benth. (Leguminosae)**

Cuachepil, palo amarillo o quebracho.

De acuerdo a Standley y Steyermark (1946) y Cabrera et al.(1982), es un arbusto o árbol pequeño, de entre 5-9 m, algunas veces de 7.5 m de alto o de hasta 23 m con un tronco delgado. Las ramas glabras. La madera es dura y durable. Produce un tinte amarillo. Sus hojas son compuestas, con folíolos mayormente de 11-21, de forma oval a oblonga, de 1.5 a 3.5 cm de largo redondeados o retuso, glabro. Tiene numerosas flores dispuestas en racimos (4-7 cm de largo) y miden 1.5 cm de largo, glabras, los pedicelos de 4-6 mm de largo o en el fruto de 1.5-2 cm. El cáliz es glabro de 8-9 mm de largo, la corola de 18-20 mm de largo. Los frutos son vainas que miden 6-11 cm de largo y 2 cm de ancho, glabro, muy inflado, reticulado-nervado, sobre un estipe de 5-8 mm de largo. Las semillas son café claro de 6 mm de largo por 3 mm de ancho.

La madera de esta especie ha sido utilizada para hacer pipas para tabaco. La planta se ha utilizado también como medicina doméstica. Estudios recientes indican que las hojas y la corteza tienen actividad antimicótica contra infecciones de la piel (Cáceres et. al 1993) y que una tintura preparada con las hojas muestra actividad contra la gonorrea (Cáceres et al. 1995).

El amarillo se distribuye en México en el sureste de Veracruz a Yucatán y en Chiapas y Oaxaca. Se encuentra en Guatemala y de Salvador a Panamá.

Esta especie es común en selvas húmedas o secas, a menudo en laderas con matorrales abiertos o en lugares rocosos, entre los 600 y 2500 m y a nivel del mar en dunas costeras.

Ejemplares consultados en el Herbario del Instituto de Ecología en Xalapa. (XAL). Referencias: 22-07-1989 2128, 07-05-1988 2028, 07-05-1988 2057, 02-07-1977 369, 08-10-1975 89794, 10-07-1977 49091.



Fig. 3. *Diphyssa robinoides*. A, rama con flores; B, pétalos, C, cáliz; D, androceo; E, ovario y estilo (de McVaugh & Koelz); F, rama con frutos (McVaugh); G, distribución en la República Mexicana (Tomado de McVaugh, en Gentry 1982).

***Enterolobium cyclocarpum* (Jacq) Griseb. (Mimosaceae).**

Guanacaste; guanacastle; nacaste; parota; orejón, pich, piche, etc.

De acuerdo con Pennington y Sarukhán (1998) es un árbol de hasta 30 m de alto y hasta 3 m de d.a.p., tronco derecho, a veces con pequeños contrafuertes en la base, ramas ascendentes y copa hemisférica, a veces más ancha que alta. Sus hojas están dispuestas en espiral, son bipinnadas de 15 a 10 cm largo incluyendo el pecíolo con 5 a 10 pares de folíolos primarios opuestos, cada folíolo compuesto por 15 a 35 pares de folíolos secundarios de 10 x 3 a 16 x 4 mm linear/ lanceolados. Es una especie caducifolia. Las flores se presentan en cabezuelas axilares de 1.5 - 2 cm de diámetro, sobre pedúnculos; son actinomorfas y tienen una corola verde clara de 5- 6 mm de largo. Los frutos son vainas de 7 a 12 cm de diámetro, aplanadas y enroscadas, leñosas moreno oscuras, brillantes con numerosas semillas. Niembro (2000) describe a las semillas como ovoides lateralmente comprimidas de unos 15 a 25 mm de largo, por 8 a 15 mm de ancho, por unos 5 a 8 mm de grosor. La cubierta seminal de color castaño rojizo con un centro de color castaño oscuro, con brillo apagado, lisa, cartácea u ósea.

Esta especie se utiliza como árbol de sombra en zonas ganaderas o agrícolas. También se usa para construcciones rurales y de utensilios. Industrialmente se utiliza para la fabricación de duelas y lambrines y se obtiene madera aserrada aunque no es muy resistente. La pulpa de las vainas se utiliza en Salvador como un sustituto del jabón, especialmente para lavar telas. La goma que se produce en su tronco se emplea como un remedio en las afecciones del pecho.

Se encuentra desde el sur de Tamaulipas hasta Yucatán y en la vertiente del Pacífico desde Sinaloa hasta Chiapas, Oeste y sureste de México, de Honduras a Salvador y Panamá, Jamaica y Cuba y el noreste de Sudamérica. Es común en las llanuras del Pacífico, en bosques o en pastizales, en los lados secos de las laderas o a lo largo de las corrientes principalmente a 300 m o menos de altitud. Las plántulas son un poco intolerantes a la sombra y parecen desarrollarse mejor en los claros. Existe dificultad para relacionar esta especie con algún tipo de vegetación primaria. Se encuentra en zonas de vegetación perturbada en selvas altas perennifolias y medianas subperennifolias y aparentemente en asociaciones primarias de selvas medianas subcaducifolias y caducifolias.

Ejemplares consultados en el Herbario del Instituto de Ecología A. C. (XAL) en Xalapa.
Referencias: 17-03-1985 89399, 19-05-1983 80840.

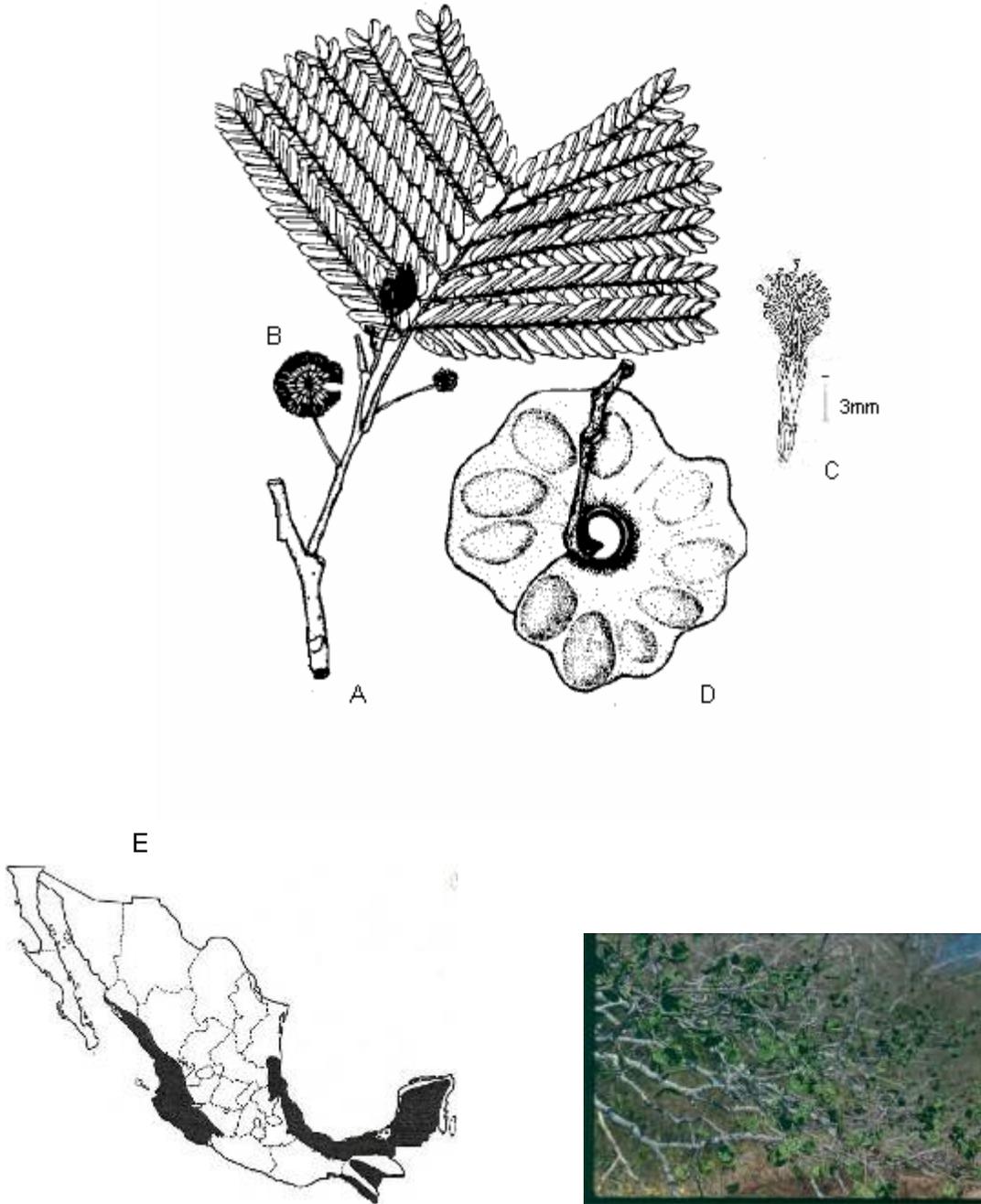


Fig.4. *Enterolobium cyclocarpum*. A, rama con hoja; B, inflorescencias; C, flor; D, vaina; E, distribución en la República Mexicana (Tomado de Francis 1988 y Pennington y Sarukhán 1998).

***Randia laetevirens* Standl. (Rubiaceae).**

Capulín corona; crucero blanco; crucero, crucetillo.

De acuerdo a Standley y Steyermark (1946) es un arbusto que mide de 1-3 m de altura, cuyas ramas presentan en el ápice 2 espinas robustas ascendentes. Sus hojas son atestadas en muy cortas espuelas laterales, pecioladas o subsésiles, generalmente ovado-oblongas, de 1-6 cm de longitud; 0.5-2 cm de ancho, agudas a atenuadas en la base, agudas o redondeadas en el ápice, glabras. Las flores son perfectas, terminales, sésiles, usualmente agrupadas, cáliz 5-partido lobulado, triangular subulado, la mitad tan larga como el tubo; corola glabra afuera, el tubo 4-6.5 mm de longitud, la garganta desnuda, los lóbulos redondo ovados, 2.5- 4.5 mm de longitud, abruptamente cortos a acuminados. Los frutos son globosos, de 8-14 mm en diámetro, liso o ligeramente rugoso, glabro, el pericarpio, grueso y duro. Semillas con 5-7 o 6-7 mm de longitud.

En San Luis Potosí, el cocimiento de la madera se usa para afecciones del pecho.

En México se distribuye en los estados de Sinaloa y Tepic, Tamaulipas, Nuevo León, Veracruz y San Luis Potosí. Se encuentra en matorrales de dunas costeras. (Tomada de Standley y Steyermark 1946).

Ejemplares consultados en el Herbario del Instituto de Ecología A.C. (XAL) en Xalapa. Referencias: 09-07-1982 3226, 07-05-1988 2010, 03-12-1985 86090, 10-10-1980 70452, 03-07-1985 84382.

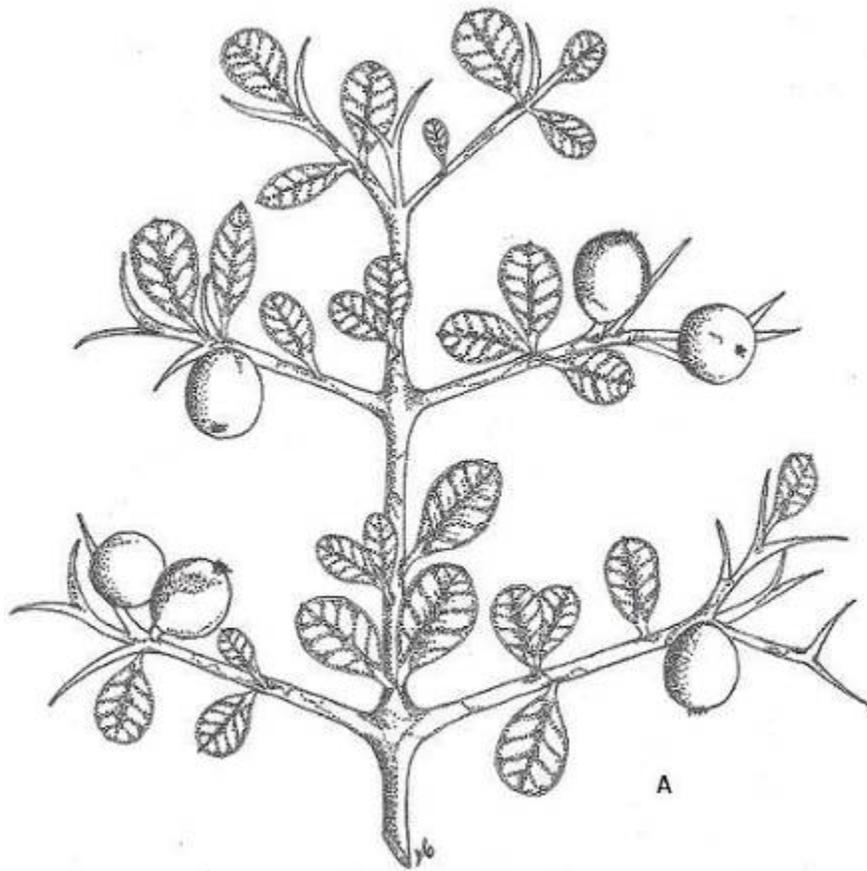


Fig. 5. *Randia laetevirens*. A, rama con frutos; B, distribución en la República Mexicana (Tomado de Stanley y Steyermark, 1946).

***Tecoma stans* (L.) Juss. ex. H.B.K. (Bignoniaceae).**

Tronadora, trompeta.

De acuerdo con Gentry (1982) es un árbol o arbusto pequeño de hasta 10m de alto, 25 cm de diámetro (d.a.p.); corteza dura y acostillada. Las hojas son imparipinnadamente compuestas, 3-9 folioladas, el primer par de hojas en una rama joven con frecuencia simples o 1-folioladas, los folíolos opuestos, serrados. El folíolo terminal 4-20 mm de largo, atenuado. Tiene una inflorescencia un racimo terminal o subterminal de hasta 20 flores, el cáliz es alargado cupular, 5-dentado y la corola es amarilla con 7 líneas rojizas en la garganta, tubular campanulada. La flor tiene estambres didínamos, insertos 8-9 mm desde la base del tubo, los filamentos 1.5-2.4 cm de largo, las tecas divaricadas, 3.5 mm de largo Su fruto es una cápsula linear, ahusada hacia los extremos, de 7-21 cm de largo, 5-7 mm de ancho, la superficie lenticelada, más o menos glabra.

Niembro (2000) describe a las semillas de esta especie como obladas o ampliamente obovadas, dorsiventralmente comprimidas, de unos 5.3-5.6 mm de largo, por 3.5- 3.7 mm de ancho, por 1 mm de grosor, provistas de una ala transversalmente oblonga, blanquecina, hialino-membranácea de 14-18 mm de largo por 5-6 incluyendo a la semilla. La cubierta seminal es de color castaño amarillento, opaca o con brillo apagado, lisa, coriácea.

Se utiliza como un árbol o arbusto ornamental. Las raíces se reportan como un poderoso diurético, también atribuyen a la planta propiedades antisifilíticas y vermífugas. En algunas partes de México se cree que con la planta se alivia y hasta cura la diabetes y se ha demostrado que algunos componentes de esta planta si tienen propiedades medicinales (Luca et al. 2003); en Veracruz se usa la cocción de las flores para dolores estomacales.

Se distribuye desde el sur los de los Estados Unidos, en todo México, hasta el norte de Venezuela y a lo largo de los Andes hasta el Norte de Argentina; frecuentemente cultivada en todo el trópico y subtrópico. Esta especie se encuentra en varios tipos de vegetación especialmente vegetación secundaria.

Ejemplares consultados en el Herbario del Instituto de Ecología A.C. (XAL) en Xalapa.
Referencias. 89133, 01-08-1979, 03-09-1981 1994, 78307, 08-10-1987 56450.

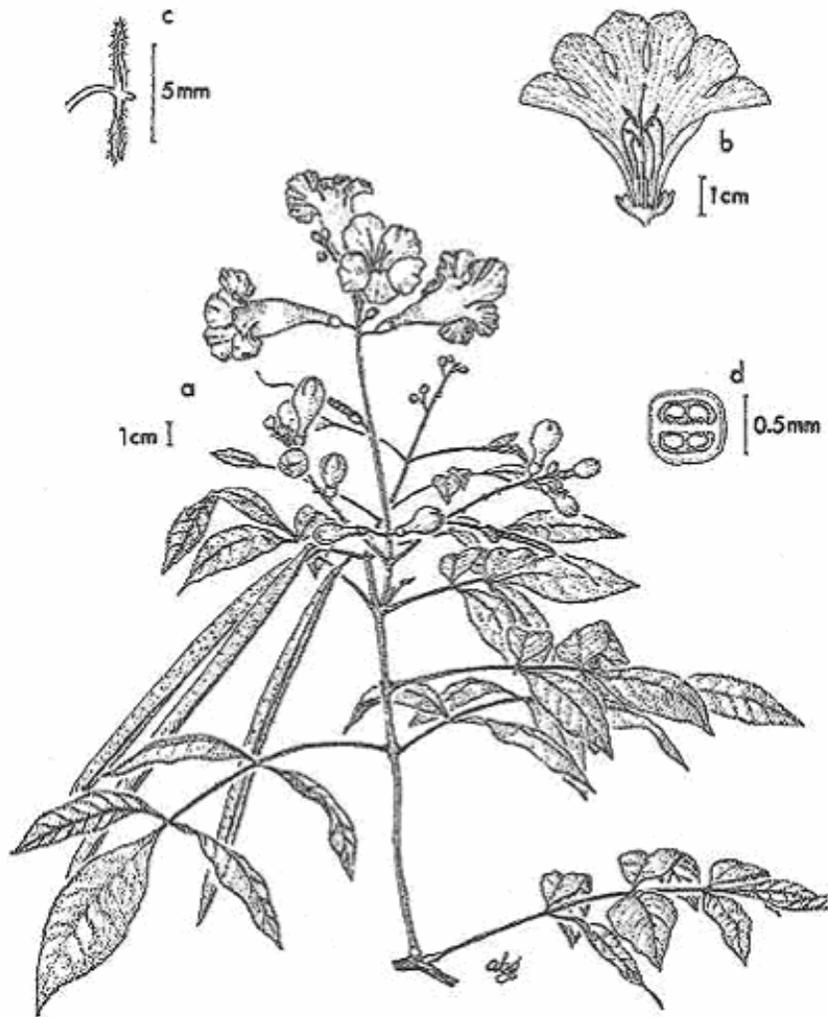


Fig. 6. *Tecoma stans*. A, rama con inflorescencias; B, flor abierta; C, anteras; D, corte del ovario (tomado de Gentry 1982). Nota: Se omite mapa porque la literatura indica que se distribuye en toda la República Mexicana.

LITERATURA CITADA

Cabrera, C.E., M. Souza y O. Téllez. 1982. Imágenes de la Flora Quintanarroense. CIQRO. México. pp. 15, 17, 19-20, 27-9, 81, 87, 100.

Cáceres, A., B. López, X. Juárez, J. Del Aguila y S. García. 1993. Plants used in Guatemala for the treatment of dermatophytic infections. 2. Evaluation of antifungal activity of seven American plants. *Journal of Ethnopharmacology* 40(3): 207-213.

Cáceres, A., H. Menéndez, E. Menez, E. Cohobon, B.E. Samayoa, E. Jáuregui, E. Peralta y G. Carrillo. 1995. Antigonorrhoeal activity of plants used in Guatemala for the treatment of sexually transmitted diseases. *J. Ethnopharmacol.* 48(2): 85-88.

Fernández, J., R.O. Castilho, M. da Costa R., K. Wagner-Souza y M. A. Coelho. 2003. Pentacyclic triterpenes from *Chrysobalanaceae* species: cytotoxicity on multidrug resistant and sensitive leukemia cell lines. *Cancer Letters*; 190 (2):165-170.

Ferreira-Machado S.C., M. P. Rodríguez, A.P.M. Nunes, F.J.S. Dantas, J.C.P. De Mattos, C.R. Silva, E.G. Moura y R.J.A.C. Bezerra. 2004. Genotoxic potentiality of aqueous extract prepared from *Chrysobalanus icaco* L. leaves. *Toxicology Letters* 151 (3): 481-488.

Francis, J. K. 1988. *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq) Griseb. Guanacaste earpod-tree. SO-ITF-SM-15, New Orleans, L.A. U.S. Department of agriculture, Forest Service. Southern Forest Experiment Station. 4p.

Gentry, A.H. 1982. Flora de Veracruz. Bignoniaceae. INIREB. Xalapa México. pp 196-200.

Luca C., L. Raimondi, R. Pirisino, T. Brunetti, P. Pessotto, F. Giannessi, A. P. Lins, D. Barlocco y I. Antolini. 2003. Isolation and pharmacological activities of the *Tecoma stans*. *Farmaco* 58 Artículo 9, p781.

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

Moreno-Casasola, P. 2004a. Playas y dunas del Golfo de México. Una visión de su situación actual. En: *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. M. Caso, I. Pisanty y E. Ezcurra (comp.). SEMARNAT (INE)-INECOL-Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies. México D.F.: 491-520.

Moreno-Casasola, P. 2004b. A case study of conservation and management of a tropical sand dune system: La Mancha-El Llano. En: Martínez, M.L., N. Psuty y R. Luke. (Eds). Coastal Sand Dunes. Ecology and Conservation. Ecological Studies 171. Springer Verlag. New York: 319-334.

Niembro, A.R. 2000. Estructura y morfología de diásporas de árboles y arbustos nativos e introducidos comunes en la República Mexicana. Tesis Maestría. Chapingo. Edo de México. pp: 94, 207 y 225.

Omar S., J. Zhang, S. Mckinnon, D. Leaman, T. Durst, B.J.R.Philogene, J.T. Arnason, P.E.Sanchez-Vindas, L. Poveda, P.A.Tamez y J.M.Pezzuto. 2003. Traditionally-used antimalarials from the Meliaceae. Current Topics in Medicinal Chemistry 3 (2): 133-140.

Pennigton, T.D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles Tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. UNAM. Fondo de Cultura Económica. México. pp 210-11, 294-5.

Standley, P. y J.A. Steyermark. 1946. Flora de Guatemala. Fieldiana Botany 24 Parte 4 pp. 442. Parte 5 pp. 32-3, 448, 246-7. Parte 10 pp.227-8.

CAPÍTULO IV
FENOLOGÍA

CAPÍTULO IV FENOLOGÍA ANTECEDENTES

En la zona costera del Golfo de México se han realizado estudios sobre los patrones fenológicos generales de distintas especies localizadas en diferentes comunidades vegetales. Castillo y Carabias (1982) analizaron la fenología de 64 especies en un estudio que incluyó especies localizadas en diferentes zonas de las dunas costeras en el CICOLMA, en Veracruz. En este estudio las autoras observaron tres patrones de comportamiento de la foliación: a) especies que no pierden sus hojas en ningún momento, b) especies que pierden totalmente sus hojas (simultáneamente o a lo largo del año) y c) especies que pierden parcialmente sus hojas (simultáneamente o a lo largo del año). Registraron tres patrones de comportamiento en la floración; a) especies que florecen continuamente a lo largo del año (de forma regular o irregular), b) especies que florecen estacionalmente (con un periodo amplio de 7 a 10 meses, de lluvias a secas, de secas a lluvias, con un período corto, durante las lluvias o durante las secas) y c) especies que florecen en dos periodos (secas y lluvias). También observaron tres patrones de comportamiento de la fructificación: a) especies de fructificación continua, b) especies de fructificación irregular y c) especies que fructifican estacionalmente (durante una temporada amplia o durante una temporada corta en secas, lluvias, postlluvias y postlluvias a secas).

Encontraron que la época de mayor producción de hojas corresponde a la época de lluvias. Registraron también, que la máxima producción de flores ocurre en los meses de mayor precipitación y que el período de mayor producción de frutos ocurre durante la misma época. Las autoras encontraron que en estos sistemas existe una amplia diversidad de síndromes de dispersión sin que alguno destaque sobre los demás. No obstante las autoras consideran que el viento resulta ser el agente de dispersión dominante ya que las diásporas pogonócoras, pterócoras y esclerócoras son dispersadas a través de este medio.

Altamirano y Guevara (1982) reportaron un número pequeño de especies y semillas almacenadas en suelos de dunas costeras de diferentes hábitats. Sin embargo también mencionan que su muestreo se distribuyó en un área reducida para cada sitio y en dunas móviles.

En los matorrales del sistema de dunas costeras del CICOLMA se han realizado algunos estudios con los que se han mostrado algunos aspectos sobre la fenología de las especies pertenecientes a estas comunidades. Entre estos estudios se encuentra el de Acosta (1993) que analizó la lluvia de semillas en matorrales de distinta composición y estructura de las

dunas costeras. Por otro lado Pérez (1993) analizó el banco de semillas en distintos ambientes de las dunas entre los que están los matorrales, reportando que en este sistema es estacional, que se presenta durante una temporada breve y que existe dominancia de especies al menos para algunos ambientes.

Distintos estudios (Rathke 1988) se caracterizan por enfocarse con detalle a una sola etapa de la fenología de una o varias especies. En muy pocas especies se han realizado trabajos en los que se registren los distintos eventos fenológicos del ciclo de vida de las especies con el fin de tener una visión más clara de su comportamiento. Existen muy pocos estudios en los que se hayan estudiado distintos aspectos de una especie en las dunas costeras.

Sin embargo hacen falta estudios que den información sobre los distintos aspectos fenológicos, la germinación y el establecimiento de especies que forman comunidades de etapas sucesionales más avanzadas, como las que constituyen los matorrales de las dunas costeras.

MÉTODOS

Selección de matorrales

Para realizar la toma de datos de los eventos fenológicos así como para efectuar los experimentos de germinación (Capítulo V) y para tomar los datos de supervivencia y crecimiento de plántulas (Capítulo VI) se seleccionaron 10 matorrales en los que encontré individuos adultos de las especies en estudio (Fig. 1).

Se subdividió a los matorrales en dos tipos (abierto y cerrado) de acuerdo a la cobertura del dosel durante la época de lluvias.

Matorral abierto: Manchones pobres en especies y con estructura simple.

Matorral cerrado: Manchones ricos en especies y con estructura compleja.

Se realizó una descripción cualitativa de cada matorral registrando algunos aspectos que se consideraron importantes como son: a) Cobertura total (Westhoff y van der Maarel 1978, Moreno-Casasola et. al 1982), b) Superficie del matorral y/o de la zona estudiada, c) Topografía, d) Número de especies arbóreas y o arbustivas abundantes y e) Estratos (arbóreo y arbustivo).

El período de estudio comprendió de octubre de 1990 a septiembre de 1992. Durante este lapso y para relacionarlos con el tiempo en que se presenta la floración, la fructificación, la

dispersión, la germinación, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas, utilicé los datos de precipitación y temperatura mensual registrados en la estación meteorológica del CICOLMA.

Eventos fenológicos

Se registraron los datos de los eventos fenológicos en un total de 26 individuos adultos localizados en los matorrales en estudio (Cuadro 1). El número mínimo en el que se registraron los distintos eventos para cada especie fue de 3 adultos. Se estableció como número mínimo el de tres, debido a que fue el número máximo de individuos adultos que se encontró en los matorrales de la especie *Chrysobalanus icaco* (Matorral 5 y 6).

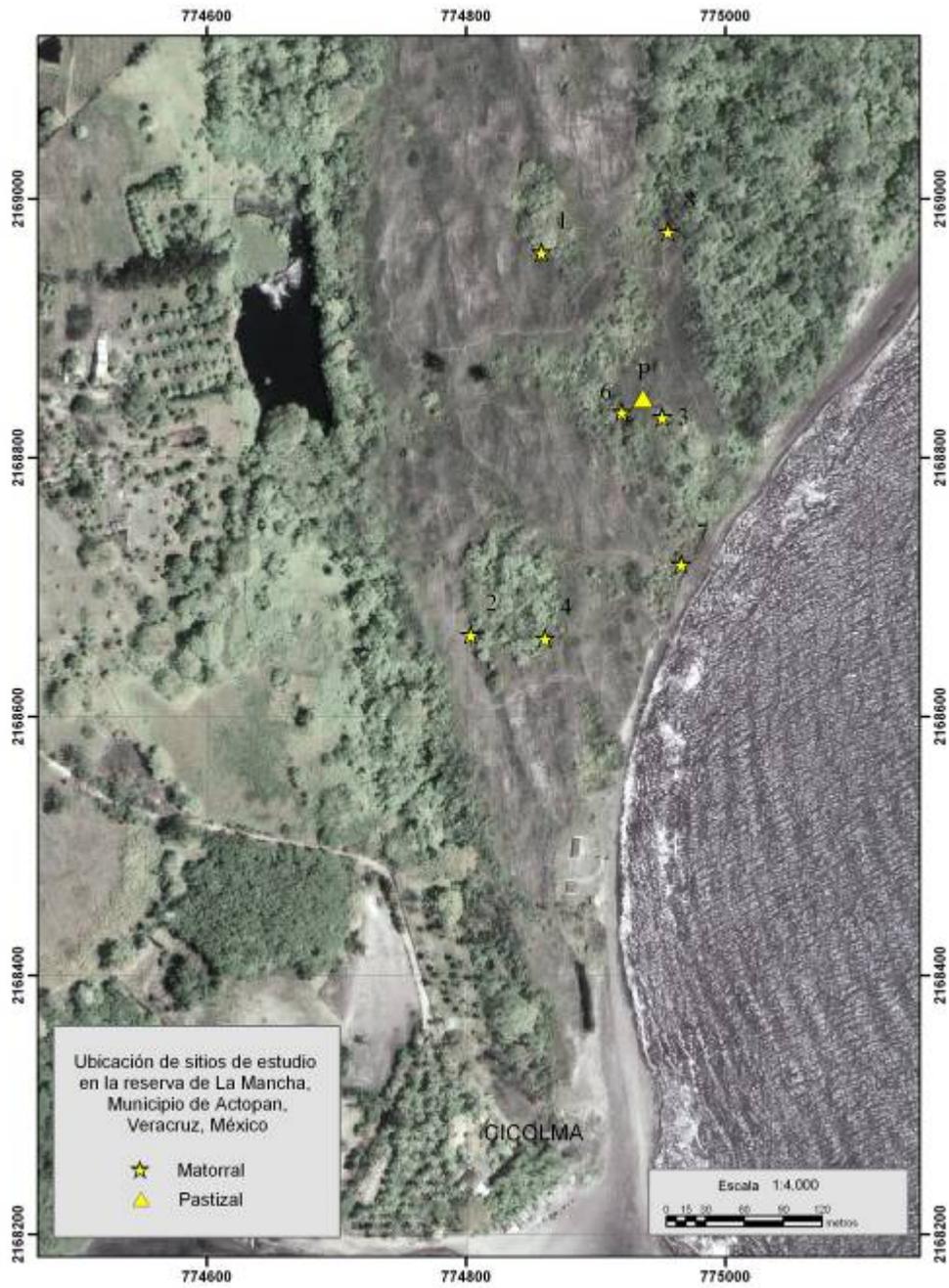


Figura 1. Indica la ubicación de los sitios de estudio. Los números corresponden al número de matorral y la p al pastizal (ver cuadro 2) en la reserva de La Mancha Actopan, Veracruz. Nota: El matorral 5 desapareció para el momento de escribir este trabajo.

De *Cedrela odorata* y *Enterolobium cyclocarpum* se tomaron datos de individuos en una zona ubicada en el límite del sistema de dunas (Sitio 10) aún sobre suelo arenoso, muy cercana a la laguneta. En cuanto a *Tecoma stans* también se registraron datos en un individuo localizado en un matorral (sitio 8) y 4 individuos que se encuentran en un matorral a un costado de las instalaciones de la Estación en el borde de las dunas (sitio 9).

En los individuos seleccionados de cada especie se registró mensualmente presencia - ausencia de cada uno de los siguientes eventos fenológicos:

1. Floración. Se registró floración cuando observé presencia de yemas florales, flores en al menos una rama y hasta el momento que ya no se observaron flores.
2. Fructificación. Se registró fructificación cuando se hicieron visibles los frutos en al menos una rama, el tiempo durante su crecimiento, maduración y permanencia.
3. Dispersión. Se registró desde el momento en que se observaron uno o más de los siguientes aspectos: frutos abiertos, frutos en el suelo y por supuesto la liberación de éstos y las semillas.

Se anotó también los medios por los que se dispersan las diásporas (frutos y/o semillas) en este ambiente. Identifiqué el síndrome de dispersión según la clasificación de Danserau y Lems (1957).

Además se registraron datos, en los matorrales en que se localizan los individuos elegidos, sobre:

4. Semillas en el suelo. A través de la observación directa de semillas en el suelo y se determinó su presencia considerando la época de dispersión y de germinación ya que según Pérez (1993) en este sistema el banco de semillas es estacional.
5. Germinación. Por medio de observación directa de la presencia de plántulas en los matorrales.

Espece	Altura	Total de individuos
<i>Cedrela odorata</i>	35 m	4
<i>Chrysobalanus icaco</i>	1 - 5 m	3
<i>Diphysa robinioides</i>	5 - 9 m	5
<i>Enterolobium cyclopcarpum</i>	30 m	4
<i>Randia laetevirens</i>	1 - 3 m	5
<i>Tecoma stans</i>	10 m	5
		26

Cuadro 1. Número de individuos de cada especie en los matorrales en los que se registraron mensualmente los diferentes eventos fenológicos. Los datos de altura fueron tomados de consulta bibliográfica (Pennigton y Sarukán 1998).

RESULTADOS

Los datos de los 10 sitios (matorrales) y del pastizal que fueron seleccionados para este trabajo se presentan resumidos en el cuadro 2. A continuación se describe cada uno:

Sitio 1

Las dimensiones del matorral son aproximadamente 24.5 m de longitud por 12 metros de ancho. Se encuentra en una hondonada que se inundó los dos años que duró el estudio; es el más alejado de la playa. Es un matorral cerrado con tres estratos, compuesto por especies perennifolias y caducifolias que pierden hojas principalmente durante la época de secas. Las especies arbóreas y arbustivas son *Enterolobium cyclocarpum*, *Cedrela odorata*, *Acacia farnesiana*, *Astrocarium mexicana*, *Diphysa robinooides*, *Randia laetevirens*, *Jacquinia pungens* y *Guazuma ulmifolia*. La cobertura del dosel es aproximadamente del 90% durante la época de lluvias.

En este matorral se observaron hormigueros (*Zacryptocerus* sp. Complejo *Umbraculatus*) principalmente durante la época de secas (por lo que me refiero a ellos como temporales). Las hormigas utilizan ramas o troncos secos como nidos. También se observan los orificios de salida de los cangrejos (*Gecarcinus lateralis* Fréminville y *Cardisoma guanhumi*, Latreille) que tienen mayor actividad durante la época de lluvias.

Sitio 2

Las dimensiones del matorral son de aproximadamente 32 m de longitud por 16 m de ancho y se encuentra en una hondonada (que se inundó en 1992) con pendiente suave, a pocos metros de la playa. Es un matorral compuesto por pocas especies caducifolias que pierden sus hojas durante la época de secas.

Las especies arbóreas y arbustivas mejor representadas son: *Enterolobium cyclocarpum*, *Diphysa robinooides*, *Randia laetevirens*.

La cobertura del dosel es de aproximadamente 90% durante la época de lluvias. En este matorral también se observaron hormigueros (*Crematogaster brevispinosa* y *Zacryptocerus* sp. complejo *Umbraculatus*) durante la época de secas.

Sitio 3

Las dimensiones del matorral son aproximadamente 24 m de longitud por 10 m de ancho; se encuentra en una hondonada seca con pendiente ligera. Es un matorral abierto compuesto

principalmente por *Randia laetevirens*; también se encuentran tres palmas de la especie *Astrocarium mexicana* y un individuo de *Guazuma ulmifolia*. La cobertura es de aproximadamente el 60% durante todo el año. Los individuos de *R. laetevirens* pierden parte de sus hojas durante la época de secas.

En este matorral se observaron hormigas (*Camponotus planatus* Roger) durante la época de secas.

Sitio 4

La superficie aproximada del matorral es de 49 m x 24 m. La mayor parte de este matorral se encuentra en una zona plana; se inundó en agosto del segundo año (1992). Es un matorral abierto con especies arbustivas o arbóreas caducifolias entre las que están *Enterolobium cyclocarpum*, *Diphysa robinooides*, *Acacia macracantha*, *Randia laetevirens*, *Eugenia capuli*. La cobertura del dosel es aproximadamente del 80% durante la época de lluvias.

En este matorral se encontraron hormigueros durante la época de secas y nortes (*Camponotus planatus* Roger). Hubo perturbación ocasionada por ganado vacuno en 1991.

