



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

DISPERSIÓN, GERMINACIÓN Y COBERTURA DE  
DOS ESPECIES DE *Marathrum* (Podostemaceae)  
QUE CRECEN EN RÍOS TROPICALES DE FUERTE  
CORRIENTE, EN EL ESTADO DE JALISCO.

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**DOCTORA EN CIENCIAS**

P R E S E N T A

MARÍA IVONNE REYES ORTEGA

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:** DRA. ALMA L. D. OROZCO SEGOVIA

**COMITÉ TUTOR:** Dr. Juan Nuñez Farfán y Dr. Javier Carmona Jiménez

MÉXICO, D.F.

FEBRERO 2010



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.

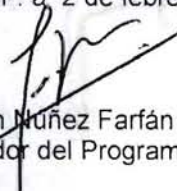
**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
**Director General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 20 de abril de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **REYES ORTEGA MARÍA IVONNE** con número de cuenta **81370269** con la tesis titulada: "**DISPERSIÓN, GERMINACIÓN Y COBERTURA DE DOS ESPECIES DE MARATHRUM (PODOSTEMACEAE) QUE CRECEN EN RÍOS TROPICALES DE FUERTE CORRIENTE, EN EL ESTADO DE JALISCO**", realizada bajo la dirección de la **DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA**:

Presidente:	DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN
Vocal:	DR. GUSTAVO ALBERTO MONTEJANO ZURITA
Vocal:	DRA. MARGARITA ELIZABETH GALLEGOS MARTÍNEZ
Vocal:	DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA
Secretario:	DR. JUAN NÚÑEZ FARFÁN
Suplente:	DRA. ALICIA GAMBOA DE BUEN
Suplente:	DR. JAVIER CARMONA JIMÉNEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 2 de febrero de 2010.

  
Dr. Juan Nuñez Farfán  
Coordinador del Programa

## AGRADECIMIENTOS

Gracias al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por la confianza depositada en esta investigación, que permitió completar mi formación académica y enfrentar el reto que significa hacer un trabajo relevante en Biología a través de los estudios de Doctorado.

Gracias al CONACyT por la beca otorgada con numero de registro 194861 correspondiente al periodo de febrero 2005 a diciembre 2007 y al proyecto de CONACYT 47859-Q, que me permitió completar la parte experimental.

A mi tutora Dra. Alma Orozco, a quien admiro por sus trabajos, firmeza y entusiasmo, no tengo palabras para expresar mi agradecimiento por tanto apoyo y cariño en los momentos dolorosos y difíciles, por aceptar, retomar y dirigir esta tesis, por su paciencia y deliciosos regaños.

A mi comité tutorial: Dr. Juan Nuñez Farfán y Dr. Javier Carmona Jiménez, gracias por su apoyo, sus atinados y oportunos comentarios.

A mis sinodales: Dra. Judith Márquez Guzmán, Dr. Gustavo Montejano Zurita, Dra. Margarita Gallegos y Dra. Alicia Gamboa de Buen, por compartir su experiencia y enriquecer este trabajo.

En memoria al Dr. Alejandro Novelo Retana por iniciarme en este proyecto como mi tutor y por compartir su gran pasión por las podostemáceas.

A María Esther Sánchez Coronado, gracias por su ayuda académica, tanto en el laboratorio como con en la revisión y análisis, de esté trabajo. Gracias por tu amistad siempre incondicional.

A mis Padres Dr. Ramiro, mi madre Aurora y hermanas, gracias por su apoyo, amor y comprensión, a mi bien amado hermano Miguel Ángel y su pequeño Iván.

Al Ángel que ilumina mis horas oscuras J.E.B.R., que cura mis depresiones, todo mi amor.

A mis amigas y compañeros del Instituto de Ecología, por su amistad y gran tolerancia para conmigo. A mis compañeros y alumnos del Dr. Novelo que me apoyaron en el campo.

Para aquellos que me dejaron en el camino, y que sus recuerdos están presentes aún. Mi tutor Dr. Alejandro Novelo, mi amada abuela Doña Jovita Rojas y mi amiga Ana Batis. *Pie Jesu Domine, dona eis réquiem.*

Gracias a la M. en B. Rocío Graniel Parra por su apoyo en la adquisición de artículos que no están disponibles en la red, y a el M. en I. Alejandro González Ponce por su apoyo de cómputo.

Gracias al borrego que cedió su piel para que yo pudiera permaneces tantas horas, sentada frente a la computadora. Y a todas las criaturas que me acompañaron. Para a todos aquellos que me hicieron difícil este trabajo, ¡mil gracias!

“El Doctorado en Ciencias, es un arte que necesita de soledad para pensar, del entorno para estudiar, de muchas literatura para comparar y de un buen criterio, razonamiento y deducción para llegar a una sola idea”.

¡Soy Doctora en Ciencias!.

¡SEÑOR DEL UNIVERSO!

¡SEÑOR DEL TIEMPO Y ESPACIO!

*Mors stupebit et Natura,  
cum resurget creatura,  
judicanti responsura.*

*Marathrum*: Es una especie roquera, perturbada y caprichosa (por su gran plasticidad fenotípica), soporta la perturbación del medio en espera del tiempo y espacio para su retorno, con la esperanza en su semilla.

(Ivonne: otra especie rockera, perturbada y de negro).

## Índice

	Página
Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
1) La familia Podostemaceae	4
2) El género <i>Marathrum</i>	6
3) Las especies en estudio	8
4) Distribución de la especie	9
Objetivos generales	12
Área de estudio	12
Capítulo 1	
Introducción	16
Objetivos	18
Antecedentes	19
Materiales y método	26
Resultados	30
Discusión	34
Capítulo 2	
Introducción	39
Objetivos	41
Antecedentes	42
Materiales y método	49
Resultados	52
Discusión	58
Artículo: Seed germination in <i>Marathrum schiedeanum</i> and <i>M. rubrum</i> (Podostemaceae)	65
Capítulo 3	
Introducción	70
Objetivos	73
Antecedentes	74
Materiales y método	78
Resultados	82
Discusión	91

Recapitulación	95
Discusión general	97
Bibliografía general	105
Anexo	117

## Lista de figuras y Tablas

Figura 1 Fotografía de <i>Marathrum schiedeanum</i>	8
Figura 2 Fotografía de <i>Marathrum rubrum</i>	9
Figura 3 Mapa de la distribución de las dos especies de <i>Marathrum</i>	10
Figura 4 Mapa de la localización de los ríos Las Juntas y Horcones	12
Tabla 1 Caracterización de los Ríos Las Juntas y Horcones	14
Tabla 1.1. Características de la dispersión primaria y secundaria.	22
Tabla 1.2. Clasificación de la dispersión de acuerdo al vector	24
Figura 1.1 Fotografía de la dispersión primaria	27
Figura 1.2 Fotografía de la dispersión secundaria	28
Tabla 1.3 Esfuerzo reproductivo de <i>Marathrum</i>	30
Figura 1.3 Gráfica de la dispersión primaria	31
Figura 1.4 Gráfica de la dispersión secundaria	33
Figura 2.1 Fases de la germinación de las semillas.	49
Figura 2.2. Gráfica del Efecto de la luz en la germinación	53
Figura 2.3. Gráfica del efecto de la temperatura en la germinación	54
Figure 2.4a Gráfica de la respuesta germinativa en un gradiente de potencial osmótico	56
Figure 2.4b Gráfica en función del potencial osmótico.	57
Figure 2.4c. Gráfica de las tasas de germinación para <i>Marathrum</i> en diferentes potenciales osmóticos.	58
Tabla 3.1 Velocidad de corriente para diferentes ambientes	75
Figuras 3.1 Gráfica de la precipitación mensual promedio del área de colecta	79
Tabla 3.2 Factores macroambientales presentes en los ríos.	83
Figura 3.2 Gráfica del aforo en los ríos en diferentes épocas del año.	84
Figura 3.3 Gráfica para la velocidad de corriente.	85
Tabla 3.3 Análisis de varianza para la velocidad de corriente.	85



Figura 3.4 Gráfica para la profundidad de la corriente de los ríos.	86
Tabla 3.4 Análisis de varianza para la profundidad de la corriente.	86
Figura 3.5 Gráfica para la cobertura de segmentos de planta(s) en fase vegetativa para Marathrum.	87
Tabla 3.5 Análisis de varianza para el porcentaje de cobertura de la fase vegetativa entre las rocas de los ríos.	88
Figura 3.6 Gráfica para el porcentaje de cobertura ocupada por segmentos de planta(s) en fase reproductiva de Marathrum.	89
Tabla 3.6 Análisis de varianza para el porcentaje de cobertura reproductiva.	89
Figura 3.7 Gráfica del porcentaje de cobertura de planta(s) en fase vegetativa en las distintas rocas.	90
Tabla 3.7 Análisis de varianza para el porcentaje de cobertura vegetativa.	91
Figura 5 Fases vegetativa y reproductiva de Marathrum	97
Tabla A. Clasificaciones para los diferentes vectores dispersores	117
Tabla B. Clasificación de los tipos de síndromes de dispersión de las diásporas según Dansereau y Lems (1957)	117
Tabla C. Clasificación de los tipos de síndromes de dispersión de las diásporas según Vander Pijl	118
Tabla D. Número de semillas por fruto en diversas especies de plantas acuáticas	119

## Resumen

Las Podostemaceae son plantas estrictamente acuáticas, crecen en ríos estacionales con corrientes fuertes y cascadas, adheridas a las rocas. Por lo que una gran producción de semillas y una germinación eficiente podrían favorecer la probabilidad de establecimiento exitoso de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum*, que crecen en los ríos Las Juntas y Horcones (Jalisco, México), respectivamente. En este estudio se evaluó 1) el número de semillas producido en cada fruto, 2) la dispersión primaria (autócora) simulada en el laboratorio y 3) la dispersión secundaria (hidrócora) directamente en el campo. Se estudió también el efecto de tres factores en la germinación: 1) luz (blanca, roja, rojo lejano) y oscuridad, 2) temperaturas constantes (15, 20, 25, 30°C) y alternante 20/30°C y 3) potenciales osmóticos de 0 a -0.8 MPa. Por último se estudió el crecimiento de las poblaciones creciendo en las rocas

El promedio de semillas producidas por fruto, por *M. schiedeanum* y *M. rubrum*, fue de 682 y 918, respectivamente. La dispersión primaria concentró a las semillas alrededor de la planta madre produciendo una sombra de semillas. La dispersión secundaria por agua fue muy baja, 0.05% de las semillas se adhieren a las rocas, las semillas quedaron pegadas a éstas a no más de 15 m. Las semillas de ambas especies son quiescentes, fotoblásticas positivas (requieren de luz para germinar y el rojo lejano inhibe la germinación), y germina en altos porcentajes (96%) a temperaturas entre 20 y 30°C. Las semillas no germinan a 15°C. La capacidad germinativa y los requerimientos para germinar se mantuvieron al menos dos años. Las semillas de *M. rubrum* y *M. schiedeanum* son capaces de germinar a potenciales osmóticos desde 0 a -0.6 y -0.8 Mpa, respectivamente. Esto favorece que germinen sobre las rocas captando la humedad de éstas y de los restos vegetales que están sobre ellas.

Los ríos Las Juntas y Horcones comparten características fisicoquímicas a lo largo del año, en la época de lluvia el aforo de agua aumenta intempestivamente, dependiendo de la precipitación. El aforo de Horcones fue mayor con respecto a Las Juntas ( $8.20 \pm 4.40 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  y  $19.52 \pm 9.58 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , respectivamente). Estos cambios en el flujo del agua, tienen una estrecha relación con el ciclo de vida de las especies de *Marathrum*. En el verano, en la época de lluvias, al aumentar el nivel de agua incrementa la cobertura de estas especies sobre las rocas, en 1 y 67% en Las Juntas y de 0.5 a 80% en el río Horcones. Estas especies crecen bajo el agua formando una franja delimitada por el nivel de agua en su borde superior. En los dos años de estudio, el crecimiento vegetativo vertical sobre la roca fue similar. La velocidad de la corriente, el aforo y la profundidad del agua no se pudieron determinar durante el pico de la época de lluvias, porque la velocidad de la corriente era muy rápida. Entre noviembre y febrero ocurrió la floración, la fecundación y se inició la fructificación, estos procesos ocurren sobre las rocas conforme disminuye el nivel del agua. Cuando el flujo de agua y la velocidad de la corriente fueron mínimos, a finales del invierno y el inicio de la primavera (febrero a mayo) solo persistieron los frutos en la fase de maduración y secado de la semilla y se inició la dispersión.

Para las especies estudiadas, la velocidad de la corriente durante el establecimiento (inicio de la época de lluvias, a finales de mayo y principio de junio) es crítico ya que en esta época germinan las semillas y las plántulas deben quedar adheridas a las rocas, antes de que la corriente y el nivel del agua aumenten y sean arrastradas. La colonización o recolonización de las rocas por *Marathrum*, depende principalmente de las semillas depositadas durante la dispersión primaria. Sin embargo, otros factores como la profundidad del agua, la velocidad de la corriente, el aforo y la estacionalidad de sus cambios son determinantes para cada etapa de su ciclo de vida.

## Abstract

Podostemaceae are strictly aquatic plants that grow in seasonal rivers with fast-flowing streams and waterfalls, attached to the rocks. The production of large number of seeds and an efficient germination may enhance the probabilities of a successful establishment of *Marathrum schiedeanum* and *M. rubrum*, growing in the rivers Las Juntas and Horcones (Jalisco, Mexico), respectively. In this study was determined: 1) the number of seeds; 2) the primary autochorous seed dispersal, in simulated conditions; and 3) the secondary hydrochorous seed dispersal, directly on the field. Seed germination was also tested under: 1) white, red and far red light, 2) constant (15, 20, 25, 30°C) and fluctuating temperatures (20/30°C), and 3) a osmotic potential gradient (0 a -0.8 MPa). Finally, *Marathrum* growth on the rocks was also studied.

The mean seed number per fruit for *M. schiedeanum* and *M. rubrum* was 682 and 918, respectively. Primary dispersal produced a dense seed shade around the mother plant. Secondary dispersal, by water, was very low 0.05% of seeds were attached to the rocks, at no more than 15 m. The seeds of both species were quiescent, positive photoblastic (required light for germination and far red inhibited germination), and germinated in high percentage (96%) at temperatures between 20 and 30°C. Seeds did not germinate at 15°C. Germination capacity and germination requirements were kept at least two years. Seeds even germinate at osmotic potentials from 0 to -0.6 and -0.8 MPa for *M. rubrum* and *M. schiedeanum*, respectively. This favors that seeds germinate on the rocks only taken the water from the wet rocks and from the litter on them.

Las Juntas and Horcones rivers had similar physicochemical characteristics all the year. The stream velocity had low fluctuation in the year, but the water flow increased outstandingly in the rainy season, depending on precipitation. In summer, a water flow of  $8.20 \pm 4.40 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  for Las Juntas and  $19.52 \pm 9.58 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  for Horcones, were recorded.

Changes in water flow had a remarkable relation with the life cycle of the studied *Marathrum* species. In summer, at the beginning of the rainy season, when water level increase, these species cover the rocks in 1-67% for Las juntas and 0.5 to 80% for Horcones, they grow underwater forming a ribbon delimited by the water level reached. In the two-year study, vertical plant growth on the rocks was similar. Stream velocity, water flow and depth were not measured during the peak of the rainy season, because of the stream velocity reached in both rivers. In November-February the flowering, fecundation and the beginning of fructifying occurs following the diminishing in the water level. When water flow, stream velocity and water level are minimal, (end of winter and beginning of spring (February to March), both *Marathrum* species end the dryness step of seed development and dispersal occurs. Flowering, fruiting and dispersal are aerial.

Seedling establishment is critical, it occurs at the beginning of the rainy season (end of May and beginning of June). In a short time period, seedlings ought to germinate and be adhered to the rocks before the water flow increase. Thus, rock colonization and re-colonization depend mainly on the seeds deposited during primary dispersal that adhered to the rocks by mucilage. This is developed when seeds are in contact to rock moisture and it maintains seeds there all the dry season. Other factors as water depth, stream velocity, water flow and the seasonal changes in these, are also determining on each step of the life cycle of both species.

## **ntroducción**

La familia Podostemaceae es la más diversa dentro de las angiospermas estrictamente acuáticas (Cook, 1996; Philbrick y Novelo 1995). Comprende aproximadamente 48 géneros y 270 especies dulceacuícolas, de amplia distribución en los trópicos y subtrópicos de todo el mundo; se distribuye en la región tropical del sureste asiático, noreste de Australia, Nueva Guinea, África central y en América (Cook, 1996). En el continente americano se les encuentra desde la región templada del este de Norte América hasta Sudamérica, donde se distribuyen cerca del 60% de las especies (aprox. 160) pertenecientes a 20 géneros. La mayor diversidad de especies se localiza en la región neotropical, desde México hasta el sur de Brasil, norte de Argentina, Uruguay y las Antillas.

Numerosos autores han resaltado el alto nivel local de endemismo en la familia Podostemaceae (Cook, 1996; Cusset, 1973; 1980; Royen, 1951). En el continente Americano hay un 48% de endemismo, por ejemplo, hay especies que se encuentran en un solo río o en una serie de cascadas del mismo río (Sculторphe, 1967; Novelo y Philbrick, 1997). De los 19 géneros que hay en América, 14 de ellos contienen especies endémicas (Philbrick y Novelo 1995). En México, de los 5 géneros y 9 especies conocidas de Podostemáceas, un género y 3 especies son endémicas, estas especies se distribuyen en la vertiente del Pacífico desde Baja California Sur y Sonora, hasta Chiapas; y en el Golfo de México, desde Tamaulipas hasta Tabasco y en el centro de México en los estados de Michoacán, Jalisco y Morelos (Novelo y Philbrick, 1997).

Las Podostemáceas exhiben una gran diversidad morfológica, su aspecto puede ser parecido a un líquen o musgo o bien parecidas a algas, sus hojas

presentan diversas formas, desde el de pequeñas escamas hasta casi dos metro de largo (Sculthorpe, 1967; Rutishauser, 1997). Muestran una gran variación y reducción en su estructura morfológica y reproductora. Su cuerpo vegetativo tiene forma taloide debido al aplanamiento dorsoventral de las raíces o tallos o una combinación de ambos (Rutishauser, 1997). A diferencia de la mayoría de las angiospermas, las raíces tienen forma de listón, son verdes, fotosintéticas y les sirven sólo para adherirse a un substrato sólido. Adquieren los nutrientes por difusión a través de las delgadas hojas sumergidas. Las flores aún conservan el aspecto de sus ancestros terrestres, son aéreas y polinizadas por insectos o a través del viento (Novelo y Philbrick, 1997).

Las Podostemáceas tienen un hábitat asociado con su morfología y su plasticidad fenotípica (Rutishauser, 1997); se encuentran restringidas a corrientes torrenciales, cascadas y ríos caudalosos con aguas transparentes, bien oxigenadas, temperaturas entre 14 y 27°C y profundidades de hasta un metro (Sculthorpe, 1967; Philbrick y Novelo 1995), donde viven pegadas a un sustrato sólido mediante los rizoides (pelos adhesivos unicelulares) y un biofilm de cianobacterias (Jäger-Zürn y Grubert, 2000). El ciclo de vida de estas especies está asociado con la variación en el nivel del agua de los ríos (cambios estacionales) y su ubicación en rocas localizadas en lugares abiertos y soleados, donde golpea la corriente (Philbrick y Novelo 1995).

#### 1) La familia Podostemaceae

La familia Podostemaceae (Rich. ex C. Agardh), se divide en 3 subfamilias Tristichoideae, Weddellinoideae y Podostemoideae, en esta última encontramos al

género *Marathrum* (*Humb. & Bonpl.*). Este género contiene 25 especies de las cuales 3 están presentes en México *M. tenue* (*Liebm.*), *M. schiedeanum* (*Cham.*) Tul., y *M. rubrum* (*Novelo y Philbrick, 1997*). En el Estado de Jalisco encontramos 2 especies *M. schiedeanum* y *M. rubrum* (endémica de México).

Las Podostemaceae (Magnoliopsida) son plantas herbáceas, anuales o perennes; sus raíces emergen lateralmente, son acintadas, y se adhieren fuertemente a rocas u otros objetos sólidos, usualmente son fotosintéticas y muy ramificadas, presentan rizoides en la superficie inferior. Sus tallos son alargados o muy reducidos, opuestos o subopuestos, o foliosos, homo o heteromorfo; las hojas con frecuencia están reducidas o ausentes, cuando están presentes son extremadamente variables en tamaño y forma, pueden estar sumergidas y generalmente son muy flexibles. Las estipulas y pecíolos están presentes o ausentes, estos últimos son lisos o rara vez están armados de proyecciones. Las flores son solitarias o agrupadas en inflorescencias, pediceladas, envueltas por una espata, formada por dos brácteas, puede haber una o rara vez varias flores dentro de una sola espata; las flores son hermafroditas, actinomorfas o zigomorfas. El perianto, puede estar presente (3 o 5-lobado), o bien, reducido a tépalos; los tépalos pueden ser 2 o numerosos, usualmente alternando con los estambres. Se pueden presentar 1 o numerosos estambres, en 1 o 2 verticilos completos o en un verticilo incompleto y confinado a un solo lado de la flor, que pueden estar libres o unidos, algunas veces 2 o rara vez de 3 a 4. Los estambres nacen de un andropodio, filamentos lineales, generalmente deciduos después de la antesis, a veces persistentes y endurecidos, anteras basifijas o dorsifijas, con dehiscencia longitudinal, introrsa o extrorsa. El polen está dispuesto en mónadas o

díadas. El ovario es súpero (1 a 3-locular), ocasionalmente está presente un pequeño ginóforo, todos los carpelos son iguales pero en ocasiones uno suele ser ligeramente más grande. La placentación es axilar o central con 2 o numerosos óvulos anátropos. El estilo puede estar presente o ausente. Los estigmas (1 a 3-lobado) tienen tamaño y forma muy variable. Los frutos tienen forma de cápsula dehiscente, con 2 ó 3 valvas persistentes, o bien, una pequeña valva decidua cuando la cápsula tiene dos valvas de diferente tamaño. La cápsula externamente es acostillada, carinada o lisa, con el margen de las suturas a menudo engrosado; producen de 2 a numerosas semillas, sin endospermo (Novelo y Philbrick, 1997).

## 2) El género *Marathrum*

*Marathrum* (Humb. & Bonpl.) plantas herbáceas pequeñas, anuales o perennes, con raíces alargadas, talo postrado, hojas alternas, pecíolo cilíndrico o ligeramente comprimido, lámina pinnada repetidamente bifurcada o subentera con algunos lóbulos al margen, pinnas primarias alternas o subopuestas con divisiones capiliformes, filiformes o espatuladas. Tiene flores hermafroditas, actinomorfas o zigomorfas pediceladas que surgen axilarmente entre la base de las hojas, son solitarias o en fascículos, cubiertas por una espatela en forma de saco. Muestra de 3 a 10 tépalos con apariencia de escamas, de forma alterna con los estambres tiene de 2 a 11 estambres, libres, en un verticilo que circunda el pistilo o sobre un lado del mismo; son deciduos, las anteras basifijas con dehiscencia introrsa o extrorsa. El polen está en mónadas, el ovario bilocular sin estilo, con dos estigmas libres o fusionadas en la base, cónicas; numerosos óvulos con placentación axilar. Los pedicelos se alargan durante y después de la antesis, con o sin un ápice

expandido formando una estructura en forma de copa en torno a la base del fruto. Éstos son cápsulas biloculares, con valvas iguales persistentes con una o tres costillas y márgenes de sutura engrosados, numerosas semillas (Novelo y Philbrick, 1997).

*Marathrum* es un género americano conformado aproximadamente por 25 especies distribuidas en México, América Central, Sudamérica y las Antillas (Royen, 1951). Este género presenta una gran variación fenotípica, que dificulta su clasificación taxonómica (Rutishauser, 1997), por ejemplo: para México se habían reportado 6 especies de *Marathrum* de las cuales tres especies propuestas por Royen en 1951 (*M. schiedeanum*, *M. elegans* y *M. haenkeanum*), quedaron reducidas a una sola especie *M. schiedeanum*. Otra confusión fue el caso de *M. trichophorum* que presentaba, al parecer, una combinación de características, hojas de *M. schiedeanum* y los frutos de *Vanroyenella plumosa* (Novelo y Philbrick, 1997), debido a que los talos de las dos especies se entrelazan. Actualmente solo existen 3 géneros reportados *M. schiedeanum*, *M. rubrum* y *M. tenue*. Otra característica de *Marathrum* es su asociación con otras podostemáceas compartiendo la misma roca; en el caso de *M. schiedeanum* y *M. rubrum* habitualmente se les encuentra con *Tristicha trifaria*, *Oserya coulteriana* y *Vanroyenella plumosa* (Novelo y Philbrick, 1997). Mientras que, no es común encontrar a las dos especies en estudio compartiendo el mismo río, tal como ocurre en el Estado de Jalisco donde *M. schiedeanum* está presente en los ríos Las Juntas, Los Veranos y Mismaloya y *M. rubrum* está ampliamente distribuida a lo largo del río Horcones y Chico's Paradise (intersección entre Horcones y Los Veranos) todos ellos localizados al sur de Puerto Vallarta.



### 3) Las especies en estudio

*Marathrum shiedeanum* es una planta anual, su tallo es de hasta 20 cm de largo, a veces ramificado, postrado o aplanado; las hojas son verdes frecuentemente con la superficie abaxial rojiza, mide hasta 80 cm de longitud. Los pecíolos son de cilíndricos a aplanados, hojas con raquis central expandido y prominente, pinnado y dividido repetidamente; pinnación primaria alterna con divisiones filiformes o espatuladas. Los pedicelos de 4 a 10 cm de longitud sostienen cápsulas de 4 a 6 cm de longitud y 1.7 a 2.5 cm de diámetro. Se producen en promedio  $392 \pm 279$  semillas por cápsula (Novelo y Philbrick, 1997).



Figura 1 *Marathrum shiedeanum* a) fase vegetativa y b) fase reproductiva

*Marathrum rubrum* es una planta anual (Philbrick y Novelo, 1998). Las raíces son elongadas, postradas y aplanadas, los pecíolos son cilíndricos, las hojas tienen el raquis central expandido y la pinnación primaria alterna. Es la única especie que presenta divisiones capiliformes. Sus hojas son de color rojo tanto en la superficie adaxial como abaxial, con ápice entre 1.5 y 2 mm de diámetro, borde irregular entre 7 y 9 tépalos insertados alternadamente con los estambres. Los

pedicelos miden entre 3 y 5.5 cm de longitud, cápsulas de 4.5 a 6 cm de longitud y 1.7 a 2.5 cm de diámetro; se producen en promedio  $676 \pm 296$  semillas por cápsula (Novelo y Philbrick, 1997).



Figura 2 *Marathrum rubrum* a) fase vegetativa y b) fase reproductiva

#### 4) Distribución de las especies en estudio

*M. schiedeanum* se distribuye ampliamente en la parte baja de México (por debajo de los 1000 m snm), en las costas del pacífico desde los estados de Nayarit hasta Chiapas y en el Golfo de México en Veracruz, incluso se le puede encontrar en Guatemala, Belice y Costa Rica, mientras que *M. rubrum* es endémica de las partes bajas de la costa del Pacífico en los estados de Jalisco y Guerrero.



Figura 3 Mapa de la República Mexicana que muestra la distribución de *Marathrum schiedesnum* (verde) y *M. rubrum* (rojo) basado en la colección de Novelo y Philbrick (1997)

En la época de lluvias, cuando el nivel del agua es elevado, las plantas se encuentran sumergidas, crecen de manera vigorosa y su crecimiento es exclusivamente vegetativo, en esta etapa se inicia la fase gametofítica formando las flores dentro de la planta (Schnell, 1967). En la siguiente etapa del ciclo de vida, baja el nivel del agua y las plantas quedan expuestas al aire y a la desecación del sol y los pedicelos florales salen a la superficie exponiendo sus flores al aire. Finalmente, cuando el nivel del agua es mínimo, se destruyen las hojas y tallos floríferos, quedando exclusivamente sobre las rocas los frutos inmaduros, los cuales producen una gran cantidad de semillas (Philbrick y Novelo 1998).

El conocimiento a nivel mundial acerca de los factores involucrados en la dispersión, germinación y cobertura de la especie es especulativo, ya que no se han hecho estudios al respecto. Se considera que en la dispersión de las semillas participan tanto factores abióticos (viento y agua), como bióticos (aves). Además, se sabe que las semillas germinan en presencia de luz y no presentan latencia (Philbrick y Novelo, 1997; 2004).

Por otra parte *Marathrum* crece adherido al sustrato rocoso (pero no excluye otros objetos sólidos como troncos de árboles o metales) en medio de corrientes torrenciales, el comportamiento de las poblaciones, muestran una colonización de ciclos anuales con tasa de natalidad y muerte propias en cada roca donde se localizan. La cobertura de la especie es a través del crecimiento clonal (Philbrick y Novelo, 2004). Sin embargo la relación que existe entre estas plantas, su hábitat y sus asociaciones con otras especies, así como sus procesos fisiológicos no han sido determinados hasta el momento.

### **Justificación**

La mayoría de las especies de Podostemáceas dependen del éxito en la dispersión y el establecimiento de las semillas para el repoblamiento de las rocas el siguiente año, por lo que este proyecto pretende determinar las características de la dispersión y germinación de dos especies de *Marathrum*, así como estimar el área que cubren éstas especies sobre las rocas (cobertura) y los factores microambientales que la afectan, como la velocidad de la corriente, profundidad y características químicas del agua y nutrientes que están disponibles a lo largo del año.

## Objetivo general

- Determinar la dispersión, germinación y cobertura de dos especies de Podostemaceae *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* establecidas en dos ríos tropicales de fuerte corriente en el estado de Jalisco.

## Objetivos particulares:

- Establecer el o los mecanismos de dispersión de las semillas en el río.
- Caracterizar los requerimientos germinativos de *Marathrum*.
- Estimar el crecimiento estacional de las poblaciones de *Marathrum* durante la fase sumergida (vegetativa) y la expuesta (reproductiva), así como determinar la influencia de los factores microambientales.

## Área de estudio

Los ríos “Las Juntas” y “Horcones” se localizan en el Pacífico occidental de México, en la costa de Jalisco, a aproximadamente 26 km al sur de Puerto Vallarta en el municipio de Tomatlán aproximadamente a una latitud de 20° N y 105° W y a una altitud de 300 a 350 m. esta región presenta clima cálido ( $Aw_2 (w)$ ) con un porcentaje de lluvia invernal menor a 5 (según el tipo de climas de Köppen).

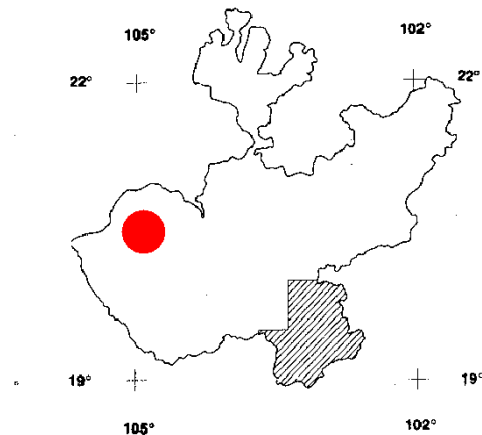


Figura 4 Localización de Los ríos “Las Juntas” y “Horcones” en el municipio de Tomatlán a una latitud de 20° N y 105° W y a una altitud de 300 a 350 m.

La zona que recorren ambos ríos, se localiza principalmente a lo largo del área costera, hacia el sureste, la cual presenta comunidades vegetativas como: selva baja, selva mediana, pastizales y bosques de pino-encino. El sustrato es Cambisol-Regosol, formado principalmente por rocas de granito y volcánicas con alto contenido de sílice. Las precipitaciones medias oscilan entre los 800 y 1200 mm y la temperatura media anual es mayor a 22°C. La máxima incidencia de lluvia se presenta en el mes de septiembre, con un rango de 220 a 230 mm y el periodo de mínima precipitación en abril con un rango de 10 mm. La máxima temperatura se presenta en los meses de junio, julio y agosto con una temperatura que oscila entre 28 y 29°C y la mínima en el mes de febrero entre 23 y 24°C.

Los ríos en los que se encuentran las especies en estudio se localizan en la región hidrológica “Costa de Jalisco” constituida por corrientes poco desarrolladas debido a la cercanía de la sierra (Sierra Madre del Sur) a la costa. En esta zona hay una serie de ríos que se originan en las montañas aledañas y drenan al océano Pacífico. La mayoría de los ríos no tienen afluentes importantes. Otra característica es que no tienen descargas de aguas residuales y sus aguas son transparentes durante gran parte del año (SPP, 1981).

Tabla 1 Caracterización de los Ríos Las Juntas y Horcones, datos tomados de Quiroz et al., 1997).

	Las Juntas	Río Horcones
Localización	Latitud: 20°29'00'', 105°17'35'' altitud: 300 m	Latitud: 20°27'54'', 105°17'30'' altitud: 350 m
Índice de calidad	No contaminado	No contaminado
Valoración química	No contaminado	No contaminado
Estado eutrófico	Ultraoligo-oligotrófico	Ultraoligo-oligotrófico
Concentraciones por debajo del límite de detección ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	$\text{N}_{\text{tot}}$ , $\text{P}_{\text{to}}$ , $\text{NH}_4$ , $\text{NO}_3$ y $\text{PO}_4$	$\text{N}_{\text{tot}}$ , $\text{P}_{\text{to}}$ , $\text{NH}_4$ , $\text{NO}_3$ y $\text{PO}_4$
Cationes solubles ( $\text{mg l}^{-1}$ )	Na (7.8), K (0.86), Mg (0.16), Ca (0.19).	Na (8.9), K (0.51), Mg (0.06), Ca (0.03).
Temperatura	29°C	23°C
pH	7.7	8.4
Especies	<i>Marathrum schiedeanum</i>	** <i>Marathrum rubrum</i> , <i>Oserya coulteriana</i> , <i>Tristicha trifaria</i> y ** <i>Vanroyenella plumosa</i>

No contaminado: por industrias o uso doméstico

concentración total (tot) de formas inorgánicas del nitrógeno y fósforo

\*\* especies endémicas de México

De acuerdo con los objetivos, este trabajo se dividió en tres capítulos:

1. Dispersión de *Marathrum* (Podostemaceae) en ríos estacionales discontinuos y heterogéneos.
2. Germinación en semillas de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* (Podostemaceae).
3. Caracterización del microhabitat y variación de la cobertura vegetal y reproductiva de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* (Podostemaceae) en dos ríos tropicales de México.



## Capítulo 1

### Dispersión de *Marathrum* (Podostemaceae) en ríos estacionales discontinuos y heterogéneos

#### Introducción

Los organismos asignan parte de su energía para el crecimiento, el mantenimiento y la adquisición de nutrientes y gran parte de esta energía está destinada a la reproducción, lo que conforma el esfuerzo reproductivo de un organismo.

Dependiendo de la forma en que asignan la energía a lo largo de su ciclo de vida, las plantas se clasifican en iteróparas, que son aquellas que se reproducen más de una vez a lo largo de su vida, o en semélparas que son aquellas que se reproducen sólo una vez (Calow 1978). En plantas que presentan ciclo de vida corto (anuales o bianuales) es frecuente que inicialmente inviertan toda su energía en el crecimiento, desarrollo y acumulación de reservas, para finalmente realizar una considerable inversión en la reproducción y posteriormente morir (Grime, 1979).