SITIOS (MATORRALES)	SITO 1	SITO 2	SITIO 3	SITIO 4	SITIO 5	SITIO 6
SUPERFICIE APROXIMADA	24.5 x 12 m	32 x 16 m	24 x 10 m	49 x 24 m	5 m ²	20 x 15 m
TOPOGRAFÍA	Hondonada	Hondonada	Hondonada	Zona plana	Zona plana y parte en pendiente 30°	Zona plana parte en pendiente 30°
VARIACIÓN EN AMB. FISICO	Inundable 1991 y 1992	Inundable 1992	No se inundó	Inundable 1992	Inundable 1992	Inundable 1991 y 1992
ESPECIES ARBUSTIVAS Y ARBÓREAS IMPORTANTES	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> <i>Diphysa robinoides</i> <i>Randia laetevirens</i> <i>Acrocomia mexicana</i> <i>Guazuma ulmifolia</i> <i>Acacia farnesiana</i> <i>Cedrela odorata</i>	<i>Diphysa robinoides</i> <i>Enterolobium cyclocarpum</i> <i>Randia laetevirens</i>	<i>Randia laetevirens</i> <i>Acrocomia mexicana</i> <i>Guazuma ulmifolia</i>	<i>Diphysa robinoides</i> <i>Acacia farnesiana</i> <i>Randia laetevirens</i> <i>Eugenia sp</i>	<i>Chrysobalanus icaco</i>	<i>Diphysa robinoides</i> <i>Enterolobium cyclocarpum</i> <i>Randia laetevirens</i> <i>Psidium guajava</i> <i>Chrysobalanus icaco</i> <i>Opuntia stricta var. dillenii</i> <i>Nectandra sp</i>
COBERTURA	90%	90%	60%	80%	Un individuo	60%
ESTRATO ARBOREO	Cerrado	Abierto	Abierto	Abierto	Cerrado	Abierto
ESTRATO ARBUSTIVO	Cerrado	Cerrado	Abierto	Abierto	No hay	Abierto

Cuadro 2. Presenta una descripción de los matorrales y pastizal seleccionados para este trabajo que se encuentran en el CICOLMA en Veracruz.

SITOS (MATORRALES)	SITIO 7	SITIO 8	SITIO 9	SITIO 10	PASTIZAL
SUPERFICIE APROXIMADA	15 x 10 m	15 x 8 m	25 x 2 m	Sin dato	15 x 5 m
TOPOGRAFÍA	Zona plana	Pendiente ligera	Pendiente	Pendiente	Zona plana
VARIACION EN AMB. FÍSICO	Inundable 1992	No se inundó	No se inundó	No se inundó	No se inundó
ESPECIES ARBUSTIVAS Y ARBÓREAS IMPORTANTES	<i>Randia laetevirens</i> <i>Acacia sp.</i> <i>Diphysa robinooides</i>	<i>Tecoma stans</i> <i>Randia laetevirens</i> <i>Opuntia stricta var. dillenii</i>	<i>Tecoma stans</i>	<i>E. cyclocarpum</i> <i>Cedrela odorata</i> <i>Randia laetevirens</i> <i>Eugenia capuli</i>	<i>Trachipogon plumosus</i> <i>Chamaecrista chamaecristoides</i> <i>Cnidosculus texanus</i> <i>Schizachirium scoparium</i>
COBERTURA DOSEL	90%	90%	80%	100%	
ESTRATO ARBOREO	Abierto	Abierto	Cerrado	Cerrado	
ESTRATO ARBUSTIVO	Cerrado	Abierto	No hay	Abierto	

Cuadro 2 Continuación. Presenta una descripción de los matorrales y pastizal seleccionados para este trabajo que se encuentran en el CICOLMA en Veracruz.

Sitio 5

Es un (1) individuo de la especie *Chrysobalanus icaco* y un arbusto pequeño de *Randia laetevirens* que se encuentran al límite de la zona móvil, parte en zona plana y parte en pendiente. Reciben aspersión salina y el sitio se inundó en agosto de 1992. La superficie que cubre (sombra) es de más o menos 5 metros cuadrados. El individuo de *C. icaco* se observó con hojas durante todo el período de estudio.

Encontré hormigas de dos especies (*Camponotus planatus* Roger, y *Crematogaster brevispinosa*).

Sitio 6

La superficie aproximada que cubre este matorral es de 20 x 15 m. Se encuentra parte en zona plana y parte en pendiente (hondonada inundable). Es un matorral abierto con especies caducifolias y perennifolias. Las principales especies arbóreas y arbustivas que se encuentran en este matorral son: *Chrysobalanus icaco*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Diphysa robinoides*, *Psidium guajava*, *Randia laetevirens*, *Opuntia stricta* var *dillenii* y *Eugenia capuli*.

La cobertura de este matorral es de aproximadamente del 60% por la separación entre los individuos adultos que lo conforman. En este matorral se registró constante actividad de hormigas (*Camponotus planatus* Roger) y cangrejos (*G. lateralis* y *C. guanhumí*).

Sitio 7

La superficie de este matorral es de aproximadamente 15 m de longitud por 10 m de ancho. Se encuentra en una zona plana inundable. Es un matorral cerrado con pocas especies arbóreas y arbustivas de las que las principales son *Diphysa robinoides*, *Randia laetevirens*, *Acacia farnesiana*. La cobertura del dosel durante la época de lluvias es de 90% y menor durante la época de secas, ya que los individuos de las especies arbóreas y arbustivas pierden sus hojas. Sin embargo es un matorral con muchos adultos de *D. robinoides*. Además existen algunas especies de trepadoras que contribuyen a mantener una cobertura similar durante todo el año.

Observé presencia de hormigueros (*Camponotus planatus* Roger) principalmente durante la época de secas y algunos orificios de cangrejos. Además observé que este matorral es utilizado frecuentemente como percha de diferentes aves.

Sitio 8

La superficie aproximada de este matorral es de 15 m²; se encuentra en una pendiente suave y es el más cercano a la zona de selva. Es un matorral abierto con pocas especies arbustivas. Dichas especies son *Tecoma stans*, *Randia laetevirens*, *Opuntia stricta* var. *dillenii*, *Eugenia capuli*. Se observaron hormigas en la época de secas y orificios de cangrejos.

Sitio 9

La superficie aproximada de éste es de unos 25 m de largo por aproximadamente 3 m de ancho. Se localiza al borde de las dunas, junto a las instalaciones del CICOLMA. La especie dominante es *Tecoma stans*.

Sitio10

No se determinó la superficie de este sitio. Es un matorral cerrado ubicado al borde de la zona de dunas, a un costado de la laguneta. Está en una pendiente suave y en éste se encontraron individuos adultos de *Enterolobium cyclocarpum* y *Cedrela odorata*. Se encuentran algunas especies arbustivas como *Randia laetevirens* y *Eugenia capuli* entre otras. En éste se observó mayor actividad de hormigas (*Camponotus planatus* Roger) y cangrejos rojos en las tres épocas, además de la presencia de aves de distintas especies que durante el día lo utilizan como percha.

Pastizal

La superficie del pastizal sobre la que se realizaron observaciones fue de 15 m largo por 5 m de ancho. Este se localiza sobre la cima de una duna, junto al matorral de *Randia*. Las especies encontradas son *Trachypogon plumosos*, *Chamaecrista chamaecristoides*, *Cnidoscolus texanus*.

Fenología de las especies

Los datos de los eventos fenológicos (floración, fructificación, dispersión y germinación) de cada uno de los individuos de las especies estudiadas, así como el tiempo que permanecen las semillas en el suelo se presentan en las figuras 2-7. A continuación se describe cada una de las especies.

***Cedrela odorata* L. (Meliaceae)**

Es una especie caducifolia. Se observó que los individuos de esta especie pierden sus hojas a finales del período de nortes y durante los meses que corresponden al de secas (Fig. 2).

Debido a las fechas o al espacio entre una visita y la siguiente, no se observó la floración en los individuos seleccionados, por ello los datos corresponden a consulta bibliográfica. Pennigton y Sarukhán (1998) indican un evento anual de floración (Fig. 3) que de acuerdo con los datos climáticos de la estación CICOLMA se presenta al final del período de secas y en parte del período de lluvias (mayo a agosto).

Se observó homogeneidad en la fructificación (Fig. 4) entre los individuos y entre los años. Se registró un evento anual de fructificación que se presentó durante la época de nortes y al final de la época de lluvias.

Se registró un evento anual de dispersión (Fig. 5) que se presentó en la época de secas (marzo a abril) en ambos años. Las semillas (diásporas pterócoras) se dispersan por medio del viento o bien se libera el fruto entero que cae bajo la sombra de la planta progenitora o a corta distancia. Se observaron semillas en los matorrales y algunas en distintas zonas del sistema de dunas como la playa. También se observó que las semillas sufren depredación antes de la dispersión. En cuanto al tiempo que permanecen las semillas en el suelo (Fig.6), se indica en los meses de octubre a diciembre (1990), marzo a agosto (1991) y marzo a mayo (1992), que corresponden principalmente a las épocas de nortes y secas.

Se registró germinación (Fig.7) en la época de nortes (diciembre y enero de 1990-1) y en la de lluvias (julio a octubre de 1991) siendo en este último más abundante. Observé un mayor número de plántulas en el matorral al costado de la laguneta. La germinación se presentó durante la época de lluvias (septiembre) en el segundo año.

***Chrysobalanus icaco* L. (Rosaceae).**

Los individuos de esta especie permanecieron con hojas durante los dos años de estudio. No obstante, en la época de secas se observó en ellos algunas ramas con pocas hojas (Fig. 2). En los matorrales 5 y 6 observé gran cantidad de hormigas (*Camponotus planatus* Roger y *Crematogaster brevispinosa*) defoliando a los individuos adultos y consumiendo la pulpa de los frutos. También se encontraron en dos ocasiones orugas.

Como se indica en los métodos, se consideró registrar los eventos fenológicos en 3 individuos, mismos que se localizaron en los matorrales 5 y 6, sin embargo de los 2 localizados en el sitio 6, uno de ellos (no. 2) que se ubica en la pendiente, no floreció ni fructificó en ambos años.

Se registraron tres eventos de floración (Fig.3) durante el primer año (1991). El primer evento se presentó durante la época de nortes (enero y febrero) y el segundo evento se presentó al final de la época de secas y durante la época de lluvias (mayo a septiembre). También en diciembre (nortes) se registró floración. En el segundo año (1992) se observó durante la época de lluvias (junio- julio y septiembre). Se registró fructificación en ambos años (Fig.4). En el primer año el primer evento se presentó desde de la época de nortes hasta el inicio de secas. El segundo evento se presentó durante la época de lluvias (julio a octubre). En diciembre (nortes) se registró un evento de fructificación breve y poco abundante. En 1992 se registró en el período de lluvias (julio a septiembre).

Los eventos de dispersión (Fig. 5) de frutos se presentaron al inicio (noviembre a diciembre) y final de la época de nortes e inicio de secas (febrero y marzo) y durante la época de lluvias e inicio de nortes (agosto - diciembre) durante el primer año de estudio. Algunos frutos que se produjeron en el período de lluvias del segundo año (1992), se dispersaron en julio. Los frutos son diásporas sarcócoras que al liberarse caen bajo la sombra de la planta progenitora y solo algunos alejados a corta distancia. Algunas aves consumen parte de los frutos mientras están en la planta progenitora y las hormigas consumen la parte carnosa de estos cuando están en la planta y cuando han caído al suelo. Los frutos también son consumidos por el hombre que en algunos casos contribuye a la dispersión de las semillas. Las semillas quedan desnudas sobre el suelo y fueron visibles durante casi todo el período de estudio (Fig. 6), excepto durante la inundación del matorral (agosto 1992).

La germinación en condiciones naturales (Fig.7) ocurrió principalmente en dos épocas, lluvias y nortes, en los que se observaron plántulas nuevas de esta especie principalmente en el matorral 5.

Diphysa robinoidea Benth. (Leguminosae)

Esta es una especie caducifolia, y los individuos pierden sus hojas desde el período de nortes a secas.

En cuanto a la floración (Fig. 2) se observó homogeneidad entre individuos, presentándose un evento anual. Sin embargo sólo se registró floración en un año y se presentó en septiembre (lluvias) de 1992; cabe señalar que en este año, en agosto, resultaron inundados los matorrales donde se ubicaron los individuos seleccionados. Se registró un evento anual de fructificación (Fig. 3) que se presentó al final de la época de lluvias y durante la de nortes (octubre a febrero, 1990-1) en el primer año. En el segundo año no hubo fructificación.

La dispersión (Fig. 4) se presentó en la época de nortes y al inicio de secas en el primer año (noviembre a marzo de 1990-1). Los frutos (diásporas pterócoras) caen bajo la sombra de la planta progenitora o se dispersan a corta distancia por medio del viento. Se observaron

algunas hormigas (*Camponotus planatus*) removiendo semillas del suelo. También las semillas sufren depredación antes de la dispersión ya que algunos insectos entre los que se encuentran coleópteros y hormigas se introducen en los frutos antes de que se inicie la dispersión.

Se registraron frutos y semillas en el suelo (Fig. 5) a partir del mes de diciembre y hasta el mes de agosto siguiente durante el primer año de estudio (1990-1). Se registraron algunas plántulas recién germinadas (Fig. 6) durante la época de nortes (diciembre y enero) y un mayor número en el período de lluvias (junio a agosto) del primer año del estudio, en los matorrales. No se observaron plántulas en el segundo año (1992). No obstante, ésta fue la especie con mayor número de plántulas observadas en los matorrales durante la época de lluvias del primer año y también con mayor número de plántulas con respecto a las otras cinco especies (Fig.7).

***Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (Leguminosae)**

Esta es una especie caducifolia, ya que los individuos pierden sus hojas durante los meses que corresponden al final de la época de nortes y durante secas (Fig. 2).

En cuanto a los eventos de floración (Fig. 3), se indican de la misma forma que para *Cedrela odorata* y son datos obtenidos de consulta bibliográfica. García (1988) indica que el período de floración se presenta de marzo y abril, que en estos ambientes corresponde a la época de secas.

Se observó homogeneidad en la fructificación (Fig.4) entre los individuos localizados en el matorral al borde de las dunas así como entre los dos años. Se registró un evento anual de fructificación. En el individuo localizado en el matorral en las dunas se presentó fructificación sólo en el primer año. Se registró fructificación durante la época de nortes y se extendió hasta finales de las secas del siguiente año.

La dispersión (Fig. 5) se presentó en la época de secas (abril y mayo) en el primer año y al final de secas e inicio de lluvias (mayo y junio) en el segundo año. Los frutos son indehiscentes y las vainas al liberarse caen bajo la sombra de la planta progenitora. En el matorral al borde de las dunas (al costado de la laguneta) se observaron crustáceos (*Gecarcinus lateralis*) aparentemente consumiendo la pulpa de los frutos.

Se realizaron observaciones del tiempo de permanencia de las semillas en el suelo (Fig. 6) y la germinación (Fig. 7) en el matorral al borde de las dunas. En el matorral 1 (donde está un individuo observado) los frutos permanecieron aproximadamente un mes, en la época de secas. No se observó germinación en los matorrales estudiados, solamente se observaron plántulas en el matorral de borde (No. 10). Después de ser liberados los frutos caen bajo la

sombra del adulto y son removidos y/o consumidos rápidamente probablemente por organismos como los cangrejos rojos.

Randia laetevirens Standley (Rubiaceae)

De esta especie, al igual que de *D. robinoides*, por lo general se encontraron matorrales relativamente grandes. Algunos de los individuos de *Randia laetevirens* perdieron parte de sus hojas durante parte del período de secas (Fig. 2), pero la fisonomía de los matorrales es siempre verde a excepción del matorral 3, que se observó sin hojas durante la época de secas.

A diferencia de las otras especies, en ésta no se observa una clara sincronización de los eventos fenológicos entre los individuos de los distintos matorrales. No obstante los eventos fenológicos coinciden de manera general en las épocas. De manera general en todos los individuos la floración se presentó (Fig.3) principalmente al final del período de secas (abril y mayo) en el primer año y en el segundo año el evento se observó durante secas y en el inicio del período de lluvias (junio y julio).

A diferencia de la floración que tiene muy poca duración, la fructificación se extiende por aproximadamente 4 meses hasta que los frutos alcanzan la madurez y se liberan. Se registró fructificación (Fig. 4) durante la época de lluvias y en nortes en ambos años. Los frutos de esta especie son consumidos por aves. También al realizar la colecta de semillas para las pruebas de germinación, encontré algunos insectos entre los que destacan los coleópteros y las hormigas (*Crematogaster brevispinosa*) dentro de los frutos.

La dispersión (Fig. 5) se presenta principalmente en la época de nortes y finales de lluvias y las semillas permanecen en el suelo en los meses que corresponden a los tres períodos (nortes, lluvias y secas) (Fig. 6). Este último dato se presenta considerando los eventos de germinación. Se observó germinación en las 3 épocas, en 1991 y algunas plántulas al final de la época de secas (mayo). En el segundo año también se observó durante las lluvias (agosto, septiembre) y nortes (noviembre), siendo en estas dos épocas más abundante que durante el período de secas (Fig. 7).

Tecoma stans (L.) Juss. ex H.B.K. (Bignoniaceae).

Esta es una especie caducifolia; los individuos pierden sus hojas durante los meses de enero a marzo que corresponden a la época de nortes e inicio de secas (Fig. 2).

En cuanto a la floración se observó homogeneidad entre los individuos y entre los años. Registré un evento anual de floración (Fig. 3) que se presentó en la época de lluvias

(septiembre y octubre) y observé flores al inicio de nortes. Se presentó un evento anual de fructificación (Fig. 4) en la época de nortes (noviembre a febrero) del primer año de estudio y al final de la época de lluvias e inicio de nortes (octubre a enero) de 1992.

La dispersión (Fig. 5) se presentó al final de la época de nortes y hasta el inicio de secas. Las semillas (diásporas pterócoras) por su tamaño y características morfológicas son fácilmente dispersadas por el viento. También se encontró que las semillas sufren depredación por larvas de un lepidóptero antes de la dispersión. En cuanto al tiempo que permanecen las semillas en el suelo (Fig. 6) se indica de noviembre a junio, lo anterior considerando el período de germinación.

Se registró germinación (Fig. 7) solo en lluvias en ambos años en los matorrales 2 y 8, pero se observaron muy pocas (ocho) plántulas en cada matorral.

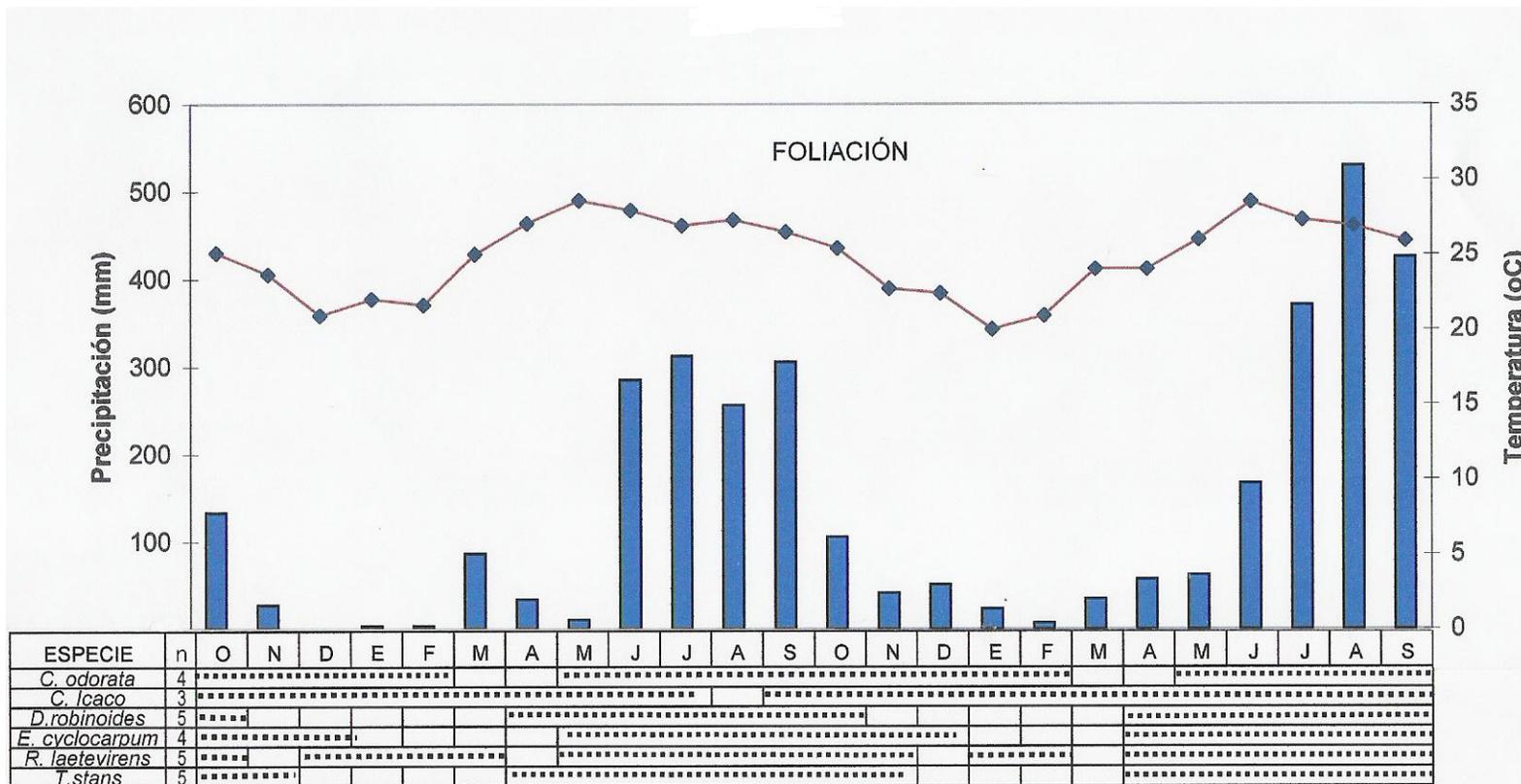


Fig. 2. Indica en la parte superior con línea continua los promedios de temperatura mensual y con barras la precipitación total mensual en el CICOLMA de octubre de 1990 a septiembre de 1992. En la parte inferior los espacios vacíos indican los meses en los que los individuos de las especies estudiadas perdieron hojas (n = Número de individuos observados).

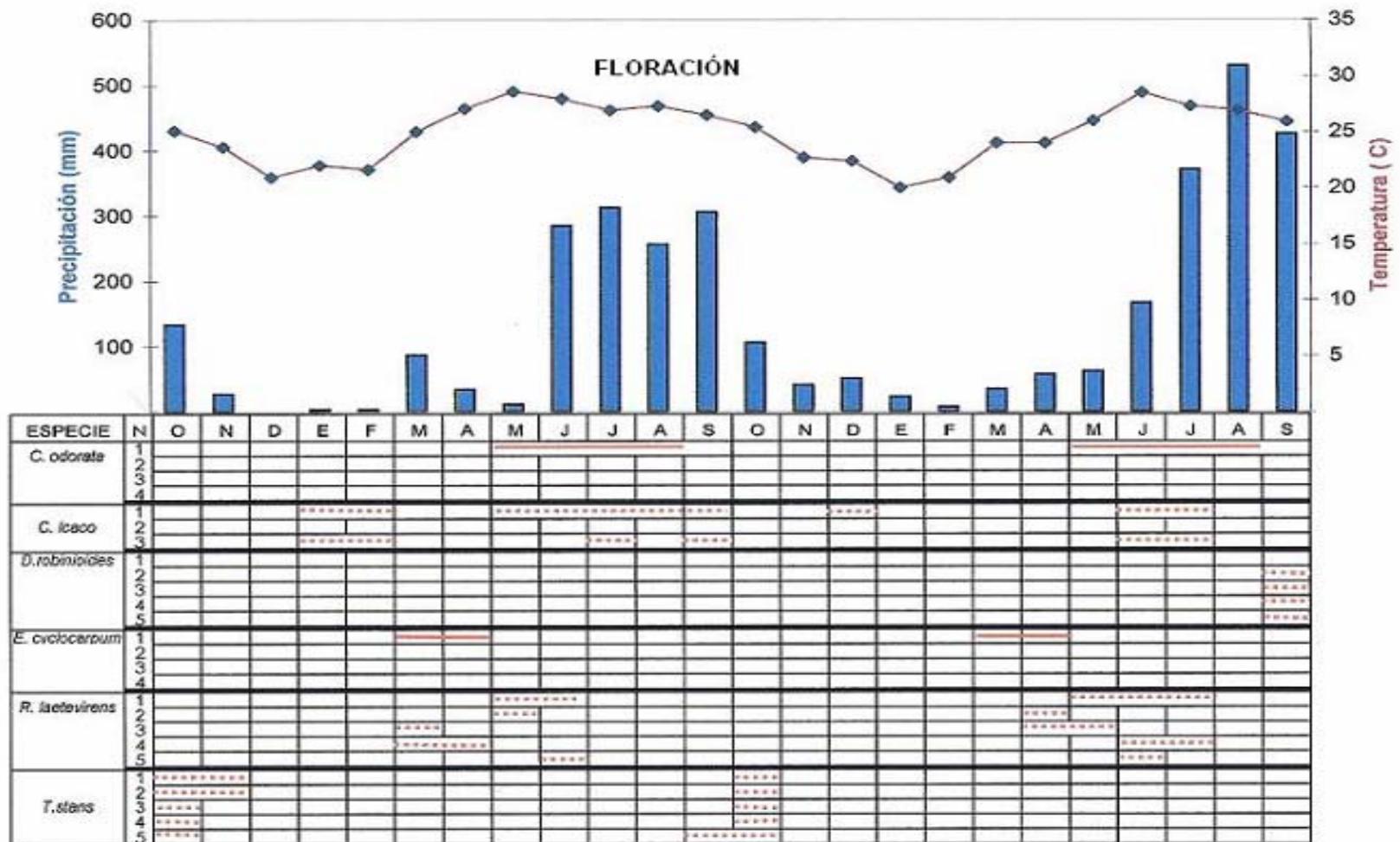


Fig. 3. Indica en la parte superior con línea continua los promedios de temperatura mensual y con barras la precipitación total mensual en el CICOLMA de octubre de 1990 a septiembre de 1992. En la parte inferior para cada uno de los individuos (N = Número de individuos observados) de las seis especies estudiadas, con línea punteada, los meses en los hubo floración. Con línea continua gruesa se indican los datos obtenidos en consulta bibliográfica.

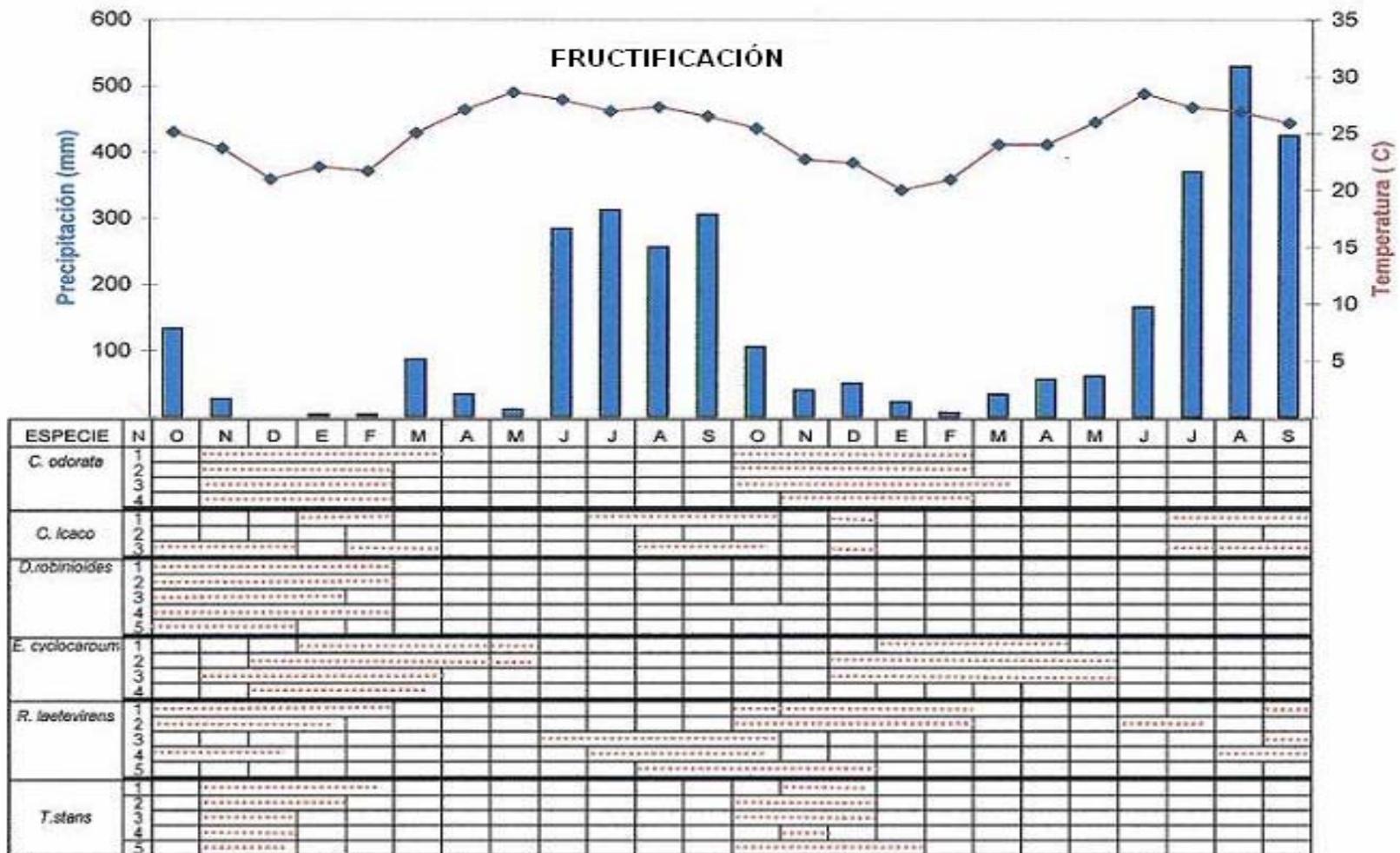


Fig. 4. Indica en la parte superior con línea continua los promedios de temperatura mensual y con barras la precipitación total mensual en el CICOLMA de octubre de 1990 a septiembre de 1992. En la parte inferior para cada uno de los individuos (N = Número de individuos observados) de las seis especies estudiadas, con línea punteada, los meses en los que hubo fructificación.

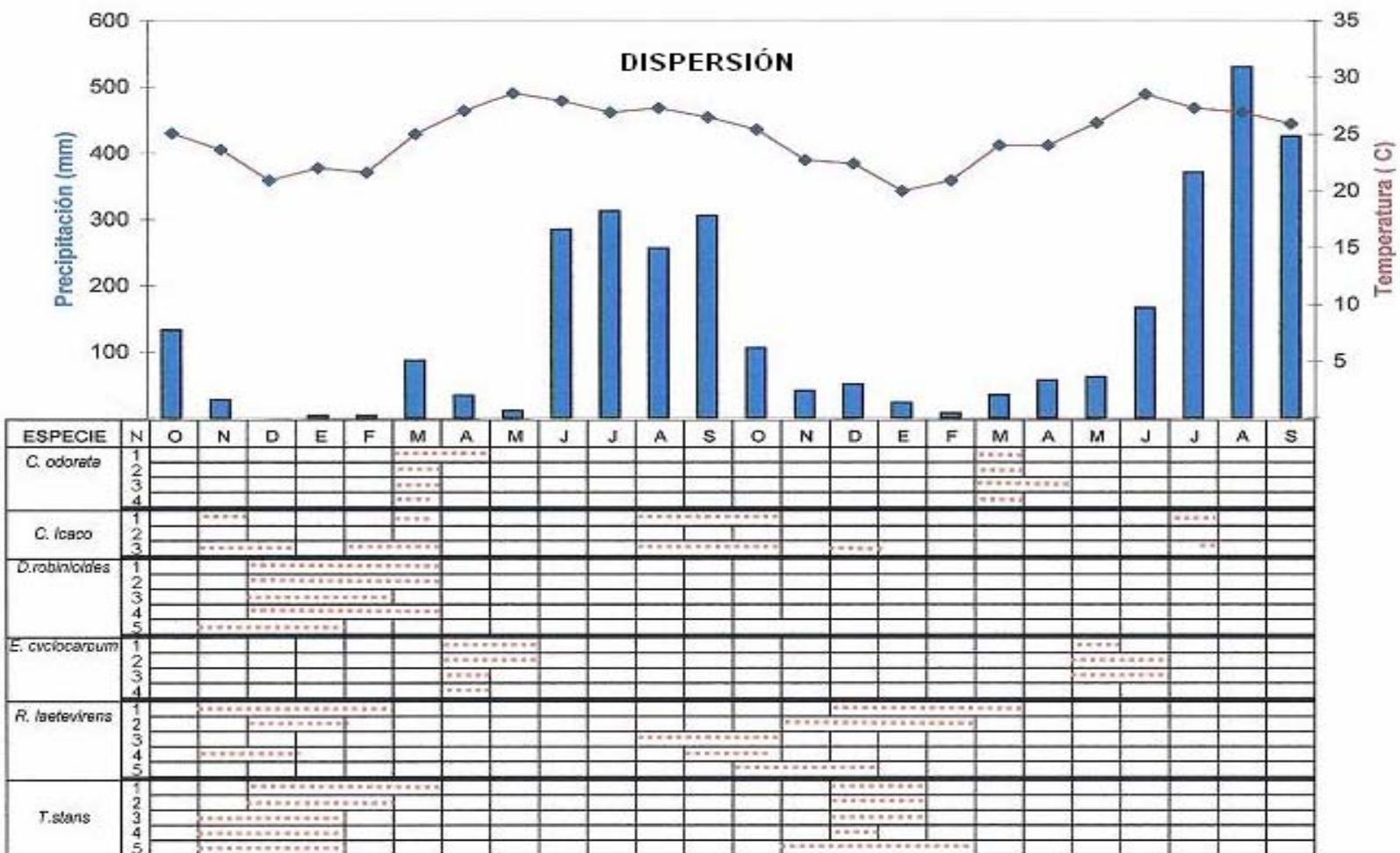


Fig. 5. Indica en la parte superior con línea continua los promedios de temperatura mensual y con barras la precipitación total mensual en el CICOLMA de octubre de 1990 a septiembre de 1992. En la parte inferior para cada uno de los individuos (N = Número de individuos observados) de las seis especies estudiadas, con línea punteada, los meses en los que hubo dispersión de frutos y semillas.

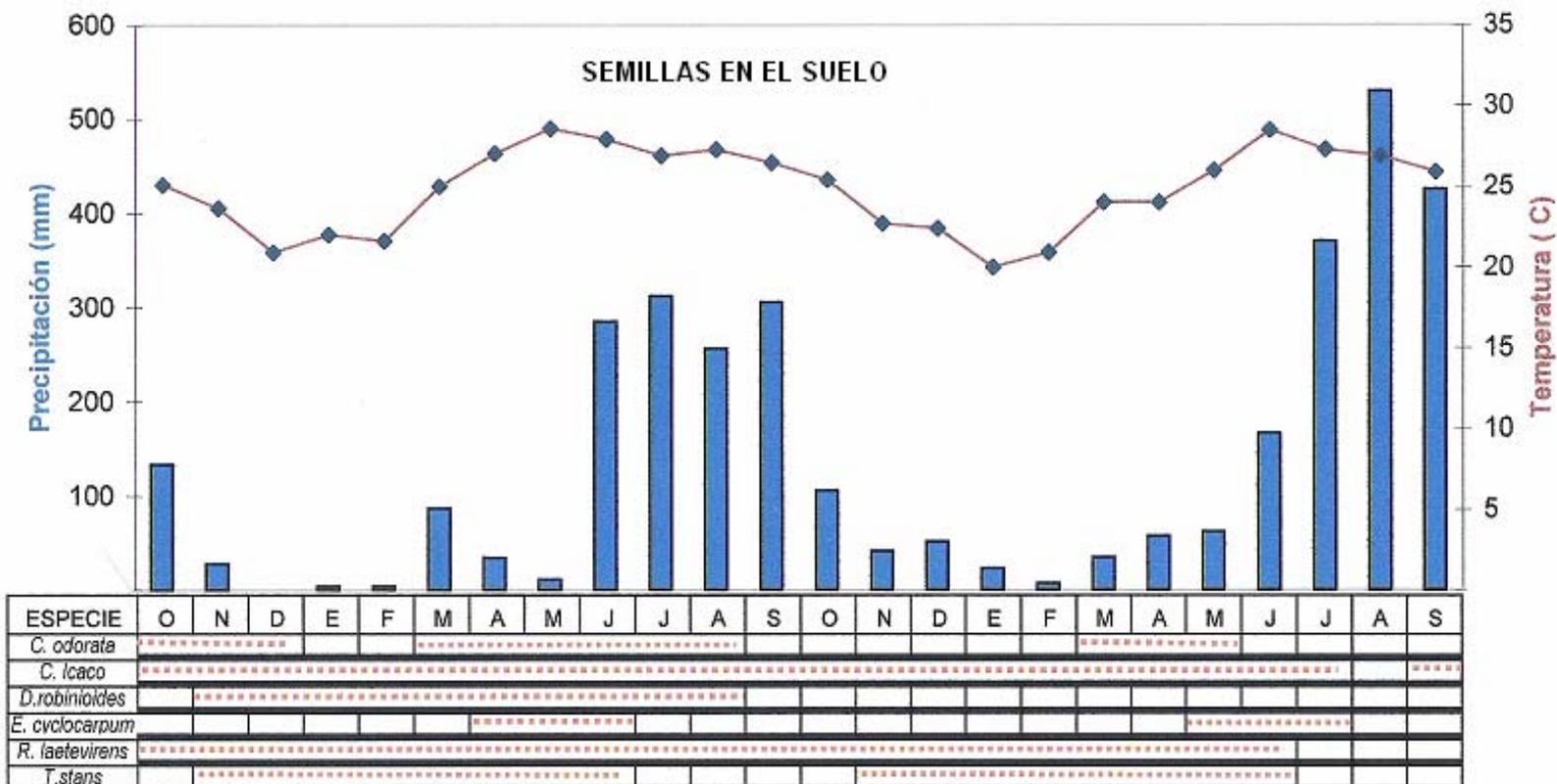


Fig.6. Indica en la parte superior con línea continua los promedios de temperatura mensual y con barras la precipitación total mensual en el CICOLMA de octubre de 1990 a septiembre de 1992. En la parte inferior con línea punteada, se indican los meses en que se observaron semillas en el suelo o su presencia de acuerdo con el evento de germinación.