Las semillas de un gran número de especies de plantas acuáticas, semiacuáticas y terrestres son transportadas a través de las corrientes de agua, asegurando en muchos casos, que la dispersión alcance mayores distancias con un costo energético bajo (Barrat-Segretain, 1996; Boedeltje et al., 2004). También los animales tienen un papel importante en la dispersión de las semillas de especies acuáticas, en especial las aves, quienes las transportan de un sitio a otro en forma discontinúa, ampliando el rango geográfico de dispersión (Schenck, 2003). Por otra parte en plantas terrestres la dispersión favorece que una porción de las semillas escape de los depredadores (Janzen, 1970) y que a la vez

disminuya la competencia en áreas cercanas a la planta madre, encontrando nuevos sitios de colonización (Willson y Traveset, 2000).

En general la dispersión es un factor determinante para entender la distribución espacial de las poblaciones y su dinámica poblacional (Krebs, 1985), también es la base física del flujo génico entre poblaciones y dentro de las poblaciones, por lo que interviene en la estructura genética de éstas, propiciando la diferenciación de ecotipos y subpoblaciones (Grant, 1989; Willson y Traveset, 2000).

### **Justificación**

En plantas acuáticas en general, se ha estudiado poco la dispersión de las semillas, debido a la dificultad que constituyen las corrientes (ambientes lóticos), incluso para aquellas que viven en ambientes lénticos. Dado que las Podostemaceae viven en ríos con fuertes corrientes estacionales, el estudio de la dispersión de sus semillas presenta grandes dificultades, por lo que no se han realizado estudios que determinen que tipo o tipos de dispersión presentan. Esto representa un fuerte obstáculo para la comprensión de las causas que determinan la distribución actual de la familia, sus géneros y especies. La distribución de algunas especies del mismo género sugiere una pobre dispersión y establecimiento, lo que puede ser la principal causa del alto grado de endemismo en esta familia (Sculthorpe, 1967). El propósito de este trabajo es identificar el o los mecanismos de dispersión de dos especies del género *Marathrum* y su relación con la distribución espacial de éstas en los ríos en que se distribuyen.

### **Objetivo general**

- o Determinar el esfuerzo reproductivo y el o los mecanismos de dispersión de las semillas de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* en dos ríos de corrientes rápidas: Las Juntas y Horcones, en el Estado de Jalisco, México.

### **Objetivos particulares**

- o Determinar el esfuerzo reproductivo de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* a través de: la producción de frutos y semillas por unidad de superficie y la relación del tamaño de los frutos con el número de semillas producidas por fruto.
- o Identificar si *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* presentan dispersión primaria y secundaria. Relacionar la velocidad de la corriente del río con la dispersión de las semillas de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum*.

### **Hipótesis**

- o Las plantas que colonizan y se adaptan a ríos con corrientes estacionales, presentan características particulares de especies de hábitats alterados o perturbados, por lo que el esfuerzo reproductivo de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* deberá tener las características de las especies que ocupan estos hábitats.
- o *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* presentarán tanto dispersión primaria como dispersión secundaria, al igual que un gran número de especies acuáticas.

- o Puesto que las podostemáceas se desarrollan en ríos de corrientes de aguas rápidas con fluctuaciones en el volumen y flujo de agua, la dispersión de las semillas dependerá de la dirección y velocidad de la corriente y de la relación que el flujo de agua guarda con respecto a los obstáculos que se encuentra a su paso (rocas).

### **Antecedentes**

La dispersión de una población en el área, se define como el movimiento de los propágulos hacia dentro o hacia fuera del área ocupada por una población, posteriormente la quiescencia o la latencia de las diásporas las mantienen en reposo hasta que las condiciones son favorables para la germinación y el establecimiento de las plántulas (Harper, 1977; Radosevich y Holdt 1984).

Las características y diversidad de formas de las unidades de dispersión (frutos o semillas) se relacionan con los mecanismos de dispersión (Barrat-Segretain, 1996). Danserau y Lems (1957) clasifican la dispersión de las semillas como autócora y heterócora con base en la forma y estructura de la semilla. Van-Der-pijl (1982) la clasifica según el agente o vector que lleva a cabo la dispersión (ver cuadros en el Anexo). Tanto en plantas terrestres como en las acuáticas existen principalmente tres vectores para la dispersión que son el viento, el agua y los animales.

La dispersión es parte del ciclo de vida de las especies, tiende a ubicar la unidad de dispersión en áreas seguras desde el punto de vista físico y competitivo favoreciendo el desarrollo de nuevas y diferentes combinaciones genéticas entre poblaciones separadas (Grant, 1989), de tal manera que la dispersión de los

propágulos sólo tienen consecuencias evolutivas cuando van acompañados de flujo genético, siempre y cuando los genotipos de los inmigrantes sean diferentes a los locales y que sobrevivan hasta la edad reproductiva, por lo que los eventos de dispersión a larga distancia adquieren importancia, ya que se espera que los propágulos inmigrantes que viajan distancias largas estén más diferenciados genéticamente de los individuos locales, que aquellos que proceden de poblaciones vecinas. Si el patrón de dispersión se repite en generaciones sucesivas, el resultado es que individuos emparentados llegan a ser vecinos cercanos (Grant, 1989). Por otra parte una dispersión ineficiente conduce al desarrollo de mecanismos de aislamiento reproductivo.

Durante la dispersión la mayoría de las semillas producidas por una planta permanece cerca del individuo progenitor, pero algunas se dispersan a mayores distancias por lo que la distribución de las semillas dispersadas describe una curva leptocúrtica, sesgada hacia el progenitor (Connell, 1971; Janzen 1970). Generalmente esta distribución se analiza a partir de la relación del número de semillas con la distancia y se representa como una curva leptocúrtica, que describe una función exponencial negativa (Okube y Levin, 1989). La posición que tiene la planta con respecto al sustrato es determinada por su tamaño, forma y el ángulo de crecimiento de la planta madre o el ruto o infrutescencia con respecto al sustrato, son fundamentales para definir la forma de la curva. Un factor que también puede afectar la forma de la curva, es la dirección del viento (Willson y Traveset, 2000).

El movimiento de las semillas desde la planta madre es un proceso que depende de factores abióticos y bióticos, puede llevarse a cabo en una o dos

fases; primeramente la dispersión lleva a las semillas desde la planta madre a un sustrato inicial (dispersión primaria) y posteriormente otro agente dispersor produce el movimiento subsecuente de las diásporas hacia otro sitio (dispersión secundaria) (Chambers y MacMahon 1994; Vander Wall, 2002).

En la dispersión primaria los factores abióticos involucran principalmente a la gravedad y a aquellos que permiten la separación de la semilla de la planta madre, por ejemplo la boleoanemocoría donde las semillas son separadas de la planta por las sacudidas del viento o la ombrohidrocoría donde se aprovecha la energía cinética de las gotas de lluvia para separar las diásporas de la planta (Font Quer, 2000). Los factores bióticos involucran a aquellas especies de animales que separan al fruto o semilla de la planta ya sea por frugivoría sin ingerir las semillas (ectozoocoria) o haciéndolas pasar por sus tractos digestivos sin dañarla (endozoocoría) o por adhesión al cuerpo de los animales (epizoocoria) (Barrat-Segretain, 1996).

La dispersión secundaria involucra a las diásporas y a los agentes que las transportan cuando éstas ya se han separado de la planta. En el caso del aire, éste también puede participar en un segundo evento de dispersión para semillas que tienen estructuras adaptadas para la dispersión anemocora. El agua es un agente de dispersión secundaria para semillas que presentan tejido esponjoso o sacos aeríferos que permiten que la semilla flote y, en el caso de la dispersión por animales la eleosomozoocoria o diszoocoria (ver Tabla A del anexo) permiten la dispersión de las semillas que transportan y abandonan sin dañarlas drásticamente. Tanto en la dispersión primaria como en la secundaria la semilla

presenta movimientos en forma vertical y horizontal y a diferentes distancias (Font Quer, 2000).

Tabla 1.1 Características de la dispersión primaria y secundaria. Datos tomados de Font Quer (2000).

Tipo de dispersión	Factor	Agente dispersor	Alcance de la dispersión
Dispersión primaria	Abiótico	Gravedad (barocora)	pequeñas distancias; variables en función de la inclinación
		Viento (boleoanemocora)	de corta a grandes distancias
		Agua (ombrohidrocora)	distancias cortas
	Biótico	Animales (endozoocora y epizoocora)	distancia variable
Dispersión secundaria	Abiótico	Viento (evanemocora y plananemocora)	grandes distancias
		Agua (nautohidrocora)	grandes distancias
	Biótico	Animales (eleosomozoocora y diszoocora)	distancias cortas

En las plantas acuáticas, la dispersión presenta características adaptativas a las condiciones en las que viven (Tabla 1.2). Las variaciones del ambiente en el que las plantas liberan sus semillas también afectan su capacidad de dispersión. En estas plantas la dispersión a través del viento es poco frecuente, rápida y de menor alcance que en las plantas terrestres, es un proceso arriesgado y poco favorable y las semillas que se dispersan de esta manera, tienen menor tamaño y peso. En macrófitas está poco documentada la dispersión por viento (Barrat-

Segretain, 1996), el ejemplo más común de acuáticas anemocoras es el del género *Typha*. Por otra parte, las acuáticas hidrocoras producen frutos con numerosas semillas y con estructuras como cámaras de aire, arilos, etc. (Barrat-Segretain, 1996; Sculthorpe, 1967) que les confieren la capacidad de flotar, gracias a lo cual son diseminadas sobre la superficie del agua, e incluso algunas veces pueden ser transportadas dentro del fruto (Schenck, 2003). En eventos de dispersión secundaria, muchas plantas acuáticas dispersan sus frutos y semillas a través del agua a largas distancias dependiendo de las corrientes.

La dispersión por agua también ocurre en sitios temporalmente inundados con pocos movimientos de la lámina de agua. En las especies que ocupan estos sitios, generalmente, las semillas son transportadas a grandes distancias, como el coco (Barrat-Segretain, 1996). Durante los períodos de baja descarga de agua las diásporas se acumulan entre la vegetación o bien en la superficie del sustrato de las áreas estancadas o riparias, como *Nelumbo* spp. Estas diásporas son transportadas cuando aumenta el nivel de agua y se incrementa la velocidad de la corriente (Boedeltje et al., 2004).

En el caso de la dispersión de las plantas acuáticas por animales, es común que la dispersión de una especie se lleve a cabo conjuntamente con otras (Schenck, 2003). Está documentado que la dispersión endozoocora y epizoocora de plantas acuáticas se lleva a cabo por especies de animales con hábitos acuáticos, principalmente peces, patos y pájaros, entre otros, como *Potamogeton* spp (Barrat-Segretain, 1996 y Schenck, 2003).



Tabla 1.2 Clasificación de la dispersión de acuerdo al vector y algunos ejemplos para plantas acuáticas. Modificada para plantas acuáticas de Vázquez-Yanes. et al. (1997).

Clasificación	Característica de las Diásporas	Alcance de la Dispersión	Ejemplos para plantas acuáticas de cuerpos de agua continentales
Anemocora (Aire)	Tamaño y peso relativamente pequeño	Corta	<i>Hottonia palustris</i> y <i>H. utricularia</i>
Hidrocora (Agua)	Flotabilidad	Amplia	<i>Glyceria</i> , <i>Polygonum</i> , <i>Phalaris</i> , <i>Eleocharis</i> , <i>Cyperus</i> , <i>Nymphaea alba</i> <i>Nymphoides peltata</i> , <i>Alisma</i> , <i>Mentha aquatica</i> , <i>Sparganium emersum</i> , <i>Potamogeton perfoliatus</i> ,
Epizoocora (Exterior de los animales)	Cubiertas adhesivas o estructuras de sujeción	Amplia	<i>Alisma</i> , <i>Plantago aquatica</i> , <i>Gliceria fluitans</i> , <i>Nymphoides peltata</i> , <i>Myriophyllum</i> , <i>Ceratophyllum</i> y <i>Elodea</i>
Endozoocora (Interior de los animales)	Cubiertas resistentes y pequeñas	Media	<i>Potamogeton natans</i> y <i>P. pectinatus</i> , <i>Nuphar luteo</i> , <i>Nymphaea alba</i> y <i>Nymphoides peltata</i>

El papel de las aves en la dispersión de propágulos de plantas acuáticas está documentado desde Darwin, quien observó que las semillas y fragmentos vegetativos de algunas plantas de agua dulce eran transportados en el plumaje y

las patas de las aves. Actualmente se han reportado muchas observaciones de este tipo, donde las semillas se pegan en los costados (ijada), entre los picos y los ojos y en las patas húmedas y posteriormente son liberadas cuando el ave acuatiza (Barrat-Segretain, 1996; Sculthorpe, 1967; Schenck, 2003), pero existen pocos experimentos que confirmen las implicaciones de esta dispersión. La epizoocoria está asociada a los diferentes hábitos de los animales; por ejemplo, en mamíferos las semillas son transportadas adheridas al pelo o las pezuñas (Barrat-Segretain, 1996). Las especies que se dispersan por endozoocoria tienen semillas con estructuras que resisten el paso por el tracto digestivo, se encuentran dentro de frutos nutritivos y atractivos a la madurez; tal es el caso de *Potamogeton natans* y *P. pectinatus*, cuyas semillas aparecen en el excremento del pato doméstico. Se ha documentado que la germinación de estas semillas es estimulada por el paso a través de su tracto digestivo (Barrat-Segretain, 1996).

En las semillas de Podostemaceae la dispersión no parece ser a grandes distancias, ya que comúnmente se les encuentra germinando sobre los restos vegetales parentales, como los pedicelos y en el exterior de las paredes de las cápsulas o en rocas descubiertas cercanas a la población parental (Sculthorpe, 1967). De cualquier manera se desconocen los mecanismos de dispersión primarios o secundarios, pero es muy probable que los vectores abióticos que participan en la dispersión sean el viento y el agua; mientras que los vectores bióticos sean aves. Es muy común ver a los pájaros sobre las superficies de las rocas dentro de la corriente de agua, durante el tiempo en que están los frutos maduros, lo que permite suponer que las aves sean responsables de la dispersión a gran distancia (Philbrick y Novelo, 2004).

## **Materiales y métodos**

### Producción de semillas

En febrero de 2005 se escogieron aleatoriamente 5 rocas en cada río; en cada roca se marcaron 3 cuadrantes de 5 × 5 cm. Con una espátula se retiró todo el material presente, se determinó el número de frutos por cuadrante y el material se guardó en sobres de papel, posteriormente en el laboratorio con ayuda de un microscopio estereoscópico (Olympus América INC. SZ-STB1, Japan) se midió el tamaño de 30 frutos para cada especie y se contaron las semillas contenidas en cada uno de los frutos.

### Dispersión

Para estudiar la dispersión primaria se hicieron observaciones directas sobre la forma en que se abren las cápsulas en el campo. Con base en estas observaciones, los frutos de ambas especies se colocaron con el pedicelo en el centro de discos de mica adherible (12 cm de diámetro). Para simular la dispersión autócora, se presionaron las cápsulas con una pinza de relojero haciéndolas explotar. Para simular las diferentes pendientes en la que se ubican las plantas sobre la roca, los pedicelos se colocaron con distintos grados de inclinación con respecto a una superficie horizontal (Fig. 1.1a; 0, 10, 22, 45 y 65°).

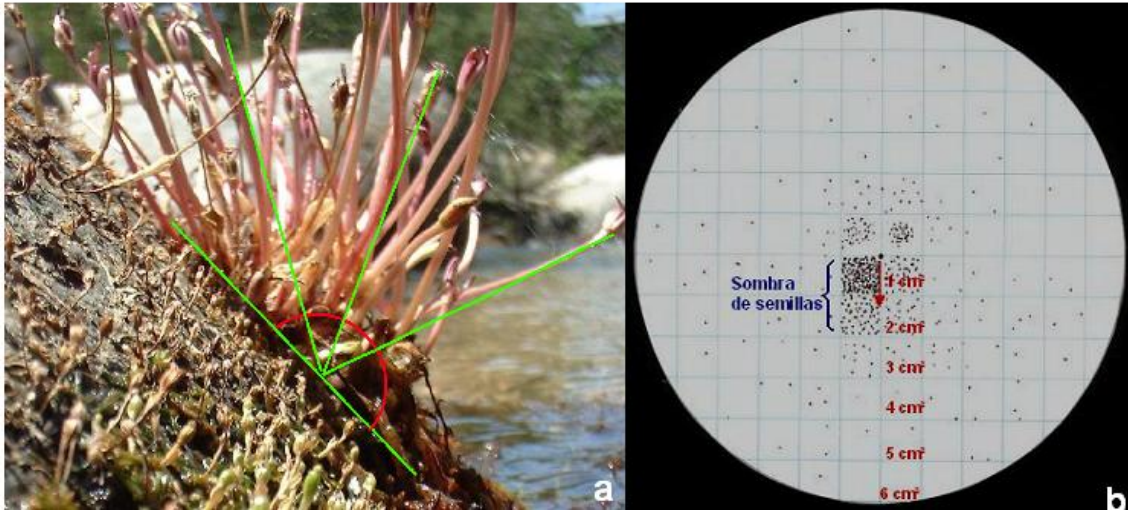


Figura 1.1 Pendientes en la que se ubican las plantas sobre la roca (a). Dispersión en los cuadrantes de 1 cm<sup>2</sup> ubicados linealmente en torno al pedicelo (b)

Se hicieron 5 repeticiones por ensayo por especie. La distancia de la dispersión se midió en 6 cuadrantes de 1 cm<sup>2</sup> ubicados linealmente en cada uno de dos radios ubicados en torno al pedicelo y se contó el número de semillas en cada cuadrante (Fig. 1.1b).

Para estudiar, en el campo, la dispersión secundaria en cada río, y en dos épocas del año: a) al inicio de la producción de semillas (febrero) y b) al término de ésta (mayo) se localizó, en cada río, una zona donde la corriente fuera menos fuerte, con la finalidad de seguir, en lo posible, el recorrido de las semillas. Inicialmente, se identificó el recorrido de la corriente con ayuda de un objeto de color brillante y con capacidad de flotación, que permitió establecer la ruta por donde pasarían las semillas y el tiempo aproximado del recorrido. Con esta información se pegaron mosaicos de color blanco de 11 × 11 cm sobre las rocas, en posición lateral y frontal con respecto a la corriente. Todos los mosaicos

estuvieron ubicados de manera que el 50% por ciento de la superficie de los mosaicos estuviera cubierta por la lámina de agua (Fig. 1.2).

Para determinar la distancia que recorrieron las semillas hasta el lugar en que se pegaron las semillas, se midió la distancia entre el sitio en que se liberaron las semillas en el agua y el sitio en que se pegaron los mosaicos, así mismo se midió la velocidad de la corriente incidente en cada mosaico con una sonda de flujo global (flow probe modelo FP101 Global Water Instrumentation, Inc. CA, USA).



Figura 1.2 ubicación de los mosaicos en la corriente de cada río, al inicio (febrero) y al final de la dispersión (mayo).

Posteriormente en el río Las Juntas se liberaron las semillas contenidas en 25 frutos de *M. schiedeanum* (17050 semillas) y en el río Horcones 23400 semillas de *M. rubrum*. Después de 20 minutos se procedió a contar las semillas pegadas en los mosaicos con la ayuda de una lupa.

### Análisis de datos

El esfuerzo reproductivo (número de frutos y semillas producidos por cada especie) se comparó entre las especies mediante Análisis de Varianza, previamente se analizó si los datos cumplían con los supuestos requeridos por el análisis. Para describir la dispersión primaria para cada especie, se relacionó con el número de semillas y la distancia al punto de liberación (0–6 cm), a través de la función gaussiana  $Y = a \exp(-0.5((x-b)/c)^2)$ , cuando el pedicelo se colocó en distintos ángulos con respecto a una superficie horizontal.

Para describir la dispersión secundaria, se usó un análisis de regresión logística para estimar las probabilidades de que las semillas se fijaran en los mosaicos, en función de la distancia al punto en que se liberaron las semillas. Las probabilidades se ajustaron a la función gaussiana  $Y = a + b \exp(-0.5((x-c)/d)^2)$ . Los análisis de regresión logística y los Análisis de Varianza se hicieron con el programa estadístico JMP versión 3.2 software (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA), los ajustes a las funciones se realizaron usando el programa Table Curve 2D, versión 3 (AISN, Software, Chicago, IL, USA).

## Resultados

### Esfuerzo reproductivo

El tamaño de las semillas en ambas especies, así como el número por cuadrante, tanto de frutos como de semillas, que producen ambas especies no difirieron significativamente. Por otra parte, *M. schiedeanum* produjo significativamente una menor cantidad de semillas en cada fruto en comparación con *M. rubrum* (Tabla 1.3).

Tabla 1.3 Esfuerzo reproductivo de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* medido como el número de frutos producidos por cuadrante y el número de semillas por fruto. Valores promedio  $\pm$  D. E. Entre paréntesis se presentan los intervalos de confianza ( $P = 0.05$ ).

	Tamaño de la semilla	Semillas por fruto	No. de frutos ( $\text{cm}^{-2}$ )	No. de semillas ( $\text{cm}^{-2}$ )
<i>M. schiedeanum</i>	0.27 mm (0.25 – 0.30)	682 $\pm$ 175.01 (613.17 – 751.6)	17 $\pm$ 1.38 (15.5 – 18.3)	11370 $\pm$ 923 (10445 – 12295)
<i>M. rubrum</i>	0.27 mm (0.25 – 0.30)	936 $\pm$ 217.6 (841.9 – 1030.1)	16 $\pm$ 0.8 (15 – 16.6)	14492 $\pm$ 712 (13780 – 15204)
ANOVA		$F_{(1,49)} = 20.85$ $P = 0.0001$	$F_{(1,49)} = 0.2639$ $P = 0.6115$	$F_{(1,29)} = 3.2481$ $P = 0.0823$

### Dispersión primaria

En las curvas descritas por la dispersión de ambas especies se observa que la inclinación del pedicelo modificó la distancia a la cual llega un mayor número de semillas; a mayor inclinación mayor distancia. Con los menores ángulos de inclinación (0, 10 y 22°, en relación a la superficie del río), la mayor densidad de semillas se localizó en el primer centímetro de distancia del fruto. Con mayor

inclinación (45 y 65°) la mayor densidad se localizó entre 2 y 3 cm de distancia del fruto respectivamente. La máxima distancia de dispersión fue de 3 cm, aunque eventualmente alguna semilla llegó a 6 cm de distancia del pedicelo (Fig. 1.3a, b).

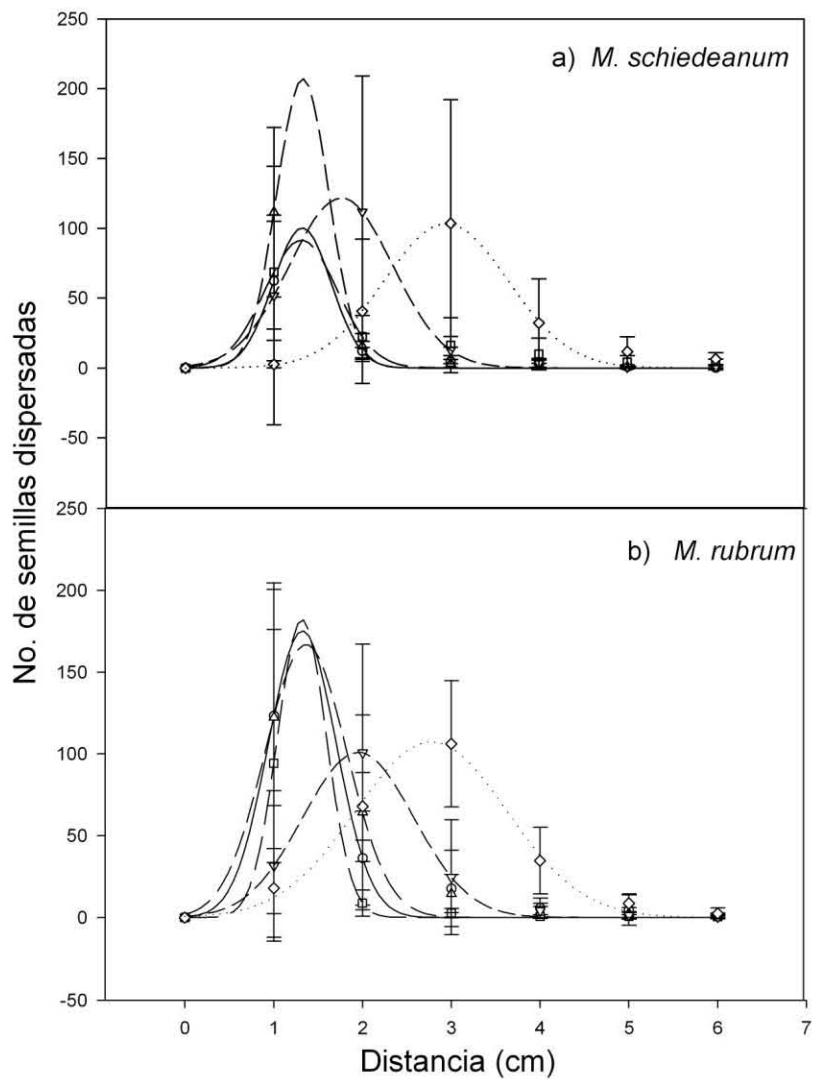


Figura 1.3 Dispersión de las semillas de *M. schiedeanum* (a) y *M. rubrum* (b) a partir de frutos colocados en diferentes ángulos —○— 0°; -□- 10°; --△-- 22°; ---▽--- 45°; ···◇··· 65° con respecto a un plano horizontal. Para todas las curvas P = 0.0001



### Dispersión secundaria

Del total de semillas liberadas en el río, el porcentaje de semillas capturadas en los mosaicos, para el mes de febrero fue de 0.023 y 0.055% para *M. schiedeanum* y *M. rubrum*, respectivamente y 0.068 y 0.053% para el mes de mayo.

Las mayores probabilidades de que las semillas recuperadas de ambas especies se pegaran a los mosaicos se presentaron en mayo (Fig. 1.4 a, b), durante la época de sequía, cuando disminuye la profundidad, la velocidad de la corriente y ha madurado la totalidad de los frutos. La distancia a la que quedaron pegadas un mayor número de semillas, en este mes, fue en promedio entre 3.83 – 10.11 m para *M. schiedeanum* y de 6.36 m para *M. rubrum*, la máxima distancia a la que llegaron las semillas en esta época fue de 12 y 9 m respectivamente (Fig. 1.4 a, b). Mientras que en el mes de febrero, al inicio de la maduración de los frutos y de su dispersión, la distancia a la que se quedaron pegadas un mayor número de semillas fue de 6.3 y 6.5 m para *M. schiedeanum* y *M. rubrum*, respectivamente. La máxima distancia estimada a la que llegan las semillas en esta época fue de 13.95 y 15.25 m, respectivamente (Fig. 1.4 a, b).

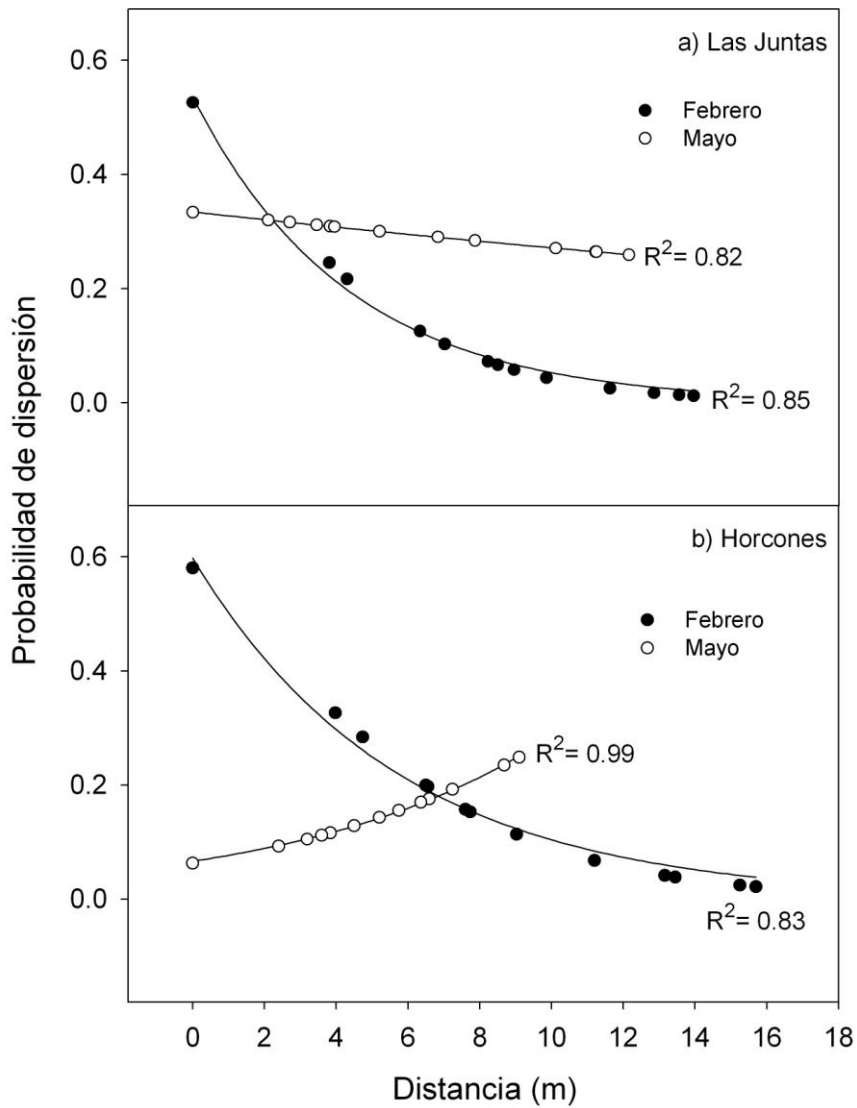


Figura 1.4 Curvas de probabilidad de dispersión de las semillas en un transecto a lo largo de los ríos Las Juntas (a) y Horcones (b) durante las épocas de dispersión (Febrero —●— y Mayo —○—). Las curvas se ajustaron a la función gaussiana:  $Y = a + b \exp(-0.5((x-c)/d)^2)$ .

## **Discusión**

El esfuerzo reproductivo en *M. schiedeanum* y *M. rubrum* resultó en una gran producción de diminutas semillas viables, con lo que se pueden incrementar las probabilidades de mantener la población, aun bajo condiciones cambiantes en el tiempo y espacio, como la corriente del río y de alcanzar hábitats desocupados o promover la colonización de nuevos hábitats a través de la dispersión (Krebs 1985; Thompson et al., 2002; Williams, 2006). Esto es frecuente en especies con ciclos de vida cortos que se desarrollan en sitios altamente perturbados, (Grime, 1979)

En el campo se observó una dispersión primaria autócora, las semillas fueron expulsadas del fruto por dehiscencia explosiva, longitudinal de la cápsula. En el laboratorio, las semillas (en ausencia de viento), cayeron por gravedad, independientemente de la inclinación del pedicelo, en un diámetro no mayor a 6 cm, alrededor de éste, generando una "sombra de semillas" poco extensa, que en condiciones naturales, ocuparía la misma roca donde estaba establecida la planta madre y aunque en el campo existen factores físicos como el viento, que podrían modificar la distancia a la cual las semillas pueden llegar. Las semillas de pequeño tamaño pueden llegar a mayores distancias, la dispersión por viento se ha reportado en pocas especies acuáticas (Barrat-Segretain, 1996), por lo que es difícil hacer mayores inferencias sobre el tema. La distribución de las semillas de las especies estudiadas coincide con lo expresado por Connell-Janzen sobre la "sombra de semillas", en las que describe la distribución espacial de las semillas, principalmente alrededor de la o las plantas progenitoras (Janzen, 1970). La sombra de semillas, se caracteriza por ser asimétrica con respecto a la fuente de

producción, esto depende del número o densidad de semillas y la dirección en que son depositadas, con respecto al origen (Willson y Traveset, 2000).

Al concluir la dispersión primaria, probablemente la mayoría de las semillas de *Marathrum*, queden distribuidas en la misma roca donde creció la población anterior, lo que no favorece el flujo génico. Sin embargo, los datos obtenidos de la simulación de la dispersión hidrocora, permiten suponer que podría haber un flujo génico mínimo (debido a que probablemente pocas semillas alcanzan a ser depositadas en el agua) entre rocas cercanas, lo que da lugar a subpoblaciones a lo largo de segmentos cortos del río donde se encuentra un conjunto de rocas afloradas. En el mismo conjunto de rocas (ubicadas a lo largo de 12–15 m), no todas presentaron a la especie de *Marathrum* estudiada en cada río, pero al año siguiente pueden estar colonizadas (observaciones personales, ver capítulo 3) al igual que las que ya las presentaban. La colonización o recolonización de una roca por semillas de *Marathrum*, probablemente no solo depende del número de semillas depositadas durante la dispersión primaria, sino también de otros factores que rodean a la especie (profundidad del agua, velocidad de la corriente, viento, temperatura y estacionalidad). Se considera que las condiciones físicas de los cuerpos de agua son importantes para garantizar la dispersión exitosa y la germinación, como en la especie acuática *Luronium natans* (Alismataceae) (Nielsen et al., 2006).

Las semillas provenientes de cápsulas cuyos pedicelos se encuentran en los bordes y cantos de las rocas probablemente caen directamente en el río. De acuerdo con los resultados obtenidos en el experimento que simuló la dispersión secundaria, una mínima parte de ellas se adhirió a las rocas, en especial en el

periodo de máxima maduración de frutos (mayo), cuando se encontraron mayores probabilidades de que las semillas se adhieran a éstas. En la etapa en que termina el ciclo de vida de las especies estudiadas de *Marathrum* (con la dispersión de las semillas), y la corriente de los ríos es menor, se favoreció dando lugar a una mayor fijación de las semillas a las rocas.

En muchas plantas acuáticas el mecanismo de dispersión primaria es la hidrocoria, principalmente dentro de un mismo cuerpo de agua, siguiendo siempre en una sola dirección, corriente abajo (Cook, 1990 y Nielsen et al., 2006). En el caso particular de *Marathrum*, que crece sobre las rocas, dentro de las corrientes de los ríos, la hidrocoria probablemente sea ineficiente como agente de dispersión primario, si bien el diminuto tamaño de la semilla permite que floten, al no vencer la tensión superficial del agua, su tamaño y el grado de perturbación que representan las corrientes, puede haber reducido las probabilidades de adherirse a las rocas cercanas, es decir llegar a un sitio seguro (sensu Harper 1977), sobre la superficie de las rocas, para la germinación, establecimiento y crecimiento, de igual manera la hidrocoria difícilmente les permitiría llegar a otros afluentes o ríos, quizá salvo en el caso de grandes inundaciones. De hecho se ha propuesto que la dispersión a mayores distancias está confinada al transporte de las semillas por aves, particularmente por epizoocoria, como ocurre con otras especies acuáticas (Sculthorpe, 1967; Barrat-Segretain, 1996 y Philbrick y Novelo 2004).

La distribución espacial de las rocas dentro de un río o ríos y el hecho de que la mayor distancia de dispersión fue relativamente corta, hace que, en menor escala, la dispersión en las especies estudiadas sea similar a lo que ocurre con las islas (Titus y Hoover, 1991) y por lo tanto siga los supuestos de la biogeografía de

islas propuesta por Mac Arthur y Willson (1967), la cual propone que las islas oceánicas son continuamente colonizadas por nuevas especies aprovechando la extinción de otras, el número de especies de un determinado taxón establecido en una isla representa un equilibrio dinámico entre la inmigración de nuevas especies colonizadoras y la extinción de aquellas previamente establecidas. El equilibrio se alcanza cuando la tasa de inmigración se iguala con la tasa de extinción. Esta teoría no solo se puede aplicar a islas, también es compatible a otros hábitats aislados espacialmente, como los acuáticos y terrestres fragmentados, por ejemplo rocas desiertas o aquellas que se encuentran en el lecho de la corriente (Williams, 2006).