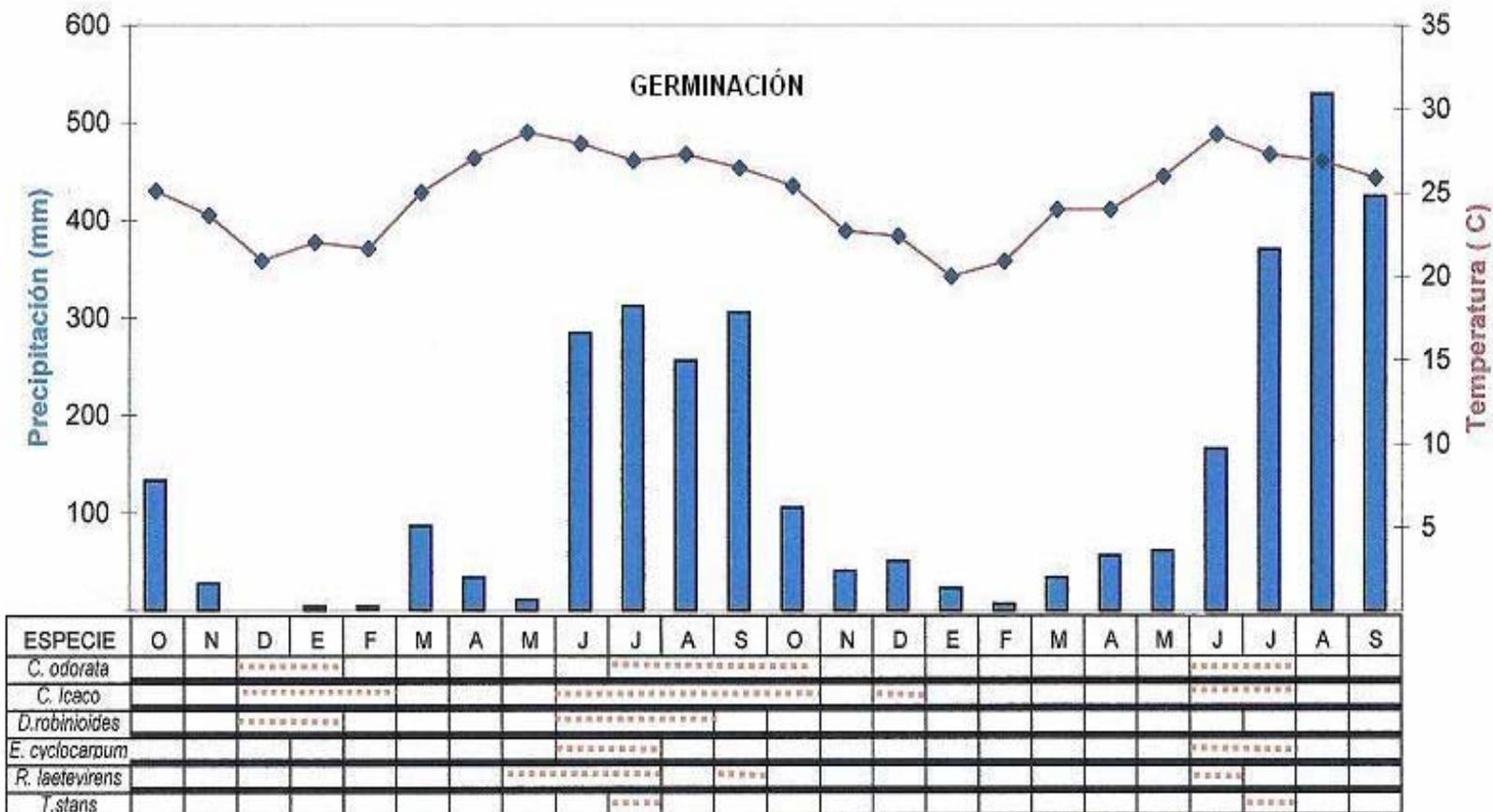


Fig. 7. Indica en la parte superior con línea continua los promedios de temperatura mensual y con barras la precipitación total mensual en el CICOLMA de octubre de 1990 a septiembre de 1992. En la parte inferior con línea punteada los meses en los que hubo germinación.

DISCUSIÓN

Los matorrales seleccionados para este estudio difieren en tamaño, composición de especies y cobertura (Cuadro 2), algunos se encuentran en zonas planas y otros en hondonadas. Durante el tiempo que duró este trabajo se registró inundación en seis matorrales. Al respecto se ha visto en estudios posteriores (Martínez et al. 1997, Moreno-Casasola y Vázquez 1999) que la inundación es un fenómeno común pero de frecuencia impredecible. Este fenómeno se produce en años consecutivos o bien aislados, cuando hay niveles altos de precipitación y/o la presencia de intensas tormentas tropicales o huracanes, como sucedió durante el tiempo que duró este trabajo.

La inundación, al igual que la sequía, es un fenómeno que sin duda tiene efectos importantes en el comportamiento fenológico de los individuos, en la germinación y en el establecimiento de las plántulas de las distintas especies. Los efectos de este fenómeno han sido analizados por autoras como Moreno-Casasola y Vázquez (1999), quienes en un estudio en depresiones inundables de dunas encontraron que este fenómeno y la duración de la inundación tienen efectos muy importantes en la composición y distribución de las especies de las comunidades vegetales. Dicho trabajo se relacionó con el realizado por Martínez et al. (1997) encontrando que se forman diferentes tipos de asociaciones vegetales durante la sucesión en las dunas costeras que dependen en gran medida de la duración de la inundación en cada sitio y las especies que ya se encontraban inicialmente.

Por otro lado en este estudio un aspecto importante de señalar es el reducido número de individuos en los que registré cada evento fenológico en los matorrales. No obstante, también es importante mencionar que de forma general observé simultaneidad en dichos eventos en los individuos de las distintas especies localizados en los matorrales.

De las seis especies estudiadas solo *C. icaco* permanece con hojas durante todo el año, ya que las demás pierden total o parcialmente sus hojas durante el período de secas o durante el período de nortes antes de la floración. Se observó sincronía entre los individuos de las especies en estudio excepto para *R. laetevirens*. Al respecto Castillo y Carabias (1982) mencionan que los individuos de esta especie y algunas otras alternan la producción y caída de hojas.

En la zona de La Mancha, durante los meses de noviembre a casi finales de mayo los niveles de precipitación son muy bajos; en estos meses las plantas pierden sus hojas y muy pocas especies florecen. Bochert (1983) mencionó que la floración puede ocurrir en respuesta a un menor estrés hídrico ocasionado por la pérdida de las hojas o por el comienzo de las lluvias. En este trabajo se encontró que cuatro especies (*C. odorata*, *C. icaco*, *D. robinoides* y *T. stans*) florecen durante el período de lluvias, *R. laetevirens* florece

al final de período de secas y principio de lluvias y *E. cyclocarpum* florece en el período de secas cuando ha perdido sus hojas (Cuadro 3).

En las especies en las que se observó la floración directamente, se registró un evento anual con una duración de uno a dos meses, a excepción de *C. icaco*. Castillo y Carabias (1982) mencionan que en las zonas más estabilizadas (matorrales altos y bajos) de las dunas, la floración tiende a periodos más cortos y estacionales que en las zonas con mayor movimiento de arena en diferentes especies. En los adultos de *C. Icaco* se registró floración hasta en tres ocasiones en un año, al final de secas y también en lluvias y nortes. No obstante en un individuo de esta especie (Sitio 6) no se registró floración ni fructificación en ninguno de los dos años del período de estudio lo que podría deberse a su ubicación en el matorral y probablemente a que sufrió un mayor estrés hídrico.

Por el contrario solo se observó floración de *D. robinooides* en uno de los dos años que duró este estudio (1992). Castillo y Carabias (1982) mencionan que existen diferencias entre los meses de mayor producción de flores entre un año y otro, lo que puede reflejar los diferentes niveles de precipitación entre los años. Al respecto cabe señalar que los niveles de precipitación durante los periodos de lluvias en 1991 y 1992 fueron superiores al promedio de 10 años (1981-1990) y que los matorrales donde se localizan los individuos observados estuvieron inundados en al menos uno de los años. Además la temperatura en ambos años fue ligeramente menor en lluvias y poco más de un grado menor en secas que el promedio para diez años. Sin duda hace falta realizar estudios más detallados para poder establecer como afectan los factores ambientales el ciclo de vida de las especies que se encuentran en los matorrales.

La fructificación en general se presenta en el período de lluvias y el período de nortes, pero en *E. cyclocarpum* y *R. laetevirens* se observó también en secas. Solamente en *C. icaco* se observó en las tres épocas (Cuadro 4). Algunos autores (Janzen 1967, Lieberman 1982) reportaron para selvas con estacionalidad marcada que las plantas dispersadas por animales fructifican durante las lluvias. En el CICOLMA se ha reportado la presencia de una cantidad mayor de especies de aves frugívoras en matorrales principalmente al final de la época de lluvias y en la época de nortes (Ortiz-Pulido 1994, Ortiz-Pulido et al. 2000). También hay una mayor actividad de cangrejos rojos (*Gecarcinus lateralis*) en esta época (Delfosse, 1990, Capistrán- Barradas et al. 2005).

Observé que los frutos de *R. laetevirens* y *C. icaco* son consumidos por aves de las especies *Cyanocorax morio*, *Mimus polyglottos* y *Ortalis vetula*. Como ya se mencionó, los individuos de *R. laetevirens* no se reprodujeron en forma simultánea, es decir tanto en los seleccionados como en la mayoría de los que estaban en los matorrales, observé diferencias en cuanto a la sincronización de la floración y también de la fructificación. Castillo y Carabias (1982) mencionan que la amplia distribución de esta especie, así como de otras en su

estudio, las expone a condiciones ambientales muy distintas lo que podría ocasionar que se produzca este tipo de comportamiento.

El período en que son visibles los frutos en los individuos fue más extendido para *R. laetevirens* que para las demás especies. Por otro lado los frutos de *E. cyclocarpum* se desarrollan durante casi un año entero (Francis 1988, Pennington y Sarukhán 1998).

FLORACIÓN	DURACIÓN	EPOCAS	COLOR DE FLOR
<i>Cedrela odorata</i> *	4 meses	Lluvias	Crema- verdosa
<i>Chrysobalanus icaco</i>	1-4 meses	Lluvias-Nortes	Blanquecina
<i>Diphysa robinooides</i>	1 mes	Lluvias	Amarilla
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> *	2 meses	Secas	Verde claro
<i>Randia laetevirens</i>	1 mes	Secas -Lluvias	Blanca
<i>Tecoma stans</i>	2 meses	Lluvias- Nortes	Amarilla

Cuadro 3. Indica para cada una de las especies estudiadas la duración del período de floración, la época en la que se presenta y la coloración de las flores. * Los datos corresponden a consulta bibliográfica (Pennington y Sarukhán, 1998).

FRUCTIFICACIÓN	EPOCAS	FRUTO	SINDROME DE DISPERSIÓN	AGENTE DISPERSOR 1º y 2º EN LA MANCHA
<i>Cedrela odorata</i>	Nortes-secas	Cápsula	Pterócora	Viento
<i>Chrysobalanus icaco</i>	Lluvias-nortes-secas	Drupa	Sarcócora	Mamíferos-hombre
<i>Diphysa robinooides</i>	Lluvias-nortes	Vaina	Pterócora	Viento-hormigas
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Nortes-secas	Vaina	Barócora	Crustáceos
<i>Randia laetevirens</i>	Nortes-secas	Cápsula	Sarcócora	Aves-insectos
<i>Tecoma stans</i>	Nortes	Vaina	Pterócora	Viento

Cuadro 4. Indica para cada una de las especies estudiadas la época en la que se registró fructificación, el tipo de fruto, el síndrome de dispersión y el agente dispersor primario y secundario.

Observé diferencias en la fructificación entre los individuos de *E. cyclocarpum* en matorrales y los localizados en el matorral de borde (10) al costado de la laguneta. En esta especie, los individuos localizados en el matorral de borde se reprodujeron en ambos años, mientras no fue así en el individuo observado en matorral dentro del sistema de dunas. La producción de frutos en *C. odorata* y *E. cyclocarpum* fue más abundante en los individuos del matorral de borde. Tales diferencias podrían deberse a la cercanía a una fuente permanente de agua y probablemente a un mayor contenido de nutrientes en el suelo en este sitio.

La dispersión de *C. odorata*, *D. robinoides* y *T. stans* se presentó principalmente en el período de nortes, extendiéndose en algunos casos hasta el período de secas. Varios autores (Janzen 1967, Lieberman 1982, Howe y Smallwood 1982, Castillo y Carabias, 1982) han mencionado que algunas especies se dispersan cuando los vientos son más fuertes o cuando las plantas han perdido sus hojas en respuesta al estrés hídrico ocasionado por la sequía. También se registró al final del período de secas y principios de lluvias en dos especies, para *E. cyclocarpum* y *C. icaco*.

En general todas las especies dispersan sus semillas muy cercanas a la(s) planta(s) progenitoras, esto es, se distribuyen formando lo que Janzen (1971) llamó una: "sombra de semillas". No obstante, cabe señalar que los vientos podrían ocasionar que las semillas más pequeñas se dispersen a mayores distancias en relación a la dirección del viento como se observó en un matorral de *Diphysa* donde se colectaron semillas. Lo anterior debe ser estudiado con más detalle para determinar si se distribuyen de forma leptocúrtica (Wilson 1993) y de qué forma la distribución de las semillas puede influir en su supervivencia y en la de las plántulas.

Solamente las semillas de *C. icaco* fueron visibles durante casi todo el período de estudio. Como mencioné en los métodos, para determinar el tiempo de permanencia de las semillas en el suelo, consideré la época de dispersión y la de germinación y encontré que *R. laetevirens* y *D. robinoides* forman bancos de semillas transitorios de acuerdo a Simpson et al. (1989). Ambas especies se reportan (Pérez, 1993) en el banco de semillas en las dunas.

Se puede decir que las semillas de todas las especies permanecen poco tiempo en el suelo, probablemente como máximo un año. Al respecto Pérez (1993) señala que el banco de semillas en estos ambientes es estacional. Lo anterior se puede deber no sólo a que la mayor parte de las semillas germinen durante el período de lluvias, como sucede con *D. robinoides*, sino también a que las semillas sufren altos niveles de depredación. Capistrán-Barradas et al. (2005) reportan que cangrejos de la especie *Gecarcinus lateralis* remueven y depredan las semillas de *E. cyclocarpum* que se encuentran en matorrales y dunas cercanos a la selva.

En este estudio observé en las primeras horas del día, durante la época de secas, la remoción de semillas por distintos organismos entre los que se encuentran las hormigas (*Camponotus planatus*) que acarrearán semillas de *D. robinoides*. *R. laetevirens*, *C. odorata* y *T. stans*. Además, las semillas también sufren depredación antes de la dispersión por larvas de lepidópteros y coleópteros. Este fenómeno ha sido reportado para otras especies (Siemens y Johnson 1996, García 2000, Toledo 2000).

En este sistema y particularmente para las especies estudiadas, la germinación en el campo se presenta durante el período de lluvias, aunque también hubo germinación durante el período de nortes en *C. icaco*. La especie en la que observé germinación más abundante y en la que ocurrió de forma casi simultánea fue *D. robinoides*, misma que se presentó en el período de lluvias. En contraste, en los matorrales registré para *T. stans* y *E. cyclocarpum* una muy escasa y nula germinación respectivamente. Sin embargo es necesario mencionar que en el matorral de borde (10) al costado de la laguneta, observé un gran número de plántulas de *E. cyclocarpum*.

También observé en el período de germinación, en algunos matorrales como en el matorral 7 donde las aves perchan, que hubo una gran cantidad de plántulas de *R. laetevirens*. No obstante el número de individuos adultos de esta especie en ese sitio es menor que en otros matorrales donde a pesar de haber mayor cantidad de individuos que se reprodujeron, se registró un escaso o nulo número de plántulas. Lo anterior podría deberse a que las aves que perchan ahí, y que consumen frutos en distintos matorrales, contribuyen a la dispersión de las semillas y las llevan a los sitios que reúnen las condiciones necesarias para la germinación y establecimiento de las plántulas. Ortiz-Pulido et al. (2000) reportan que algunas especies de aves residentes consumen frutos de *R. laetevirens*, de las cuales observé a 3: *Ortalis vetula*, *Mimus polyglottos* y *Cyanocorax morio*, que además utilizaron como percha árboles en los matorrales 2 y 7. Sin embargo, es importante señalar que serán necesarios estudios para determinar su efecto sobre las semillas.

La germinación ocurrió principalmente en la época de lluvias y sólo en *C. icaco* observé germinación de forma intermitente durante las tres épocas. Finalmente cabe señalar que hay una diferencia contrastante entre la gran cantidad de semillas producidas por los adultos y el número reducido de plántulas observadas en los matorrales. Particularmente en dos especies, el número de plántulas de *T. stans* y *E. cyclocarpum* fue muy escaso y nulo en los matorrales. Algunos autores (Symonides 1978, Boorman y Fuller 1984, Maun 1990, entre otros) han reportado que el número de semillas en el suelo de comunidades de dunas es menor al que se esperaría de acuerdo a la producción de semillas y también de plántulas. En este sentido hacen falta estudios que den información precisa del banco de semillas en los matorrales de dunas costeras.

LITERATURA CITADA

Acosta, I.C. 1993. Lluvia de semillas en matorrales de dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias UNAM.

Aldicir-Scariot, E. 1995. Flowering and fruiting phenologies of the palm *Acrocomia aculeata*: patterns and consequences. *Biotropica* 27(2): 168-173.

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

Baskin, J.M. y C.C. Baskin. 1983. Germination ecology of *Veronica arvensis*. *J. Ecol.* 71:57-68.

Baskin, C.C. y J.M. Baskin. 2000. Ecology and evolution of specialized seed dispersal, dormancy and germination strategies. *Plant Species Biol.* 15: 95-96.

Berlin, K.E., T.K. Pratt, J.C. Simon, J.R. Kowalsky y J.S. Hatfield. 2000. Plant phenology in a Cloud Forest on the Island of Mahui, Hawaii. *Biotropica* 32(1): 90-99.

Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*: 15(2): 81-89.

Borchert, R., G. Rivera y W. Hagnauer. 2002. Modification of vegetative phenology in a tropical semideciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* 34(1): 27-39.

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

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

Castley, J.G., J.S. Bruton, G.I.H. Kerley y A. McLachlan. 2001. The importance of dispersal in the Alexandria Coastal Dunefield, South Africa. *J. Coast. Conserv.* 7: 57-70.

Capistrán-Barradas, A., P. Moreno-Casasola y O. Defeo. Post dispersal fruit and seed removal by the crab *Gecarcinus lateralis* in a coastal forest in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 38 (2): 1-7.

Chin, H.F., B. Krishnapillay y P. Stanwood. 1989. Seed moisture: recalcitrant vs orthodox seeds. *Crop. Sci. Soc. Amer. Special Publ. No. 14*: 15-22.

Cortes, F.J.E., J. Vasconcellos_Neto, M.A. García y A.L. Teixeira de Souza. 1994. Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica* 26(3): 295-301.

Dalling, J.W. and R. Wirth. 1998. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf cutting ant *Atta colombica*. *J. Trop. Ecol.* 14. 705-710.

Danserau, P. y K. Lems. 1957. The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. *Contributions d'Université de Montreal, Institute Botanique, No. 71: 1-52.*

Donohue, K. 1997. Seed dispersal in *Cakile edentula* var *lacustris*: decoupling the fitness effects of density and distance from the home site. *Oecologia* 110-520-527.

Francis, J. K. 1988. *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq) Griseb. Guanacaste earpod-tree. SO-ITF-SM-15, New Orleans, L.A. U.S. Department of agriculture, Forest Service. Southern Forest Experiment Station. 4p.

Ganesh, T. y P. Davidar. 1997. Flowering phenology and flower predation of *Cullenia exarillata* (Bombacaceae) by arboreal vertebrates in Western Ghats, India. *J. of Trop. Ecol.* 13: 459-468.

García, P.J.A. 2000. Utilización de frutos de *Enterolobium cyclocarpum* por larvas de un lepidóptero como estrategia para su crecimiento y desarrollo. Curso de Ecología de Campo. INECOL. Xalapa, Ver. México.

Garwood, N. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: A community study. *Ecol. Monogr.* 53(2): 159-181.

Granja, B.M., V. Rico-Gray y C. Díaz C. 2001. Sincronía de floración entre *Lantana camara* L. (verbenaceae) e *Psittacanthus calyculatus* (DC.)G. Don (Loranthaceae) occorrentes nas dunas de la Mancha, Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 57:1-14.

Guevara de Lampe, M., Y. Bergueron, R. McNeil y A. Leduc. 1992. Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semi-arid vegetation of Northeastern Venezuela. *Biotropica* 24(1): 64-76.

Howe, H.F. y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.

Janzen, D. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.

- Janzen, D. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 2:465-492.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry forest in Ghana. *J. Ecol.* 70: 791-806.
- Martínez, M.L. y P. Moreno-Casasola. 1998. The biological flora of coastal dunes and wetlands: *Chamaecrista chamaecristoides* (Colladon) I.& B. *J.Coastal Res.* 14(1): 164-174.
- Martínez, M.L., G. Vázquez y S. Sánchez Colón. 2001. Spatial and temporal variability during primary succession on a tropical coastal sand dunes. *J. Veg. Sci.* 12: 361-372.
- Maun, M.A. 1981. Seed germination and seedling establishment of *Calamovilfa longifolia* on Lake Huron sand dunes. *Can. J. Bot.* 59:460-469.
- Maun, M.A. 1990. Ecology of seedling establishment on coastal and lacustrine sand dune systems. In: Proceedings of the symposium on coastal sand dunes. Pub. By Coastal Zone Engineering, National Research Council, Ottawa, Canada.
- Medellin, R.A. 1994. Seed dispersal of *Cecropia obtusifolia* by two species of *Opossums* in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 26(4):400-407.
- Moreno-Casasola, P., E. van der Maarel, S. Castillo, M.L. Huesca e I. Pisanty. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Estructura y composición en El Morro de la Mancha, Ver. 7(4):491-526.
- Moreno-Casasola, P. y G. Vázquez. 1999. The relationship between vegetation dynamics and water table in tropical dune slacks. *J. Veg. Sci.* 10:515-524.
- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde y S. Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32(3): 473-488.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. UNAM. Fondo de Cultura Económica. México.
- Pérez, N. L. 1993. Banco de semillas en matorrales de dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz. Tesis. Fac. Ciencias. UNAM. México.
- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *Am. J. Bot.* 89(5): 836-842.

Siemens, D. H. y C. D. Jonson. 1996. Bruchid oviposition patterns beneath guanacaste trees (Mimosaceae) in Venezuela: probable consequences of extinct seed dispersers. *Biotropica* 28(1):96-104.

Silvertown, J. 1984. Phenotypic variety in seed germination behavior: the strategy and evolution of somatic polymorphism in seeds. *Am. Nat.* 124:1-16.

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

Simpson, R. L., M. A. Leck y T. Parker. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. In: M.A. Leck, V.T. Parker & R.L. Simpson (Eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego: 3-8.

Sinha, A. y P. Davidar. 1992. Seed dispersal ecology of a wind dispersed rain forest tree in the Western Ghats, India. *Biotropica* 24(4): 519-526.

Toledo, T. A. 2000. Efecto del gradiente Selva-Borde-Duna sobre la remoción de semillas de *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (Leguminosae) en la Mancha Ver. Curso de Campo. INECOL. Xalapa, Ver. México.

Van Dijk, H., P. Boudry, H. McCombie y P. Vernet. 1997. Flowering time in wild beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) along latitudinal cline. *Acta Oecol.* 18 (1): 47-60.

Westhoff, V. y Maarel, E. Van der. 1978. The Braun-Blanquet approach. In: R. Whittaker (Ed.) *Classification of Plant Communities*. Dr. W. Junk bv. Publishers. The Hague: 287-399.

Williams, R.J., B.A. Myers, D. Eamus y G.A. Duff. 1999. Reproductive phenology of woody species in a North Australian tropical savanna. *Biotropica* 31(4): 626-636.

Wilson, M.F. 1993. The ecology of seed dispersal. In: M. Fenner (Ed.) *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford U.K.: 231-258

Whitney, K.D., M.K. Fogiel, A.M. Lamperti, K.M. Holbrook, D.J. Stauffer, B.D. Hardesty, V.T. Parker y T.B. Smith. 1998. Seed dispersal by *Ceratogymna hornbills* in the Dja Reserve, Cameroon. *J. Trop. Ecol.* 14: 351-371.

CAPÍTULO V
GERMINACIÓN

CAPÍTULO V GERMINACIÓN ANTECEDENTES

Se han realizado algunos estudios de germinación en especies que se encuentran en ambientes costeros principalmente en zonas templadas. En tales estudios se ha encontrado que las especies muestran un amplio rango de respuestas a factores que afectan la germinación (Pemadasa y Lovell 1975, Schat 1981, Ehrenfeld 1990 entre otros). Algunos autores (Ayodele-Cole 1977, Wodell 1985, Zhang y Maun 1990, Ungar 1996, Khan y Ungar 1997, Gul y Weber 1999, entre otros) han analizado factores particulares que influyen en la germinación como son la luz, la temperatura, la salinidad, la acumulación de iones y el efecto del enterramiento.

Son pocos los estudios realizados sobre germinación en especies de dunas costeras de zonas tropicales. Se han hecho principalmente con especies herbáceas y algunas arbustivas que se localizan en las zonas móviles de estos sistemas. En estudios realizados con distintas especies de pioneras se ha reportado que las condiciones que las semillas requieren para germinar son relativamente simples, que rara vez existen requerimientos específicos para la germinación y que con el tiempo las semillas responden a una amplia variedad de condiciones (Martínez 1992). También se ha reportado (Valverde 1988) que algunas especies producen una cierta proporción de semillas latentes cuya latencia desaparece con el paso del tiempo. Otros autores como Martínez et al. (1992) han reportado, al analizar la respuesta germinativa de algunas especies de pioneras, que la velocidad y porcentaje de semillas que germinan son mayores a temperaturas más altas, y que las especies toleran la salinidad, además de ser capaces de germinar y emerger de distintas profundidades de enterramiento. También en relación a la temperatura, Moreno-Casasola et al. (1994) reportaron que las fuertes fluctuaciones diarias que se dan en estos ambientes parecen provocar el rompimiento de la testa de las semillas de algunas especies de leguminosas, señalando que hay diferencias en relación al grado y velocidad a la que las semillas sufren escarificación a causa de la temperatura.

Se han analizado los efectos del enterramiento y de la inundación con agua dulce y marina sobre la germinación en algunas especies localizadas en las playas. Martínez et al. (2002) reportaron que el principal efecto sobre las semillas, fue una disminución en la capacidad de germinación en relación a la profundidad del enterramiento y también que hubo una disminución en la capacidad de germinación bajo condiciones de inundación.

Por otro lado se ha señalado (Martínez et al. 1992, Martínez y Moreno-Casasola, 1993, Moreno-Casasola et al. 1994) que los períodos de germinación de un gran número de especies coinciden con los períodos de lluvias, cuando hay mayor contenido de humedad en el suelo, o al menos que los picos de germinación en algunas especies se presentan durante éstos.

Se han hecho menos estudios en especies que se encuentran en ambientes costeros en zonas

más estabilizadas como los matorrales, en los que la variación diaria de las condiciones ambientales como luz, temperatura, humedad, el movimiento de la arena ocasionado por el viento y la cantidad de nutrientes se ven modificados siendo menos drásticos por la vegetación existente (Salinas 1992, Dubroeuq et al 1992). En dichos ambientes las condiciones son menos severas (Castillo y Moreno-Casasola 1998) y donde las fluctuaciones en la temperatura del suelo de los matorrales en diferentes épocas del año son menos drásticas, registrando hasta 35°C en el suelo. En tanto que en zonas abiertas como los pastizales, ésta puede alcanzar los 65°C durante la época de secas. La humedad relativa del aire puede ser hasta de un 80% durante la época de lluvias en los matorrales, mientras que es siempre menor en las zonas abiertas. Asimismo la cantidad de luz que las plantas reciben en los matorrales se ve modificada por la presencia de vegetación (Córdoba 1991, Salinas 1992).

Las anteriores observaciones llevaron a Salinas (1992) a proponer que los matorrales de los sistemas de dunas costeras ofrecen sitios con condiciones menos extremas y que son apropiados para la germinación y establecimiento de especies de etapas sucesionales más avanzadas, dándose el fenómeno de nucleación descrito por Morrison y Yarranton (1974). Estos autores plantean que un árbol puede funcionar como nodriza modificando las condiciones de temperatura, luz, humedad, contenido de nutrientes y pH del suelo lo que permite el establecimiento de nuevas especies y facilita la sucesión. Al respecto solo recientemente ha cobrado interés el estudio de estas interacciones positivas de las especies en diferentes comunidades vegetales y diversos autores (Shumway 2000, Holl 2002, Franks 2003 a y b, Franks y Peterson 2003, Rudgers y Maron 2003) han realizado estudios en relación al hecho de que algunas especies facilitan el establecimiento de otras pues las condiciones bajo su sombra son menos severas, por lo que permiten el establecimiento de especies menos tolerantes.

Sin embargo aún hacen falta estudios en distintas especies que habitan ambientes costeros para conocer los requerimientos de las mismas para la germinación y la respuesta de éstas ante la influencia de los factores bióticos y abióticos existentes y particularmente en los matorrales y acahuals de las dunas costeras.

MÉTODOS

COLECTA

Para las pruebas de germinación de las especies en estudio, se colectaron semillas a partir de frutos maduros en varios adultos de cada especie en distintos matorrales localizados en los terrenos del CICOLMA. De esta forma también se aseguró contar con una población de semillas de la misma edad en cada especie y que no hubieran estado sometidas a las condiciones ambientales después de la dispersión (Grime et al., 1981). El número mínimo de individuos de los que se colectaron las semillas de cada especie fue de tres y se procuró que éstos se encontraran en diferentes matorrales.

Se realizó la colecta de los frutos cuando se observó que empezó el período de dispersión, cuando estuvieron maduros (Cuadro 1). Posteriormente se separaron las semillas de los frutos y para evitar la contaminación con hongos durante las pruebas de germinación, las semillas de *E. cyclocarpum*, *R. laetevirens* y *C. icaco* se lavaron con una solución de hipoclorito de sodio a 0.05% (comercial al 0.06%) y las enjuagué para retirar cualquier residuo. Las semillas de *C. odorata*, *D. robinooides* y *T. stans* no fueron lavadas con la solución ya que no tenían fruto carnoso y por sus características morfológicas podrían dañarse con tal tratamiento.

Se registraron: a) el peso promedio de 25 semillas para lo que se utilizó una balanza granataria; b) el número promedio de semillas en 25 frutos; y c) el tamaño promedio (largo por ancho) de 25 semillas y su forma (Cuadro 2).

ALMACENAMIENTO

Se utilizó la mitad de la cantidad de las semillas recién colectadas de cada especie para realizar las pruebas de germinación. La otra mitad fueron almacenadas en bolsas de papel y se colocaron en charolas de plástico. Las semillas almacenadas se mantuvieron a temperatura ambiente (aproximadamente 20°C) en el laboratorio de Ecología (Facultad Ciencias, UNAM) en la Ciudad de México. Las semillas permanecieron almacenadas en dichas condiciones por espacio de 12 a 15 meses, después de los cuales se realizaron con ellas las mismas pruebas de germinación para determinar su viabilidad y respuesta ante los distintos tratamientos.

ESPECIES	FECHA DE COLECTA
<i>Cedrela odorata</i>	marzo - abril 1991
<i>Chrysobalanus icaco</i>	noviembre 1990 febrero - marzo 1991 agosto 1991
<i>Diphysa robinooides</i>	nov. - diciembre 1990
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	abril - mayo 1990
<i>Randia laetevirens</i>	noviembre 1991
<i>Tecoma stans</i>	noviembre - enero 1991

Cuadro 1. Indica las fechas en las que se colectaron frutos y semillas de las seis especies estudiadas en los matorrales de dunas costeras en el CICOLMA, Veracruz, México.

ESPECIE	FAMILIA	FORMA DE CRECIMIENTO	PESO x DE LAS SEMILLAS	No. DE SEMILLAS POR FRUTO	FORMA
<i>Cedrela odorata</i>	MELIACEAE	Arbórea	0.0189±0.002	28±1.6	 0.9 cm 2.7 cm
<i>Chrysobalanus icaco</i>	ROSACEAE	Arbórea - arbustiva	2.1178±0.214	1	 1.8 cm 2.4 cm
<i>Diphysa robinoides</i>	LEGUMINOSAE	Arbórea - arbustiva	0.2172±0.022	2±1.2	 0.4 cm 0.8 cm
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	LEGUMINOSAE	Arbórea	0.9907±0.125	14±2.4	 1.1 cm 1.9 cm
<i>Randia laslevirens</i>	RUBIACEAE	Arbustiva	0.0209±0.005	29±7.6	 0.5 cm 0.6 cm
<i>Tecoma stans</i>	BIGNONIACEAE	Arbórea - arbustiva	0.0069±0.002	57±7.6	 0.5 cm 2 cm

Cuadro 2. Indica el peso promedio (25 semillas) en gramos y número promedio de semillas por fruto (25 frutos) y su desviación estándar. También un esquema con la forma y tamaño promedio (largo x ancho) de las semillas.

PRUEBAS DE GERMINACIÓN EN LABORATORIO

Las pruebas de germinación en laboratorio se realizaron bajo condiciones que se asemejan a las que se presentan en los matorrales de las dunas costeras en el CICOLMA. Para ello se empleó como referencia las mediciones de luz, temperatura y humedad realizadas en los matorrales por Salinas (1992).

Para las pruebas se utilizaron cajas de Petri y charolas de plástico (21 X 30 cm); éstas últimas se cubrieron con plástico transparente para evitar pérdidas de humedad y como sustrato se empleó arena proveniente de los matorrales del CICOLMA. Se tamizó y lavó la arena con una solución de hipoclorito de sodio al 0.05% (comercial al 0.06%). Posteriormente se lavó con agua corriente durante aproximadamente una hora y se dejó secar 24 horas. Ello permitió eliminar microorganismos que pudieran infectar las semillas así como la salinidad que pudiera tener la arena.

En cada tratamiento se utilizaron 4 lotes de 25 semillas (Pemadasa y Lovell 1975) que se colocaron sobre la arena. Con el fin de mantener la humedad constante se efectuaron riegos con agua destilada cada tercer día. Las semillas permanecieron durante 30 días bajo cada tratamiento, después de los cuales se retiraron. Las condiciones que se emplearon en las pruebas, fueron un fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 de oscuridad, y la humedad se mantuvo constante a través de los riegos cada tercer día en las cámaras de germinación y en el Convirón. El criterio de germinación fue el de la protrusión de la radícula (Mayer, 1981).

Los factores que tienen efecto sobre la germinación y que se analizaron en este estudio son: temperatura constante y temperatura con fluctuaciones y luz – oscuridad.

TRATAMIENTOS

Temperatura

Se evaluó la respuesta de las semillas ante dos distintos tratamientos de temperatura. Una temperatura constante de 25°C en cámaras de temperatura controlada y otra con fluctuaciones de 10°C, es decir de 25 a 35°C en el Convirón. El fotoperiodo y la humedad relativa se mantuvieron, en ambas pruebas, en las condiciones antes descritas.

Las semillas de *E. cyclocarpum* recién colectadas no germinan bajo los tratamientos empleados; Salinas (1991) reportó también que no germinan bajo distintos tratamientos de temperatura, por ello se escarificaron manualmente.

Luz-oscuridad

Se colocaron 4 lotes de 25 semillas en cajas de Petri. Se humedeció el sustrato y se procedió a cubrirlas con una doble capa de papel aluminio. Estas se colocaron en el Conviron con temperatura con fluctuaciones para asemejar las condiciones que se presentan en los matorrales (Salinas 1992). Las pruebas se hicieron con semillas recién colectadas (1- 3 meses) y almacenadas (12-15 meses) y se dejaron durante 30 días. No se contó con las condiciones necesarias para abrir y registrar los porcentajes de germinación en las cajas cubiertas, por ello únicamente se obtuvo un dato final de germinación que se utilizó para realizar comparaciones.

Viabilidad

Se efectuaron las mismas pruebas anteriores para evaluar la respuesta germinativa de las semillas almacenadas (12 – 15 meses) en condiciones de laboratorio antes descritas y con ello evalué también de manera indirecta la duración de la viabilidad de las semillas de cada especie (Fig. 1).

PRUEBAS DE GERMINACIÓN EN CAMPO

En esta parte del estudio se utilizaron semillas de diferentes edades debido a las distintas épocas de fructificación de cada especie. Todas se sembraron en mayo, ya que en estos ambientes la época de lluvias inicia a finales de este mes. Esto significa que las semillas de *D. robinoides* y *R. laetevirens* contaban con aproximadamente 6 meses de edad, las semillas de *T. stans* 3 meses de edad y las semillas de *C. icaco*, *C. odorata* y *E. cyclocarpum* de 2 a 3 meses de edad.

Para esta parte del estudio se eligieron tres matorrales con distinta composición florística y cobertura: un matorral rico en especies (Mat. 1) que en adelante se mencionará como cerrado, un matorral abierto (Mat.2) que en adelante se mencionará como matorral de *Dyphysa*, y un matorral abierto (Mat.3) que en adelante se mencionará como matorral de *Randia* y también un pastizal (Ver capítulo 1). De cierta manera estos matorrales representan la sucesión en los sistemas de dunas costeras. Moreno-Casasola (2004) describe como se inicia la nucleación mediante procesos de facilitación con la entrada de pastos y arbustos bajos que forman matorrales aislados, de poca cobertura, es decir matorrales abiertos. Poco a poco se van enriqueciendo con especies arbóreas. Las que se distribuyen más ampliamente son las de frutos dispersados por viento y se forman matorrales más grandes y con mayor número de especies, pero la cobertura no es muy densa aún. Estos matorrales atraen pájaros que perchan y que comienzan a diseminar semillas dispersadas por aves. Muchas de estas semillas germinan y se establecen, enriqueciendo los matorrales con mayor número de especies y formando un dosel más denso.

Para realizar las pruebas de germinación y con el fin de evitar pérdidas de semillas ocasionadas por depredadores y viento, se construyeron 14 cajas con malla de alambre, tela de mosquitero y

estacas de madera. Las dimensiones de cada caja fueron 80 cm de largo por 40 de alto y 40 de ancho. Las cajas fueron llevadas a los 4 sitios elegidos y se colocaron enterradas 20 cm (Fig. 2). Se sembraron en la arena las semillas para evaluar bajo condiciones naturales la respuesta de germinación de las mismas, de tal forma que se relacionara con las pruebas de laboratorio (temperatura y luz). Se colocaron dos cajas bajo el dosel (con 2 repeticiones) y dos en el borde de cada matorral (con 2 repeticiones). Solamente en un pastizal se colocaron dos cajas y los resultados se presentan para cada especie en el cuadro solo como referencia, pero no se realizó una comparación estadística con éste último. Se efectuaron revisiones mensuales desde junio hasta diciembre de 1991.

Se sembraron las semillas en mayo debido a que a finales de este mes se presentan las primeras lluvias en estos ambientes lo cual permitiría mantener la humedad en el sustrato donde se encontraban las semillas.

ANÁLISIS DE DATOS

Pruebas de germinación bajo condiciones controladas.

Los resultados se analizaron por medio de un ANOVA de medidas repetidas de dos vías. Se utilizaron porcentajes de germinación a través del tiempo y por réplica para detectar las diferencias entre los tratamientos (temperatura constante y temperatura con fluctuaciones) y entre las edades (recién colectadas y almacenadas). Para satisfacer los supuestos del ANOVA se realizó una transformación arcoseno de los porcentajes de germinación. Se consideraron diferencias significativas entre tratamientos con una $p < 0.05$. En el caso de *R. laetevirens* y *C. icaco* se realizó un análisis de varianza de dos vías empleando solo el porcentaje de germinación final.

Pruebas en oscuridad

En el caso de las respuestas a condiciones de luz y oscuridad se utilizó un ANOVA de dos vías. Los porcentajes finales de germinación también se transformaron arcoseno.

Pruebas de germinación en campo

Los resultados obtenidos en las pruebas de germinación en campo se analizaron a través de un ANOVA de medidas repetidas de dos vías (Matorral: Cerrado, *Diphysa* y *Randia*; Condición: Borde y Bajo Dosel).

También se compararon por medio de una *t* de Student los valores obtenidos en cada condición (bajo dosel y borde) de los tres matorrales contra los valores obtenidos en el pastizal.

Las variables de porcentaje de semillas germinadas se transformaron porque en teoría estadística se sabe que los porcentajes o proporciones forman una distribución binomial, más que una normal; la desviación de la normalidad es mayor para pequeños o grandes porcentajes. Si la raíz cuadrada de cada proporción (p) en una distribución binomial se transforma a su arcoseno, entonces los datos resultantes tendrán una distribución subyacente que es cercana a la normal (Zar, 1996).

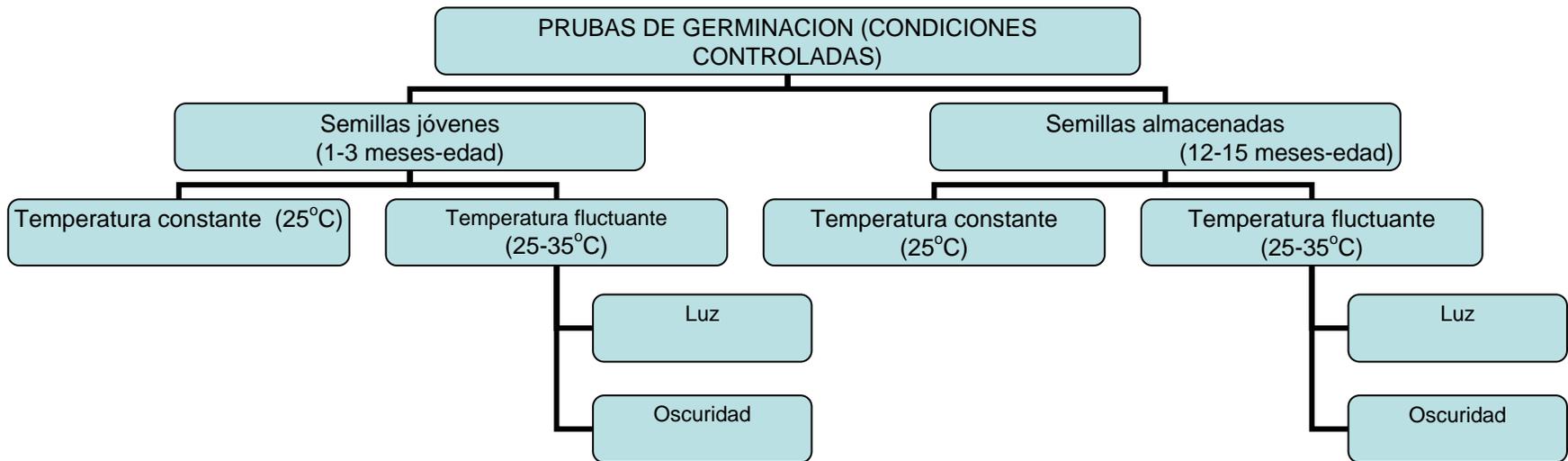


Fig. 1. Diagrama de flujo donde se indican las pruebas de germinación realizadas con las semillas de cada una de las especies estudiadas. Las pruebas en temperatura constante se realizaron en cámaras de germinación y las de temperatura fluctuante en Conviron (Laboratorio de Ecología, UNAM). En las pruebas realizadas en luz se empleó un fotoperíodo de 12 horas luz y 12 horas oscuridad y se mantuvo la humedad constante a través de riegos terciados.

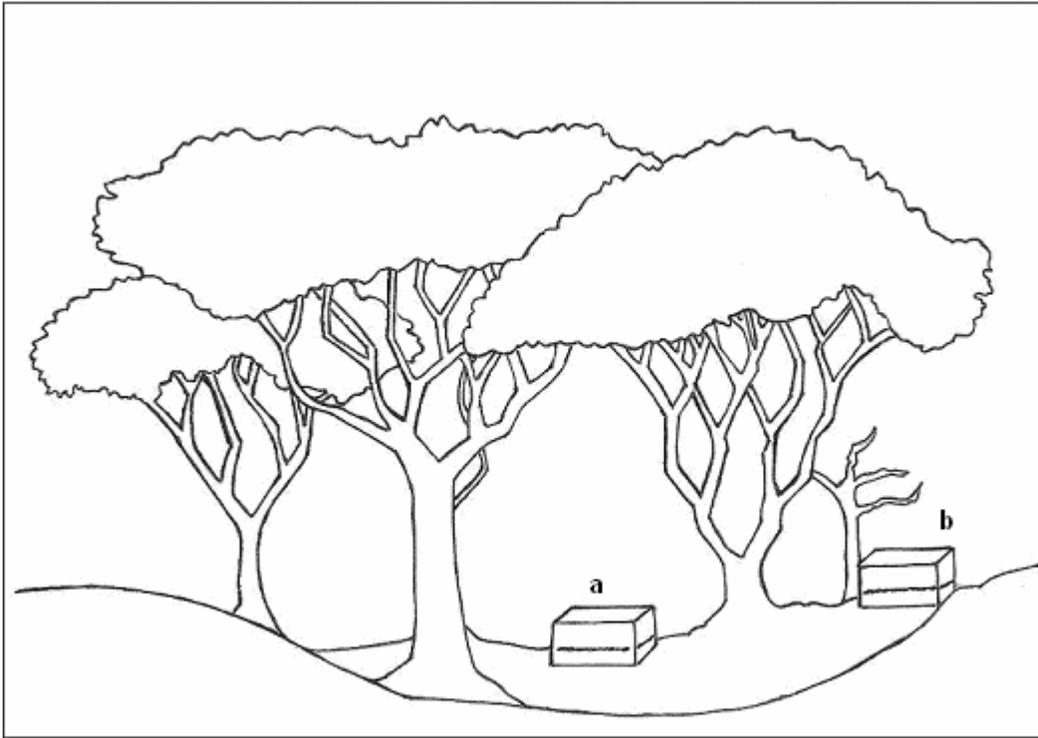


Fig. 2. Muestra las cajas utilizadas para las pruebas de germinación y la forma en que se ubicaron en los 3 matorrales seleccionados: a) bajo dosel y b) en el borde del matorral.

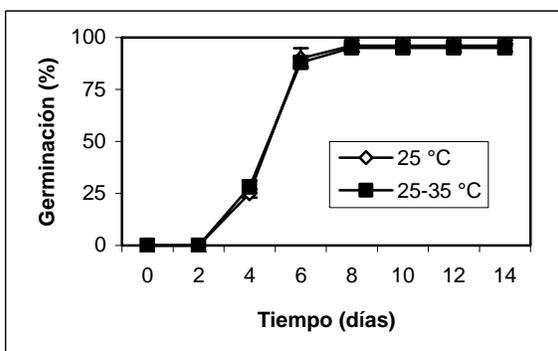
RESULTADOS

Pruebas de germinación en laboratorio

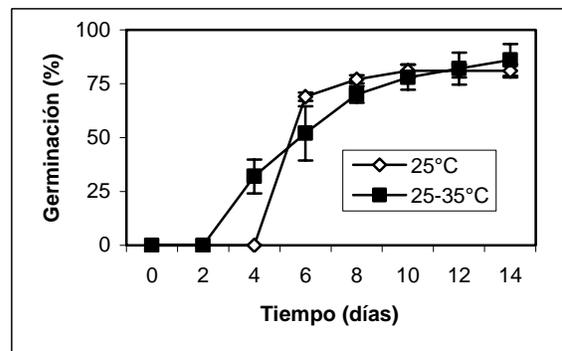
A continuación se presentan, para cada una de las especies en estudio, los resultados de germinación obtenidos bajo los tratamientos de temperatura (constante y con fluctuación), con un fotoperíodo de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad, utilizando semillas recién colectadas (1-3 meses de edad) y almacenadas (12 a 15 meses de edad).

Cedrela odorata

Las semillas de *C. odorata* recién colectadas y almacenadas empezaron a germinar al segundo y al cuarto día respectivamente y alcanzaron su máximo porcentaje de germinación a los 10 y 14 días. La germinación de las semillas recién colectadas (1-3 meses) fue significativamente mayor que la de las almacenadas (12-15 meses) ($F= 19.91$, $p<=0.0007$ g.l. 1). No hubo diferencias significativas entre los tratamientos de temperatura constante (25°C) y temperatura con fluctuaciones ($25\text{-}35^{\circ}\text{C}$) ($F= 0.12$, $p<0.72$ g.l.1)). Cuando se consideró la interacción edad de las semillas con los tratamientos de temperatura probados, no se encontraron diferencias significativas ($F= 0.90$, $p<0.36$ g.l. 6). Las semillas recién colectadas puestas a germinar en temperatura constante, presentaron el máximo porcentaje de germinación y las semillas almacenadas germinadas en temperatura constante el más bajo con $96\pm 2\%$ y $81\pm 3\%$, respectivamente (Fig. 3a y 3b).



a)



b)

Fig. 3a y 3b. *C. odorata*. Muestran los porcentajes de germinación de semillas: a) recién colectadas (1-3 meses) y b) almacenadas (12-15 meses) en dos tratamientos de temperatura: constante (25°C) y con fluctuaciones ($25\text{-}35^{\circ}\text{C}$) y el error estándar.

Chrysobalanus icaco

Las semillas de *C. icaco* recién colectadas (1-3 meses de edad) no germinaron a los 30 días por lo que los resultados corresponden a semillas que permanecieron en cada tratamiento extendiéndose éste hasta abarcar 60 días, o sea aproximadamente de 4 meses de edad. Para el análisis de varianza se utilizaron solamente los porcentajes de germinación finales (transformados a arcoseno)

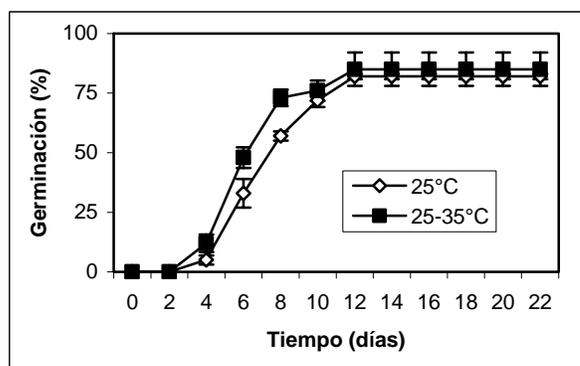
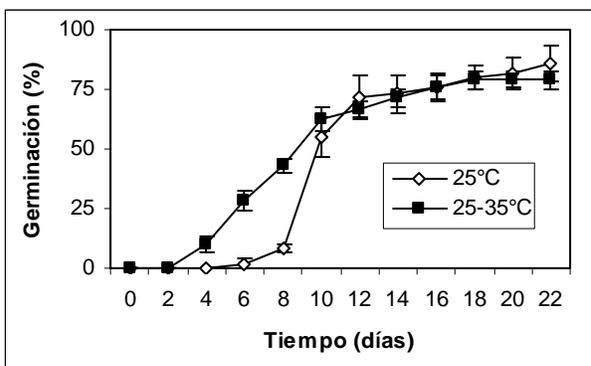
de las semillas recién colectadas y almacenadas (12-15 meses de edad). El análisis indica que no hubo diferencias significativas entre los valores de germinación obtenidos con temperatura constante y con fluctuaciones ($F= 4.5$ $p<0.053$) y que no hubo diferencias significativas entre las edades ($F= 0.57$, $P<0.46$). Al considerar la interacción edad de las semillas y tratamientos de temperatura probados, tampoco hubo diferencias significativas ($F= 0.03$, $p<0.85$). Los máximos porcentajes de germinación en esta especie no alcanzaron el 50%. Sin embargo, el más alto porcentaje de germinación se alcanzó con semillas almacenadas en temperatura con fluctuaciones y el más bajo porcentaje de germinación se obtuvo con semillas recién colectadas en temperatura constante, con $36\pm 1\%$ y 23 ± 0.4 respectivamente (Cuadro 3).

Temperatura	Recién Colectadas (4 meses)	Almacenadas (12-15 meses)
Constante	$23 \pm 1.92 \%$	$27 \pm 3.42 \%$
Fluctuante	$33 \pm 3 \%$	$36 \pm 7.48 \%$

Cuadro 3. Indica los porcentajes finales de germinación de semillas de *C. icaco* y su error estándar obtenidos en bajo temperatura constante (25°C) y con fluctuación ($25\text{-}35^{\circ}\text{C}$) con semillas recién colectadas (4 meses) y almacenadas (12-15 meses).

Diphysa robinoides

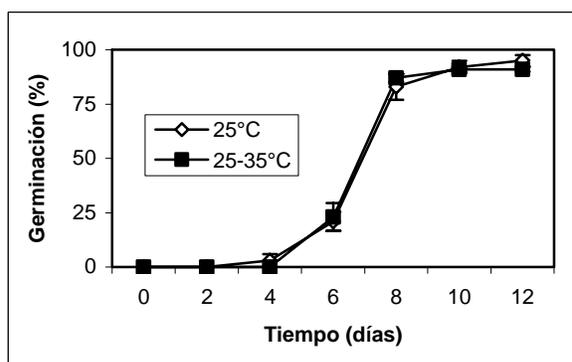
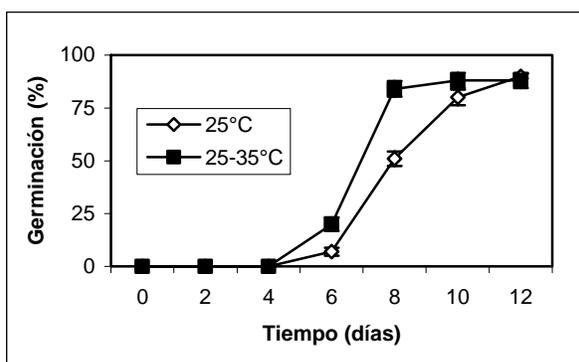
Las semillas de *D. robinoides* recién colectadas y almacenadas empezaron a germinar al cuarto día y alcanzaron sus máximos porcentajes de germinación a los 22 días. El análisis de varianza indica que no hubo diferencias significativas en los valores obtenidos de germinación entre las semillas recién colectadas y las almacenadas ($F=2.86$, $p<0.11$), pero si hubo diferencias significativas al comparar los valores obtenidos con las semillas puestas a germinar en la temperatura constante contra las puestas en temperatura con fluctuaciones ($F=10.97$, $p<0.006$). Al considerar la interacción de edad y temperatura no se encontraron diferencias significativas ($F=1.63$, $p<0.22$). Las semillas recién colectadas puestas a germinar en temperatura constante y en temperatura con fluctuaciones presentaron el más alto y más bajo porcentaje final de germinación con $86\pm 7\%$ y $78\pm 3\%$, respectivamente (Fig. 4a y 4b).



a) b)
 Fig. 4a y 4b. *D. robinoides*. Muestran los porcentajes de germinación y el error estándar de semillas: a) recién colectadas (1-3 meses) y b) almacenadas (12-15 meses) en dos tratamientos de temperatura: constante (25°C) y con fluctuación (25-35°C) y el error estándar.

Enterolobium cyclocarpum

Las semillas de *E. cyclocarpum* escarificadas mecánicamente recién colectadas y almacenadas empezaron a germinar a los 6 y 4 días y alcanzaron sus máximos porcentajes de germinación a los 12 días. La germinación de las semillas almacenadas fue significativamente mayor que la de las recién colectadas ($F= 7.36, p<0.018$) y no hubo diferencias significativas entre los valores de germinación obtenidos en las temperaturas constante y con fluctuaciones ($F=1.18, p<0.29$). Al considerar la interacción de edad de las semillas y temperaturas probadas no se encontraron diferencias significativas ($F= 4.34, p<0.059$). Las semillas almacenadas y puestas a germinar en temperatura constante y las recién colectadas en temperatura con fluctuaciones mostraron el más alto y más bajo porcentaje de germinación, respectivamente con $94\pm 2\%$ y $88\pm 3\%$ respectivamente (Fig. 5a y 5b).



a) b)
 Fig. 5a y 5b. *E. cyclocarpum*. Muestran los porcentajes de germinación de semillas: a) recién colectadas (1-3 meses) y b) almacenadas (12-15 meses) en dos tratamientos de temperatura: constante (25°C) y con fluctuación (25-35 °C) y el error estándar.

Randia laetevirens

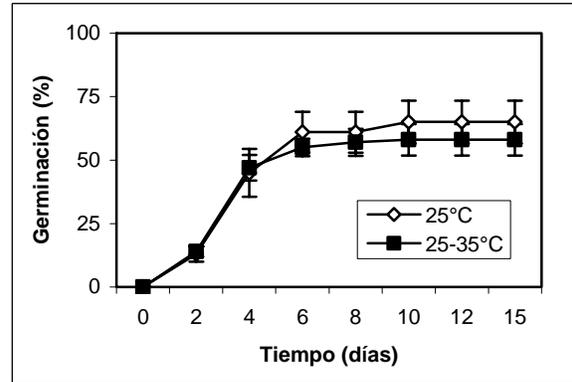
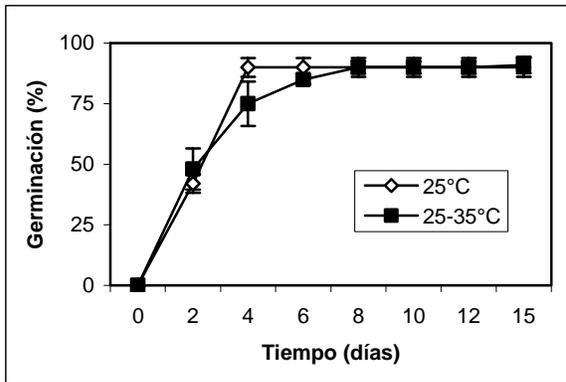
Las semillas recién colectadas (1-3 meses de edad) de *R. laetevirens* no germinaron en ninguno de los tratamientos probados por los que los resultados corresponden a semillas que permanecieron por 60 días en cada tratamiento, por tanto con una edad aproximada de 6 meses. Para el análisis de varianza se utilizaron solo los porcentajes de germinación finales (transformados a arcoseno) y no se encontraron diferencias significativas entre los valores obtenidos de las semillas puestas a germinar en las dos temperaturas probadas ($F= 1.67$, $p<0.21$), pero la germinación fue significativamente mayor con semillas almacenadas ($F= 20.36$, $p<0.0007$). Al considerar la interacción temperatura y edad, no se encontraron diferencias significativas ($F=1.21$, $p<0.29$). El máximo porcentaje de germinación se obtuvo con semillas almacenadas en temperatura con fluctuaciones y el más bajo con semillas de 6 meses de edad puestas a germinar en temperatura constante, siendo $69\pm 3\%$ y $33\pm 6\%$, respectivamente (Cuadro 4).

Temperatura	Recién Colectadas	Almacenadas
Constante	$33 \pm 6.4 \%$	$54 \pm 9.31 \%$
Fluctuante	$34 \pm 3.83 \%$	$69 \pm 3.42 \%$

Cuadro 4. Indica los porcentajes finales de germinación de semillas de *R. laetevirens* y su error estándar obtenidos bajo temperatura constante (25°C) y con fluctuación ($25\text{-}35^{\circ}\text{C}$), utilizando semillas recién colectadas (4 meses) y almacenadas (12-15 meses). No se construyó gráfica debido a que no se realizó la toma de datos los mismos días.

Tecoma stans

Las semillas recién colectadas y almacenadas de *T. stans* empezaron a germinar al segundo día y alcanzaron sus máximos porcentajes de germinación entre los 6 y 15 días. La germinación fue significativamente mayor con semillas recién colectadas que la de las almacenadas ($F= 42.01$, $p< 0.0000$ mayor 3), pero no hubo diferencias significativas entre los valores de germinación obtenidos en los tratamientos de temperatura constante y temperatura con fluctuaciones ($F=0.44$, $p<0.51$). Al considerar la interacción edad y temperatura no se encontraron diferencias significativas ($F=0.1$, $p<0.90$). El máximo porcentaje de germinación se obtuvo con semillas recién colectadas en ambas pruebas de temperatura y el más bajo se registró con semillas almacenadas en temperatura con fluctuaciones con $90\pm 3\%$ y $58\pm 6\%$ respectivamente (Fig. 6a y 6b).



a)

b)

Fig. 6a y 6b. *T. stans*. Muestran los porcentajes de germinación de semillas: a) recién colectadas (1-3 meses) y b) almacenadas (12-15 meses) en dos tratamientos de temperatura: constante (25°C) y con fluctuación (25-35 °C) y el error estándar.

Prueba de luz-oscuridad

Los resultados de germinación comparando luz y oscuridad para el experimento de temperatura con fluctuaciones se presentan en el cuadro 5. Se realizaron pruebas de germinación con *C. odorata*, *D. robinoides*, *E. cyclocarpum* y *T. stans*. No se realizaron pruebas en oscuridad en dos especies, *R. laetevirens* y *C. icaco*, debido a la baja cantidad de semillas colectadas durante los períodos de fructificación y a que el tiempo que tardaban en germinar no permitía mantener la humedad en las cajas sin abrirlas.

Las semillas de *C. odorata* germinaron tanto en el tratamiento de luz como en el de oscuridad. No se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos probados en semillas recién colectadas. La germinación fue significativamente mayor con semillas recién colectadas que con las almacenadas. Al considerar la interacción de tratamientos de luz y oscuridad contra la edad de las semillas no se encontraron diferencias significativas.

Las semillas de *D. robinoides* germinaron en ambos tratamientos, el de luz y el de oscuridad. No se encontraron diferencias significativas. No se encontraron diferencias significativas entre los porcentajes finales registrados entre las semillas recién colectadas y las almacenadas y tampoco se encontraron diferencias significativas cuando se consideraron los tratamientos de luz y oscuridad contra la edad de las semillas.

Las semillas de *E. cyclocarpum* germinaron tanto en el tratamiento de luz como en el de oscuridad. No se encontraron diferencias significativas. Al considerar la edad de las semillas se encontraron diferencias significativas entre los porcentajes de germinación obtenidos en semillas recién colectadas contra las almacenadas y también se encontraron diferencias cuando se

consideró la interacción de los tratamientos de luz y oscuridad contra la edad de las semillas.

La germinación de las semillas de *T. stans* puestas en luz fue significativamente mayor que la de las que germinaron en oscuridad. También la germinación fue significativamente mayor con semillas recién colectadas que con las almacenadas y no se encontraron diferencias significativas cuando se consideró la interacción de tratamientos empleados de luz y oscuridad contra edad de las semillas.

ESPECIES	Semillas Jóvenes		Semillas Almacenadas		Luz		Edad		Interacción Luz x Edad	
	Luz	Oscuridad	Luz	Oscuridad	F	p	F	P	F	p
<i>C. odorata</i>	95(1.91)	97(3)	86(1.15)	81(3)	0.1164	n.s.	21.1210	***	2.0320	n.s.
<i>D. robinoides</i>	93(1.91)	82 (5.77)	85(7)	81(5.5)	2.2195	n.s.	0.3048	n.s.	0.1118	n.s.
<i>E. cyclocarpum</i>	88(3.65)	94(4.76)	91(1)	72(2.82)	0.3578	n.s.	7.3218	*	10.7555	**
<i>T. stans</i>	91(2.51)	76(5.16)	75(3)	71(5.74)	5.5816	*	7.1478	*	2.4668	n.s.

Cuadro 5. Indica la media de los porcentajes de germinación final (4 réplicas de 25 semillas c/u) y entre paréntesis el error estándar de cada tratamiento (luz - oscuridad) en temperatura con fluctuaciones. Se muestran los resultados del análisis de varianza para probar diferencias significativas * ($p < 0.05$), ** ($p < 0.01$), *** ($p < 0.001$) entre tratamientos y edades y no significativas (n.s.).

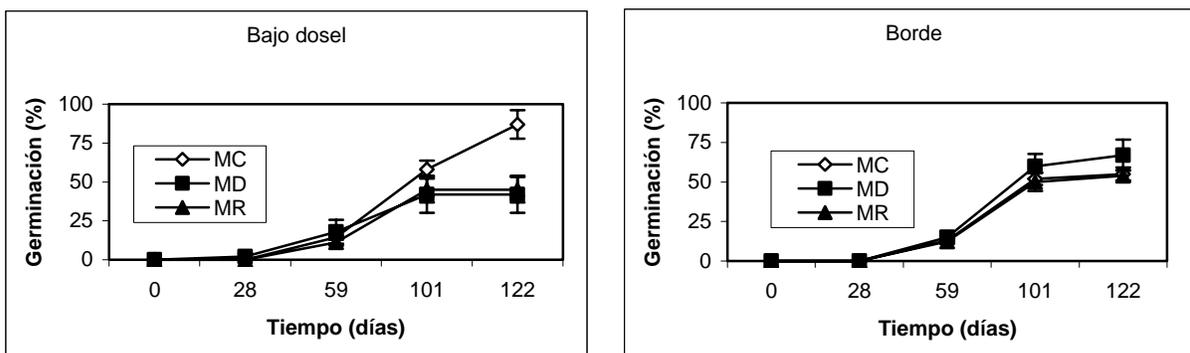
Pruebas de germinación en campo

En general todas las especies germinaron en todos los sitios (matorrales y pastizal) utilizados para este trabajo. Solamente *C. icaco* no germinó en el pastizal. Esta prueba se realizó en mayo de 1991 por lo que las semillas tenían entre 2 y 5 meses de almacenadas (ver Cuadro 1).

Se presentan los resultados obtenidos para cada una de las especies en los diferentes sitios seleccionados para esta parte del trabajo. Es necesario mencionar que los análisis se efectuaron con los resultados obtenidos hasta el mes de diciembre. Inicialmente el tiempo considerado fue hasta octubre, pero debido a que las semillas de *E. cyclocarpum* y *C. icaco* presentaban muy bajos porcentajes de germinación y todavía se encontraban en las cajas, se decidió dejarlas y revisarlas durante dos meses más. En cuatro especies (*D. robinoides*, *C. odorata*, *T. stans* y *R. laetevirens*) los porcentajes máximos de germinación se alcanzaron casi en su totalidad a los 122 días (4 meses), después de la siembra.

Cedrela odorata

Las semillas de *C. odorata* alcanzaron sus máximos porcentajes de germinación en septiembre (122 días). El análisis de varianza indica que no hubo diferencias significativas en los porcentajes de germinación alcanzados por las semillas de *C. odorata* entre los matorrales ($F= 1.96$ $p<0.16$), ni entre las condiciones ($F= 0.77$ $p<0.39$). Sin embargo, si hubo diferencias significativas cuando se consideró la interacción matorral por condición ($F= 4.69$ $p < 0.02$). La interacción de la condición bajo dosel en matorral cerrado y la de borde en matorral de *Diphysa* son las que presentaron más altos porcentajes de germinación $87\pm 9\%$ y $67\pm 9\%$ respectivamente. La condición bajo dosel en el matorral de *Diphysa* fue la que presentó un porcentaje de germinación más bajo ($42\pm 11\%$). En el pastizal el porcentaje de germinación que se obtuvo fue de $19\pm 6\%$ (Fig. 7a y 7b y Cuadro 6).



a)

b)

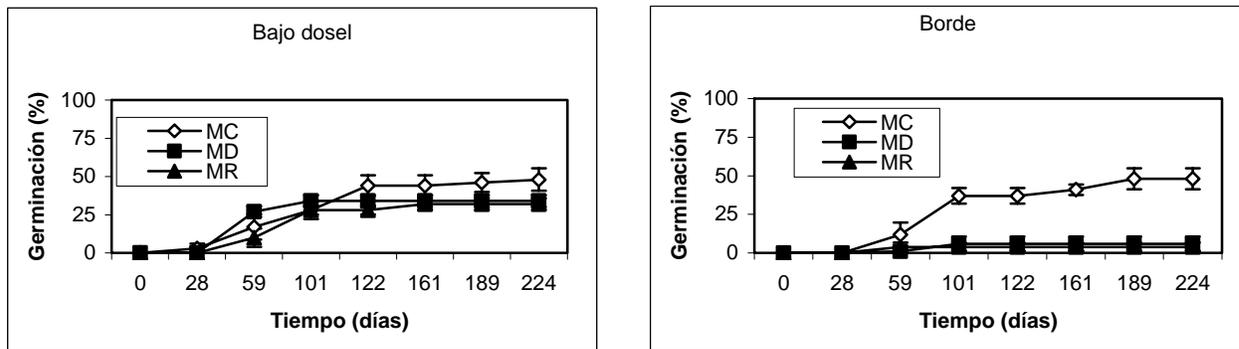
Fig.7a y 7b. *C. odorata*. Indica la media de los porcentajes de germinación (4 réplicas de 25 semillas cada una) y su error estándar a través del tiempo: a) bajo dosel y b) borde de tres matorrales (MC: Cerrado, MD: *Diphysa*, MR: *Randia*). Letras diferentes indican diferencias significativas.

MATORRAL	CONDICIÓN	GERMINACIÓN
Cerrado	Bajo dosel	$87 \pm 9\%$ a
	Borde	$55 \pm 4\%$ ab
<i>Diphysa</i>	Bajo dosel	$42 \pm 11\%$ b
	Borde	$67 \pm 9\%$ a
<i>Randia</i>	Bajo dosel	$45 \pm 8\%$ ab
	Borde	$54 \pm 4\%$ ab
Pastizal*		$19 \pm 6\%$

Cuadro 6. *C. odorata*. Indica la media de los porcentajes de germinación finales alcanzados en cada condición en los tres matorrales y su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos. * El porcentaje final obtenido en el pastizal no está incluido en este análisis.

Chrysobalanus icaco

Las semillas de *C. icaco* alcanzaron sus máximos porcentajes de germinación en diciembre (224 días). El análisis de varianza muestra diferencias significativas entre los valores de germinación obtenidos en los tres matorrales ($F= 13.06$ $p < 0.0003$) y también entre condiciones probadas de bajo dosel y borde ($F= 29.14$ $p < 0.0001$). La interacción matorral y condición también mostró diferencias significativas ($F= 6.04$, $p < 0.05$). Las condiciones de matorral cerrado bajo dosel y en borde mostraron los más altos porcentajes de germinación, siendo $48 \pm 7\%$ y $48 \pm 6\%$ respectivamente. La condición de borde en el matorral de *Randia* presentó el más bajo porcentaje de germinación, $4 \pm 2\%$. En el pastizal no se registró germinación (Cuadro 7 y Fig. 8a y 8b).



a) b)
Fig. 8a y 8b. *C. icaco*. Indica la media de los porcentajes de germinación (4 réplicas de 25 semillas cada una) a través del tiempo: a) bajo dosel y b) borde de tres matorrales (MC: Cerrado, MD: *Diphysa*, MR: *Randia*). Letras diferentes indican diferencias significativas.

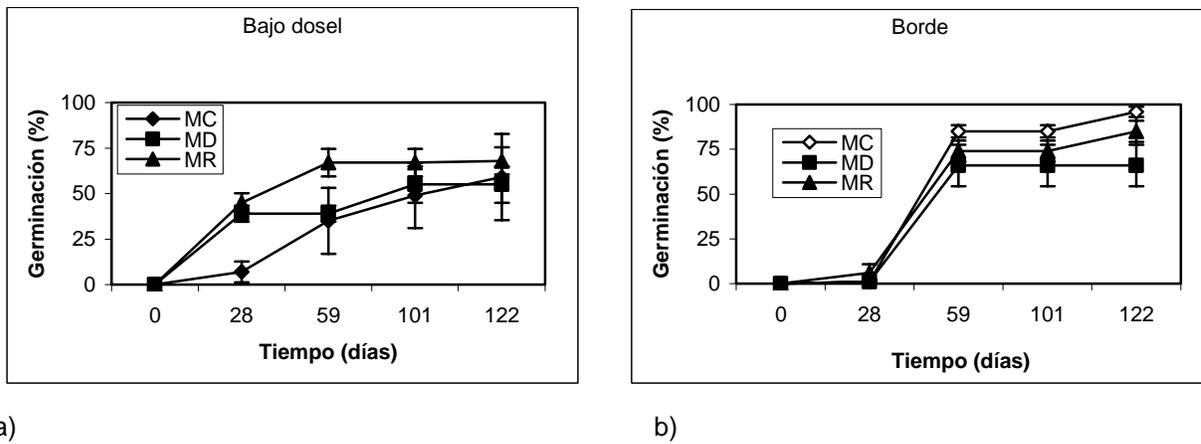
MATORRAL	CONDICIÓN	GERMINACIÓN
Cerrado	Bajo dosel	$48 \pm 7\%$ a
	Borde	$48 \pm 6\%$ a
<i>Diphysa</i>	Bajo dosel	$34 \pm 3\%$ a
	Borde	$6 \pm 4\%$ b
<i>Randia</i>	Bajo dosel	$32 \pm 3\%$ a
	Borde	$4 \pm 2\%$ b
Pastizal*		0%

Cuadro 7. *C. icaco*. Indica la media de los porcentajes de germinación alcanzados en cada condición en los tres matorrales y su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos. * El porcentaje final obtenido en el pastizal no está incluido en este análisis.