En los ríos donde viven las podostemáceas, las corrientes y la topografía del lecho del río generan un medio heterogéneo y cambiante, por lo que las diásporas probablemente no se dispersan homogéneamente debido a que la corriente aísla las rocas, dificultando el flujo genético hacia otros segmentos, esto hace suponer que las poblaciones de las podostemáceas están constituidas por subpoblaciones establecidas sobre las rocas de un río. Al quedar la población fragmentada se podrían formar metapoblaciones que eventualmente intercambien individuos entre las subpoblaciones, a través de los fenómenos de emigración e inmigración. Dentro de éstas, cada subpoblación tiene sus propias fluctuaciones poblacionales, sus propias tasas de natalidad y mortalidad y su propia probabilidad de colonización y extinción. Cada vez que el hábitat (en el caso de podostemáceas, una roca en el río) queda vacío por extinción local existe la probabilidad de ser recolonizado por individuos de otras subpoblaciones, como podemos suponer con

base en Levins (1969). Estas continuas recolonizaciones podrían mantener a la metapoblación a lo largo del río.

Esto permite suponer que la dispersión autócora es la forma en que la especie mantiene la recolonización anual de las rocas ocupadas previamente. Con base en lo establecido por Levins (1969) y Olivieri et al. (1995), la dispersión hidrocora pueden ayudar al mantenimiento de las metapoblaciones, en áreas donde las rocas quedan aisladas, unas de otras, por la corriente de agua y su dinámica estacional (Williams, 2006). La información obtenida confirma lo dicho por Scultorphe (1967) sobre lo limitado de la dispersión en Podostemaceae, lo cual puede explicar el alto grado de endemismo en la especie.

## Capítulo 2

### Germinación en semillas de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum*

#### (Podostemaceae).

#### Introducción

La mayoría de las plantas acuáticas presentan semillas con latencia prolongada, altos porcentajes de germinación y requerimientos de luz y temperatura específicos para germinar (Sculthorpe, 1967; Vidyashankari, y Ram, 1987; Baskin y Baskin, 2001). En un estudio realizado con 134 especies de plantas acuáticas se determinó que el 50% de las especies son fotoblásticas positivas estrictas, mientras que el resto de las especies pueden ser indiferentes a ésta. Se ha reportado que las especies no latentes tienen altos porcentajes de germinación en rangos de temperatura entre 15 y 41°C, y muy pocas germinan a temperaturas menores de 15°C, también se sabe que se obtienen altos porcentajes de germinación a temperaturas constantes (Baskin and Baskin, 2001).

Aunque son pocos los reportes hechos para la germinación de semillas en Podostemaceae se sabe que en general las especies estudiadas hasta el momento como *Griffithella hookeriana*; Vidyashankari y Ram (1987); *Marathrum haenkeanum* y *Tristicta trifaria*; Philbrick y Novelo (1994) presentan altos porcentajes de germinación en el momento de la colecta, por lo que se puede asumir que no presentan latencia y que tienen una alta capacidad de germinación.

En especies acuáticas la ausencia de latencia en semillas no es común, debido a que en muchas de ellas la germinación y el establecimiento son eventos asociados a la reducción de la lámina de agua, por lo que son eventos estacionales. En la mayoría de las plantas acuáticas la germinación se lleva a



cabo cuando el agua se retira totalmente durante la época de crecimiento (Baskin y Baskin, 2001). Al igual que en angiospermas terrestres, en plantas acuáticas el éxito en la germinación de las semillas depende directamente de las condiciones en donde se desarrolla cada especie, en particular de las condiciones de luz, temperatura y la humedad que encuentran después de la dispersión y de las que depende no solo la germinación sino también el establecimiento.

### **Justificación**

La germinación es la primera etapa del ciclo de vida de las plantas. Tanto ésta como el establecimiento temprano son las etapas más frágiles en la vida de las plantas debido a su baja tolerancia a la deshidratación. En Podostemaceae estas etapas tienen un gran interés ya que al vivir en ríos tropicales de corrientes rápidas y fluctuaciones estacionales, la germinación y el establecimiento pueden llegar a ser hechos fortuitos debido a lo impredecible del ambiente. Es por esto que se conoce poco de estas etapas y de los requerimientos para que cada uno de estos eventos ocurra. En particular las especies mexicanas han sido poco estudiadas. Las condiciones que prevalecen en los ríos de corrientes rápidas no son comparables con las condiciones de cualquier otro hábitat acuático o terrestre por lo que definir con precisión los requerimientos de éstas especies para su germinación tiene gran relevancia.

### **Objetivo general**

- o Caracterizar los requerimientos ambientales para la germinación de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* y establecer la relación entre ésta y las características de los micrositios que ocupan en los ríos.

### **Objetivo particulares**

- o Determinar el efecto la luz y la temperatura sobre la capacidad germinativa de *Marathrum* y relacionarlas con las características ambientales que las rodean en esta etapa.
- o Evaluar el efecto de la humedad ambiental en la capacidad germinativa de *Marathrum* y relacionarla con las características que proporcionan las corrientes de agua en estos sitios.

### **Hipótesis**

- o *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* presentan requerimientos específicos de luz y temperatura para la germinación que reflejan las características ambientales de los ríos donde crecen.
- o La forma en que el agua está disponible en las rocas (vapor de agua, rocío, lámina de agua, impregnada en la roca) es una señal ambiental que indica a las semillas que cuentan con la suficiente humedad o no para completar la germinación e incrementar el éxito de ésta con el establecimiento.

## **Antecedentes**

La semilla no sólo es una estructura en reposo, portadora y protectora del material genético, también representa una estructura de propagación capaz de iniciar un nuevo ciclo o una nueva generación que le permitirá a la especie permanecer en el tiempo y espacio o colonizar nuevas áreas. Las semillas han desarrollado mecanismos que les permiten detectar cambios ambientales de temperatura, luz y humedad lo que les ayuda a asegurar con éxito su germinación y satisfacer las necesidades para el posterior establecimiento y crecimiento de las plántulas (Fenner, 1985).

La germinación depende de una serie de factores tanto internos como externos, los cuales están determinados genéticamente pero pueden ser modificados por factores ambientales. Entre los factores internos está la latencia y la viabilidad de las semillas (Bewley y Black, 1985). Los requerimientos germinativos varían en todas las especies y están determinados por factores internos como la inmadurez del embrión o cubiertas impermeables y por factores externos o ambientales, como el agua, la temperatura, la luz, ciertos gases ( $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$ ), y algunas sustancias químicas (cómo los nitratos) en menor proporción, que prevalecen durante el desarrollo de la semilla y su permanencia en el suelo y que finalmente interfieren con la germinación (Mayer y Shain, 1974; Bewley y Black, 1985 y Smith, 1983).

En general, las semillas que pueden germinar inmediatamente después de que son liberadas de la planta progenitora, en cuanto se encuentran en un sustrato húmedo, a una adecuada temperatura e iluminación están simplemente quiescentes, mientras que las que permanecen en reposo en estas condiciones

presentan latencia, ocasionada por diferentes causas, una de ellas es que el embrión no esté bien diferenciado en sus órganos y tejidos, o que no haya concluido su crecimiento, lo que provoca que su madurez concluya después de la dispersión y antes de la germinación (Bewley y Black, 1985).

La latencia es un mecanismo que permite la optimización de la germinación así como la dispersión de las semillas de una población, permitiendo que las semillas germinen sólo cuando la plántula tenga la probabilidad de establecerse y crecer. La presencia de un período de interrupción del crecimiento e inhibición del metabolismo es una característica adaptativa de supervivencia frente a condiciones ambientales desfavorable (Bewley y Black, 1985). Las semillas inicialmente con latencia y sin latencia pueden presentar cambios continuos entre los estados latentes y no latentes, a los que se les llama ciclos de latencia secundaria. Estos continuos cambios se observan en plantas anuales de invierno y verano, pero también pueden ocurrir en plantas perennes (Baskin y Baskin, 1988).

La temperatura es un factor de suma importancia para la respuesta germinativa, ya que involucra procesos metabólicos fundamentales regulados por ella, por lo que cualquier cambio por debajo o por encima de la temperatura óptima se expresará en la capacidad o en la tasa de germinación de semillas quiescentes y latentes, quedando la germinación y el establecimiento de las especies circunscrita a ciertos hábitats, distribuciones geográficas o a determinadas épocas del año (Thompson, 1973).

La luz es otro de los factores importantes que interviene en la germinación. La calidad y fotoperiodo de la luz no sólo influyen en la floración, la fructificación y el

desarrollo de la semilla, sino también pueden influir en la germinación, ambos pueden determinar que la semilla se mantenga en estado de quiescencia o latencia (Guterman, 1982; Smith, 1983).

El mecanismo por el cual la semilla detecta la cantidad y la calidad de luz depende de una familia de pigmentos conocidos como fitocromos. Estos receptores son proteínas solubles en agua, que absorben principalmente en las longitudes de onda de 600 –760 nm, con picos de absorción a los 665 nm para la luz roja y 730 nm para el rojo lejano (Orozco 1999).

La función principal del fitocromo es detectar el balance de rojo/rojo lejano (R/RL) de la radiación natural. Actúa a nivel de la expresión de ciertos genes que regulan la síntesis de proteínas específicas, o bien el fitocromo puede regular la permeabilidad de las membranas celulares y/o actuar como una enzima, del tipo de las kinasas, activándose en la forma Pfr (Smith, 1983; Colbert, 1988; Fielding et al., 1992).

Los tratamientos de luz han demostrado que pueden favorecer una respuesta germinativa. De esta manera la luz roja promueve la germinación, mientras que la luz rojo lejano la inhibe. Esta respuesta a las condiciones lumínicas se le conoce como fotoblastismo y de acuerdo con su respuesta a la luz se dividen en tres grupos: fotoblásticas positivas (requieren de luz), fotoblásticas negativas (no requieren de luz) e indiferentes a la luz (Orozco-Segovia, 1999).

El fotoblastismo no parece tener el mismo significado para todas las especies, en muchas especies la sensibilidad a la luz es determinante para germinar o no; en estas especies el requerimiento de una calidad determinada de luz (rica en luz roja) o de luz en cualquiera de sus longitudes de onda les indica su posición en el

espacio, simplemente la proximidad a la superficie del suelo o la presencia de un dosel vegetal o no (Fenner, 1985; Orozco-Segovia y Vázquez Yanez, 1989).

### Germinación en plantas acuáticas

La mayoría de las plantas acuáticas tienen semillas con latencia prolongada, que involucran la morfología del tegumento externo como testas duras e impermeables que impiden la hidratación y el intercambio gaseoso, incluso el micrópilo puede ser impermeable al agua evitando que ésta llegue al embrión (Sculthorpe, 1967). La germinación en este tipo de semillas sólo puede ocurrir cuando estas cubiertas se hacen permeables al agua mediante la escarificación producida por el calor intenso o por el deterioro de ésta durante un tiempo prolongado de inmersión (Vázquez-Yanes, 1999).

En el caso de las plantas acuáticas Sculthorpe (1967) reporta que el embrión queda retenido entre la testa y el pericarpio, estructuras duras que las protegen, al igual que otras cubiertas duras, como cutículas gruesas y apretadas, como en el caso de *Alisma*, *Halophila* y *Zostera*, pero es más común la presencia de un endocarpio muy duro como el presente en *Hippurus*, *Littorella*, *Myriophyllum*, *Potamogeton* y *Sparganium*. La germinación en estas especies es el resultado de la ruptura o descomposición del endocarpio, ya sea a través del tracto digestivo de dispersores o bien porque la semilla queda sumergida en el agua por tiempo prolongado.

Esta latencia prolongada o germinación retardada por una cubierta impermeable (latencia física) funciona como un mecanismo de persistencia a lo largo de la estación desfavorable de crecimiento. Esto permite a la semillas

germinar bajo condiciones favorables en la época de lluvia lo que favorece la germinación cuando los embriones están maduros. En algunos géneros tropicales se reportan especies vivíparas donde el embrión no presenta fase de latencia como las especies marinas *Enhalus* y *Thalassia* (Sculthorpe, 1967).

Al igual que las plantas terrestres las especies acuáticas presentan requerimientos específicos de luz y temperatura (Sculthorpe, 1967; Baskin y Baskin, 2001; Vidyashankari y Ram, 1987; Philbrick y Novelo, 1994). Mayer y Poljakoff-Mayber (1963) reportaron que la luz era un requerimiento para la germinación en plantas acuáticas en condiciones anaeróbicas como una consecuencia adaptativa a suelos inundados; por otra parte Simpson (1966) dice que la germinación ocurre bajo un régimen de temperaturas fluctuantes diarias y anuales, resultado de los cambios estacionales y como consecuencia del descenso en el nivel del agua, que va dejando a las semillas expuestas a la radiación solar por periodos prolongados. Es probable que las cubiertas duras e impermeables protejan al embrión, lo que les permite resistir altas temperaturas y evitando que las proteínas, enzimas y otras sustancias se desnaturalicen y se pierda la viabilidad (Vázquez-Yanes, 1999).

### Potencial osmótico

El potencial osmótico ( $\psi_{\pi}$ ) representa la disminución de la capacidad de desplazamiento del agua debido a la presencia de solutos a medida que la concentración de solutos aumenta el potencial osmótico será más negativo. El agua es uno de los factores de mayor influencia en el proceso de germinación, por lo que las semillas quiescentes no pueden germinar en condiciones ambientales

adversas, como las que ocurren durante los épocas secas, produciéndose periodos de estrés hídrico entre la semilla y el suelo, entre las primeras lluvias y el establecimiento de éstas cuando se logra un estado hídrico moderado en el ambiente (Cordero y Di Stefano, 1991). El potencial hídrico ( $\psi$ ) del suelo puede ser una señal ambiental que indica a la semilla que la disponibilidad de agua es suficiente para la germinación, se sabe que mientras más impredecible y estacional es el ambiente, más precisa debe ser la señal ambiental para el inicio de la germinación y el subsecuente crecimiento de la plántula. El papel del potencial osmótico en la relación entre el medio y las semillas permite a éstas identificar el momento idóneo para germinar el establecimiento de la plántula y el posterior crecimiento.

La tasa inicial de toma de agua por la semilla (imbibición) está determinada por la permeabilidad de sus cubiertas seminales, el área de contacto entre la semilla y el sustrato, las características de los tejidos de la semilla y la conductividad hidráulica del suelo. Durante la imbibición se establece una diferencia en el potencial hídrico entre la semilla y el suelo, de esta manera, el potencial osmótico de la solución regula la cantidad de agua que se absorbe durante las fases iniciales de la germinación, sin llegar al estado de emergencia de la radícula (Torres, 2004). El potencial hídrico de la semilla, registrado oscila entre  $-350$  a  $-50$  MPa, el cual es muy bajo en relación con el potencial hídrico del suelo entre  $-0.01$  y  $-0.2$  MPa (ambiente méxico). El agua no siempre está disponible para las semillas en forma líquida; generalmente se encuentra unida electrostáticamente a las partículas del suelo, por lo que el contacto estrecho entre éste y las semillas es imprescindible.



Ese efecto ha sido reproducido en el laboratorio a través de soluciones osmóticas como el polietileno glicol (PEG), compuesto inerte que simula modifica el potencial osmótico del agua y por lo tanto reduciendo el agua disponible para la imbibición (Sánchez y Azuara, 1980). Dado que la germinación se lleva a cabo en tres fases, la primera de imbibición e inicio de la reparación de los daños celulares sufridos durante la fase de secado, en la maduración de la semilla en la planta madre. En la segunda fase la toma de agua es prácticamente nula y la actividad metabólica muy intensa, se incrementa notablemente la respiración, se ensamblan las mitocondrias, se repara y se sintetiza ADN y ARN, se reparan las membranas celulares y se inicia la movilización de proteínas necesarias para la germinación. En la última fase varios de estos procesos continúan, sin embargo el evento más importante es la elongación de las células de la radícula y por lo tanto la protrusión de la radícula, con lo que concluye la germinación y se inicia el crecimiento de la plántula (Fig. 2.1). La restricción de agua con soluciones de PEG 8000 impide que en algunos potenciales osmóticos se alcance última fase de la germinación, pero permite que algunos de los procesos que ocurren en la fase anterior se lleven a cabo, dependiendo del grado de hidratación que alcance.

Conocer cómo ocurre la germinación en un gradiente de potenciales osmóticos permite conocer y/o predecir las condiciones mínimas, de hidratación del sustrato, necesarias para que las semillas germinen, lo que permite entender cómo y en que condiciones la germinación podría ocurrir en condiciones naturales, por lo que es necesaria la investigación en este campo.

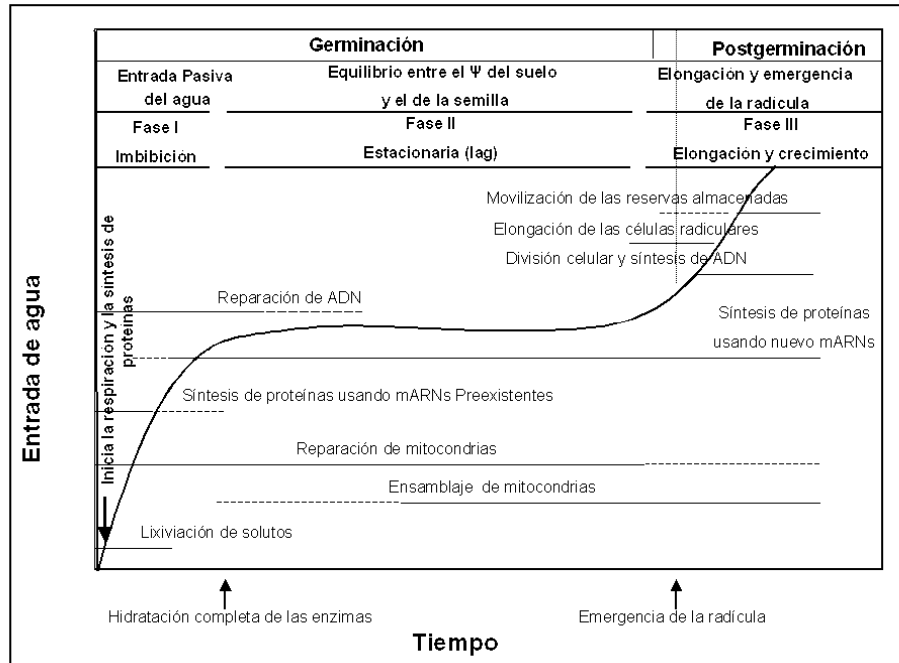


Figura 2.1 Fases de la germinación de las semillas.