Diphysa robinoides

Las semillas de *D. robinoides* germinaron antes de los primeros 28 días y alcanzaron sus máximos porcentajes de germinación en septiembre (122 días). El análisis de varianza indica que no hay diferencias significativas entre los valores obtenidos en los tres matorrales ($F=0.84$, $p < 0.44$), pero si hubo diferencias significativas entre los valores obtenidos en cada condición de los matorrales

($F=5.07$ $p<0.03$) siendo la condición de borde la que presentó el más alto porcentaje de germinación ($82 \pm 5\%$). La condición de borde en el matorral cerrado presentó el más alto porcentaje de germinación ($96 \pm 2\%$) y la condición bajo dosel en matorral de *Diphysa* presentó el más bajo porcentaje de germinación ($55 \pm 9\%$). La interacción de matorral y condición tampoco indica diferencias significativas ($F=0.69$, $p<0.5$) (Fig. 9a y 9b). En el pastizal se registró $75 \pm 14\%$ de germinación de semillas (Cuadro 8).



a) b) Fig. 9a y 9b. *D. robinoides*. Indica la media de los porcentajes de germinación (4 réplicas de 25 semillas cada una) a través del tiempo: a) bajo dosel y b) borde de tres matorrales (MC: Cerrado, MD: *Diphysa*, MR: *Randia*). Letras diferentes indican diferencias significativas.

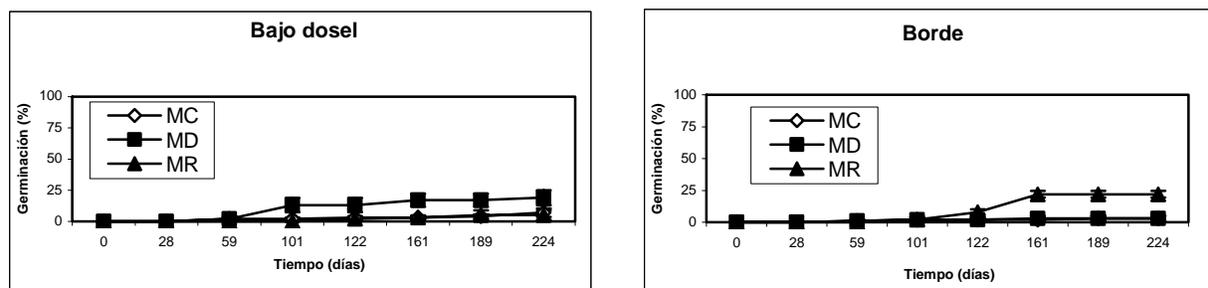
MATORRAL	CONDICIÓN	GERMINACIÓN
Cerrado	Bajo dosel	$59 \pm 23\%$ a
	Borde	$96 \pm 2\%$ a
<i>Diphysa</i>	Bajo dosel	$55 \pm 9\%$ a
	Borde	$66 \pm 11\%$ a
<i>Randia</i>	Bajo dosel	$68 \pm 7\%$ a
	Borde	$85 \pm 5\%$ a
Pastizal*		$75 \pm 14\%$

Cuadro 8. *D. robinoides*. Indica la media de los porcentajes de germinación obtenidos en cada condición (bajo dosel y borde) en los tres matorrales (Cerrado, *Diphysa* y *Randia*) y su error estándar. *El porcentaje final obtenido en el pastizal no está incluido en este análisis.

Enterolobium cyclocarpum

Se utilizaron semillas de *E. cyclocarpum* sin escarificar para esta parte del trabajo, para sembrar más las condiciones naturales de germinación de la especie. Las semillas de *E. cyclocarpum* alcanzaron sus máximos porcentajes de germinación en diciembre, a los 224 días. El análisis de varianza indica que no hubo diferencias significativas entre matorrales ($F= 1.45$, $p<0.2$), ni entre condiciones ($F=0.32$, $p<0.57$), pero si hubo diferencias significativas al considerar la interacción matorral por condición

($F=8.84$, $p<0.002$). La condición de borde en matorral de *Randia* fue la que presentó el más alto porcentaje de germinación con $22\pm 2\%$ y la que presentó el más bajo fue la de bajo dosel en el matorral *Diphysa* ($3\pm 1\%$). En el pastizal se registró $14\pm 2\%$ de germinación (Fig. 10a y 10b y Cuadro 9).



a) b)
Fig. 10a y 10b. *E. cyclocarpum*. Indica la media de los porcentajes de germinación (4 réplicas de 25 semillas cada una) a través del tiempo: a) bajo dosel y b) borde de tres matorrales (MC: Cerrado, MD: *Diphysa*, MR: *Randia*). Letras diferentes indican diferencias significativas. El error estándar es muy pequeño y no logra apreciarse en esta figura.

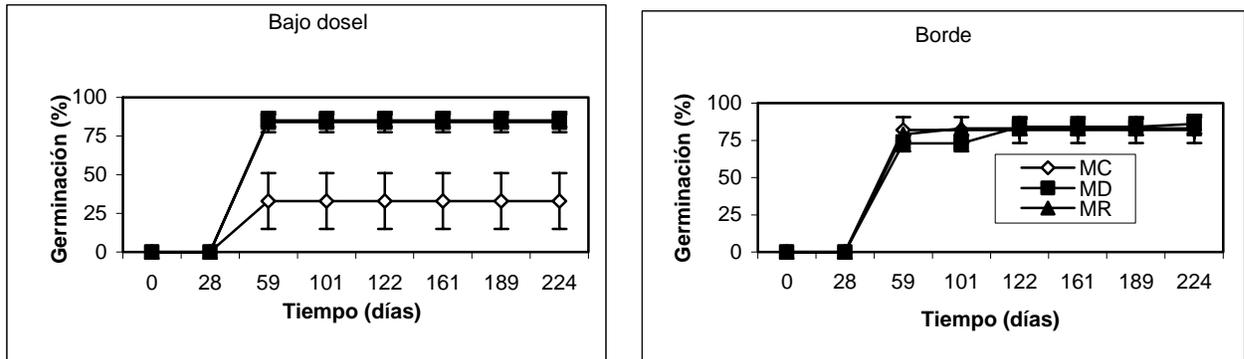
MATORRAL	CONDICIÓN	GERMINACIÓN
Cerrado	Bajo dosel	$7 \pm 3\%$ ab
	Borde	$3 \pm 1\%$ b
<i>Diphysa</i>	Bajo dosel	$19 \pm 5\%$ a
	Borde	$3 \pm 1\%$ b
<i>Randia</i>	Bajo dosel	$5 \pm 3\%$ b
	Borde	$22 \pm 2\%$ a
Pastizal*		$14 \pm 2\%$

Cuadro 9. *E. cyclocarpum*. Indica la media de los porcentajes de germinación final obtenidos en cada condición en los tres matorrales y su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas. * El porcentaje final obtenido en el pastizal no está incluido en este análisis.

Randia laetevirens

Las semillas de *R. laetevirens* alcanzaron sus máximos porcentajes de germinación a los 122 días, siendo la segunda especie con más altos porcentajes de germinación. El análisis de varianza indica que no hubo diferencias significativas entre condiciones ($F= 3.8$, $p<0.04$) pero si hubo diferencias significativas entre matorrales ($F= 3.22$ $p<0.08$). La interacción matorral y condición también indica diferencias significativas ($F= 4.5$, $P<0.02$). La condición borde en el matorral de *Diphysa* presentó el porcentaje más alto de germinación y la que presentó el porcentaje más bajo fue la de bajo dosel en matorral cerrado con $86\pm 6\%$ y $33\pm 17\%$ respectivamente. En el pastizal se registró $6\pm 2\%$ de

germinación (Fig. 11a y 11b y Cuadro 10).



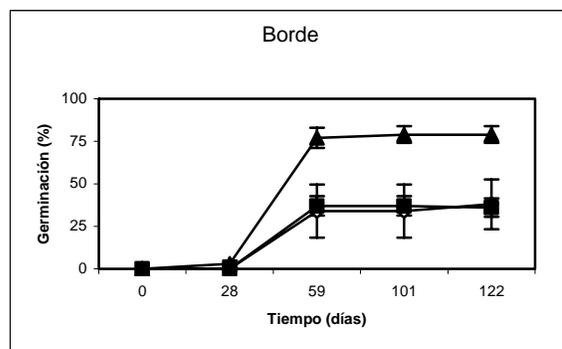
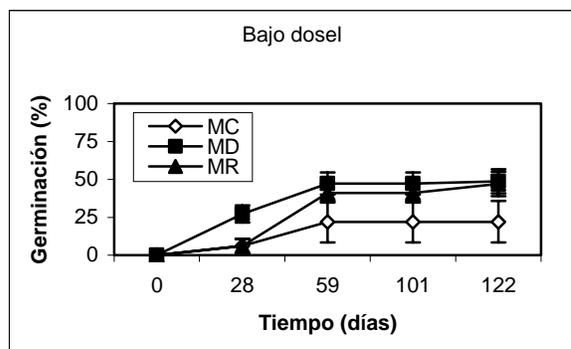
a) b)
 Fig. 11a y 11b. *R. laetevirens*. Indica la media de los porcentajes de germinación (4 réplicas de 25 semillas cada una) a través del tiempo: a) bajo dosel y b) borde de tres matorrales (MC: Cerrado, MD: *Diphysa*, MR: *Randia*). Letras diferentes indican diferencias significativas.

MATORRAL	CONDICION	GERMINACION
Cerrado	Bajo dosel	33±17% a
	Borde	82±8% b
<i>Diphysa</i>	Bajo dosel	85±4% a
	Borde	86±6% a
<i>Randia</i>	Bajo dosel	84±6% a
	Borde	83±7% a
Pastizal*		6 ± 2%

Cuadro 10. Indica la media de los porcentajes de germinación final obtenidos en semillas de *R. laetevirens* en cada condición en los tres matorrales y el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas. *El porcentaje final obtenido en el pastizal no está incluido en este análisis.

Tecoma stans

Las semillas de *T. stans* alcanzaron su máximo porcentaje de germinación a los 122 días. La germinación fue significativamente mayor en el matorral de *Randia* ($F= 5.03, p<0.018$) y no hubo diferencias significativas entre condiciones ($F=0.36, p<0.5$). Al considerar la interacción matorral por condición no se encontró que esto afectara la germinación de las semillas ($F=2.6, p<0.1$) (Cuadro 22). El porcentaje de germinación más alto se obtuvo en el borde del matorral de *Randia* y el más bajo en el matorral cerrado bajo dosel, con $79\pm5\%$ y $22\pm14\%$ respectivamente. En el pastizal se registró $52\pm4\%$ de germinación (Cuadro 23 y Fig. 12a y 12b).



a)

b)

Fig. 12a y 12b. *T. stans*. Indica la media de los porcentajes de germinación (4 réplicas de 25 semillas cada una) a través del tiempo: a) bajo dosel y b) borde de tres matorrales (MC: Cerrado, MD: *Diphysa*, MR: *Randia*). Letras diferentes indican diferencias significativas.

MATORRAL	CONDICION	GERMINACION
Cerrado	Bajo dosel	22 ± 13% b
	Borde	38 ± 14% ab
<i>Diphysa</i>	Bajo dosel	46 ± 9% ab
	Borde	38 ± 6% ab
<i>Randia</i>	Bajo dosel	47 ± 8% ab
	Borde	79 ± 5% a
Pastizal*		52 ± 4%

Cuadro 11. Indica la media de los porcentajes de germinación final obtenidos en semillas de *T. stans* en cada condición en los tres matorrales y su error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas. * El porcentaje final obtenido en el pastizal no está incluido en este análisis.

Matorrales y pastizal

Al comparar mediante la prueba de *t* de Student los valores finales obtenidos en cada condición de los matorrales contra los obtenidos en el pastizal (Cuadro 12) se encontró que en cinco especies hubo diferencias significativas entre condiciones de los matorrales contra el pastizal. *D. robinoides* es la única especie cuyos porcentajes de germinación obtenidos en cada condición de los tres matorrales no difirió significativamente de los valores obtenidos en el pastizal y también fue la especie que presentó los más altos porcentajes de germinación en el pastizal. Por el contrario las semillas de *C. icaco* no germinaron en el pastizal y las de *R. laetevirens* tuvieron valores más bajos en el pastizal que en los matorrales. *C. odorata* germinó mejor en el matorral cerrado en la condición bajo dosel y *E. cyclocarpum* y *T. stans* en el borde del matorral de *Randia*.

	Pastizal	Mat. Cerrado				Mat. Diphyssa				Mat. Randia			
		BD	B	t	t	BD	B	t	t	BD	B	t	t
<i>C. odorata</i>	4.75	21.75	13.75	5.14*	4.51*	10.5	16.75	1.79	3.87*	11.25	13.5	2.61*	3.63*
	1.6	2.3	1			2.9	2.5			2	0.9		
<i>C. icaco</i>	0	12	12			8.5	1.5			8	1		
	0	1.5	1.7			0.9	1.2			0.9	0.7		
<i>D. robinoides</i>	18.75	14.75	24	0.23	1.78	13.75	16.5	1.25	0.5	17	18.75	0.59	0.8
	3.7	5.9	0.7			2.5	5.8			1.9	3.7		
<i>E. cyclocarpum</i>	3.5	1.5	0.75	1.63	3.14*	4.75	0.75	0.71	3.14*	1.25	5.5	2.14	2.17
	0.7	0.9	0.5			1.5	0.5			0.9	0.7		
<i>R. laetevirens</i>	1.5	8.25	20.25	1.18	6.84**	21.25	21.5	10.44**	8.89**	21	20.75	6.86**	7.3**
	0.5	4.5	2.2			1	1.6			1.6	1.8		
<i>T. stans</i>	13	5.5	9.5	2.03	0.97	11.5	9.5	0.57	1.78	11.75	19.75	0.55	3.6*
	1.2	3.4	3.7			2.4	1.5			2	1.3		

Cuadro 12. Indica el promedio final de semillas germinadas (4 réplicas de 25 c/u) y abajo su error estándar y los resultados de la prueba de *t* de Student en la que se compararon los valores obtenidos en el pastizal con cada condición (BD = Bajo dosel y B = Borde) de los matorrales. Se indican diferencias significativas: * ($p < 0.05$) y ** ($p < 0.005$).

DISCUSIÓN

Las especies estudiadas como muchas otras de zonas tropicales (Garwood 1983, Sork 1985, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993) no tienen fuertes requerimientos para su germinación y ésta ocurre poco tiempo después de la dispersión. Para la mayoría de las especies los porcentajes de germinación obtenidos en laboratorio con temperaturas constantes y con fluctuaciones no fueron significativamente diferentes, excepto para *D. robinoides*. No obstante, se encontró que las semillas de *E. cyclocarpum* poseen latencia impuesta por la testa como ocurre con otras leguminosas que se encuentran en las zonas móviles de las dunas (Martínez y Moreno 1993, Martínez et al. 2002) y también que probablemente las semillas de *R. laetevirens* presentan latencia ya que no se obtuvo germinación en los tratamientos aplicados a semillas de menos de tres meses de edad.

La edad resultó ser el principal factor que afectó los porcentajes de germinación en las pruebas realizadas en laboratorio, siendo mayores con semillas almacenadas (12-15 meses) de *E. cyclocarpum* y *R. laetevirens* y menores en *C. odorata* y *T. stans*. Por otro lado, como es sabido, las fluctuaciones de temperatura pueden sustituir los requerimientos de luz de las semillas para germinar. No obstante, con las pruebas realizadas en oscuridad en temperatura con fluctuaciones, se encontró que si afectaron los porcentajes de germinación de *T. stans* siendo menores que con el fotoperiodo. En el campo, en general los bordes con sus fluctuaciones de luz y temperatura resultaron ser los sitios preferidos para germinar.

Las tres especies con testa suave, *C. odorata*, *D. robinoides* y *T. stans* presentaron altos porcentajes de germinación bajo los tratamientos probados en laboratorio. Estas mismas tres especies, además de *R. laetevirens*, también presentaron los mayores porcentajes de germinación en las pruebas de campo, aunque en general un poco menores a los registrados en el laboratorio. Estas tres especies no presentan latencia (Pelton 1964, Ng y Asri 1979, González 1991, Blain y Kellman 1991, Sautu et al 2006). Se ha indicado que las semillas de *C. odorata* y *T. stans* son semillas ortodoxas que toleran la desecación de hasta un 4% de su contenido de humedad (CATIE, 1997) y que las semillas de *D. robinoides* presentan un comportamiento ortodoxo, pero no se ha estudiado el nivel de desecación que toleran (Blain y Kellman 1991, Niembro et al. 2004).

Las semillas de *C. odorata* presentaron porcentajes de germinación más altos en el matorral cerrado y los más bajos en el pastizal. Es probable que en las condiciones de luz, temperatura y humedad de este matorral las semillas de esta especie encuentren las condiciones necesarias para germinar ya que *C. odorata* es una especie característica de selvas (Pennington y Sarukhán 1998) y en La Mancha se localiza en los matorrales más cerrados y sobre todo en la selva mediana sobre dunas costeras.

D. robinoides presentó valores altos de germinación en laboratorio y campo. Las semillas se ven afectadas por las fluctuaciones de temperatura y por las condiciones de borde o dosel, prefiriendo

germinar en zonas de borde, aunque con valores un poco menores a los obtenidos en laboratorio. Esta fue la especie que mejor germinó en el pastizal, lo que puede explicar el hecho de que se encuentren individuos aislados en los pastizales de las dunas. Recientemente algunos autores (Shumway 2000, Toft y Elliot-Fisk 2002, Martínez et. Al 2004) han analizado las interacciones positivas de algunas especies que crecen en ambientes severos y señalan que estas pueden estar actuando como facilitadoras de otras especies menos tolerantes a condiciones severas. En este sentido *D. robinoides* puede ser una especie clave en la formación de matorrales.

En relación a *T. stans* las semillas responden pronto a la humedad germinando rápidamente, pero esta misma capacidad de pronta respuesta ocasiona altos niveles de mortalidad en esta etapa de su ciclo de vida, ya que como se mencionó antes, en estos ambientes, las primeras lluvias se presentan de forma irregular (Blain y Kellman 1991, Moreno-Casasola y Vázquez 1999). La respuesta germinativa de las semillas de *T. stans* resultó afectada por el tipo de matorral y la condición y se encontró que en general prefiere los bordes donde hay más luz, lo cual coincide con la respuesta obtenida en laboratorio.

En cuanto a *E. cyclocarpum*, las semillas no germinaron bajo los tratamientos probados en laboratorio y en campo tuvieron los porcentajes más bajos, sin embargo cuando se escarificaron para las pruebas de laboratorio se obtuvieron porcentajes altos de germinación. Se ha señalado que son semillas ortodoxas, que toleran una desecación de hasta 6 a 8% de su contenido de humedad (CATIE, 1997, Niembro et al. 2004) y que presentan una latencia impuesta por la testa (Janzen 1981, Blain y Kellman 1991, Sautu et al. 2006). Estas semillas pueden permanecer viables por más de 10 años si se mantienen a 5°C (Buch et al. 1997, CATIE 1997). *E. cyclocarpum* es una especie arbórea asociada con vegetación perturbada de selvas (Pennington y Sarukhán 1998). Como ya se mencionó presenta los valores más bajos de germinación en todos los matorrales y cuyo valor más alto se obtuvo en la condición de borde del matorral abierto de *Randia* donde hay más luz y también las fluctuaciones de temperatura son sin duda mayores. Lo anterior sugiere que el rompimiento de la testa se podría dar a través de mayores fluctuaciones de temperatura en el suelo (Moreno-Casasola et al. 1994) en matorrales abiertos y pastizales, y probablemente a través de una escarificación mecánica dada por organismos como los cangrejos rojos (*Gecarcinus lateralis*) que consumen frutos de esta especie (Capistrán-Barradas et al. 2005). Sin embargo las semillas de *E. cyclocarpum* que germinaron en el pastizal y algunas de las que germinaron en matorrales murieron por desecación antes de que la radícula lograra penetrar el suelo. Esto puede explicar en gran medida el reducido número de adultos en los matorrales.

Por otro lado y como se mencionó antes, las semillas recién colectadas (1 a 3 meses de edad) de *C. icaco* y *R. laetevirens* (ambas con una cubierta dura) no germinan en ninguno de los tratamientos probados en el laboratorio. Se obtuvo respuesta con semillas de más de 4 meses de edad. Francis y Rodríguez (1993) señalan que se obtiene un 89% de germinación de semillas de *C. icaco* a los 34 días, sin embargo no indican la edad de las semillas ni la duración de su viabilidad. En este trabajo

se registraron para *C. icaco* porcentajes de germinación más bajos y los porcentajes de germinación de semillas de *R. laetevirens* obtenidos en las pruebas en laboratorio fueron también bajos y menores a los obtenidos en campo. Para determinar cuales son los requerimientos para germinar de estas dos especies, será necesario realizar otras pruebas utilizando distintos tratamientos. Al respecto Vázquez- Yanes y Orozco Segovia (1982, 1993) y Moreno-Casasola et al. (1994) señalan que algunas especies requieren de una mayor fluctuación de temperatura para que se logre la germinación de las semillas. Es probable como ya se mencionó también que las semillas de *R. laetevirens* presenten algún tipo de latencia, en tanto que el comportamiento de *C. icaco* puede ser una estrategia adaptativa de esta especie que es característica de la vegetación costera (Cabrera et al. 1982). Así, *C. icaco* probablemente presenta un tipo de germinación continua o intermitente en el tiempo (Salisbury 1926 en Bewley y Black, 1982, Fenner 1992, Baskin y Baskin 2000) lo que le permite aprovechar las condiciones de humedad desde que se inician las lluvias hasta la época de nortes, época en la cual la humedad en las zonas se concentra en las depresiones u hondonadas donde habita esta especie. No obstante tendrán que realizarse más estudios probando distintas temperaturas y termoperíodos para determinar la respuesta de las semillas de esta especie.

Sin duda la respuesta de las semillas de las distintas especies analizadas en este estudio, ante las diferentes condiciones ambientales que se presentan en los matorrales en La Mancha, tiene consecuencias en el establecimiento de las plántulas y finalmente en el número de individuos de cada especie en éstos. Asimismo la coexistencia de estas especies que se reportan en tipos de vegetación diferentes y que tienen requerimientos un tanto distintos se pueden entender si se considera en este contexto el fenómeno de nucleación propuesto por Yarranton y Morrison (1976). Así los matorrales en las dunas costeras son una etapa del proceso de sucesión que está ocurriendo en las dunas costeras y por ello se pueden encontrar formando los matorrales tanto especies que son consideradas como pioneras (*C. icaco*, *R. laetevirens* y *D. robinoides*, *T. stans*) así como especies que se encuentran en selvas (*C. odorata*, *E. cyclocarpum*). En este sentido, las primeras cuatro especies pero particularmente *D. robinoides* estarían jugando un papel fundamental al estar formando nuevos matorrales o extendiendo los ya existentes y modificando las condiciones para así facilitar la entrada de especies sucesionales mas tardías como las últimas dos.

LITERATURA CITADA

Ayodele-Cole, H.H. 1977. Effect of light, temperature and flooding on seed germination of the neotropical *Panicum laxum* SW. *Biotropica* 9: 191- 194.

Barbour, M.G., T.M. DeJong, y B.M. Pavlik 1985. Marine beach and dune plant communities. In: B.F. Chabot y A.H. Mooney (Ed). *Physiological Ecology Of North American Plant Communities*. Chapman y Hall, New York; 296-322.

Baskin, J.M. y C.C. Baskin. 1972. Influence of germination date on survival and seed production in a natural population of *Leavenworthia stylosa*. *Am. Midl. Nat.* 88: 318-323.

Baskin, C.C. y J.M. Baskin. 1998. *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego, C. A. Págs. 122, 201-2, 243, 275-7, 281.

Bewley, J.D. y M. Black. 1982. *Viability, Dormancy And Enviromental Control*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Vol.II. New York. 375 pp.

Blain, D. y M. Kellman. 1991. The effect of water supply on tree seed germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 7:69-83.

Buch, M.S., L.F. Jara y E. Franco 1997. Viabilidad de semillas pretratadas de *Caesalpinia velutina* (B. & r.) Standl, *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Grises y *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Vit. *Boletín Mejoramiento Genético y Semillas Forestales* 16:8-14.

Cabrera, C.E., M. Souza y O. Téllez. 1982. *Imágenes de la Flora Quintanarroense*. CIQRO. México. pp. 15, 27, 28, 87.

Castillo, S. y P. Moreno-Casasola. 1998. Análisis de la flora de dunas costeras del litoral Atlántico de México. *Acta Botanica Mexicana* 45:55-80.

CATIE. 1997. *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. Nota Técnica Sobre Manejo de Semillas Forestales No. 25. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba Costa Rica. 2 p.

Choe, H.S., C. Chu, G. Koch, J. Gorham, y H.A. Mooney. 1988. Seed weight and seed resources in relation to plant growth rate. *Oecologia* 76: 158-159.

Córdoba, C. F. 1991. *Ecología y dinámica de los matorrales de las dunas costeras*. Tesis Maestría. Fac. Ciencias. UNAM. México.

Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12 (supplement):

47-55.

Ehrenfeld, J.G. 1990. Dynamics and process of barrier island vegetation. *Rev. Aq. Sci.* 2: 437-480.

Elberse, W.Th. y H. Breman. 1989. Germination and establishment of Sahelian rangeland species. I. Seed properties. *Oecologia* 80: 477-484.

Fenner, M. 1992. The ecology of regeneration in plant communities. C.A.B. International. Redwood Press Ltd, Melksham.

Francis, J.K. y Rodríguez. 1993. Seeds of Puerto Rican trees and shrubs: Second Installement Research Note So-374. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiments Station. New Orleans, L.A. 5p.

Franks, S.J. 2003a. Facilitation in multiple life-history stages: evidence for nucleated succession in coastal dunes. *Plant Ecol.* 168(1):1-11.

Franks, S. J. 2003b. Competitive and facilitative interactions within and between two species of coastal dune perennials. *Can. J. Bot.* 81(4): 330–337.

Franks, S.J. y Ch. J. Peterson. 2003. Burial disturbance leads to facilitation among coastal dune plants. *Plant Ecol.* 168(1):13-21.

Garwood, N. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: A community study. *Ecol. Monogr.* 53(2): 159-181

Gentry, A. 1982. Flora de Veracruz. Bignoniaceae. Instituto de Ecología A.C. México

González, J. E. 1991. Recolección y germinación de semillas de 26 especies arbóreas del bosque húmedo tropical. *Rev. Biol. Trop.* 39: 47-51.

Grime, J.P., G. Mason, A.V. Curtis, J. Rodman, S.R. Band, M.A. G. Mowforth, A.M. Neal y S. Shaw. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol.* 69: 1017-1059.

Gul, B. y D.J. Weber. 1999. Effect of salinity, light, and temperature on germination in *Allenrolfea occidentalis*. *Can. J. Bot.* 77: 240-246.

Guevara, S. y A. Gómez-Pompa. 1972. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial en una zona cálido-húmeda del estado de Veracruz. *J. Arnold Arboretum*

53:312-335.

Holl, K. D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *J. Ecol.* 90 (1): 179-187.

Howe, H.F. y W. Richter. 1982. Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*; a within and between tree analysis. *Oecologia* 53: 347-351.

Huang, Z. y Y. Gutterman. 1998. *Artemisia monosperma* achene germination in sand: effects of sand depth, sand/water content, cyanobacterial sand crust and temperature. *J. Arid Environ.* 38: 27-43.

Janzen, D. 1981. Guanacaste tree seed-swallowing by Costa Rican range horses. *Ecology* 62(3): 587-592.

Janzen, D. 1981a. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* 62(3): 593-601.

Khan, M.A. y I. A. Ungar. 1997. Effects of light, salinity, and thermoperiod on the seed germination of halophytes. *Can. J. Bot.* 75: 835-841.

Marks, M. y S. Price. 1981. Influence of germination date on survival and fecundity in wild lettuce *Lactuca serriola*. *Oikos* 36: 326- 330.

Martínez, M.L. y P. Moreno-Casasola. 1993. Survival of seedlings cohorts of a tropical legume on a sand dune system along the Gulf of Mexico: influence of germination date. *Can. J. Bot.* 71: 1427-1433.

Martínez, M.L., T. Valverde y P. Moreno-Casasola. 1992. Germination response to temperature, salinity, light and depth of sowing of ten tropical dune species. *Oecologia* 92: 343-353.

Martínez M.L., G. Vázquez, D.A. White, G. Thivet y M. Brengues. 2002. Effects of burial by sand and inundation by fresh and seawater on seed germination of five tropical beach species. *Can. J. Bot.* 80: 416-424.

Martínez, M.L., O. Pérez Maqueo y V.M. Vázquez. 2004. Facilitative interactions on coastal dunes in response to seasonal weather fluctuations and benefactor size. *Ecoscience* 11(4): 390-398.

Moreno-Casasola, P., J.P. Grime y M.L. Martínez. 1994. A comparative study of the effects of fluctuations in temperature and moisture supply on hard coat dormancy in seeds of coastal

tropical legumes. *J. Trop. Ecol.* 10: 67-86.

Morrison, R.G. y A. Yarranton. 1974. Vegetational heterogeneity during primary sand dune succession. *Can. J. Bot.* 52: 397-410.

Murdoch, A.J. y R.H. Ellis. 1992. Longevity, viability and dormancy. In: M. Fenner. (Ed). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. C.A.B. International. Redwood Press Ltd, Melksham: 193-229.

Niembro, R.A. 2000. *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. In: Vozzo, J.A. (Ed.). *Tropical Seed Manual*. USDA. Forest Service. Washington D.C.: 449-451.

Niembro, R.A., I. Morato y J.A. Cuevas. 2004. Catálogo de frutos y semillas de árboles y arbustos de valor actual y potencial para el desarrollo forestal de Veracruz y Puebla. Reporte final. INECOL-CONACYT-CONAFOR.

NG, F.S.P. y N.S. Asri 1979. Germination of fresh seeds of Malaysian trees IV. *Malaysian For.* 42: 221-224.

Pelton, J. 1964. A survey of the ecology of *Tecoma stans* Butler. *Univ. Bot. Stud.* 14: 53-88.

Pemadasa, M.A. y P.H. Lovell. 1975. Factors controlling germination of some dune annuals. *J. Ecol.* 63: 41-59.

Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. UNAM. Fondo de Cultura Económica. México: 210-11 y 294-5.

Rathke, B. y E. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.

Rudgers J. A y J.L. Maron 2003. Facilitation between coastal dune shrubs: a non-nitrogen fixing shrub facilitates establishment of a nitrogen-fixer. *Oikos* 102(1): 75-84.

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

Sautu, A., J.M. Baskin, C. Baskin y R. Condit. 2006. Studies on the seed biology of 100 native species of trees in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *Forest Ecol. and Management.* 243:245-263.

- Schat, H. 1981. Seed polymorphism and germination ecology of *Plantago coronopus* L. *Acta Oecol. Plant.* 2: 367-380.
- Schupp, E.W. 1990. Annual variation in seed fall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71(2): 504-515.
- Shumway, S.W. 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia* 124(1): 138-148.
- Silvertown, J.W. 1984. Phenotypic variety in seed germination behavior: the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *Am. Nat.* 124(1): 1-16.
- Sork, V. 1985. Germination response in a large-seeded neotropical tree species *Gustavia superba* (Lecythidaceae). *Biotropica* 17(2): 130-136.
- Standley, P. y J. A. Steyermark. 1946. Flora de Guatemala. Fieldiana Botany. Vol.24. Parte 4.
- Tran, V.N. y A.K. Cavanagh. 1984. Structural aspects of dormancy. In: Murray, D.R. (Ed). *Seed Physiology. Germination and Reserve Mobilization*. Academic Press. Australia. Vol.2. 295 pp.
- Toft, C. y D. Elliott-Fisk , 2002. Patterns of vegetation along a spatio-temporal gradient on shoreline strands of a desert basin lake. *Plant Ecol.* 158(1):21-39.
- Ungar, I.A. 1996. Effect of salinity on seed germination, growth, and ion accumulation of *Atriplex patula* (Chenopodiaceae). *Amer. J. Bot.* 83(5): 604-607.
- Vázquez-Yanes, C. y A.D. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24:69-87
- Woodell, S. R. J. 1985. Salinity and seed germination in coastal plants. *Vegetatio* 61: 223- 230.
- Yanful, M. y M.A. Maun. 1996. Effects of burial of seeds and seedlings from different seed sizes on the emergence and growth of *Strophostyles helvola*. *Can. J. Bot.* 74: 1322-1330.
- Yarranton, G.A. y R.G. Morrison. 1976. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *J. Ecol.* 62: 417-428.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey U.S.A. 3rd.Edición . 122-4, 186, 206-13, 239-40.

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

CAPÍTULO VI
ESTABLECIMIENTO

CAPÍTULO VI ESTABLECIMIENTO ANTECEDENTES

El establecimiento de las especies que crecen en ambientes costeros se ve afectado por una serie de factores ambientales particulares de estos ambientes. Muchos autores han estudiado distintos factores bióticos y abióticos que afectan el establecimiento de las plantas de especies de pioneras que crecen en zonas costeras templadas. Se han evaluado los efectos del enterramiento, abastecimiento de agua y la salinidad en la germinación, supervivencia y crecimiento de plántulas (Maun 1990, Chen y Maun 1999, Zheng et al. 2005, Greipsson y Davy 1995, Ishikawa y Kachi 2000, entre otros). Algunos autores como Maun (1998) han estudiado las adaptaciones de las plantas al enterramiento y Bach (2001 a y b) los efectos a largo plazo de la herbivoría y el enterramiento en la sucesión en dunas costeras. También se ha analizado la supervivencia de plántulas afectadas por la desecación (Huang et al. 2004) y la relación entre los sitios donde germinan las semillas y la supervivencia de las plántulas (Houle 1996). Recientemente se ha puesto atención a las interacciones entre las plantas y autores como Shumway (2000) y Rudgers y Maron (2003) han analizado las interacciones positivas que ocurren en estos ambientes, como el efecto de facilitación que tiene una especie en el establecimiento de otras.

En dunas costeras de zonas tropicales se han venido realizando algunos estudios en relación a la supervivencia y crecimiento de diferentes especies vegetales, principalmente herbáceas aunque también algunas arbustivas que crecen en las dunas. Entre estos estudios están los de Martínez et al. (1992, 1996) en los que señalan que el enterramiento tiene un fuerte impacto en la geminación y emergencia de plántulas de distintas especies pioneras. También autoras como Martínez y Moreno-Casasola (1993) han evaluado la supervivencia de plantas de especies pioneras entre las que está *Chamaecrista chamaecristoides* y han señalado que hay una tasa muy baja de supervivencia de las mismas durante los primeros estadios de vida. Las autoras señalan además que la mortalidad es debida principalmente a la desecación y enterramiento, que el tamaño de las plántulas se relaciona positivamente con su supervivencia y que esta especie es tolerante al enterramiento. Martínez et al. (1994) por otro lado, demostraron que ésta misma especie es tolerante a la sequía y encontraron que las plantas pueden sobrevivir aproximadamente 80 días sin riego, después de los cuales su tasa de mortalidad se incrementa.

Se ha reportado (Martínez y Moreno-Casasola 1995) que algunas especies localizadas en dunas costeras (*Chamaecrista chamaecristoides*, *Palafoxia lindenii*, *Schizachirium scoparium*, *Trachypogon gouini*, *Canavalia rosea* e *Ipomea pes-caprae*) son capaces de tolerar el enterramiento y que varias responden positivamente incrementando su área foliar y su biomasa total. También se ha analizado (Valverde y Pisanty 1999) la forma de crecimiento y expansión de otra especie característica en dunas costeras, *Schyzachirium scoparium* var *littoralis*, un pasto que crece en distintos microhábitats de las dunas.

Más recientemente y como se ha hecho en dunas costeras templadas, Martínez (2003) y Martínez et al (2004) han analizado las interacciones positivas entre especies, evaluando el efecto de *Chamaecrista chamaecristoides* en el establecimiento de plántulas de otras especies que crecen exitosamente bajo la sombra de plantas de ésta que actúa como nodriza.

Sin embargo son más pocos los estudios de supervivencia y crecimiento que se han hecho con especies de etapas sucesionales más avanzadas que se encuentran en las zonas estabilizadas de estos ambientes. Entre estos están el trabajo realizado por Blain y Kellman (1991) que analizaron el efecto de los patrones temporales de la lluvia en la germinación y supervivencia de plántulas de tres especies (*Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata* y *Enterolobium cyclocarpum*). Delfosse (1990) por otro lado, evaluó el efecto del cangrejo rojo *Gecarcinus lateralis* Frém. al consumir la capa de hojarasca en el suelo y el efecto que produce en el establecimiento de plántulas de distintas especies. Otro de estos contados trabajos es el de Salinas (1992) que analizó el efecto de la luz y del contenido de nutrientes del suelo de diferentes sitios (playa, pastizal, matorrales y selva) con respecto al crecimiento de plántulas de dos especies arbóreas (*Cedrela odorata* y *Enterolobium cyclocarpum*). La autora encontró que las dos especies no muestran diferencias en cuanto a su crecimiento en los suelos de playa, pastizal y matorral, pero si entre éstos y los de suelos de selva. No obstante, señala que el crecimiento de ambas especies es mayor en matorrales abiertos y menciona que puede deberse a las condiciones microclimáticas que ahí se presentan (luz, temperatura aire-suelo y la humedad relativa).

En general se puede decir que son pocos los estudios realizados en relación al establecimiento de plántulas de especies que componen los matorrales de las dunas costeras. Faltan trabajos en los que se evalúen los factores que influyen en la supervivencia y establecimiento de plantas de especies arbustivas y arbóreas que constituyen los matorrales de las zonas estabilizadas de las dunas costeras.

MÉTODOS

Este trabajo se llevó a cabo utilizando los primeros 8 matorrales descritos en el capítulo IV.