## Material y método

### Procedimientos generales:

Para las pruebas de germinación se colectaron semillas de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* de manera aleatoria a lo largo de cada río. Para determinar las características que controla la luz y la temperatura en la germinación se sembraron 5 repeticiones de 50 semillas en cajas de petri con agar bacteriológico al 1 %, para cada especie, por tratamiento. Las cajas se guardaron en bolsas de plástico para evitar la desecación y se colocaron en cámaras de germinación Lab-line 455 Instrument, Inc. (Melrose Park Illinois), provistas de lámparas incandescentes de 25 W o fluorescentes de luz fría de 20 W (Sylvania, USA). La relación R/RL se midió dentro de las cámaras con un radiómetro SKR-

100 (Sky Instruments, Scotland) y el flujo fotónico fotosintético (PAR, 400 –700 nm) con un quantómetro LI-1800 (Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, USA).

### Pruebas de Germinación

#### a) Respuesta a LB, R, RL y oscuridad

Las semillas recién colectadas se expusieron a los siguientes tratamientos de luz: 1) blanca (LB), 2) roja (R), 3) roja lejana (RL) y 4) oscuridad. Estos tratamientos se hicieron a 25°C. La germinación en LB se registró todos los días, los otros tratamientos 10 días después de la siembra para asegurar la máxima germinación y que las muestras no se expusieran accidentalmente a LB. Para determinar el efecto del almacenamiento, la prueba en luz blanca se realizó también en semillas de un año de edad.

Para los tratamientos de LR y RL se utilizaron cajas de plexiglas (34 × 44 × 10 cm) hechas con dos hojas de acrílico rojo (serie No. 2424, Röhm and Hass, México, D.F.). Para el tratamiento de RL la caja estaba hecha con dos hojas de acrílico: una roja y otra azul (serie No. 2423, Röhm and Hass, México, D.F.). Las cajas fueron guardadas en las cámaras incubadoras e iluminadas con las lámparas incandescentes. El flujo fotónico en PAR y la relación R/RL en LB fueron 33.21  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 1.73, respectivamente; para R, 8  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 4.4, respectivamente; y para RL, 5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 0.05, respectivamente. Para el tratamiento en la oscuridad las semillas se envolvieron en una doble capa de papel aluminio.

#### b) Tratamientos térmicos

Los tratamientos térmicos se realizaron en las cámaras de germinación provistas de luz fluorescente, se utilizaron las siguientes temperaturas: 1) constantes de 15, 20, 25 y 30 °C y 2) fluctuante de 20/30°C (día/noche) con termoperíodo de 12 h. La temperatura más alta coincide con el periodo a la luz.

c) Efecto de la humedad ambiental:

Se construyó una cámara vertical (1.22 × 55 × 35 cm, largo, ancho profundidad), de plástico transparente, con 5 niveles separados 20 cm, entre ellos, con malla de alambre (calibre 0.5 cm). En el espacio correspondiente a los dos niveles inferiores se colocó un humidificador (Ultrasonic Misty cool Sun Shine modelo HUM-006, China), con lo que se produjo un gradiente, de acuerdo con la distancia a la fuente de humedad. A cada lado de la cámara se colocaron 8 lámparas fluorescentes Osram double de lux de 13 W (No 41-827) y con un timer se estableció un fotoperíodo de 12 h. En cada nivel se colocaron 5 cajas de petri abiertas, cada una con 50 semillas colocadas sobre la superficie de cristal y se registró la humedad y la temperatura con un HOBO H8 Pro Series modelo (H08-032-08).

d) Para determinar el potencial osmótico que induce la germinación se utilizaron soluciones preparadas con polyethylene glycol (PEG 8000, Baker, USA) con potenciales osmóticos de 0.01, 0.02, 0.06 MPa y desde -0.1 a -0.8 en intervalos de -0.1 MPa. Las semillas fueron sembradas en 5 réplicas por cada tratamiento de potencial osmótico, con 30 semillas pegadas sobre un círculo de papel filtro por cada caja de petri, para mantener las semillas cubiertas con la solución del

potencial osmótico, a cada caja de petri se le agregaron 5 ml de la solución. Las cajas de petri se guardaron en bolsas de plástico para evitar la pérdida de solución y fueron incubadas en cámaras de crecimiento con fotoperiodo 12/12 h de luz a temperatura de 25°C. El potencial osmótico de la solución de PEG fue calculada de acuerdo con Michel y Radcliffe (1995).

### **Análisis de datos**

La germinación en los tratamiento de luz y temperatura se analizaron con ANOVAs de dos vías, previa corrección de los porcentajes con la raíz cuadrada del arcoseno. La prueba *post hoc* fue la de Tukey. La comparación de las cajas y bigotes se hicieron mediante la prueba de Kruskal-Wallis. La probabilidad de germinar en los diferentes niveles de la cámara húmeda se calcularon y se analizaron mediante una regresión logística usando JMP ver. 4 (SAS Institute, Inc., Cary, NC, USA).

### **Resultados**

#### a) Efecto de la luz en la germinación

Las especies de *Marathrum* no germinaron en oscuridad o rojo lejano, y presentaron altos porcentajes de germinación con los tratamientos de luz blanca y luz roja sin que la calidad de luz produjera diferencias significativas en la respuesta de ambas especies. No tienen diferencias significativas en la capacidad germinativa al momento de la colecta, incluso dos años después de ésta, pero la tasa de germinación en *M. schiedeanum* fue mayor que en *M. rubrum*. Sin

embargo, en ambas especies la tasa de germinación y el tiempo reposo (lag time) varían con la edad.

En *M. rubrum* estos cambios no presentan una clara respuesta, ya que las semillas recién colectadas y de dos años de edad no tienen diferencias significativas entre ellas. En el caso de *M. schiedeanum* la tasa de germinación se reduce significativamente con la edad ( $H = 25.41$ ,  $P = 0.0001$ ; Figura 2.2). El tiempo de reposo entre ambas especies difiere significativamente ( $H = 14$ ,  $P = 0.0009$ , al igual que la tasa de germinación).

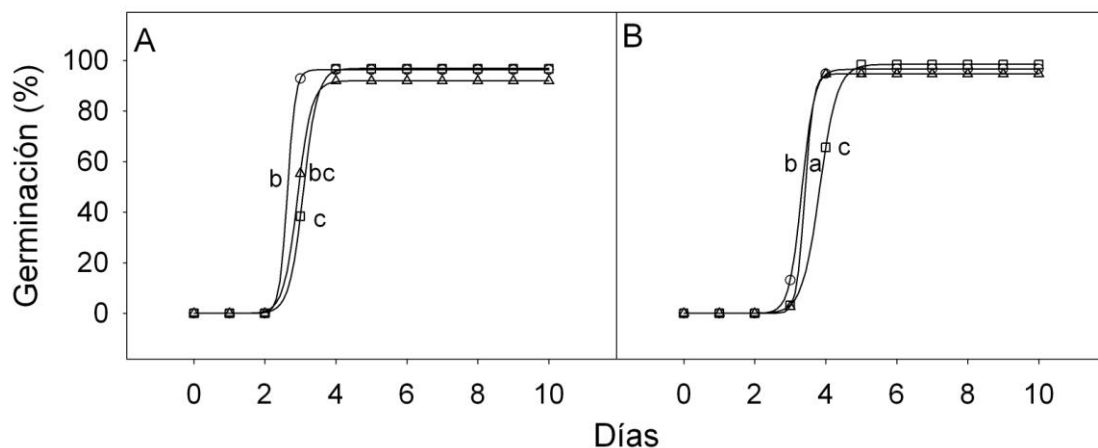


Figura 2.2 Probabilidad germinativa de las semillas de *M. schiedeanum* y *M. rubrum* colectadas en diferentes años. ○ (2005), □ (2006) y △ (2007);  $\chi^2 = 3.53$ ;  $P = 0.060$ .

#### b) Efecto de la temperatura en la germinación

Las semillas de ambas especies no germinan a temperaturas menores de 15°C.

Mientras que en los tratamientos de temperaturas de 20°, 25°, 30° y 20-30°C) la capacidad germinativa no difiere ni entre las especies ni entre temperaturas

(Figura 2.3). La tasa de germinación difiere entre ambas especies ( $F_{(1,39)} = 97.20$ ,

$P = 0.0001$ ) y entre las temperaturas ( $F_{(3, 39)} = 74.98$ ,  $P = 0.0001$ ). También la interacción entre los factores fue significativa ( $F_{(3, 39)} = 31.96$ ,  $P = 0.0001$ ). En ambas especies la germinación ocurre rápidamente a 25°C, y fue lenta a 30°C. La tasa de germinación fue mayor a 20 y 20 –30°C, sin diferencias significativas entre ambas, pero para *M. schiedeanum* fue más rápida a estas temperaturas que para *M. rubrum*. En ambas especies el tiempo de reposo también presentó diferencias significativas ( $H = 19$ ,  $P = 0.0002$ ). Éste se acortó a 25 y 30°C y se alargó en 15°C.

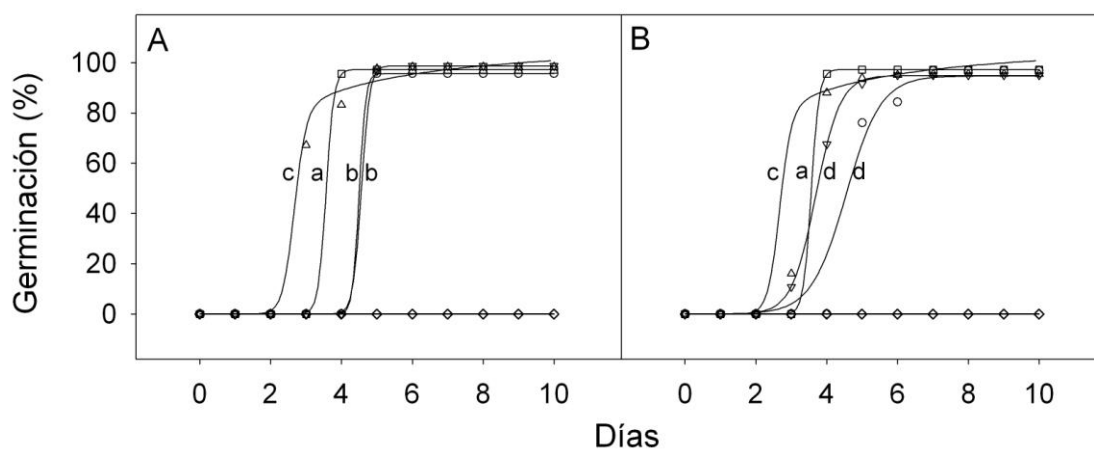


Figura 2.3 Probabilidad de germinación de las semillas de (a) *M. schiedeanum* y (b) *M. rubrum* en: (◇) 15 °C, (○) 20 °C, (□) 25 °C, (Δ) 30 °C y (▽) 20-30 °C;  $\chi^2 = 6.178$ ;  $P = 0.519$ .

### c) Efecto de la humedad ambiental

La respuesta germinativa solamente se presentó en los 2 niveles más cercanos a la fuente de humedad cuando la humedad se condensó en la superficie de la caja de petri. En el primer nivel la probabilidad de germinación fue de 91.3% y 53.3% para *M. schiedeanum* y *M. rubrum*, respectivamente y en el segundo nivel fue de

87.1% y 35.6%, respectivamente. Se determinó que no existen diferencias en la probabilidad de germinación entre estos niveles ( $F_{(1,39)} = 2.246$ ;  $P = 0.1422$ ), pero si hay diferencias en la probabilidad de germinación de ambas especies ( $F_{(1,39)} = 457.1466$ ;  $P = 0.0001$ ) *M. schiedeanum* tuvo la probabilidad más alta de germinar  $89 \pm 2\%$  y *M. rubrum* la más baja  $44 \pm 9\%$ . Los parámetros del análisis fueron  $X^2 = 362.79$ ;  $P < .0001$ .

d) Respuesta germinativa en un gradiente de potencial osmótico

Desde 0 to  $-1$  MPa todas las semillas de ambas especies tuvieron altos porcentajes de germinación, siempre inició al cuarto día; sólo a 0 MPa la germinación ocurrió al tercer día (Figura 2.4a), de  $-0.1$  a  $-0.8$  MPa se observan diferencias en la capacidad de germinación y en la tasa de germinación entre los tratamientos y entre las especies. En *M. rubrum* la germinación fue significativamente inhibida de  $-0.3$  MPa ( $63.83 \pm 30.54\%$ ); a  $-0.6$  MPa la germinación inició al sexto día y alcanzó el  $11.33 \pm 11.92\%$  y no germinó a potenciales osmóticos más bajos (Figura 2.4b). En *M. schiedeanum* la germinación fue inhibida a  $-0.7$  MPa ( $69.99 \pm 12.82\%$ ) y germinó hasta el quinto día. A potenciales osmóticos bajos de  $-0.8$  MPa esta especie inicia la germinación al sexto día y alcanza el  $18.66 \pm 9.6\%$ .

En *M. schiedeanum* la tasa de germinación fue alta a  $-0.06$  MPa y muestra un decremento a bajos potenciales osmóticos ( $H = 45$ ,  $P = 0.00001$ ). *M. rubrum* también tiene altas tasas de germinación a  $-0.06$  MPa ( $H = 34,86$ ,  $P = 0.00002$ ), pero esta especie muestra alta heterogeneidad en la tasa de germinación con respecto a *M. schiedeanum*, la tasa de germinación no muestra un claro patrón



(ascendente o descendente) con el decremento en el potencial osmótico (Figura 2.4c). Las semillas de *M. rubrum* que no germinaron en soluciones osmóticas bajas, posteriormente al ser retiradas de estas soluciones, lavadas y secadas y embebidas nuevamente en agua pura germinan.

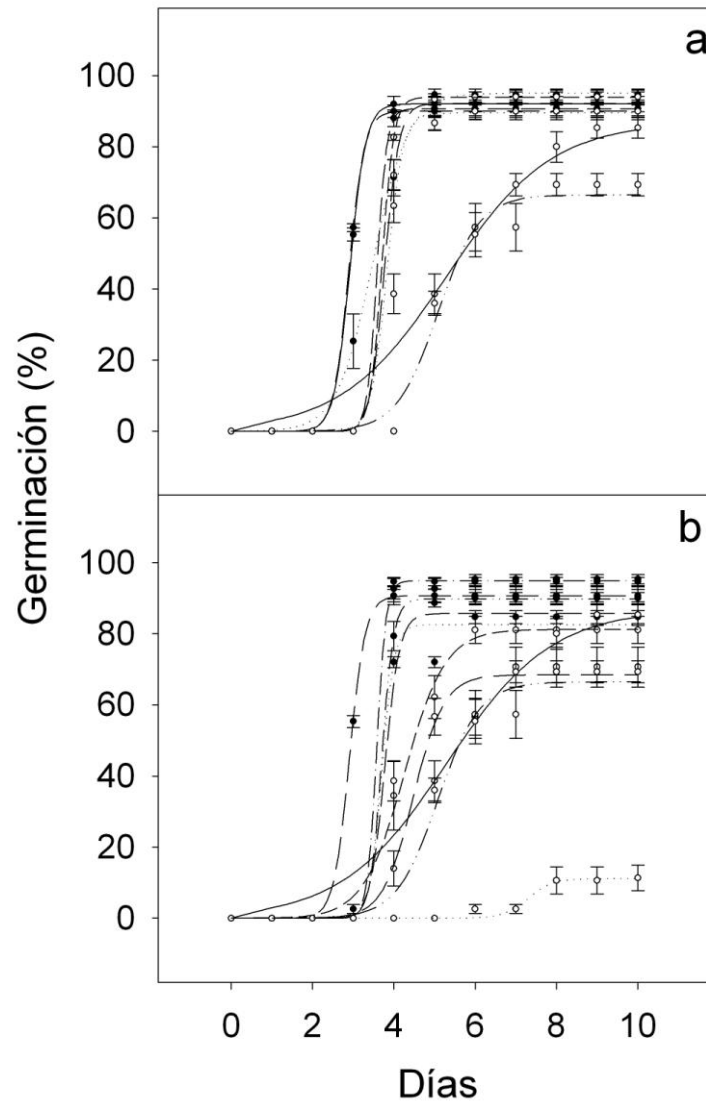


Figure 2.4a Probabilidad de germinar de las semillas de (a) *M. schiedeanum* y (b) *M. rubrum* en diferentes potenciales osmóticos. (—●—) 0, (— —●—) -0.1, (...●...) -0.02, (-●-) -0.06, (--○--) -0.1, (—○—) -0.2, (...○...) -0.3, (-.-○-.-) -0.4, (—○—) -0.6, (-.-) -0.07 Mpa;  $\chi^2 = 1088.8$ ;  $P = 0.0001$ .

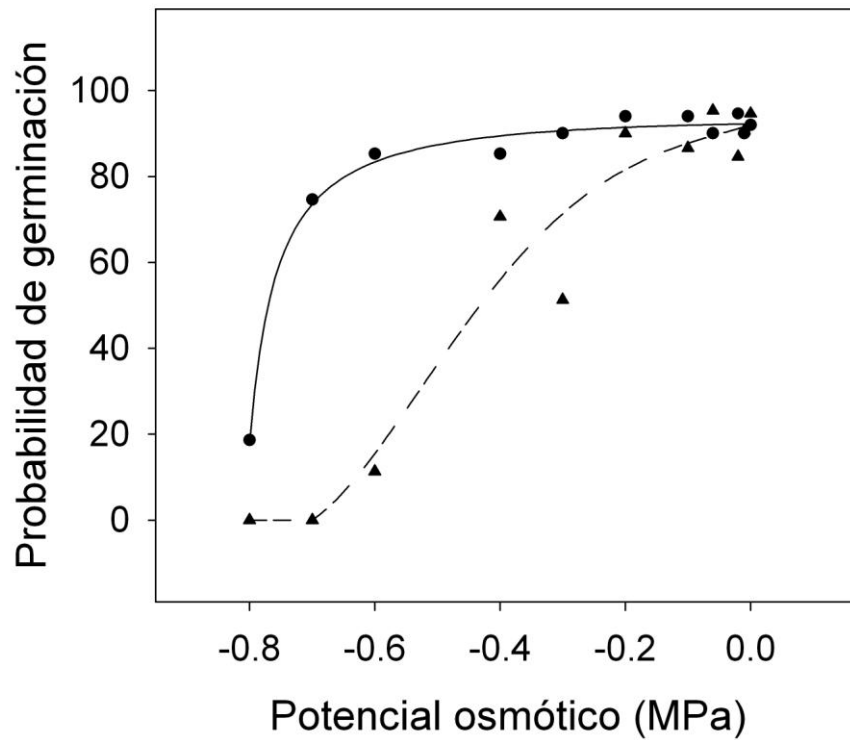


Figure 2.4b Probabilidad de germinación de las semillas de (-●-) *M. schiedeanum* ( $P = 0.9610896 + 0.0557329X - 0.8033895X^2 + 1.3845852X^3 - 7.9487973 X^4$ ) y (-▲-) *M. rubrum* ( $P = 1.1598827 + 1.4575196X - 3.0968064X^2 - 2.1635234X^3 + 7.9487973 X^4$ ) en función del potencial osmótico.

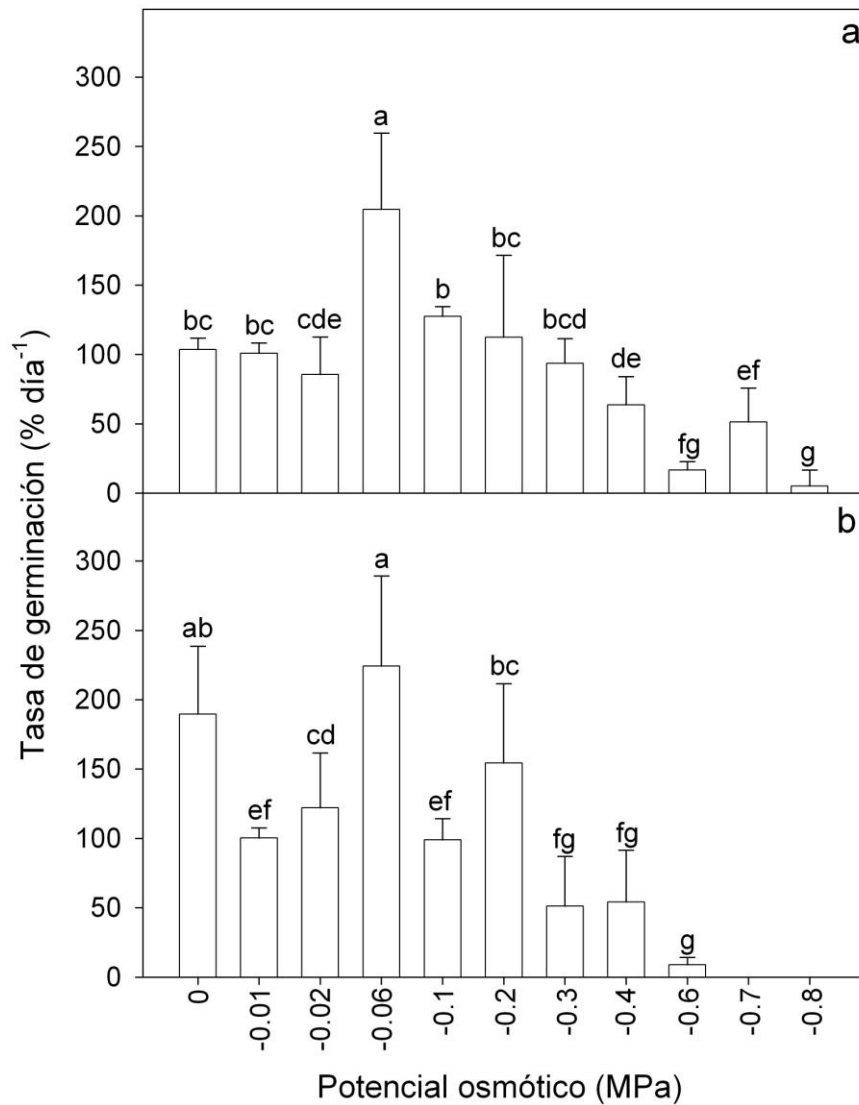


Figure 2.4c Tasas de germinación para (a) *M. schiedeanum* y (b) *M. rubrum* en diferentes potenciales osmóticos.

## Discusión

Las especies estudiadas, no tienen latencia, tienen alta capacidad germinativa, son fotoblásticas positivas y son inhibidas por el rojo lejano. Philbrick y Novelo (1994) también reportan para *M. rubrum* una capacidad germinativa  $\geq 95\%$ , que se conserva por 18 meses. Aunque son pocos los reportes hechos para la

germinación de semillas en Podostemaceae se sabe que en general las especies estudiadas hasta el momento como *Griffithella hookeriana*; Vidyashankari y Ram (1987); *Marathrum haenkeanum* y *Tristica trifaria*; Philbrick y Novelo (1994) también presentan altos porcentajes de germinación en el momento de la colecta, por lo que se puede asumir que la alta capacidad de germinación y viabilidad pueden estar relacionadas con el hábitat discontinuo, heterogéneo y cambiante que ocupan las especies estudiadas, su limitada distribución y con su ciclo de vida. La velocidad de las corrientes, en los ríos en que crece, son rápidas, lo que limita, a pesar del mucílago que desarrollan la probabilidad de sujeción de las semillas a la roca y por tanto su establecimiento; por otra parte son especies anuales, por lo que su permanencia en el tiempo y el espacio depende exclusivamente de la semilla.

La ausencia de latencia en ambas especies parece ser incongruente con la estacionalidad del hábitat que ocupan, ya que un eventual subida del nivel de agua podría disparar la germinación sin que se mantuvieran las condiciones para completar su ciclo de vida. La rapidez con que ocurre la germinación también incrementaría la probabilidad de germinar durante estas eventualidades. Sin embargo, la época en que normalmente se incrementa el nivel del agua de forma continúa es la época de lluvias durante la primavera tardía y el verano, cuando la temperatura del agua es más alta (20°C), mientras que fuera de esta época la temperatura del agua es ligeramente menor pero podría ser suficiente para retrasar la germinación y de ésta manera completar su ciclo de vida. En especies acuáticas la ausencia de latencia en semillas no es común, debido a que en muchas de ellas la germinación y el establecimiento son eventos asociados a la reducción de la lámina de agua, por lo que son eventos estacionales, éste es el

caso de plantas acuáticas de regiones templadas cuya germinación se lleva a cabo cuando el agua se retira durante la época de crecimiento (Baskin y Baskin, 2001), Aunque en *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* ocurre lo contrario, germinan cuando empieza a subir el nivel del de agua y crecen cuando ya están cubiertas por ésta, estos procesos son marcadamente estacionales. Por otra parte también muchas semillas de plantas acuáticas presentan cubiertas seminales duras que las protegen de una rápida descomposición en el medio acuático (Sculthorpe, 1967; Baskin y Baskin, 2001), mientras que en *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* tienen una cubierta seminal delgada.

Las Podostemaceae se establecen en hábitats similares a los de algunas plantas ruderales con continuas perturbaciones (Grime, 1979). Estas especies presentan ciclos de vida cortos, con alta producción de semillas, la floración y maduración de las semillas ocurre al mismo tiempo a lo largo del periodo reproductivo (4 –5 meses observaciones personales). Sin embargo, para estas especies la discontinuidad del hábitat y la falta de latencia en las semillas hacen que el establecimiento y la sobrevivencia sean más críticos aún, que para las especies de ambientes ruderales terrestres. Esto puede estar relacionado con la distribución discontinua de las Podostemaceae, en pequeñas áreas geográficas (Sculthorpe, 1967; Philbrick y Novelo, 2004).

La germinación de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* depende de los ciclos estacionales del agua, se lleva a cabo entre la época de menor corriente (Philbrick y Novelo, 2004) primavera tardía y el verano temprano (Junio-Julio) cuando el nivel del agua se incrementa de forma continúa y su temperatura es relativamente alta (25–30 °C), lo cual coincide con las temperaturas que favorecen una rápida

germinación (25–30 °C), 1–3 meses después de la dispersión de semillas que inicia en febrero.

La germinación de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* se inhibe a 15°C, y las tasas de germinación se ven favorecidas a temperaturas relativamente altas, de acuerdo con la distribución de la familia (tropical) y los requerimientos germinativos de la mayoría de las plantas acuáticas (Frankland *et al.*, 1987). Las bajas temperaturas alargan el tiempo de reposo y disminuyen la tasa de germinación tal como podría ocurrir cuando baja la temperatura del agua durante el invierno inhibiendo la germinación, mientras que las temperaturas altas por encima de las óptimas también afectan al tiempo de reposo y la tasa de germinación, tal como probablemente ocurra en las rocas cuando quedan expuestas a las fluctuaciones de temperatura durante el día.

Los requerimientos de luz para *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* coincide con muchas especies acuáticas (Baskin and Baskin, 2001). Ambas especies son fotoblásticas positivas y su respuesta a la luz probablemente está mediada por el fitocromo ya que el RL inhibió su germinación (Smith, 1983). El requerimiento de luz para germinar es un hecho común entre las plantas acuáticas, ya que esto impide que germinen cuando están enterradas sin posibilidades de que la plántula alcance la superficie. El fotoblastismo positivo está relacionado con el fitocromo que detecta la longitud de onda del rojo: rojo lejano (R:FR). Desde el punto de vista ecológico el requerimiento de luz de estas especies puede estar relacionado con las características de los ríos de aguas transparentes donde se establecen y crecen y de la posición que ocupan sobre las rocas.

Los resultados obtenidos en la cámara húmeda demuestran que *M. rubrum* tiene mayor requerimiento de agua para germinar que *M. schiedeanum*, sin embargo ambas especies requieren del contacto directo con el agua, tanto para germinar como para el desarrollo del mucílago, no les basta solo el vapor o rocío del agua sobre la superficie de las rocas, como lo demuestran los resultados en el gradiente de humedad, el significado ecológico del requerimiento de estar en contacto con una lámina de agua en *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* tiene una clara relación con la subida de la lámina de agua en la época de germinación y crecimiento y con la evasión del fracaso de la germinación con el simple contacto con el rocío y la alta humedad presente en la vecindad inmediata a los cuerpos de agua durante todo el año (por ejemplo la porción de las rocas que no están inmersas en el agua, en un momento dado).

Las semillas de ambas especies germinan a bajos potenciales hídricos similares a los que se encuentran en suelos que se encuentran muy por debajo de su capacidad de campo; por sus requerimientos de humedad, las semillas se podrían clasificar como de especies psammofitas que se caracterizan por tener alto potencial hídrico basal ( $\psi_{b(50)}$ ), y bajo tiempo hidrotérmico ( $\Theta_{HT}$ ), es decir la germinación ocurre rápidamente cuando se acumula el agua entre las dunas. Cuando las semillas de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* entran en contacto con el agua en menos de un segundo desarrollan el mucílago, aparentemente este puede captar suficiente agua para facilitar la imbibición de las semillas e iniciar la germinación.

La respuesta germinativa en el potencial osmótico confirma que *M. rubrum* tiene mayores requerimientos de agua que *M. schiedeanum* pero también sugiere

que en ambas especies el mucílago capta agua desde salpicaduras o desde la microflora y restos de plantas que quedan húmedas sobre las rocas. Esto dificulta la observación precisa sobre cuándo ocurre la germinación ya que las plántulas son muy pequeñas, y la germinación se da rápidamente cuando aumenta el flujo de agua de manera impredecible. Sin embargo los resultados sugieren que las semillas pueden germinar al inicio de la época de lluvias, sobre los restos vegetales pegados sobre las rocas que están en el cauce, las plántulas tienen que establecerse rápidamente antes de que las rocas queden cubiertas por la corriente de agua, el cual es un requerimiento para el crecimiento vegetativo de las especies (Philbrick y Novelo, 2004). Esto le da la oportunidad a las plántulas de anclarse a la roca. Si la germinación ocurriera bajo el agua las plántulas que surgieran de las semillas cubiertas flotarían y la probabilidad de establecerse sería fortuita.

Las semillas que germinaron cubiertas por una pequeña capa de las soluciones osmóticas y en los ríos donde crecen, no tienen al oxígeno como un factor limitante. En algunas especies que también presentan mucílago, éste ayuda a la difusión del agua desde el sustrato hacia la semilla, pero cuando las semillas están completamente cubiertas por el agua, éste evita que el oxígeno llegue al embrión inhibiendo la germinación (Witztum, 1969; Fahn y Werker, 1972, Werker, 1997).

Una rápida germinación en un potencial osmótico relativamente bajo (en este caso  $-0.06$  MPa), se ha reportado para especies terrestre, y puede ser una señal propia de las características de la germinación (Allen *et al.*, 1999). Por otra parte, después de la hidratación y deshidratación las semillas mantuvieron la viabilidad, y



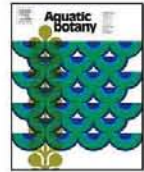
se quedaron pegadas al sustrato y su mucílago mantuvo la capacidad de rehidratarse.

Las semillas de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* mantienen la viabilidad por tres años, bajo condiciones subóptimas de almacenamiento en frascos, dentro de un laboratorio, sin embargo al cuarto año *M. schiedeanum* germina en un 87%, mientras que *M. rubrum* en un 2% (datos no mostrados). Cuando las semillas mantienen la viabilidad por tiempo relativamente largo, en condiciones subóptimas de almacenamiento, puede uno plantearse la posibilidad de que la mantengan por tiempo indefinido en condiciones óptimas de almacenamiento, y podría considerárseles como ortodoxas (Hong y Ellis, 1996). Sin embargo, a pesar de que las semillas de las especies estudiadas pueden almacenarse y conservarse viables, las condiciones particulares de las corrientes (rápidas, de aguas transparentes y no contaminadas) en que crecen y la estrecha relación de las Podostemaceae con cyanobacterium-podostemad (Jäger-Zürn y Grubert, 2000) hacen que sea difícil su propagación en especial aquellas especies en las que la viabilidad es corta (Mohan y Sehgal, 1997; Grubert, 1991), lo que implica que la única forma de preservar estas especies es manteniendo su hábitat.



Contents lists available at ScienceDirect

## Aquatic Botany

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/aquabot](http://www.elsevier.com/locate/aquabot)Seed germination in *Marathrum schiedeanum* and *M. rubrum* (Podostemaceae)

Ivonne Reyes-Ortega, María Esther Sánchez-Coronado, Alma Orozco-Segovia\*

Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, México, D.F. 04510, Mexico

## ARTICLE INFO

## Article history:

Received 22 October 2007

Received in revised form 18 April 2008

Accepted 24 April 2008

Available online 3 May 2008

## Keywords:

Fast stream river

High-low water cycle

Osmotic potential

Podostemaceae

Positive photoblastism

Seed germination

Seed mucilage

Seed storage

## ABSTRACT

*Marathrum schiedeanum* and *Marathrum rubrum* are annual Podostemaceae, thus their seeds are important to their dispersal and persistence in their habitat. We assessed the effect on germination of (1) light (white, red and far red) and darkness, (2) temperature (15, 20, 25, 30 °C and alternating 20/30 °C), (3) osmotic potential (0 to 0.8 MPa), (4) proximity to moisture sources and (5) seed storage. Seeds of *M. schiedeanum* and *M. rubrum* were non-dormant and had a high germination capacity (96%). Seeds were positive photoblastic; at 15 °C germination drop to zero, and germination rate was slower at 20 °C and at 20/30 °C than at 25 °C. A small proportion of seeds of both species germinated even at osmotic potentials as low as 0.6 MPa (11%) for *M. rubrum* and 0.8 MPa (70%) for *M. schiedeanum*. Seeds germinated only when near to the source of moisture (91.3–87.1% and 53.3–35.6% for *M. schiedeanum* and *M. rubrum*, respectively) and 2 years in dry storage did not modify their capacity to germinate. At the beginning of the rainy season, light and temperature in the rivers may be high enough for germination. The ability to germinate at low osmotic potential may be related to early germination during the rainy season. This may be because the seed mucilage assists in diffusion of water from the substrate to the seed. Both species germinated faster at 0.06 MPa, than in distilled water, which may indicate appropriate conditions for germination of these short-lived species.

© 2008 Elsevier B.V. All rights reserved.

## 1. Introduction

Podostemaceae are restricted to sunny oligotrophic rivers with fast-flowing streams and waterfalls, attached to rocks that are frequently splashed by the water (Philbrick and Novelo, 1995; Quiroz et al., 1997; Grubert, 1991). In México, five genera and nine species of Podostemaceae have been reported; of these, one genus and three species are endemic (Novelo and Philbrick, 1997). In this family, the life cycle depends on seasonal variation in the water level of rivers where they grow. Growth occurs when the water level is high; during the dry season the water level falls, which is when the vegetative structures die and the plants flower (Philbrick and Novelo, 2004). The fruits containing a large number of seeds remain attached to the dry plant, which adheres firmly to the rocks. In *Marathrum schiedeanum* (Cham.) Tul. and *Marathrum rubrum*, for example, a fruit (capsule) contains  $392 \pm 279$  and  $676 \pm 296$  seeds, respectively (Novelo and Philbrick, 1997).

Sculthorpe (1967) explained the high occurrence of endemism in Podostemaceae by the fact that their reestablishment during the rainy season and colonization of new areas are expected to be

haphazard processes because of their habitat. Because the fast-flowing rivers where this species live are not comparable to any other terrestrial or aquatic habitat, it is necessary to define their germination requirements accurately. Nevertheless, little is known about their life cycle, particularly germination and dispersal.