Supervivencia

Para determinar la supervivencia de las plántulas registradas en los matorrales (de cada una de las especies), se marcaron todas las plántulas encontradas en el matorral y posteriormente las que germinaron durante el período que comprendió de octubre de 1990 a septiembre de 1991, es decir el primer año del período de estudio. Se asignó una clave formada por números y letras para cada plántula y con etiquetas de plástico (con Dimo) y alambre de cobre se marcó cada plántula encontrada en los matorrales.

El criterio que se estableció para el número total de plántulas a marcar fue:

a) Durante el primer año y durante la época de lluvias y nortes marcar las plántulas encontradas de cada una de las 6 especies reconociéndolas por la presencia de hojas cotiledonarias o la semilla. En los matorrales en los que se observó un gran número de plántulas (superior a 100) se marcó un cuadro de 3 x 3 m ubicado al azar considerando la distribución de las mismas dentro del matorral y en éste todas las plántulas encontradas.

b) En los casos en donde se encontraran plántulas de la misma especie en varios matorrales y el número de éstas en cada uno fue mayor a 100 plántulas, además de marcar cuadros, se utilizaron como máximo dos matorrales.

Mensualmente se registró la supervivencia de las plántulas de todas las especies en cada matorral. Se anotó la causa o la posible causa de mortalidad de acuerdo a las observaciones realizadas en las hojas en cada plántula (hojas secas o con daños por herbivoría) y en función de su crecimiento.

Crecimiento

En cuanto al registro del crecimiento de las plántulas, éste se realizó en condiciones naturales. Se utilizaron las mismas plántulas en las que se registró supervivencia midiendo mensualmente la altura de cada una.

Se marcó con tinta indeleble la base de las plántulas para medir mensualmente la altura en centímetros. Lo anterior para evitar errores de medición que podrían ocasionarse por enterramiento dado por el movimiento de arena que ocurre principalmente en la época de nortes en estos ambientes.

Análisis de datos

Supervivencia

Se identificó el tipo de curva de supervivencia (de acuerdo a Deevey, 1947) que presentó cada especie en cada matorral. Para responder a la pregunta sobre si las poblaciones de plántulas de cada especie y entre las especies experimentan el mismo cociente de mortalidad a lo largo de un período de tiempo dado y considerando que si la respuesta es afirmativa, significa que la probabilidad de supervivencia es independiente de la edad de la cohorte y dependiente de las condiciones ambientales y viceversa. En este sentido comparé las curvas de supervivencia de las cohortes de plántulas establecidas naturalmente en los diferentes sitios. La comparación de las curvas de supervivencia para las diferentes cohortes de plántulas se hizo utilizando la técnica presentada por Pike y Thompson (1986). Esta es una prueba no paramétrica que se

puede usar para comparar curvas de cohortes de poblaciones que varían en la fecha de nacimiento o emergencia.

La hipótesis nula asume que no hay diferencias entre las curvas de supervivencia entre las cohortes. Calculé el valor del estadístico LR y lo comparé con el valor de χ^2 (1, 0.5) (Peto y Peto).

$$LR = \frac{(d_1 - E_1)}{(d_1 - E_1)} + \frac{(d_2 - E_2)}{(d_2 - E_2)}$$

En donde:

L. R. = Log Rank

E = número esperado de muertes basado en la mortalidad total en cada intervalo y la supervivencia proporcional **d** ($p < 0.05$).

Crecimiento

Para evaluar el crecimiento de las plántulas establecidas naturalmente de cada especie, calculé la tasa absoluta de crecimiento (TAC) y la tasa relativa de crecimiento mensual (TRC) empleando el crecimiento en altura (cm) de los individuos que sobrevivieron mensualmente (Cuadro 1).

Comparé los parámetros analíticos de crecimiento para las plántulas, es decir con las TAC y TRC mensuales (de mes a mes: m-m) y realicé un análisis de varianza de una vía de medidas repetidas. El mismo procedimiento se efectuó con los valores obtenidos con la TAC y TRC mensuales pero de forma acumulativa (m-t), es decir considerando cada medición realizada consecutivamente durante cada mes. Utilicé la comparación de medias de Tukey para n diferentes ($p < 0.05$), para observar grupos homogéneos en los análisis en que hubo diferencias significativas en las tasas de crecimiento (TAC y TRC).

PARÉMETRO	DESCRIPCIÓN	UNIDADES	FÓRMULA
TRC	Tasa de cambio en logaritmo del crecimiento en altura (cm) de la planta.	cm cm ⁻¹ día ⁻¹	$C = \frac{\log_e A_2 - \log_e A_1}{t_2 - t_1}$
TAC	Tasa de cambio en la altura en cm de la planta.	cm día ⁻¹	$C = \frac{A_1 - A_2}{t_2 - t_1}$

Cuadro 1. Parámetros analíticos utilizados para evaluar el crecimiento de las plantas (Hunt 1978, Infante 2004). Tasa de crecimiento relativo (TRC) y de crecimiento absoluto (TAC).

El paquete estadístico utilizado fue Statistica versión 2004 de Stat Soft Inc.

RESULTADOS

Supervivencia

En los 8 sitios observados se encontraron plántulas de 5 especies y se marcaron un total de 520 plántulas de todas las especies en diferentes matorrales durante el primer año de estudio. *E. cyclocarpum* fue la única especie de la que no se encontraron plántulas en ninguno de estos sitios. Los resultados obtenidos durante el primer año se resumen en el cuadro 2. Puede observarse que hubo presencia de plántulas tanto en matorrales de dosel cerrado como abierto.

ESPECIE	M. 1	M. 2	M.3	M.4	M.5	M.6	M.7	M.8	P	Total
<i>C. odorata</i>	8	2	4	-	-	1	27	8	-	50
<i>C. icaco</i>	-	-	-	-	101	72	20	-	-	193
<i>D. robinoides</i>	8	*	-	71 *	-	58 *	-	*	4	142
<i>E. cyclocarpum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. stans</i>	-	-	2	-	-	-	-	8	4	14
<i>R. laetevirens</i>	43	*	-	-	3	-	75 *	-	-	121
Total	59	2	6	71	104	131	122	1 16	8	

Cuadro 2. Indica el número total de plántulas de cada especie encontradas en 8 matorrales y un área de pastizal. EL * Indica germinación abundante. En la parte superior los matorrales marcados en gris indican matorrales de dosel más cerrado y en la parte inferior los matorrales que se inundaron.

Durante el periodo que duró este estudio en julio y agosto (periodo de lluvias) se inundaron los matorrales 1, 4, 5, 6 y 7. El matorral 1 se inundó los dos años (1991-2) en agosto y la inundación que ocurrió el primer año de estudio ocasionó la mortandad del 100% de las plántulas registradas. Los matorrales 2, 4, 5 y 7 se inundaron en agosto de 1992. El matorral 6 se inundó en el mismo mes en ambos años, 1991 y 1992. La inundación en el primer año duró menos de un mes y no cubrió las plántulas, pero en el segundo los matorrales permanecieron inundados más de un mes y el nivel del agua en algunos subió al menos 40 cm.

A continuación describo los resultados obtenidos de las especies encontradas, indicando el número total de plántulas registradas de cada especie en cada matorral, el mes y para *Randia laetevirens* el número de cohorte.

Cedrela odorata

Registré un total de 50 plántulas en 6 matorrales en el primer año de estudio (Cuadro 3).

No. de plántulas	Fecha	Matorral
2	Enero 1991	MAT. 2
4	Mayo 1991	MAT. 3
8	Julio 1991	MAT. 1
4	Julio 1991	MAT.3
1	Junio 1991	MAT. 6
1 y 26	Junio y Septiembre 1991	MAT. 7
8	Junio 1991	MAT. 8

Cuadro 3. Número de plántulas de *C. odorata* registradas en los matorrales durante el primer año de estudio (1991).

No realicé ninguna comparación de curvas de supervivencia debido principalmente a que en los sitios donde también se encontraron plántulas de *C. odorata* el número fue muy reducido y las plántulas no sobrevivieron más de uno o dos meses a excepción de las encontradas en el matorral 7.

La curva de supervivencia de la cohorte del mes de septiembre de 1991 de 26 plántulas de *Cedrela odorata* en el matorral 7 (Fig. 1) muestra un alto porcentaje de mortalidad de plántulas durante su primer mes de vida. Posteriormente se registra mortalidad continua hasta el mes de mayo a partir del cual, y hasta agosto en que se registró la inundación del matorral, el número de plántulas se mantuvo constante. La mortandad después de la inundación fue del 100%. En el matorral 2 sobrevivió una plántula.

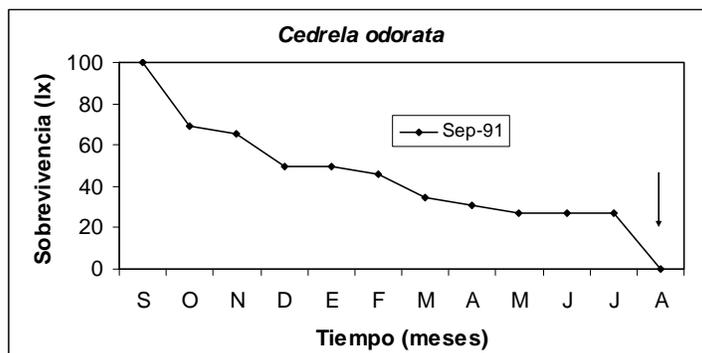


Figura 1. Curva de supervivencia (ix) de 26 plántulas de *Cedrela odorata* registradas en el matorral 7 cerrado en septiembre de 1991. La flecha indica el mes en que hubo inundación (1992).

Chrysobalanus icaco

Registré un total de 193 plántulas de *Chrysobalanus icaco* en 3 matorrales durante 1991 (Cuadro 4). El trabajo experimental de campo mostró que el período de germinación de esta especie se extendió por varios meses. Ello explica las diferentes cohortes de plántulas que encontré.

No. DE PLÁNTULAS	FECHA	MATORRAL
101	Enero- Marzo 1991	5
72 *	Enero-Marzo1991	6
13	Marzo-1991	7
7	Diciembre-Enero 1991-2	7

Cuadro 4. Número de plántulas de *C. icaco* registradas en los matorrales en 1991 y enero de 1992. Con * se indica cuando se marcó un cuadro de 3x3m.

Las curvas de supervivencia de 3 cohortes de plántulas de *C. icaco* en los 3 matorrales registradas hasta el mes de julio de 1992 (Fig. 2) muestran que en el matorral 7 (Matorral de *Diphysa*) el número de plántulas registradas se mantiene constante durante los primeros 5 meses (marzo a julio de 1991 correspondientes al período de secas y lluvias), después se registra mortalidad en agosto (período de lluvias) y a partir de septiembre del mismo año hubo poca mortalidad hasta el mes de agosto de 1992 en el que dicho matorral se inundó causando el 100% de mortandad de plántulas. En el matorral 5 se registró una mortalidad relativamente constante de marzo a agosto de 1991 y en el 6 hubo caída en el número de plántulas de marzo a abril y luego se detuvo hasta agosto de 1991, en que el matorral resultó parcialmente inundado. Después el número de plántulas se mantuvo hasta el mes de agosto de 1992 en el que se registró la inundación de ambos matorrales y como consecuencia se registró una mortandad del 92% en el matorral 5 y del 95% en el matorral 6.

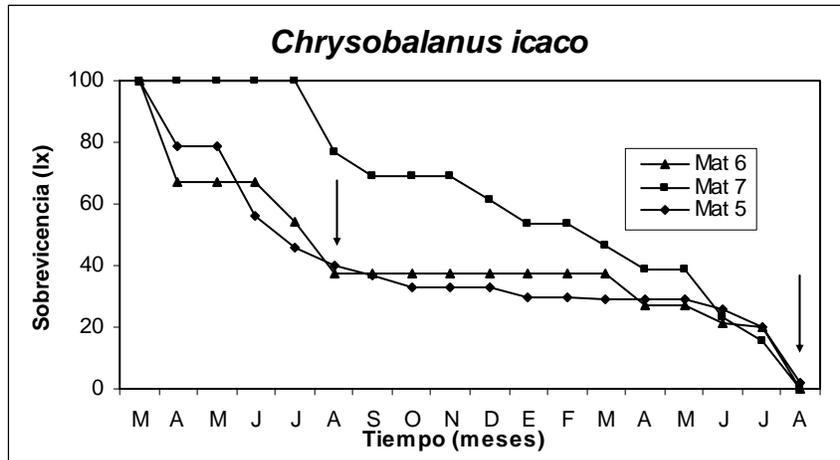


Figura 2. Curvas de supervivencia (lx) de plántulas de *C. icaco* que se registraron entre 1991 y 1992 en el matorral 6 abierto (70) y matorral 7 (13) y matorral 5 (100) cerrados. Las flechas indican los meses en que hubo inundación. Note que el matorral 7 solo se inundó el segundo año.

Al comparar las curvas de supervivencia de las cohortes de los matorrales 6 y 7 por medio de la prueba de rangos logaritmo de Peto y Peto se encontró que difieren significativamente $\chi^2 (1, 0.5) = 4.23$. Al comparar las curvas de supervivencia de las cohortes de los matorrales 5 y 6 se encontró que no difieren significativamente $\chi^2 (1, 0.5) = 2.8$. Así mismo, al comparar las curvas de supervivencia de las cohortes de los matorrales 5 y 7 se encontró que no difieren significativamente $\chi^2 (1, 0.5) = 0.29$.

Las principales causas de mortalidad en los matorrales son tres. Se mencionan en el orden que de acuerdo a las observaciones se consideró que afectan de menor a mayor grado a las plántulas de esta especie. La sequía que se presenta durante más o menos 7 meses al año es la causa de mortalidad más importante, seguida por la inundación que eliminó casi la totalidad de individuos de la población que aún quedaban en un período corto de tiempo. Finalmente la herbivoría, principalmente por hormigas resultó un factor importante.

Diphysa robinoides

Observé germinación en 6 matorrales. En el matorral 4 (*Diphysa*) y en el matorral 6 (*Diphysa-Chrysobalanus*) se observó germinación abundante por lo que en cada uno marqué un cuadro de 3 x 3 m. También en los matorrales 2 y 7 se observó germinación abundante en julio de 1991, pero de acuerdo al criterio establecido ya no se siguió la supervivencia de las plántulas. Registré un total de 153 plántulas en 3 matorrales y un pastizal durante el primer año de estudio (Cuadro 5).

No. DE PLÁNTULAS	FECHA	MATORRAL	PASTIZAL
4	Enero 1991	-	1
58	Marzo 1991	6	
71	Marzo 1991	4	
8	Julio 1991	1	

Cuadro 5. Número de plántulas de *D. robinoides* registradas en 1991 en los matorrales y un pastizal.

En esta especie se observó el mayor número de plántulas durante el período de lluvias. Las curvas de supervivencia de plántulas de *D. robinoides* registradas en marzo de 1991 (Fig. 3) de la cohorte 1 (58 plántulas) en el matorral 6 (Matorral de *Diphysa-Chrysobalanus*) y la cohorte 2 (71 plántulas) en el matorral 4 (Matorral de *Diphysa*) muestran que durante los tres primeros meses la mortandad es muy baja en ambas cohortes. Es a partir del mes de julio que se observa un aumento en la mortalidad de plántulas, y en agosto se registra una mayor mortandad de plántulas de la cohorte 1 debido a que el matorral resultó inundado durante este mes. A partir del mes de agosto el número de plántulas en ambas cohortes se mantuvo constante hasta los meses de febrero y marzo en los que se registró otra vez mortandad en ambas cohortes. En agosto de 1992 debido a que resultaron inundados ambos matorrales la mortandad de plántulas registradas alcanzó el 100%. Después de la inundación se encontró una plántula en el matorral 6.

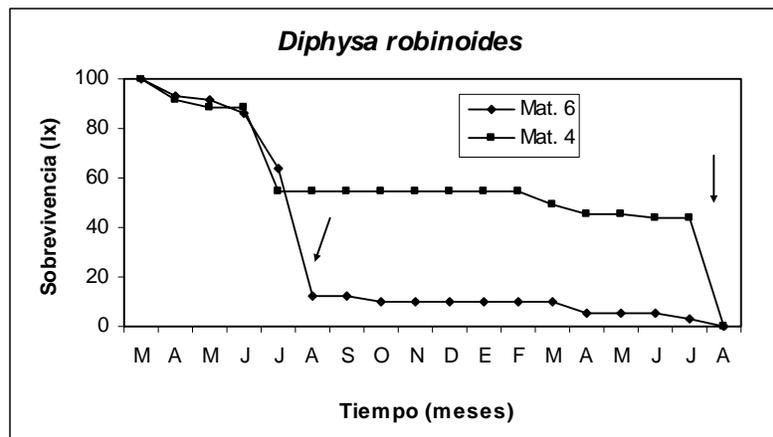


Figura 3. Curvas de supervivencia (lx) de plántulas de *D. robinoides* que germinaron en 1991 en el matorral 6 (58) y en el matorral 4 (71). Las flechas indican meses en que hubo inundación. Note que el matorral 4 se inundó solo el segundo año.

Al comparar las curvas de supervivencia de las cohortes de plántulas de los matorrales 4 y 6 se encontró que difieren significativamente con una $\chi^2 (1, 0.5) = 67$.

Randia laetevirens

Observé germinación en 4 matorrales. Registré un total de 121 plántulas marcadas en 3 matorrales (Cuadro 6).

No. DE PLÁNTULAS	FECHA	MATORRAL
3	Marzo 1991	5
23	Mayo 1991	7
43	Julio 1991	1
24	Junio 1991	7
28	Septiembre 1991	7

Cuadro 6. Número de plántulas de *R. laetevirens* registradas en los matorrales 1,5 y 7 cerrados en 1991.

Se registró una mortandad del 100% de las plántulas marcadas en julio de 1991 en el matorral 1 debido a la inundación que ocurrió del matorral en agosto de 1991.

Las curvas de supervivencia de las 3 cohortes de plántulas: cohorte 1 (23 plántulas en total en todo el matorral 7) registrada en el mes de mayo, la cohorte 2 (24 plántulas en total en todo el matorral) registrada en julio y la cohorte 3 (28 plántulas) registrada en el mes de septiembre en un cuadro de 3 x 3 m (por la abundante germinación en todo el matorral), se presentan en la figura 4. En éstas se observa una mortalidad un tanto constante durante los meses que sobrevivieron las plántulas. En el mes de agosto (1992) se registró una mortandad del 100% de las plántulas de esta especie.

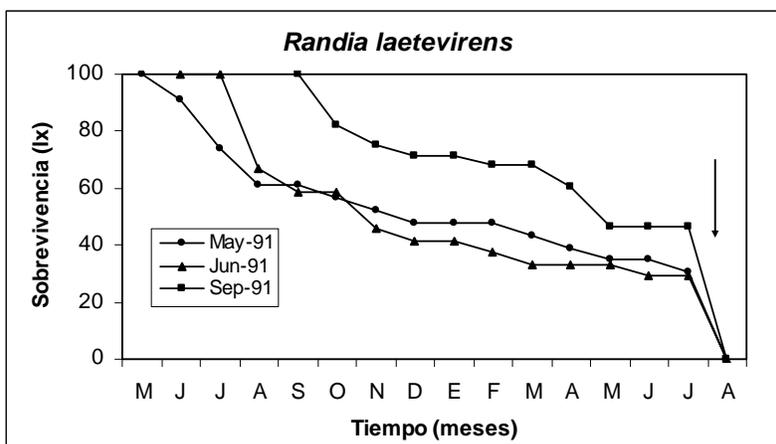


Figura 4. Curvas de supervivencia (Ix) de tres cohortes plántulas de *R. laetevirens* que germinaron en el matorral 7 cerrado en mayo (M), junio (N) y septiembre (S) de 1991. La flecha indica que hubo inundación.

El análisis realizado por medio de la prueba de logaritmo de Peto y Peto de las curvas de supervivencia de las cohortes de plántulas de *R. laetevirens* registradas en 1991 indica que entre las cohortes 1 (mayo) y 2 (junio) no existen diferencias significativas $\chi^2(1, 0.5) = 2.5$. Las cohortes 2 (junio) y 3 (septiembre) si difieren significativamente $\chi^2(1, 0.5) = 4.4$ y las cohortes 1 (mayo) y 3 (septiembre) no difieren significativamente $\chi^2(1,0.5) = 0.3$.

Tecoma stans

Encontré un total de 14 plántulas de *T. stans* en 2 matorrales y el pastizal en 1991 (Cuadro 7).

No. DE PLANTULAS	FECHA	MATORRAL	PASTIZAL
2	Julio 1991	3	
8	Julio 1991	8	
4	Julio 1991		1

Cuadro 7. Número de plántulas registradas en los matorrales 3 y 8 abiertos y un pastizal durante el primer año de estudio (1991).

No se realizaron comparaciones debido al bajo número de plántulas registradas y a que no sobrevivieron al siguiente mes de que fueron registradas.

Crecimiento de plántulas

Es importante señalar nuevamente que el número de plántulas en las que se registró mensualmente la altura fluctuó de acuerdo con la supervivencia de cada especie, ya que el crecimiento se siguió en las plántulas de las mismas cohortes en las que se registró supervivencia.

Cedrela odorata

Las plántulas de *C. odorata* marcadas en el matorral 7 (cerrado) mostraron una altura mensual promedio que fue de 5.87 ± 0.23 cm en septiembre de 1991 hasta 13.14 ± 2.71 cm en julio de 1992. El análisis de varianza realizado con los promedios mensuales de altura (cm) indica diferencias significativas ($F=6.19$; $p<0.000$) entre los meses; las plántulas tuvieron un promedio de altura mayor de junio a julio de 1992 (9.85 ± 1.31 a 13.14 ± 2.70 cm) en tanto en los meses de noviembre a abril fue menor (Figuras 5 a y b). Los análisis de varianza realizados a las TAC y TRC de mes a mes indican diferencias significativas ($F=2.47$, $p<0.014$ y $F=1.39$, $p<0.02$ respectivamente) entre las tasas mensuales. No obstante la prueba de Tukey no distingue diferencias entre los meses. Sin embargo se puede decir que el crecimiento fue relativamente

constante y que no hubo crecimiento en la época de secas. Las TAC y TRC acumulativas (m-t) indican que no hay diferencias significativas ($F=1.6$, $P<0.137$ Y $F= 0.124$ respectivamente).

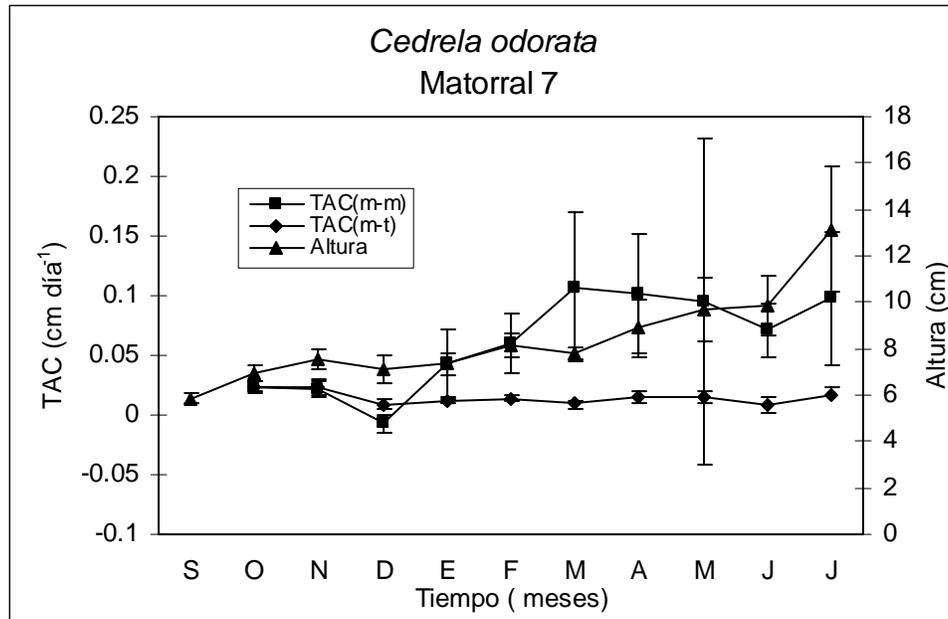


Figura 5a.

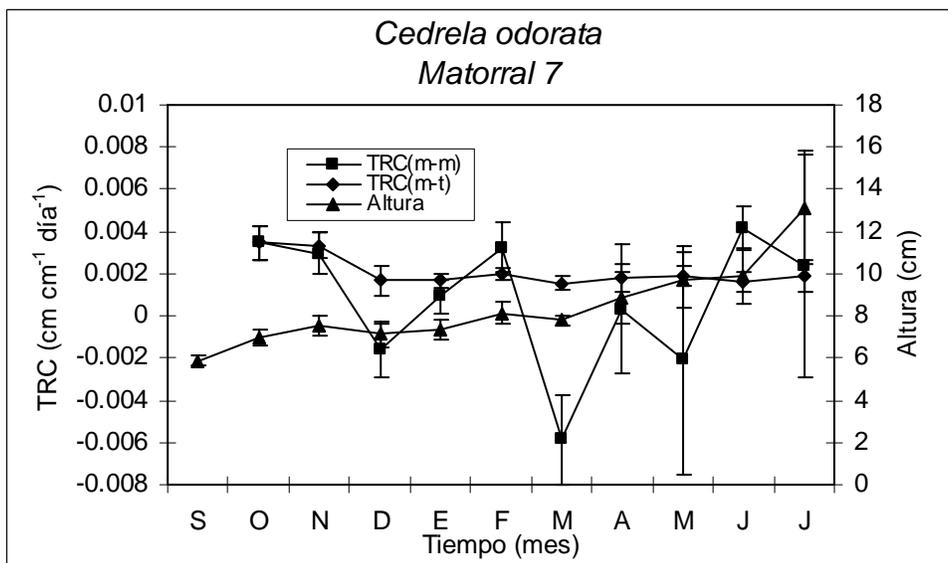


Figura 5b

Figura 5. Altura mensual promedio (cm) de plántulas de *C. odorata* en el matorral 7 durante los meses de septiembre de 1991 a julio de 1992. a) Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TAC. b) Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de las TRC. Las barras indican el error estándar.

Chrysobalanus icaco.

Matorral 6

Las plántulas de *C. icaco* registradas en el matorral 6 (abierto) mostraron una altura mensual promedio que fue de 10.59 ± 0.66 cm en marzo de 1991 incrementándose a 14.58 ± 1.48 cm en julio de 1992. El análisis de varianza para la altura indica diferencias significativas en los promedios mensuales ($F=5.27$, $p<0.000$). Hubo un menor incremento en el promedio de altura de las plántulas durante abril de 1991, en tanto en enero y marzo de 1992 este fue mayor (Figuras 6a y b). Los análisis de varianza realizados con las TRC de un mes al siguiente (m-m) y acumulativas (m-t) y las TAC acumulativas (m-t) no muestran diferencias en el crecimiento mensual ($F= 1.09$, $p<0.36$; $F=0.3$, $p<0.98$ y $F=0.487$, $p<0.95$ respectivamente). Sin embargo, el análisis de varianza para la TAC de mes a mes si indica diferencias significativas ($F= 2.87$, $p<0.0002$) con un mayor crecimiento promedio en el mes de marzo de 1992 y un menor crecimiento en los meses de noviembre (1991) y febrero (1992).

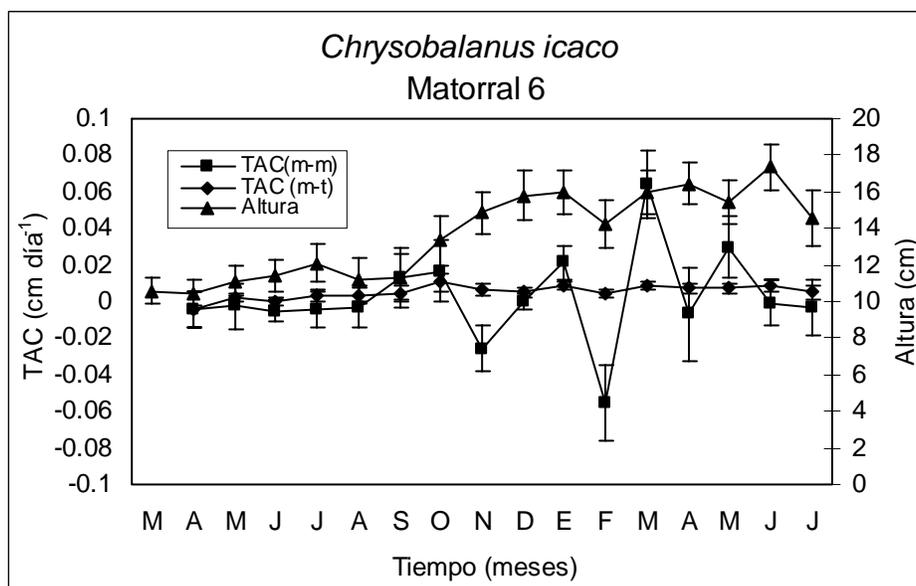


Figura 6a

Figura 6 a). Altura mensual promedio (cm) de plántulas de *C. icaco* en el matorral 6 durante los meses de marzo de 1991 a julio de 1992. Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TAC.

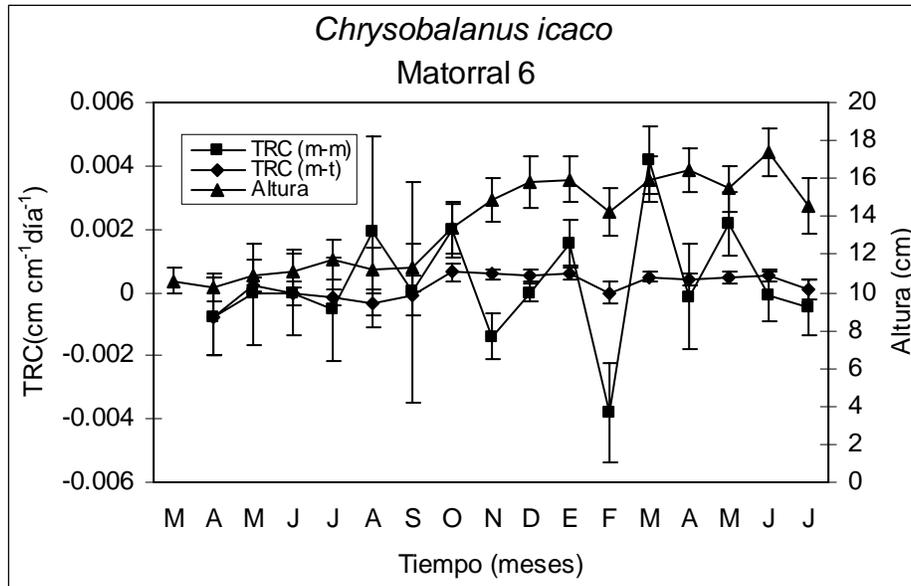


Figura 6b

Figura 6 b). Altura mensual promedio (cm) de plántulas de *C. icaco* en el matorral 6 durante los meses de marzo de 1991 a julio de 1992. Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de las TRC. Las barras indican el error estándar.

Matorral 7

La altura mensual promedio de las plántulas de *C. icaco* registradas en el matorral 7 (cerrado) mostró un decremento de 17.09 ± 1.72 cm en marzo de 1991 a 15 ± 2.89 cm en julio de 1992. Las plántulas fueron constantemente defoliadas por hormigas *Camponotus planatus*. Al realizar el análisis de varianza, éste indica que no hubo diferencias significativas ($F=0.968$, $p<0.49$) entre los promedios mensuales de crecimiento (Figuras 7a y b). Los análisis indican que no hubo diferencias significativas en la TRC de un mes al siguiente (m-m) ni en la TAC y TRC acumulativas (m-t) ($F= 1.38$, $p<0.16$, $F= 0.349$, $p<0.988$; y $F= 1.11$, $p<0.35$ respectivamente), pero la TAC de mes a mes sí indica diferencias significativas ($F= 1.86$, $p<0.035$) en el crecimiento de las plántulas.

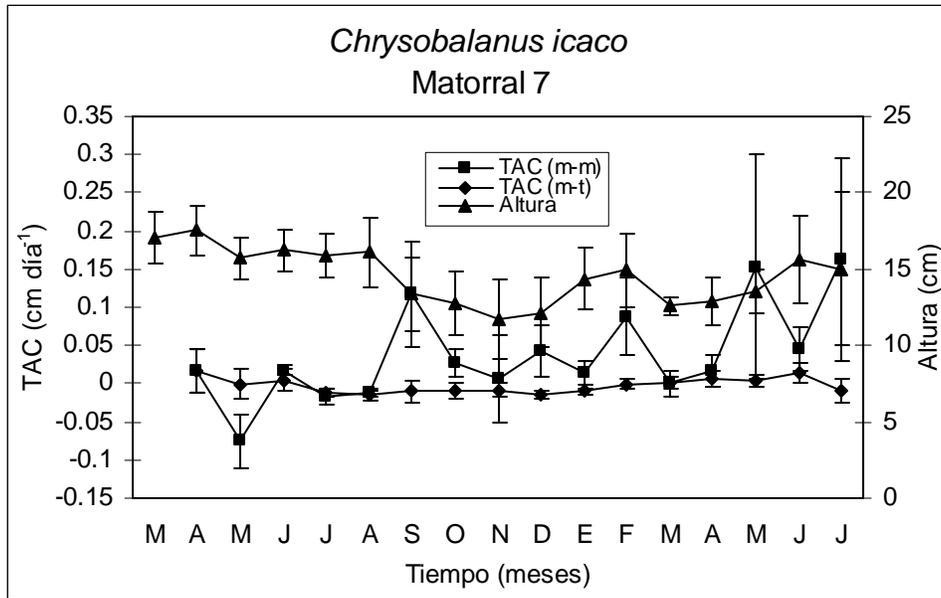


Figura 7a.

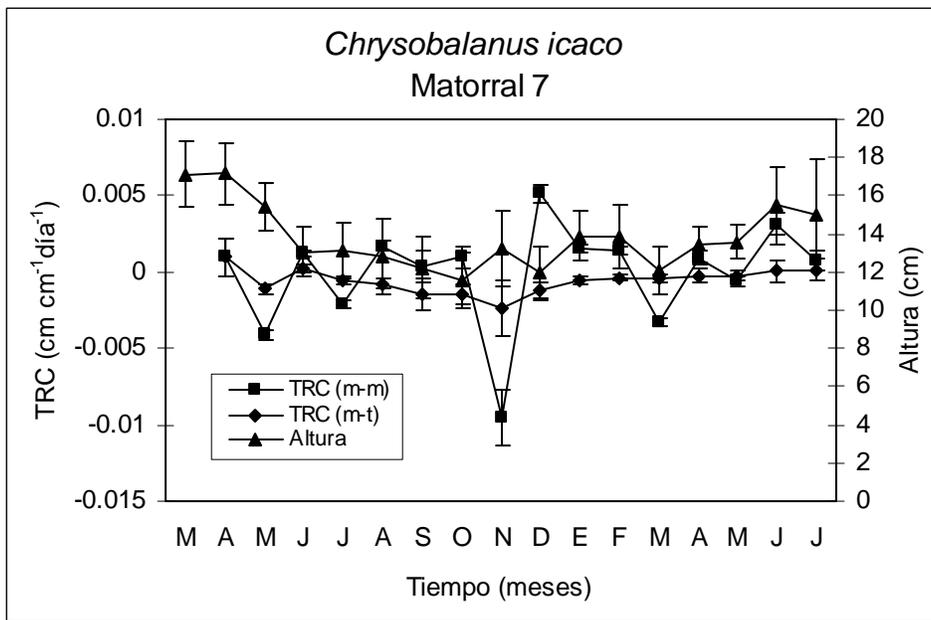


Figura 7 b

Figura 7. Altura mensual promedio (cm) de plántulas de *C. icaco* en el matorral 7 durante los meses de marzo de 1991 a julio de 1992. a) Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TAC. b) Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de las TRC. Las barras indican el error estándar.

Matorral 5

Las plántulas de *C. icaco* del matorral 5 (cerrado) tuvieron una altura promedio mensual que fue de 11.21 ± 0.533 cm en marzo de 1991 a 15.26 ± 2.039 cm en julio de 1991 (Figuras 8 a y b). Se encontraron diferencias significativas entre valores promedio de altura mensual ($F= 4.74$, $p< 0.000$), presentándose un mayor crecimiento promedio de diciembre a enero y febrero a marzo de 1992. No obstante el análisis realizado con la TRC de mes a mes encontró diferencias significativas ($F= 2.72$, $p<0.0005$) teniendo una mayor tasa de crecimiento en septiembre de 1991 y menor en julio de 1992. Las plántulas presentaban daños por efecto de la herbivoría ocasionada principalmente por hormigas. La TRC acumulativa indica que no hubo diferencias en el crecimiento durante todo el período de estudio ($F= 0.60$, $p<0.87$). Por otro lado la TAC de mes a mes indica diferencias significativas ($F= 3.01$, $p<0.0002$) con una tasa de crecimiento mayor en los meses de mayo, septiembre y octubre de 1991 y enero, marzo y julio de 1992. La TAC acumulativa indica también diferencias significativas ($F=4.99$, $p<0.000$) con un crecimiento relativamente constante y solo ligeramente menor en noviembre de 1991 y junio y julio de 1992.

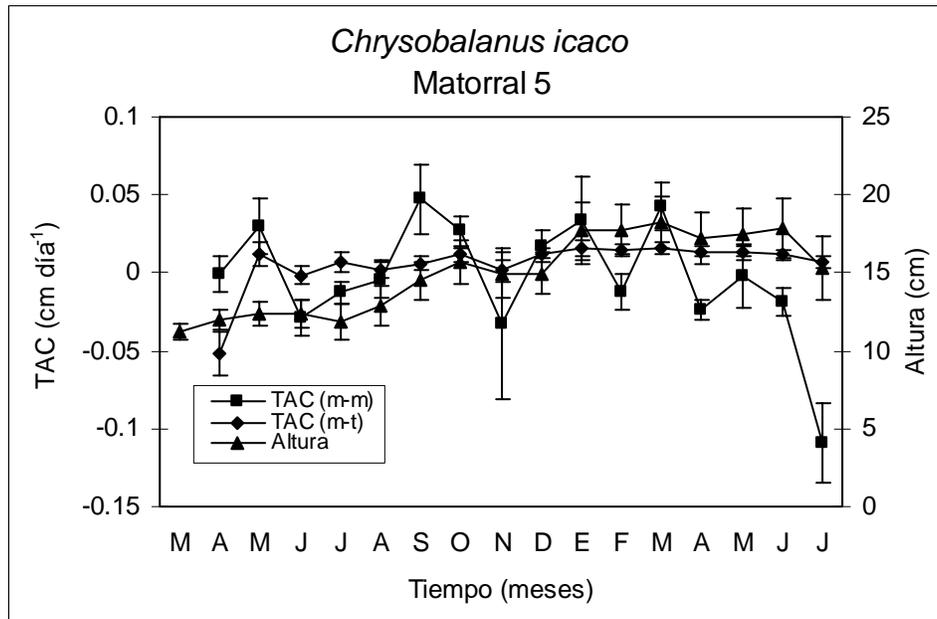


Figura 8a

Figura 8 a). Altura mensual promedio (cm) de plántulas de *C. icaco* en el matorral 5 durante los meses de marzo de 1991 a julio de 1992. Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TAC.

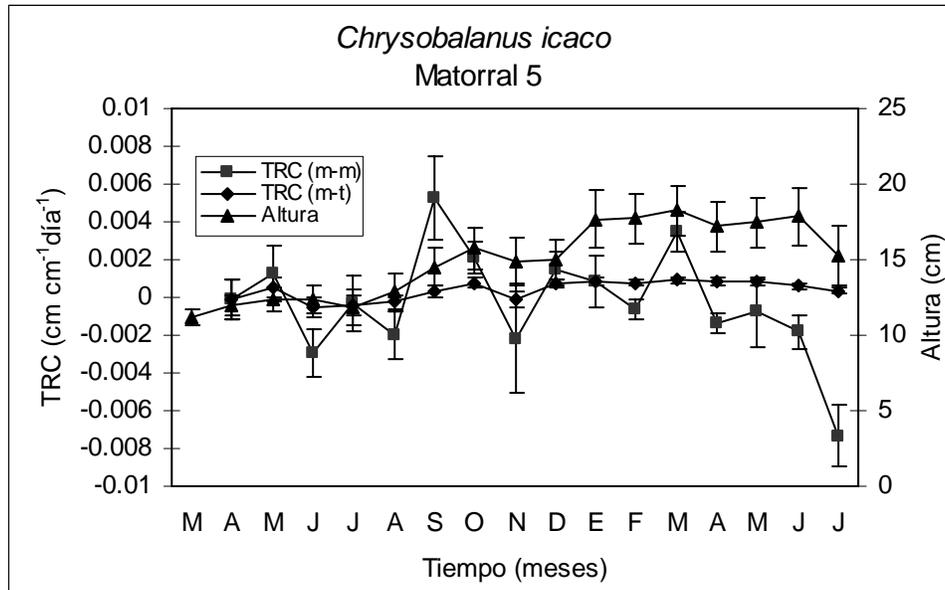


Figura 8b

Figura 8 b). Altura mensual promedio (cm) de plántulas de *C. icaco* en el matorral 5 durante los meses de marzo de 1991 a julio de 1992. Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de las TRC. Las barras indican el error estándar.

Diphysa robinoides

Matorral 6

Las 58 plántulas de *D. robinoides* marcadas en el matorral 6 (abierto) en marzo de 1991 y en las que se registró la altura mensualmente, tuvieron una altura que fue de 6.16 ± 0.36 cm en marzo de 1991 hasta 26 ± 12 cm (Figuras 9 a y b) en julio de 1992. Se encontraron diferencias significativas ($F=13.43$, $p<0.0000$) entre los meses con un menor crecimiento en marzo y enero y en general durante la época de secas de ambos años. El número de plántulas que sobrevivieron a la inundación que se presentó en el mes de agosto de 1991 se redujo considerablemente de 36 en julio a 7 plántulas encontradas en septiembre. Por otro lado debido al reducido número de datos y a la falta de los mismos durante el mes que permaneció inundado el matorral, no se pudieron realizar los análisis de varianza a las TAC y a la TRC de mes a mes. La TRC de mes a total indica que no hubo diferencias en el crecimiento promedio mensual de las plántulas registradas ($F= 0.84$, $p< 0.615$), pero debe mencionarse que las plántulas que sobrevivieron a la inundación el primer año incrementaron su altura promedio a más del doble en dos meses.

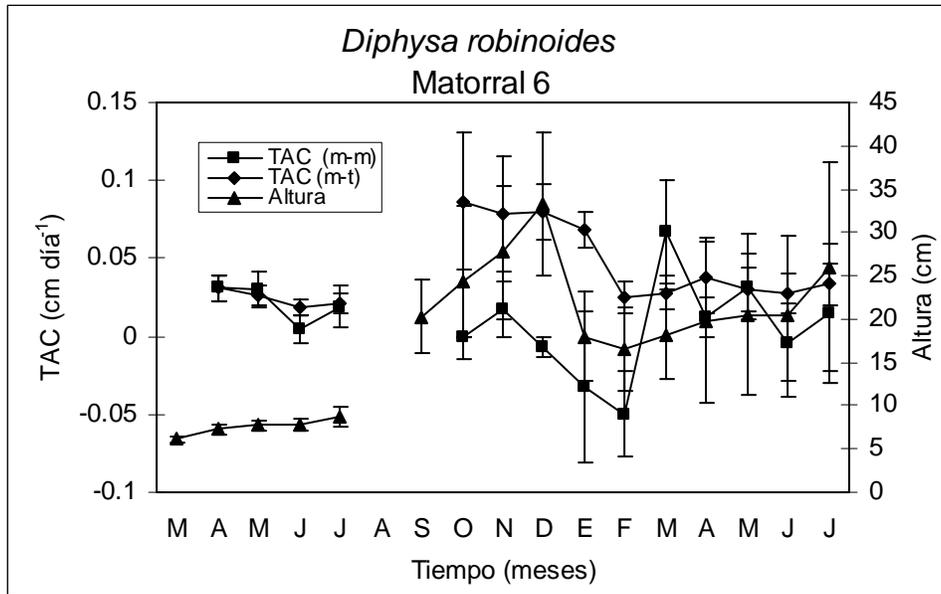


Figura 9a

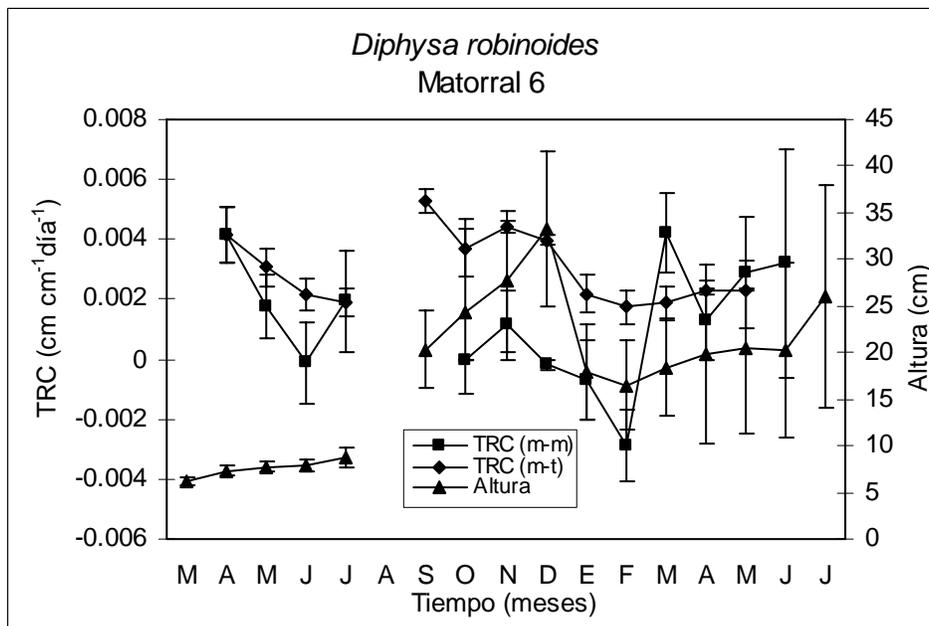


Figura 9b

Figura 9. Altura mensual promedio (cm) de plántulas de *D. robinoides* en el matorral 6 durante los meses de marzo de 1991 a julio de 1992. a) Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TAC. b) Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TRC. Las barras indican el error estándar.

Matorral 4

Las plántulas de *D. robinoides* marcadas en el matorral 4 mostraron una altura promedio que fue de 7.96 ± 0.48 cm en marzo de 1991 a 24.35 ± 3.32 cm en julio de 1992 (Figuras 10 a y b). Se encontraron diferencias significativas ($F= 28.32$, $p< 0.000$) en los promedios de crecimiento mensual. Las plántulas crecieron relativamente poco de marzo a julio de 1991, en promedio aproximadamente 3 cm y a partir de agosto se registró mayor crecimiento en altura promedio que fue de aproximadamente 9 cm. Los análisis realizados con las TRC mensuales (m-m) y acumulativas (m-t) encontraron diferencias significativas ($F= 6.11$, $p<0.000$ y $F= 2.67$, $p=.0006$ respectivamente). Las plántulas presentaron una mayor tasa de crecimiento en los meses de julio a septiembre de 1991 y menor en los meses correspondientes al período de nortes y secas en ambos años. Los análisis realizados con los valores de las TAC de mes al siguiente y acumulativas también indican diferencias significativas ($F= 10.35$, $p< 0.000$ y $F= 6.91$, $p< 0.000$ respectivamente) mostrando una mayor tasa de crecimiento en agosto de 1991 y nulo en los meses correspondientes el período de nortes y secas.

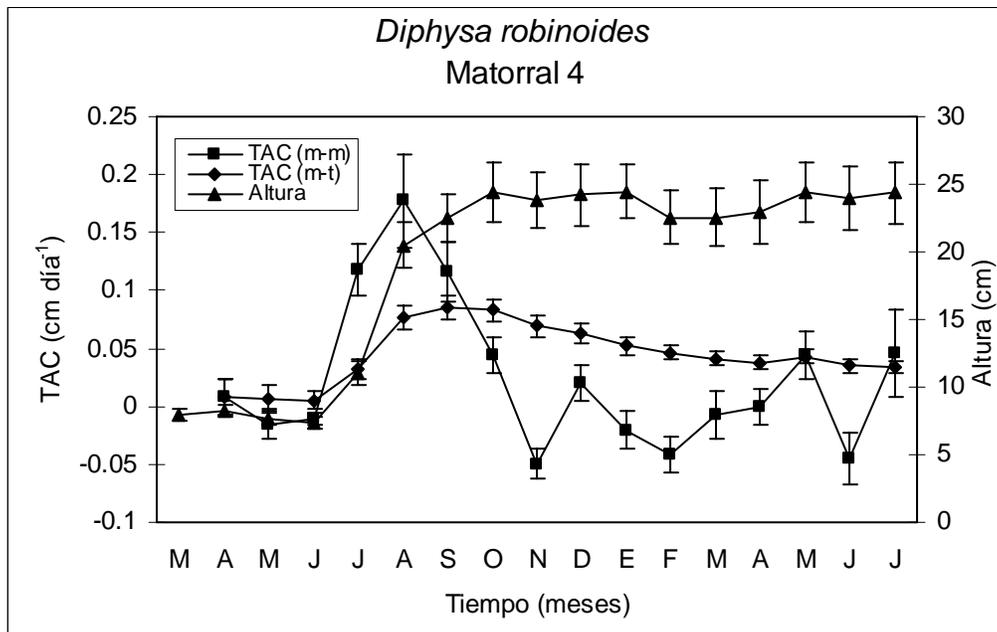


Figura 10a

Figura 10 a). Altura mensual promedio (cm) de plántulas de *D. robinoides* en el matorral 4 durante los meses de marzo de 1991 a julio de 1992. Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TAC.

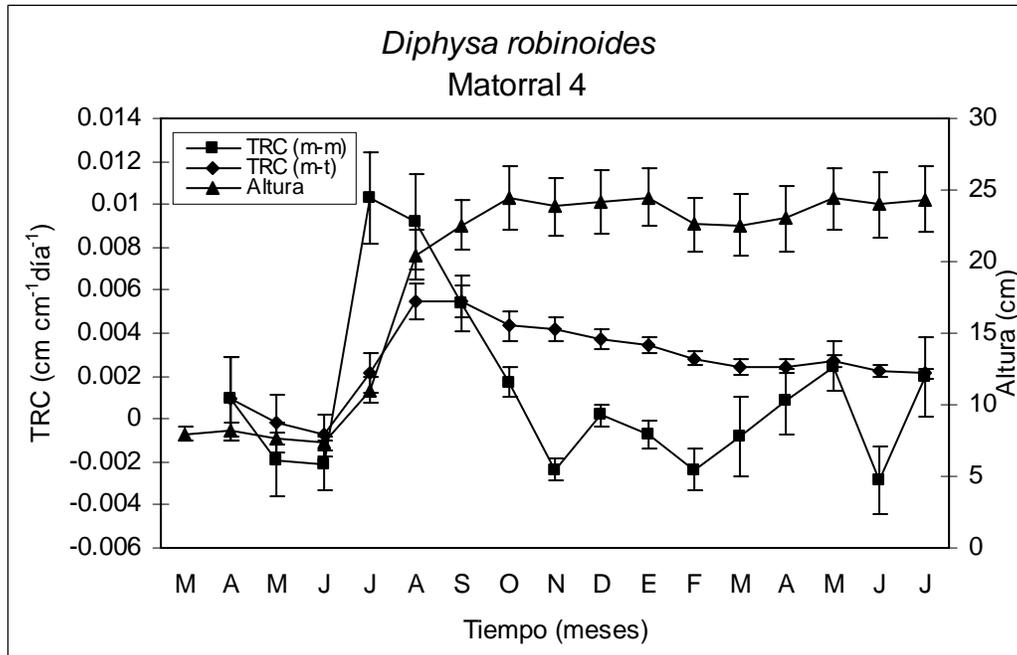


Figura 10b

Figura 10 b). Altura mensual promedio (cm) de plántulas de *D. robinoides* en el matorral 4 durante los meses de marzo de 1991 a julio de 1992. Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TRC. Las barras indican el error estándar.

Randia laetevirens

Matorral 7 (cohorte de mayo)

Las 23 plántulas de *R. laetevirens* marcadas en el matorral 7, mostraron un altura promedio que fue de 7.62 ± 0.81 cm en mayo de 1991 a 18.71 ± 3.41 cm en julio de 1992 (Figuras 11 a y 11b). Se encontraron diferencias significativas ($F= 3.91$, $p < 0.000$) entre los promedios de crecimiento en altura con valores más altos en junio y julio de 1992 y menores en julio de 1991. Los análisis de las TRC mensuales (m-m) y acumulativas (m-t) no detectaron diferencias significativas ($F= 1.23$, $p < 0.26$ y $F= 1.42$, $p < 0.16$). En los análisis con las TAC mensuales (m-m) y acumulativas (m-t) si se encontraron diferencias significativas ($F= 1.68$, $p < 0.07$ y $F= 2.82$, $p < 0.001$), aunque la prueba de Tukey no distingue diferencias entre los meses. En general se observó un crecimiento relativamente constante, solo con valores más bajos en los meses de secas y nortes.

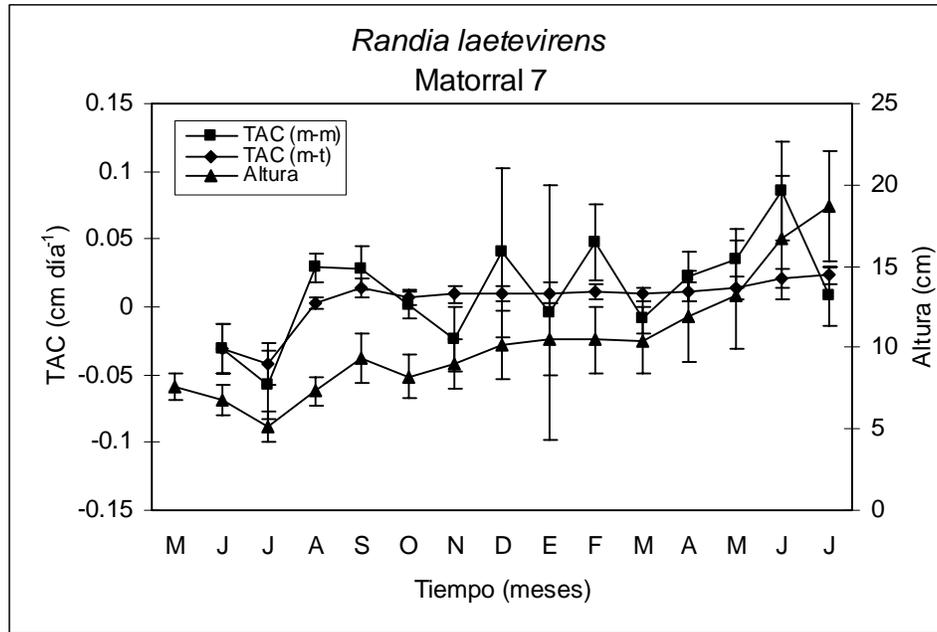


Figura 11a.

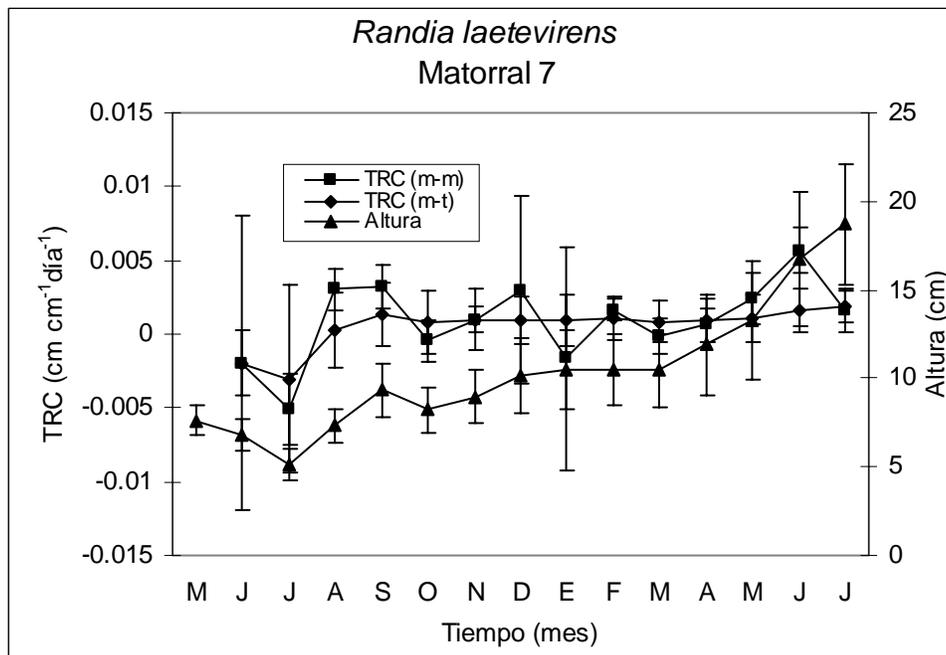


Figura 11b

Figura 11. Altura mensual promedio (cm) de plántulas de *R. laetevirens* en el matorral 7 durante los meses de mayo de 1991 a julio de 1992. a) Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TAC. b) Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TRC. Las barras indican el error estándar.

Matorral 7 (cohorte de junio)

Las plántulas 24 de *R. laetevirens* marcadas en el matorral 7 tuvieron un promedio de 8.10 ± 0.54 cm en junio de 1991 a 14.35 ± 3.32 cm en julio de 1992 (Figuras 12 a y b). Se encontraron diferencias significativas ($F= 3.22$, $p < 0.002$) entre los promedios mensuales siendo menores de junio a agosto de 1991 y mayor en julio de 1992. No hubo diferencias significativas entre las TRC mensuales (m-m) y acumulativas (m-t) ($F= 1.27$, $p < 0.24$ y $F=1.69$, $p < 0.07$ respectivamente); por el contrario los análisis para las TAC si detectaron diferencias significativas ($F= 3$, $p < 0.001$ y $F= 3.34$, $p < 0.0002$ respectivamente) observandose un mayor crecimiento en los meses correspondientes al periodo de lluvias (junio-septiembre) en ambos años. No obstante la prueba de Tukey no distingue diferencias entre los meses en la TAC acumulativa.

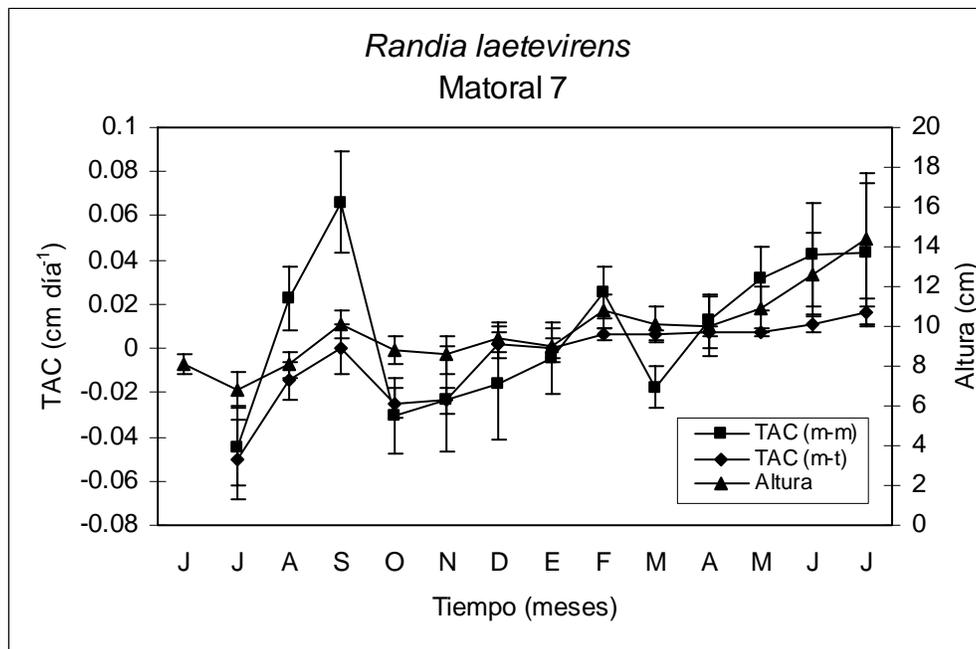


Figura 12a.

Figura 12 a. Altura mensual promedio (cm) de plántulas de *R. laetevirens* en el matorral 7 durante los meses de junio de 1991 a julio de 1992. Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TAC.

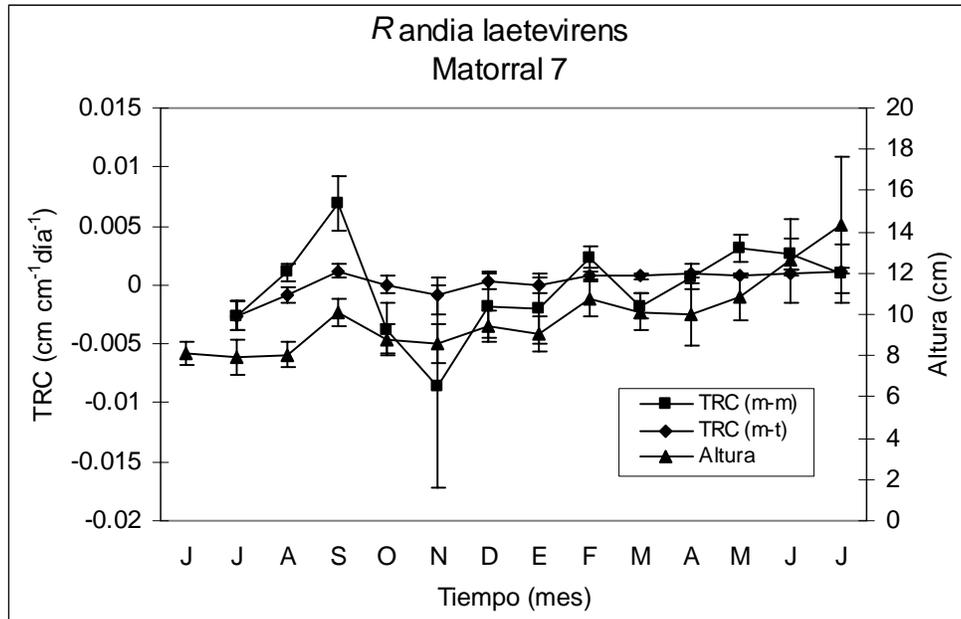


Figura 12b.

Figura 12 b). Altura mensual promedio (cm) de plántulas de *R. laetevirens* en el matorral 7 durante los meses de junio de 1991 a julio de 1992. Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TRC. Las barras indican el error estándar.

Randia laetevirens

Las 28 plántulas de *R. laetevirens* tuvieron una altura mensual promedio que fue de 3.3 ± 0.16 cm en septiembre de 1991 a 8.15 ± 0.68 cm en julio de 1992. Se encontraron diferencias significativas ($F= 15.67$, $p < 0.000$) entre los promedios mensuales registrándose un mayor crecimiento en los meses de junio y julio de 1992 (Figura 13 a y b). Los análisis de las TRC mensuales y acumulativas detectaron diferencias significativas ($F= 3.81$, $p < 0.0002$ y 2.73 , $p < 0.005$ respectivamente). Se registró un crecimiento menor en diciembre de 1991 y enero y marzo de 1992. Los análisis realizados a las TCA de mes a mes y mes a total también indican diferencias significativas ($F = 2.3$, $p < 0.018$ y $F= 2.07$, $p < 0.03$) registrando un menor crecimiento en meses correspondientes al periodo de secas y nortes durante el período de estudio.

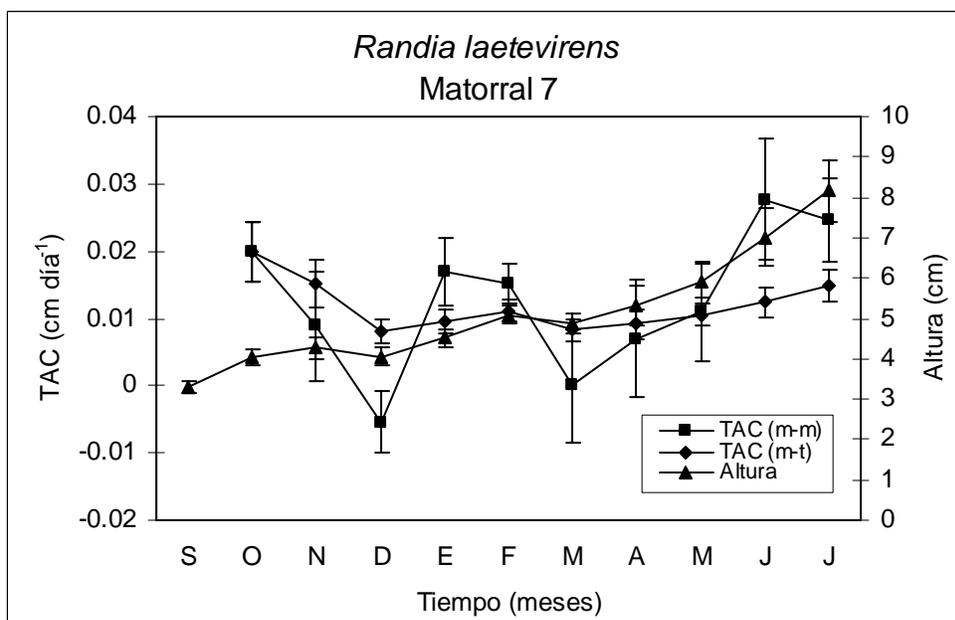


Figura 13 a

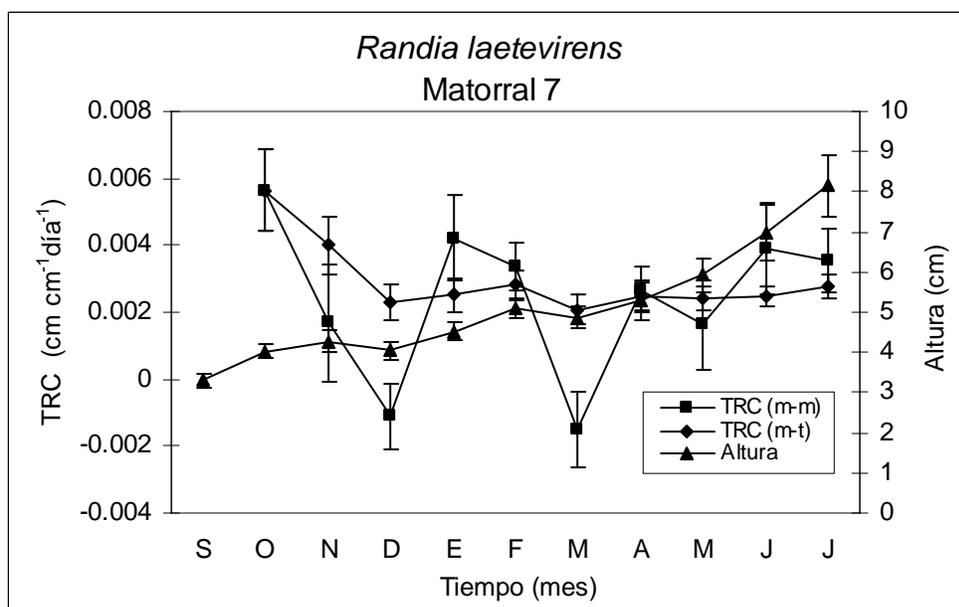


Figura 13 b.

Figura 13. Altura mensual promedio (cm) de plántulas de *R. laetevirens* en el matorral 7 durante los meses de septiembre de 1991 a julio de 1992. a) Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TAC. b) Promedio mensual (m-m) y acumulado (m-t) de TRC. Las barras indican el error estándar.

DISCUSIÓN

En general en los matorrales la emergencia de plántulas de las especies en estudio ocurrió de manera simultánea principalmente durante la época de lluvias, lo que en estos ambientes es considerado una estrategia para evitar la sequía (Payne y Maun 1984).

En este trabajo en los matorrales con dosel más cerrado (1, 2, 5 y 7) se encontraron plántulas de 4 de las especies en estudio, de *C. odorata*, *C. icaco*, *D. robinoides* y *R. laetevirens*, en tanto que en los de dosel abierto (3, 4, 6 y 8) se encontraron plántulas de *C. odorata*, *C. icaco*, *D. robinoides* y *T. stans* y en el pastizal se encontraron plántulas solo de *D. robinoides* y *T. stans*. Se siguió la supervivencia de las plántulas de las 5 especies (*C. icaco*, *C. odorata*, *D. robinoides*, *T. stans* y *R. laetevirens*) encontradas. De éstas, el número de plántulas registradas de *T. stans* fue el más bajo y no sobrevivieron al siguiente mes. No se encontró en ninguno de los matorrales utilizados para este estudio alguna plántula de *E. cyclocarpum*. Al término de este trabajo sobrevivieron solamente 3 plántulas de *C. icaco* y 2 de *R. laetevirens* ubicadas en el matorral 5, el más cercano a la playa y una plántula de *C. odorata* en el matorral 2.

Se registraron plántulas en 6 y 5 matorrales de *C. odorata* y *D. robinoides* y en 4 de *R. laetevirens*, de esta última principalmente en los de dosel más cerrado. Esto podría deberse a que estos matorrales son utilizados por las aves como perchas y por ello defecan ahí las semillas. *C. odorata* tuvo un número muy reducido de plántulas, siendo el matorral 7 donde se encontraron más (26 plántulas). Sin embargo, solamente se registraron 2 individuos adultos de esta especie en los matorrales 1 y 10. Las principales causas de mortalidad de las plántulas de esta especie fueron la sequía (aproximadamente el 73% murieron por desecación) y la inundación con la que murieron las que habían sobrevivido hasta antes de la misma. Las plántulas crecieron de manera constante con una tasa ligeramente mayor durante la época de lluvias. Además no se vieron afectadas por la herbivoría. De esta especie sobrevivió una plántula ubicada en el matorral (2) de *Diphysa* con dosel más cerrado.

D. robinoides fue la especie con un mayor número de plántulas durante los periodos de lluvias de los dos años. Pérez (1993) menciona que esta especie forma bancos de semillas transitorios, así cuando se presentaron las lluvias se pudo observar un gran número de plántulas en los matorrales. Muchas especies de plantas tropicales germinan tan pronto se inicia la época de lluvias (Garwood 1983, Blain y Kellman 1991, Maun 1994, entre muchos otros) lo que se puede observar para ésta y las otras especies en estudio.

Las plántulas de *D. robinoides* resultaron afectadas por la sequía y por herbivoría ocasionada por hormigas y otros insectos (entre el 36 y 45 % murieron a causa de estos dos factores en el primer año en los matorrales 6 y 4 respectivamente). Además encontré que las hojas de un gran número de plántulas en el matorral 4 presentaron manchas blancas. Con respecto a la herbivoría distintos autores (Coley 1988, Bryant y Chapin 1986, Davidson 1993, Lindquist y Carroll 2004), han señalado que los herbívoros prefieren especies de etapas sucesionales

tempranas como podría ser el caso de *D. robinoides* ya que las plántulas probablemente no poseen metabolitos secundarios de defensa. Esto mismo podría darse con las plántulas de *R. laetevirens* y *C. icaco*. Por otro lado las inundaciones que se presentaron durante los dos años de estudio, en los matorrales donde se registraron las plántulas de *D. robinoides* fueron una causa de mortalidad muy importante.

También *D. robinoides* fue la especie cuyas plántulas tuvieron un mayor crecimiento en altura y las del matorral 6 mostraron un incremento de 20 cm en promedio. Es importante señalar además que se observó que las raíces de las plántulas recién germinadas (menos de un mes de edad) de esta especie tenían nódulos bacterianos lo cual puede ser un factor importante en el establecimiento y crecimiento de esta especie. *R. laetevirens* de manera similar a *D. robinoides* también tuvo una germinación abundante al inicio y durante la época de lluvias y las plántulas de las distintas cohortes tuvieron un mayor incremento en las tasas de crecimiento durante la época de lluvias. Lundholm y Larson (2004) señalan que según la intensidad de los pulsos de agua, ésta puede tener efectos positivos o negativos en las poblaciones de plantas dependiendo de su estadio. Otros autores han reportado que las plántulas de muchas especies responden diferencialmente a los pulsos de agua (Novoplansky y Goldberg 2001) y que la variabilidad temporal en la disponibilidad de agua puede ser una restricción importante en los estadios de regeneración y puede así contribuir a los patrones observados en las comunidades de plantas adultas (Grubb 1977).

Se registraron plántulas de *Chrysobalanus icaco* en 3 matorrales, el 5, el 6 y el 7. Se observó que hubo germinación durante varios meses lo que permite la existencia de un banco de plántulas de esta especie. Al respecto Grime y Hiller (1992) han señalado que esta estrategia le permite a diferentes especies permanecer en una comunidad.

En general las plántulas de *C. icaco* fueron afectadas por la sequía y fueron defoliadas de forma constante principalmente por hormigas (*Camponotus planatus* Roger) que además consumieron hojas de las plantas adultas y también los frutos (aproximadamente entre el 45 y 65% murieron debido a estos dos factores). Rico-Gray (1993) señala que esta especie de hormiga utiliza como alimento 72 especies de plantas en este sistema y que principalmente las hormigas consumen néctar y estructuras reproductivas. Por otro lado Capistrán-Barradas et al. (2005) señalan que los cangrejos rojos (*Gecarcinus laterales*) consumen plántulas y frutos de esta especie. Otros autores señalan que los cangrejos terrestres (Green et al. 1997 y Sherman 2002, 2003, Linqvist y Carroll 2004) se alimentan de frutos, semillas y plántulas entre las que han encontrado que consumen semillas y plántulas de *E. cyclocarpum*. La herbivoría puede ser una de las principales causas que limitan el establecimiento de *C. icaco*, pero también los matorrales donde se encontraron plántulas de esta especie se inundaron por lo que debido a este evento, la mortandad de plántulas de esta especie llegó a ser casi del 100%.

En relación al crecimiento de *C. icaco*, las plántulas en el matorral 6 apenas aumentaron 4 cm en promedio. Algunos autores (Niembro et al. 2004) señalan que es una especie de

crecimiento lento. En general las tasas de crecimiento no mostraron diferencias significativas, aunque la TAC mensual indicó un crecimiento ligeramente menor en meses del periodo de nortes. Estas plántulas fueron capaces de recuperarse de la pérdida total de hojas y mantener un crecimiento constante. Lo anterior podría deberse especialmente gracias a que las raíces de las plántulas penetran profundamente el suelo (observaciones personales) y probablemente alcanzan el manto freático con lo que la cantidad de agua puede no ser una limitante para éstas. Además las semillas son grandes y es posible que la cantidad de reservas que tienen permita a las plántulas continuar su desarrollo aún en condiciones adversas. Se ha señalado que el tamaño y la duración de las reservas de la semilla son aspectos importantes en el establecimiento de las plántulas (Fenner 1987, Kitajima y Fenner 2000, Kitajima 2002, Moles y Westoby 2004). *C. icaco* es una especie pionera y se desarrolla mejor con mayor intensidad de luz (Niembro et al. 2004). Esto último ha sido señalado para diversas plantas tropicales (Metcalf y Grubb 1995, Pereira y Válio 2001, Bloor 2003, Infante 2004) por lo que la capacidad de recuperación de las plántulas que observé en los matorrales más abiertos, podría verse afectada negativamente por el factor luz del matorral cerrado y podría también ser una limitante para el establecimiento y desarrollo de las plántulas de esta especie.

En cuanto a *T. stans* se registraron muy pocas plántulas, solamente 10 en dos matorrales y 4 en un pastizal, y ninguna sobrevivió al siguiente mes. No obstante cabe señalar que en la mayoría de los matorrales no había individuos adultos y que solamente se encontraban en el matorral 8 (cercano a la selva) y el 9 (cercano a la estación). Aunque debido al gran número de semillas que tienen los frutos de esta especie y a que tienen una dispersión anemócora, es probable que lleguen más semillas a los matorrales. Éstas pueden lograr germinar pero como ya se mencionó antes, aunque las semillas germinen es muy probable que la plántula no logre establecerse por la falta de humedad. Especialmente porque estas semillas germinan rápidamente y pueden hacerlo cuando la humedad en el suelo aún no es suficiente para permitir el establecimiento de las plántulas. Lo anterior se debe a que las primeras lluvias en estos sitios son irregulares. Además la topografía de cada sitio, también es un factor importante para el establecimiento de las plántulas (Martínez et al. 1997).

Se ha señalado (Moreno-Casasola 1982, 1986, Martínez et al. 1997, entre otros) que entre los principales factores que causan mortalidad de plántulas en los ambientes de las dunas costeras están el movimiento de arena, la sequía, las altas temperaturas y la inundación. Durante el periodo que duró este trabajo se puede decir que hubo tres factores ambientales muy importantes que en general afectaron la supervivencia y crecimiento de las plántulas de las especies en estudio, la sequía, herbivoría y la inundación. En los matorrales donde se realizó este trabajo y que se localizan principalmente en depresiones protegidas del viento y en donde en algunas el manto freático se encuentra cerca de la superficie ocurrió la inundación. Según señalan Moreno-Casasola y Vázquez (1999), ésta puede durar por periodos variables que fluctúan entre una semanas hasta 4 y 5 meses. Los años que duró este trabajo (1991-2) fueron muy lluviosos (1264.3 y 1576 mm de precipitación total) por lo

que resultaron inundados los matorrales 1, 4, 5, 6 y 7, y en éstos la mortandad de plántulas fue casi del 100%.

En este sentido la sucesión puede ser interrumpida por la duración de la inundación principalmente para las especies iniciales (Martínez et al. 1997), además el estrés ocasionado a las plántulas debido a la sequía y la herbivoría también pueden influir en el establecimiento de las plántulas de las distintas especies y con ello en la composición, crecimiento y diversidad de los matorrales. Aunado a lo anterior, en la época de secas en las depresiones donde se encuentran los matorrales, el manto freático puede quedar fuera del alcance de las plántulas ocasionando que durante esta época muchas mueran por desecación. Sin embargo y a pesar de que los años en los que se realizó este trabajo fueron muy lluviosos y varios matorrales resultaron inundados, las condiciones que se presentaron en éstos permitieron la germinación y supervivencia de algunas plántulas de las especies en estudio. Entre ellas las de *C. odorata*, que es considerada una especie de etapas sucesionales más avanzadas. Martínez y Moreno-Casasola (1993) señalan que las condiciones entre los ambientes de dunas costeras varían marcadamente entre sitios, pero además entre estaciones y podría agregarse que también entre años. Con base en ello se puede señalar que constantemente las especies deben “aprovechar” los sitios y condiciones en ellos que son adecuados para germinar, es decir las “ventanas de oportunidades” que se presentan en los matorrales de dunas costeras.

Finalmente debe mencionarse que no se pudo determinar si hubo diferencias en la supervivencia de plántulas de las especies que se encontraron en matorrales de dosel más cerrado con respecto a los de dosel abierto. Lo anterior debido a que no se realizaron comparaciones directamente para cada especie. Se puede decir solamente que sobrevivieron plántulas de 3 especies y que se encontraron diferencias significativas entre las cohortes de plántulas de *C. icaco* registradas en el matorral 6 y 7 y en este último con dosel más cerrado, las plántulas sobrevivieron durante mayor tiempo, en tanto en el 6 con dosel más abierto se vieron más afectadas por la sequía y también por la inundación.

CONCLUSIÓN

Se registraron plántulas de las especies estudiadas a excepción de *E. cyclocarpum*, en 8 de los matorrales, siendo las más representadas *D. robinoides*, *R. laetevirens* y *C. odorata*. En el pastizal solamente se encontraron plántulas de *D. robinoides* y *T. stans*.

En general las plántulas de las especies encontradas tuvieron una mortalidad de casi el 100% en todos los casos (Cuadro 8). Se puede decir que las principales causas observadas de mortalidad, independientemente de los matorrales donde se encontraron fueron: 1) durante las épocas de nortes y secas, la desecación y la herbivoría dada por distintos organismos principalmente hormigas y 2) durante el período de lluvias, las inundaciones que se presentaron en 1991 y 1992 en las hondonadas donde se encuentran los matorrales.

Especies	Matorrales	# Plántulas registradas en 1991	# Plántulas que sobrevivieron hasta	# Plántulas que sobrevivieron hasta
			Jul. 1992	Sep.-1992
<i>Chrysobalanus icaco</i>	6	72	14	0
	7	20	2	0
	5	101	20	3
<i>Cedrela odorata</i>	1	8	0	0
	2	2	1	1
	3	4	0	0
	6	1	0	0
	7	26	7	0
	8	0	0	0
<i>Diphysa robinoides</i>	1	4	2	0
	4	71	31	0
	7	58	2*	0
	Pastizal	4	0	0
<i>Randia laetevirens</i>	1	43	0	0
	5	3	2	2
	7 m	23	7	0
	7 j	24	7	0
	7 s	28	13	0
<i>Tecoma stans</i>	3	2	0	0
	8	8	0	0
	Pastizal	4	0	0

Cuadro 9. Número de plántulas de las cinco especies registradas en los matorrales en 1991, el número de plántulas que sobrevivieron hasta el mes de julio de 1992 antes de la segunda inundación y posteriormente las encontradas en septiembre del mismo año.

LITERATURA CITADA

- Bach, C.E. 2001 a. Long-term effects of insect herbivory on responses by *Salix cordata* to sand accretion. *Ecology* 82(2): 397-409.
- Bach C.E. 2001 b. Long-term effects of insect herbivory and sand accretion on plant succession on sand dunes. *Ecology* 82 (5): 1401-1416
- Blain , D. y Kellman, M. 1991. The effect of water supply on tree seed germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 7: 69-83.
- Bloor, J.M.G. 2003. Light responses of shade-tolerant tropical tree species in north-east Queensland: a comparison of forest- and shadehouse-grown seedlings. *J. Trop. Ecol.* 19:163-170.
- Bryant, J. P. y F. S. III Chapin. 1986. Browsing-woody plant interactions during boreal forest plant succession. In: Van Cleve, K., F.S. III Chapin, P.W. Flanagan, L.A. Viereck y C.R. Dyrness (Eds), *Forest Ecosystems in the Alaskan Taiga*. Springer, New York: 213-225.
- Capistrán-Barradas, A. 2005. Remoción de propágulos por el cangrejo rojo *Gecarcinus lateralis* Fremville 1935 y la estructura de la selva mediana subcaducifolia costera de la Mancha, Veracruz, México. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología A.C., Xalapa: 76-86.
- Capistrán-Barradas, A., O. Defeo y P. Moreno-Casasola. 2005. Postdispersal fruit and seed removal by the crab *Gecarcinus lateralis* in a coastal forest in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 38 (2): 203-209.
- Coley, P.D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Córdoba, C. F. 1991. Ecología y dinámica de los matorrales de las dunas costeras. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias UNAM. México.
- Chen, H. y M.A. Maun. 1999. Effects of sand burial depth on seed germination and seedling emergence of *Cirsium pitcheri*. *Plant Ecol.* 140: 53-60.
- Davidson, D.W. 1993. The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos* 68: 23-35.
- Delfosse, B. 1990. The effect of red land crab *Gecarcinus lateralis* (Frém.) on the litter layer, nutrient availability and seedling recruitment in a semi-deciduous seasonal tropical forest. Tesis Maestría. York University, Canada.

Fenner, M. 1987. Seedlings. *New Phytol.* 106:35-47.

Garwood, N. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecol. Monog.* 53: 159-181.

Greippson, S. y A.J. Davy. 1995. Sand accretion and salinity as constraints on the establishment of *Leymus arenarius* for land reclamation in Iceland. *Annals of Botany* 78: 611-618.

Green, P.T., D.J.O Dowd y P.S. Lake. 1997 Control of seedling recruitment by land crabs in rain forest on a remote oceanic island. *Ecology* 78: 2472-2486.

Grime, J.P. y S.H. Hiller 1992. The contribution of seedling regeneration to the structure and dynamics of plant communities and larger units of landscape. In: Fenner, M. (Ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Oxford, U.K.: 349-364

Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52:107-145.

Huang, Z., D. Ming y Y. Guterman. 2004. Factors influencing seed dormancy and germination in sand, and seedling survival under desiccation, of *Psammochloa villosa* (Poaceae), inhabiting the moving sand dunes of Ordos, China. *Plant Soil* 259(1-2):231-241.

Hunt, R. 1978. *Plant Growth Analysis*. Arnold. London. pp.6-26.

Houle, G. 1996. Environmental filters and seedling recruitment on a coastal dune in subarctic Quebec (Canada). *Can. J. Bot.* 74(9): 1507-1513.

Infante M.D. 2004. Germinación y establecimiento de *Annona glabra* (Annonaceae) y *Paquira aquatica* (Bombacaceae) en humedales de la Mancha, Actopan, Ver. Tesis Maestría. Instituto de Ecología A.C., Xalapa.

Ishikawa, S-I. y N. Kachi. 2000. Differential salt tolerance of two *Artemisia* species growing in contrasting coastal habitats. *Ecol. Research* 15(3):241-7.

Kiyajima, K. y M. Fenner. 2000. Seedling regeneration ecology. In: Fenner, M. (Ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Oxford, U.K.:331-360.

Kitajima, K. 2002. Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Funct. Ecol.* 16: 433-444.

Lindquist, E.S. y C.R. Carroll. 2004. Differential seed and seedling predation by crabs: impacts on tropical forest composition. *Oecologia* 141: 661-671.

Lundholm J.T. y D.W. Larson 2004. Experimental separation of resource quantity from temporal variability: seedling responses to water pulses. *Oecologia* 141:436-352.

Martínez, M.L. 2003. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. *Plant Ecol.* 168(2): 333-345

Martínez M.L., T. Valverde y P. Moreno- Casasola. 1992. Germination response to temperatura, salinity, Light and depth of sowing in ten tropical dune species. *Oecologia* 92: 343-353.

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

Martínez, M.L. y P. Moreno-Casasola. 1995. Effects of burial by sand on seedling growth and survival in six tropical sand dune species from the Gulf of Mexico. *J. of Coastal Research*, 12(2): 406-419.

Martínez, M.L. , P. Moreno-Casasola y E. Rincón. 1994. Sobrevivencia y crecimiento de un arbusto endémico de dunas costeras ante condiciones de sequía. *Acta Botánica Mexicana* 26:53-62.

Martínez, M.L. y P. Moreno-Casasola. 1996. Effects of burial by sand on seedling growth and survival in six tropical sand dune species. *J. Coastal Res.* 12: 406-419.

Martínez, M.L., P. Moreno-Casasola y G. Vázquez. 1997. Long-term effect of sand movement and inundation by water on tropical coastal sand dune vegetation. *Can. J. Bot.* 75: 2005-2014.

Martinez M.L. , O. Perez-Maqueo y M.V. Vasquez. 2004. Facilitative interactions on coastal dunes in response to seasonal weather fluctuations and benefactor size. *ECOSCIENCE* 11 (4): 390-398.

Maun, M.A. 1990. Ecology of seedling establishment on coastal and lacustrine sand dune systems. In: *Proceedings Canadian Symposium on Coastal Sand Dunes*. Coastal Zone Engineering, Institute for Mechanical Engineering, National Research Council. Ottawa, Canada. 2501-276

Maun, M.A. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. *Plant Ecol.* 3: 59-70

Maun, M.A. 1998. Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. *Can. J. Bot.* 76: 713-738.

Metcalf, D. y P.J. Grubb. 1995. Seed mass and light requirements for regeneration in Southeast Asian rain forest. *Can. J. Bot.* 73: 817-826

Moles, A.T. y M. Westoby. 2004. Seedling survival and seed size: synthesis of the literature. *J. Ecol.* 92: 372-383.

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

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

Moreno-Casasola, P. y G. Vázquez. 1999. The relationship between vegetation dynamics and water table in tropical dune slacks. *J. Veg. Sci.* 10 (4): 515-524.

Niembro, A. , I. Morato y S. J. A. Cuevas 2004. Catálogo de frutos y semillas de árboles y arbustos de valor actual y potencial para el desarrollo forestal de Veracruz y Puebla. Reporte proyecto del CONACYT-CONAFOR 2002. pp. 290-295.

Novoplansky, A. y D.E. Gooldberg. 2001. Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *J. Veg. Sci.* 12: 199-208.

Payne, A.M. y A.M. Maun. 1984. Reproduction and survivorship of *Cakile edentula* var *lacustris* along the Lake Huron shoreline. *Am. Midl. Nat.* 3: 86-95.

Pereira, R.S. y I. F.M. Valio. 2001. Seed size, seed germination, seedling survival of brazilian tropical tree species differing in sucesional status. *Biotropica* 33(3): 447-457.

Pérez-Vázquez, L. 1993. Banco de semillas en matorrales de dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz. Tesis Licenciatura. UNAM. México.

Pyke, D.A. y J.N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67(1): 240-243.

Rico-Gray, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, México. *Biotropica* 25(3): 301-315.

Rudgers, J.A. Maron J.L. 2003. Facilitation between coastal dune shrubs: a non-nitrogen fixing shrub facilitates establishment of a nitrogen-fixer. *Oikos* 102(1) :75-84

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

Sherman, P.M. 2002. Effects of land crabs on seedling densities and distributions in a mainland neotropical rain forest. *J. Trop. Ecol.* 18: 67-89.

Sherman, P.M. 2003. Effects of land crabs on leaf litter distributions and accumulation in a mainland tropical rain forest. *Biotropica* 35: 365-374.

Shumway, S.W. 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia* 124(1):138-148.

Valverde, T. e I. Pisanty. 1999. Growth and vegetative spread of *Schyzachirium scoparium* var. *littoralis* (Poaceae) in sand dune microhabitats along a successional gradient. *Can. J. Bot.* 77(2): 219–229.

Zheng Y., X. Zhixiao, Y. Yu, L. Jiang, H. Shimizu y G.M. Rimmington. 2005. Effects of burial in sand and water supply regime on seedling emergence of six species. *Annals of Bot.* 95(7):1237-1245.

CAPÍTULO VII
DISCUSIÓN GENERAL

CAPÍTULO VII DISCUSIÓN GENERAL

Los matorrales seleccionados para este trabajo difirieron en tamaño, composición de especies y cobertura. Estos se dividieron en abiertos y cerrados de acuerdo a la cobertura del dosel (Moreno-Casasola et al.1982) y a las etapas sucesionales. Algunos se localizaron en hondonadas y otros en zonas planas y parte en pendiente. Durante el tiempo que duró este trabajo se registró inundación en seis de los matorrales. Lo anterior debido a que en los dos años que duró este trabajo, 1991-1992, se registraron niveles de precipitación muy altos durante la estación lluviosa, de 1,264.3 y 1,576 mm respectivamente. Estos niveles resultaron ser superiores al promedio (1,046.69 mm) que se obtuvo de la misma época de los diez años anteriores, y como consecuencia las hondonadas permanecieron inundadas por varios meses. Martínez et al. (1997) señalan que la inundación es un fenómeno común pero de frecuencia impredecible que ocurre en estos ambientes. Moreno-Casasola y Vázquez (1999) por su parte han señalado además, que en esta región ha habido una secuencia irregular de años húmedos y secos y que durante 1991 a 1993 se tuvieron niveles de precipitación muy altos por lo que resultaron inundados de entre 3 a 5 meses varios sitios de las dunas de CICOLMA. Las autoras señalan también, que la inundación en estos ambientes puede ser considerada como una perturbación (Souza 1984) debido a que es un evento irregular, que causa una reducción en el crecimiento y la reproducción y que cuando es suficientemente severa causa la muerte de los organismos como sucedió con las plántulas registradas en los matorrales de las seis especies en estudio.

No obstante, se ha reportado que en los matorrales, las condiciones ambientales (luz, temperatura, humedad, nutrientes entre otras) tan drásticas e impredecibles en los sistemas de dunas costeras, se ven modificadas haciéndose menos severas y adecuadas para la germinación y establecimiento de plántulas de especies de etapas sucesionales más avanzadas (Moreno-Casasola 1982, Salinas 1992, Martínez et al 1997, Córdoba 1991, Capistrán 2005). Lo anterior llevó a Salinas (1992) a proponer que en los matorrales está ocurriendo el fenómeno de la nucleación propuesto por Yarranton y Morrison (1978). Al respecto este estudio contribuye con información sobre el comportamiento de seis especies que constituyen los matorrales de estos sistemas (Cuadro1).

Las seis especies estudiadas (*C. icaco*, *C. odorata*, *D. robinoides*, *E. cyclocarpum*, *R. laeteviresn* y *T. stans*) difieren por sus características y sus patrones de distribución en las diferentes comunidades vegetales en las que generalmente se encuentran. No obstante, logran establecerse en los ambientes de dunas costeras y son especies importantes que constituyen parte de los matorrales que se encuentran en las zonas más estabilizadas de las dunas del CICOLMA (Moreno-Casasola 1982, Moreno-Casasola et al. 1982) y de otros sistemas costeros de Veracruz (Córdoba, 1991).

ESPECIE	HÁBITAT	FENOLOGÍA							INTERACCIÓN		C/COND. MAT x PASTIZAL	NÚM. MATORRAL
		FLOR.	FRUCT.	DISP.	TEMP.	LUZ	EDAD	MATORRAL	CONDICIÓN	C/COND. M.		
<i>Cedrela odorata</i>	Selva y veg. Secundaria	LI	LI-N	S	No	No	Sí	No	No	Sí	Sí	6
<i>Chrysobalanus icaco</i>	Dunas costeras, manglar Tasistal y zonas inundables	N-LI	LI-N	N- S-LI	No	?	No	Sí	Sí	Sí	Sí	3
<i>Diphysa robinoides</i>	Selvas húmedas o secas Matorrales abiertos y sitios rocosos.	LI	LI-N	N	Sí	No	No	No	Sí	No	No	5
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Selvas perennifolia y subperennifolia, pastizales y bosques	S	N-S	S	*No	No	Sí	No	No	Sí	Sí	0
<i>Randia laetevirens</i>	Matorrales	S-LI	LI-N	LI-N	No	?	Sí	Sí	No	Sí	Sí	4
<i>Tecoma stans</i>	Varios tipos y vegetación secundaria	LI	N	N	No	Sí	Sí	Sí	No	No	No	3

Cuadro 1. Indica las características de las especies. Fenología por épocas: LI = Lluvias, N = Nortes y S = Secas. Indica si hubo diferencias significativas entre tratamientos y sitios analizados. Temp. = Temperaturas probadas (25° C vs 25-35°C), Luz = Luz vs oscuridad, Edad = Recién colectadas vs almacenadas, Matorral = Diferencias entre matorrales (Cerrado, *Diphysa* y *Randia*), Condición = Diferencias entre Bajo dosel vs borde, C/Cond. M. x Pastizal = Cada condición de los matorrales por el pastizal. Núm. Matorral = No. de matorrales donde se registraron plántulas de cada especie. * Se emplearon semillas escarificadas manualmente.

En las seis especies se registraron los distintos eventos fenológicos y se encontró que en general dichos eventos ocurrieron de forma marcadamente estacional. La floración ocurrió durante el período de lluvias en casi todas las especies, excepto en *E. cyclocarpum* que floreció durante el periodo de secas. De igual manera la fructificación, dispersión y germinación se presentaron durante el periodo de lluvias y en nortes para las mismas especies, en tanto que para *E. cyclocarpum* la dispersión ocurrió en el periodo de secas y para *R. laetevirens* en nortes y secas. Sautu et al (2006) en un estudio realizado en Panamá con 100 especies tropicales, reportan que una mayor proporción de especies con semillas que poseen corta viabilidad dispersan sus semillas en la estación lluviosa. Por otro lado, de las seis especies, solo los adultos de *D. robinoides* en los matorrales seleccionados para este trabajo, no florecieron en 1991. Esto podría estar relacionado probablemente con el estrés ocasionado por la inundación. Castillo y Carabias (1982) señalan que las diferencias en los meses de mayor producción de flores y frutos pueden reflejar los diferentes niveles de precipitación que se presentan cada año. La inundación es un fenómeno que sin duda tiene efectos importantes en el comportamiento fenológico de los individuos, en la germinación y en el establecimiento de las plántulas de las distintas especies que forman las comunidades de estos sistemas.

En campo, en condiciones naturales, se registró germinación de cinco de las seis especies en estudio en los matorrales seleccionados. Se encontraron plántulas recién germinadas de *E. cyclocarpum* solo en un sitio cercano a la selva. Esto permite decir que en los matorrales se presentaron condiciones propicias para que ocurriera la germinación de las especies estudiadas.

Las pruebas de germinación en campo (matorrales y pastizal) mostraron diferencias entre las especies. *D. robinoides*, *R. laetevirens* y también *C. odorata* fueron las especies que tuvieron más altos porcentajes de germinación en tanto la que tuvo porcentajes más bajos fue *E. cyclocarpum*. Al comparar las condiciones (borde y bajo dosel) en cada matorral, en general se observó que los sitios donde las especies germinaron mejor fueron los bordes de los matorrales. Sin embargo, se debe considerar el hecho de que las semillas de las seis especies empleadas para las pruebas de germinación contaban con más de 3 meses de edad. Por lo que al analizar la respuesta germinativa de las especies también se debe tomar en cuenta este hecho y los resultados obtenidos en las pruebas realizadas en laboratorio. No obstante, la especie que mejor germinó en todas las condiciones de los matorrales fue *D. robinoides* y además ésta fue la especie con más alto porcentaje de germinación en el pastizal. Ello permite entender porque es una especie que se encuentran ampliamente distribuida en el sistema de dunas en la matriz de pastos, como individuos aislados que pueden estar iniciando el proceso de nucleación.

Al analizar los resultados de germinación de las pruebas en laboratorio empleando semillas jóvenes (1-3 meses) y almacenadas (12-15 meses) se encontró que la edad sí afectó los porcentajes de germinación de las semillas. *C. odorata*, y *T. stans* tuvieron más altos

porcentajes de germinación con semillas jóvenes y *E. cyclocarpum* y *R. laetevirens* con las almacenadas. Sautu et al. (2006) señalan que las semillas de *C. odorata* tienen una viabilidad de 12-15 meses, pero en este estudio las semillas de edades similares de esa misma especie tuvieron porcentajes de germinación superiores al 50% con los tratamientos empleados.

En cuanto a las semillas jóvenes de *R. laetevirens* éstas no germinaron en los tratamientos de temperatura probados en laboratorio, pero tuvieron altos porcentajes de germinación en campo. Lo anterior probablemente se deba a que necesitan de un periodo de posmaduración del embrión. Aunque también las semillas almacenadas de esta misma especie tuvieron porcentajes de germinación más bajos en laboratorio, por lo que otra causa probable por la que no se obtuvieron porcentajes altos de germinación sea que necesiten una mayor fluctuación de temperatura. Sautu et al. (2006) en su estudio señalan que algunas especies tienen periodos largos de germinación pero que aún queda pendiente por determinar si algunas semillas dentro de una población están latentes. Los mismos autores también señalan que otras especies que liberan sus semillas al final de la estación lluviosa necesitan de un periodo de sequía para que germinen en la próxima estación. Lo anterior podría también estar ocurriendo para esta especie que ha sido reportada por Pérez (1993) en el banco de semillas de las dunas del CICOLMA. Para determinar lo anterior se necesitan realizar más pruebas empleando fluctuaciones de temperatura mayores y realizando las mismas en distintos tiempos. Esto último también para las semillas de *E. cyclocarpum* que tienen latencia física impuesta por la testa (Janzen 1981 y Blain y Kellman 1991, Salazar 2000) como muchas leguminosas, y que necesitan mayor fluctuación de temperatura para que se rompa la testa (Moreno-Casasola et al. 1994). Esto puede darse paulatinamente después de la dispersión en estos ambientes, pero que no sucedió con las semillas que se sembraron en mayo poco antes del inicio del periodo de lluvias, ya que fueron almacenadas en bolsas de papel en condiciones de laboratorio en la Facultad de Ciencias en la Ciudad de México.

En las pruebas realizadas en laboratorio *D. robinoides* registró altos porcentajes de germinación, lo cual coincide con el reporte de Sautu et al. (2006). Además fue la única especie en la que se registraron diferencias entre tratamientos de temperatura (constante vs fluctuación) con porcentajes de germinación mayores en el tratamiento de fluctuaciones. Martínez et al. (1992) y Moreno-Casasola et al. (1994) también reportaron que varias especies de pioneras que crecen en estos ambientes presentan más altos porcentajes y necesitan menos tiempo para que alcancen el 50% de germinación, cuando se les expone a temperaturas fluctuantes. Cabe señalar que *D. robinoides* es una especie arbustiva considerada típica de estos ambientes y que como se puede observar en campo, se pueden encontrar individuos creciendo en zonas abiertas como los pastizales donde las fluctuaciones de temperatura son mayores. Por otro lado y aunque se sabe que las fluctuaciones de temperatura pueden suplir la necesidad de luz para germinar de las semillas (Bewley y Black 1982), esta afectó la germinación de las semillas de *T. stans* ya que se obtuvieron porcentajes más bajos en oscuridad. Esto último también ocurrió en campo ya que sus valores más altos se dieron en el

matorral abierto de *Randia*. Lo anterior también ha sido reportado (Martínez et al. 1992) para dos especies pioneras, una herbácea y otra arbustiva (*Sesuvium portulacastrum* y *Palafoxia lindeni*), que crecen en estos ambientes.

En general la germinación y emergencia de plántulas en campo ocurrió de forma simultánea durante el periodo de lluvias en todas las especies excepto en *C. icaco*. Se ha reportado (Garwood 1983) que en zonas tropicales la presencia de las lluvias es un factor determinante para que ocurra la germinación. Martínez y Moreno-Casasola (1995) han señalado que en El Morro de la Mancha la germinación de muchas pioneras ocurre principalmente durante la época de lluvias. En este trabajo también se encontró que las especies estudiadas germinaron principalmente durante la época de lluvias y que las especies que germinaron en más matorrales (5 y 6 respectivamente) fueron *D. robinoides* y *C. odorata*, aunque de ésta última el número de plántulas registradas fue mucho menor que de la primera. Solamente de *E. cyclocarpum* no se registraron plántulas en los matorrales seleccionados, lo que podría deberse a que no se dieron las condiciones que esta especie necesita para germinar. Aunque también podría deberse a que animales como los cangrejos rojos (*Gecarcinus lateralis* Fremville 1835) forrajearon semillas y plántulas de *E. cyclocarpum* en los matorrales como ha sido señalado por algunos autores para selva (Lindquist y Carrol 2004, Capistrán-Barradas 2005).

Las plántulas de *C. odorata* y *D. robinoides* registraron tasas altas de mortalidad durante los primeros meses de vida debidas a la sequía y también a la herbivoría, esta última particularmente en la segunda especie. Luego la mortalidad fue menor pero constante hasta que se presentaron las inundaciones en los matorrales cuando se registró casi el 100% de mortalidad. Martínez y Moreno-casasola (1992, 1995) reportan que muchas especies que crecen en zonas móviles de estos ambientes sufren altas tasas de mortalidad debido principalmente a la desecación y también a la herbivoría. Por otro lado el promedio de crecimiento en altura de las plántulas de *C. odorata* en el matorral 7 fue mayor durante el periodo de lluvias y casi no aumentaron en tamaño durante secas.

En cuanto a *D. robinoides* las plántulas registradas en los matorrales 4 y 6 tuvieron diferencias en cuanto a su supervivencia. En el primer año el porcentaje de plántulas de esta especie que murieron fue mayor en el matorral 6 (abierto), lo cual se debe probablemente a que se encuentra en una hondonada que se inundó y en ésta el nivel del agua fue superior a los 50 cm. Luego la mortalidad fue relativamente constante hasta la segunda inundación (1992) cuando se registró el 100% de mortalidad. Sin embargo y en general en ambos matorrales, el crecimiento en altura de las plántulas de *D. robinoides* fue mayor durante el periodo de lluvias y las plántulas que sobrevivieron a la inundación el primer año incrementaron su altura promedio a más del doble en dos meses, en tanto el crecimiento fue menor durante los nortes y secas. Al respecto Martínez y Moreno-Casasola (1992) han señalado que las plántulas de especies pioneras como *Chamaecrista chamaecristoides* que germinan pronto después de la dispersión, durante la época de lluvias pueden crecer más rápido.

Las plántulas de *R. laetevirens* que se registraron en 4 matorrales, todos de dosel cerrado, tuvieron también tasas altas de mortalidad durante los primeros meses, así las encontradas en el matorral 1 en 1991 murieron durante el primer mes a causa de la inundación. Los análisis de las curvas de supervivencia de las 3 cohortes de plántulas que se registraron en el matorral 7, mostraron diferencias entre éstas. Sin embargo no se tienen suficientes datos para señalar que la mortalidad de las plántulas es afectada por la fecha de germinación. En cuanto al crecimiento y de igual forma que para *D. robinoides*, las plántulas de las tres cohortes de esta especie, tuvieron promedios de crecimiento en altura más altos durante los meses correspondientes al periodo de lluvias y un menor crecimiento durante los meses de nortes.

Por otro lado las plántulas de *C. icaco* registradas en los matorrales 5 y 6 (primera duna y abierto) mostraron tasas de mortalidad similares a las de *C. odorata* y *D. robinoides*, pero en el matorral 7 (cerrado) al principio no hubo mortalidad durante los primeros 4 meses, aunque luego ésta fue constante hasta la inundación. Cabe mencionarse que la capacidad de respuesta de las plántulas de esta especie ante la herbivoría es notoria pues se registraron plántulas completamente defoliadas que sin embargo lograron recuperarse. Esto podría deberse a la cantidad de reservas en las semillas y al crecimiento de sus raíces. Cabe mencionar además que de esta especie se encontraron plántulas en un matorral (7) donde no había individuos adultos de la misma. Es probable que debido a que posee frutos carnosos es dispersada por aves como muchas especies tropicales (Wilson et al. 1989) y probablemente por humanos.

Así de acuerdo a los resultados obtenidos durante este trabajo se puede decir que *D. robinoides* fue la especie que respondió mejor en los distintos tratamientos de laboratorio y campo, germinando con porcentajes altos tanto en matorrales (preferentemente en los bordes), como en el pastizal. Además se registró abundante germinación de plántulas de esta especie en condiciones naturales en cinco matorrales. Por lo que se puede decir que ésta resulta ser la especie con mejor desempeño y podría estar fungiendo como una especie clave en la formación de nuevos matorrales en estos ambientes. Al respecto cabe decir que en este estudio las plántulas de menos de un mes de edad, que se retiraron de las cajas empleadas en las pruebas de germinación en campo, presentaban nódulos bacterianos. Probablemente esta sea otra característica (ser una especie fijadora de nitrógeno) que le permite establecerse en distintos sitios en estos ambientes y posteriormente permitir el establecimiento de otras especies menos tolerantes como ha sido demostrado (Shumway 2000, Rudgers y Maron 2003) con otras especies en dunas costeras y desiertos.

En general se puede decir que los principales factores que causaron mortalidad de las plántulas de las distintas especies fueron la sequía que se registra en estos ambientes durante 4-6 meses, la herbivoría (Capistrán-Barradas et al. 2005) y finalmente la inundación. Así, estos factores hicieron que el establecimiento no fuera exitoso en los matorrales. Sin embargo varios autores (Moreno-Casasola y Vázquez 1999, Martínez et al. 1997) han señalado que la inundación, que causó la mortalidad de las plántulas que habían logrado sobrevivir después de los meses de

sequía, es de frecuencia irregular y que no ocurre todos los años, por lo que en años donde no se presente y probablemente en sitios que no resulten inundados, podría darse el establecimiento de nuevas plántulas de las distintas especies.

Finalmente se puede decir que la germinación y establecimiento de 5 de las especies estudiadas está ocurriendo en los matorrales y como señalan Martínez et al. (1997) se forman diferentes tipos de asociaciones vegetales durante la sucesión en las dunas costeras, lo cual depende en gran medida de la duración de la sequía y de la inundación en cada sitio y de las especies que ya se encontraban inicialmente. El fenómeno de nucleación propuesto por Yarranton y Morrison (1976) y retomado por Kading y Kellman (1992) para dunas costeras de Canadá y por Salinas (1992) para estos ambientes, puede estar ocurriendo con los matorrales del CICOLMA. Por ello se pueden encontrar formando los matorrales, tanto especies que son consideradas como pioneras (*C. icaco*, *R. laetevirens* y *D. robinoides*, *T. stans*) como especies que se encuentran en selvas (*C. odorata*, *E. cyclocarpum*). Moreno-Casasola (2004) ha presentado un esquema sucesional de las dunas, en el cual los mecanismos de facilitación predominan. Así las primeras cuatro especies y particularmente *D. robinoides* estarían jugando un papel fundamental al estar formando nuevos matorrales o extendiendo los ya existentes, modificando y haciendo menos drásticas las condiciones como luz y humedad (Salinas 1992) para así facilitar la entrada de especies sucesionales más tardías.

LITERATURA CONSULTADA

- Bewley, J.D. y M. Black. 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Vol 2: Viability, dormancy and environmental control. Springer Verlag, Berlin.
- Capistrán-Barradas, A. 2005. Remoción de propágulos por el cangrejo rojo *Gecarcinus lateralis* Fremenville 1835 y la estructura de la selva mediana subcaducifolia costera de la Mancha, Veracruz, México. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología A.C., México.
- Córdoba, C.F. 1991. Ecología de la dinámica de matorrales de las dunas costeras. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias UNAM. México D.F.
- Garwood, N. 1983. Seed Germination in a Seasonal Tropical Forest in Panama: A Community Study. Ecol. Monographs, 53(2):. 159-181
- Kellman, M. y M- Kading. 1992. Facilitation of tree seedling establishment in a sand dune succession. J. of Veg. Sci. 3 (5): 679-688
- Lindquist, E.S. y C.R. Carrol. 2004. Differential seed and seedling predation by crabs: impacts on tropical coastal forest composition. Oecologia 141:661-671.
- Martínez, M.L., T. Valverde y P. Moreno. 1992. Germination response to temperatura, salinity, Light and depth of sowing of ten tropical dune species.
- , G. Vázquez, D.A. White, G. Thivet y M. Brengues. 2002. Effects of burial by sand and inundation by fresh and seawater on seed germination of five tropical beach species. Can. J. Bot. 80: 416-424.
- Moreno-Casasola, P., J.P. Grime y M.L. Martínez. 1994. A comparative study of the effects of fluctuations in temperature and moisture supply on hard coat dormancy in seeds of coastal tropical legumes. J. Trop. Ecol. 10: 67-86.
- Willson M.F., A.K. Irving y N.G. Walsh. 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. Biotropica 21: 133-147.
- Pelton, J. 1964. A survey of the ecology of *Tecoma stans*. Butler Univ. Bot. Stud. 14:53-88
- Pérez, N.L. 1993. Banco de semillas en matorrales de dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz. Tesis Licenciatura. UNAM . México.

Rudgers, J.A,y J.L Maron. 2003. Facilitation between coastal dune shrubs: a non-nitrogen fixing shrub facilitates establishment of a nitrogen-fixer. *Oikos* 102 (1): 75-84.

Salazar, R. Ed. (2000) Manejo de semillas de 75 especies Forestales de América Latina. Vol. 2 CATIE. Turrialba (Costa Rica). Programa de investigación. Proyecto de semillas forestales. Danida Forest Seed Centre, Humlebaek (Dinamarca) Turrialba, Costa Rica.

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

Sautu, A., J.M. Baskin, C. Baskin y R. Condit. 2006. Studies on the seed biology of 100 native species of trees in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *Forest Ecol. and Management*. 243:245-263.

Shumway, S.W. (2000) Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia* 124(1): 138-148.