Commonly, fresh water plants show physiological or morphological dormancy and most fresh water species are positively photoblastic or require light to promote a high percentage of the seeds to germinate, and non-dormant seeds germinate best between 15 and 41 °C (Baskin and Baskin, 2001). Studies of the Mexican species have shown that *M. schiedeanum* and *M. rubrum* are non-dormant and high percentages of seeds germinate (Philbrick and Novelo, 1994). But in these species the germination requirements (light, temperature and water availability) are not known. Thus, we measured germination rate, capacity and lag time and seed viability in dry storage over a 2-year period. The germination requirements were related to the characteristics of the river where each of these two species live.

## 2. Materials and methods

## 2.1. Study area

*M. schiedeanum* grows in river Las Juntas and *M. rubrum* in river Horcones, on the west coast of Jalisco, México, 26 km south of

\* Corresponding author. Tel.: +52 55 56 22 90 08; fax: +52 55 56 16 19 76.  
E-mail addresses: [aorozco@miranda.ecologia.unam.mx](mailto:aorozco@miranda.ecologia.unam.mx), [wigandia@hotmail.com](mailto:wigandia@hotmail.com) (A. Orozco-Segovia).

Puerto Vallarta. Las Juntas is 300 m above sea level, at 20°29'00"N, 105°17'35"W, and Horcones is 350 m asl at 20°27'45"N, 105°17'30"W. In these areas, the rivers have no important affluents and are clear and not polluted by residual waters.

## 2.2. General procedures

Seeds of *M. schiedeanum* and *M. rubrum* were collected randomly, directly from the plants growing along the rivers in a transect 15 m × 12 m for *M. schiedeanum* and 10 m × 19 m for *M. rubrum*. The seeds were air-dried and stored in paper bags in the laboratory at 23–25 °C and 20–50% RH. For each treatment and species, five replications of fifty seeds were sown in Petri dishes (5.5 × 1 cm) on 1% agar, except otherwise specified, and germinated in growth chambers (Lab-Line Instruments, Inc., 844, IL, USA) under white light (WL) from cool-white fluorescent lamps (F20T12/CW, Sylvania, 20 W) and incandescent lamps (B9, General Electric, 25 W). The photoperiod was 12 h d<sup>-1</sup>. Red:far red ratio (R:FR) was 1.73, and photon flux density (PFD, 400–750 nm) was 33 ± 2 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Light was measured using a portable radiometer (LI-COR, Inc., LI 185 B, Nebraska, USA). The R, FR and R:FR ratio were measured using a SKR-100 radiometer (Skye Instruments, Skye, UK). Petri dishes were kept inside plastic bags to prevent dehydration.

## 2.3. Effect of light and temperature on seed germination

Immediately after collection the seeds were germinated at 25 °C under WL, red (R) light, far red (FR) light and darkness. For the R treatment, the Petri dishes were placed inside boxes made from one red plexiglass filter (series No. 2424 Röhm & Hass, México, D.F., R:FR = 4.4, PFD = 8 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). For the FR treatment, the Petri dishes were placed inside boxes made from one red and one blue plexiglass filter (series No. 2423, R:FR = 0.05, PFD = 5 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Darkness was ensured by wrapping the Petri dishes in two layers of aluminium foil. For WL, seeds were counted daily until germination was complete. Germination in FR, R and darkness were evaluated only after 10 days of incubation. Germination in WL was also tested one and 2 years after collection. Temperature effect was tested under WL inside the growth chambers at 15, 20, 25, 30 °C; and 20/30 °C (day/night, 12/12 h).

## 2.4. Effect of air moisture on germination

A vertical clear plastic moist chamber 1.22 m high, 0.55 m long and 0.35 m wide was used, with four levels 20 cm apart. The levels were separated with a mesh with holes of 0.5 cm<sup>2</sup>. A humidifier (Ultrasonic Misty cool Sun Shine mod HUM-006, China) was placed in the bottom of the chamber, and an air extractor in the top, which moved the air column, creating an air moisture gradient inside the chamber. In each side of the chamber, eight fluorescent lamps were placed (13W/41-827, Osram, Double Dulux, México). The photoperiod was 12 h d<sup>-1</sup>. In each level, there were ten open glass Petri dishes with 50 dry seeds directly in each one, five dishes for each species. Temperature and RH were measured at each level with a HOBO (H08-032-08, Onset Computer Corporation, Pocasset, MA, USA), and water condensation was visually determined in each level. The level closest to the moisture source was the first and the more distant the fourth.

## 2.5. Effect of osmotic potential on germination

To determine the minimal osmotic potential necessary to induce germination five replicates of 30 seeds for each osmotic potential, and species were used. Solutions were prepared with

polyethylene glycol (PEG 8000, Baker, USA) at osmotic potentials of -0.01, -0.02 and -0.06 MPa, and from -0.1 to -0.8 MPa at intervals of -0.1 MPa. Seeds were stuck to the paper by being moistened with the same osmotic solution used later to cover them inside the Petri dish (5 mL). The dishes were placed in closed plastic bags to avoid any loss of water. The osmotic potential of the PEG solutions were calculated using the program SPMM (Michel and Ratcliffe, 1995). Seeds were incubated in the growth chamber at 25 °C with light (day/night, 12/12 h).

## 2.6. Data analysis

Logistic regression analysis was used to estimate the probability of germination as a function of: age, temperature, distance from source of moisture or osmotic potential, using JMP version 3.2 software (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). Germination rates and lag time were compared using a one- or two-way ANOVA test, and multiple comparisons were made using Tukey's test (Statgraphics, ver. 5.0 Statistical Graphics Co., Rockville, MD, USA). Where variances were not homogeneous, Kruskal-Wallis tests were used, and visual comparisons were made using Box and Whiskers plots. Cumulative germination was fitted to exponential sigmoid curves using Table Curve 2D, version 3 (AISN, Software, Chicago, IL, USA).

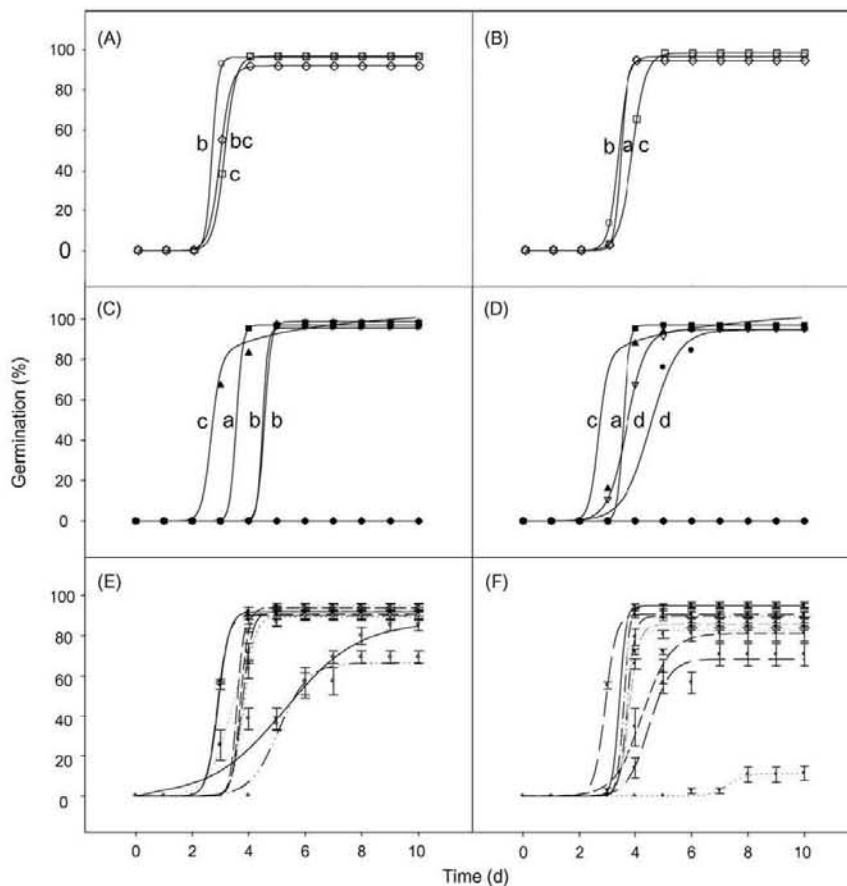
## 3. Results

Neither species of *Marathrum* germinated in darkness or in FR, but germinated to high percentages in WL and R treatments. The capacity and rate of germination were faster in *M. schiedeanum* than in *M. rubrum*, but otherwise there were no significant differences between the species. Light quality (LB, R) did not cause significant differences (Table 1). After one and 2 years, germination capacity and lag time of the two species did not differ significantly (Table 1, Fig. 1A and B). Germination rate varied with age ( $F_{(5, 29)} = 13.71, P = 0.0001$ ; Fig. 1A and B). It was slower in 1-year-old seeds than in seeds of other ages, but this difference was minimal. No seeds of either species germinated at 15 °C. In the other temperature treatments (20, 25, 30 and 20/30 °C), germination proportion did not differ between species or temperatures (Table 1, Fig. 1C and D). Germination rate differed between the species ( $F_{(1, 39)} = 97.20, P = 0.0001$ ) and temperatures ( $F_{(3, 39)} = 74.98, P = 0.0001$ ). There was also a significant interaction between factors ( $F_{(3, 39)} = 31.96, P = 0.0001$ ). In both species, germination was fastest at 25 and slowest at 30 °C. Germination rate was intermediate at 20 and 20/30 °C, with no significant differences between them, but at these temperatures seeds of *M. schiedeanum* germinated faster than those of *M. rubrum*. In both species lag time also differed significantly ( $H = 19, P = 0.0002$ ). It was shortest at 25 and 30 °C and longest at the other temperatures.

Relative humidity was 100% in the entire moisture chamber, however, seeds of both species germinated only in the two levels of the moisture chamber closest to the source of moisture (1 and 2),

**Table 1**  
Results of the logistic regression analysis and effect test for the germination of *M. schiedeanum* and *M. rubrum* under different experimental conditions

Experimental condition	Chi square of the model	P	Wald Chi square for the source of variation	P
Light	8.49	0.04	1.47	0.22
Storage time	4.89	0.18	3.49	0.06
Temperature	6.18	0.52	1.70	0.63
Level of moisture chamber	779.3	0.0001	34.6	0.0001
Osmotic potential	1597.42	0.0001	281.0	0.0001



**Fig. 1.** Germination percentages of *M. schiedeanum* and *M. rubrum* after different treatments: storage (A and B), seeds immediately after collection ( $\circ$ ), and after 1 ( $\square$ ) and 2 ( $\diamond$ ) years. Seeds were stored in paper bags at room temperature (24 °C). (C and D) Effect of temperature, seeds were germinated at: 15 °C ( $\blacklozenge$ ), 20 °C ( $\bullet$ ), 25 °C ( $\blacksquare$ ), 30 °C ( $\blacktriangle$ ) and 20–30 °C ( $\blacktriangledown$ ). Statistical comparisons include both species and the treatments. (E and F) Seeds were germinated at different osmotic potentials: 0 MPa ( $\bullet$ ), –0.01 MPa ( $\blacklozenge$ ), –0.02 MPa ( $\bullet$ ), –0.06 MPa ( $\blacklozenge$ ), –0.1 MPa ( $\blacklozenge$ ), –0.2 MPa ( $\blacklozenge$ ), –0.3 MPa ( $\blacklozenge$ ), –0.4 MPa ( $\blacklozenge$ ), –0.6 MPa ( $\blacklozenge$ ), –0.7 MPa ( $\blacklozenge$ ) and –0.8 MPa ( $\circ$ ).

where air was saturated with water vapor and then water was condensed on the Petri dishes. On the first level, germination probabilities were 91.3 and 53.3% for *M. schiedeanum* and *M. rubrum*, respectively, and 87.1 and 35.6%, respectively on the second level (Table 1).

From 0 to –1 MPa, all the seeds of both species germinated in high percentages, and germination always began on the fourth day, except that at 0 MPa when it began on the third day (Fig. 1E and F). From –0.1 to –0.8 MPa, there were significant differences in germination capacity and germination rate between treatments and species. In *M. rubrum*, germination began to be significantly reduced at –0.3 MPa (63.83 ± 30.54%). At –0.6 MPa, germination began on the sixth day and reached only 11.33 ± 11.92%. Seeds did not germinate at lower osmotic potentials. In *M. schiedeanum*, germination was reduced at –0.7 MPa (69.99 ± 12.82%), and it began on the fifth day. At osmotic potentials as low as –0.8 MPa, this species germinated to 18.66 ± 9.6%, beginning on the seventh day. The probability of germination were significantly related to osmotic potential (Table 1) and this was different in each species. In *M. schiedeanum*, germination rate was highest at –0.06 MPa and it slowed as osmotic potential decreased ( $H = 45$ ,  $P = 0.00001$ ). *M.*

*rubrum* also had the highest rate of germination at –0.06 MPa ( $H = 34.86$ ,  $P = 0.00002$ ) but showed a higher heterogeneity in germination rate among replications than *M. schiedeanum*, since there was no clear pattern in the germination rate along the osmotic potential gradient tested (Fig. 2). Seeds of *M. rubrum* that did not germinate in the solutions with the lowest osmotic potential germinated on the third day after they were dried and then allowed to imbibe in water.

#### 4. Discussion

Seeds of *M. schiedeanum* and *M. rubrum* are non-dormant, have a high germination capacity and are positive photoblastic. Non-dormancy is unusual for aquatic plants as it is a feature related to the seasonality of their environment (Baskin and Baskin, 2001). The annuals *M. schiedeanum* and *M. rubrum* depend entirely on their seeds for their permanent establishment, thus lack of dormancy and short lag time are advantageous to reach their reproductive stage quickly (Philbrick and Novelo, 2004). Furthermore, their habitat has fast-flowing water, which may prevent seeds from reaching suitable germination sites. *M. schiedeanum*

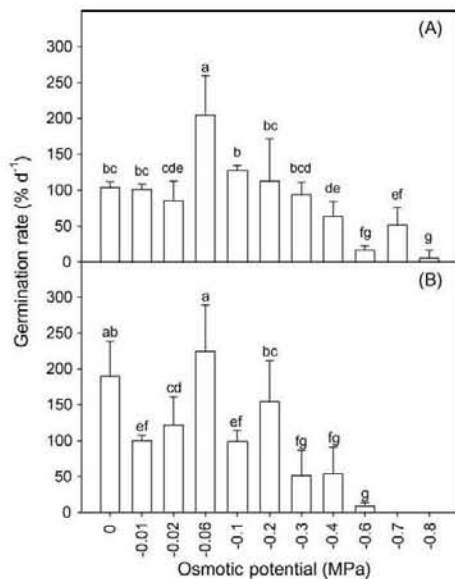


Fig. 2. Instantaneous germination rates at the inflection point (first derivative maxima) of the exponential sigmoid curves, described by the germination of *M. schiedeanum* (A) and *M. rubrum* (B) at different osmotic potentials. Statistical comparisons were made within each species.

and *M. rubrum* have several common traits with ruderal plants (sensu Grime, 1979). They grow in severely and persistently disturbed habitats thus have a short life cycle related to the intermittent nature of the habitat, high seed production and the fact that flowering and seed ripening occurs at the same time in the same rocks. Nevertheless, habitat discontinuity and lack of seed dormancy mean that establishment and survival could be more difficult for them than for ruderal species. In Podostemaceae this has been related to species discontinuous distribution in small geographical areas (Sculthorpe, 1967; Philbrick and Novelo, 2004).

Germination of *M. schiedeanum* and *M. rubrum* depends on the high-low cycle level of water. Seed dispersal in these species starts in February; they germinate 1–3 months later, in June, at the beginning of the rainy season, when the river's water flow rate is relatively low (Philbrick and Novelo, 2004). Germination of *M. schiedeanum* and *M. rubrum* is inhibited by 15 °C and favored by relatively high temperatures. Water temperature in our study area, in late spring and early summer, is similar to the temperature of treatments where germination is fastest (25–30 °C). The longest lag times and lowest germination rates were reached at 15 °C, and under temperature fluctuations, probably as result of the lowest temperature during the fluctuation (20/30 °C). In the study area, these conditions occur in the water and on the rocks, in the winter dry season when germination does not take place.

Positive photoblastic seeds, as *M. schiedeanum* and *M. rubrum*, require light rich in red and poor in FR to germinate. As water depth or microflora increases, light (mainly red light) rapidly diminishes (Frankland et al., 1987) but, in shallow, clear water rivers flowing over rocks transmission of red light is not affected (Van Duin et al., 2001), guaranteeing high germination of species like *Podostemum ceratophyllum* (Philbrick, 1984) and the studied species, which germinates under water. But, in *M. schiedeanum* and *M. rubrum* seedling establishment may occur only outside of the water, because after germination the seedlings, released from their seed covers, float and have little chance of anchorage. Seeds of *M.*

*schiedeanum* and *M. rubrum* trapped in the litter may not germinate because plant litter transmits FR mainly (Vázquez-Yanes et al., 1990). Thus, successful germination and establishment of these species may be restricted to open spaces on the rocks, where mucilage fixes seeds. After hydration and dehydration, seeds maintained their viability, remained adhered to the substrate and retained their capacity to form mucilage (personal observations) in less than a second when in contact with moist surfaces as other Podostemaceae do (Mohan Ram and Sehgal, 1997).

Results relating to air moisture and osmotic potential gradients demonstrated that *M. rubrum* had higher water requirements for germination than *M. schiedeanum*. Compared with terrestrial species that grow in unsaturated soils and absorb water from the vapor present in the soil (Wuest, 2007), both our species required constant moisture but did not absorb it from water vapor. Seeds of *M. schiedeanum* and *M. rubrum* reached high germination percentages when directly in contact with wet surfaces – such as in the moist chamber where water vapor condensed on the dish surface and in Petri dishes with PEG solutions. In this last condition, seeds of both species germinated in very low osmotic potentials, similar to those in arid environments. In the lowest osmotic potential, the mucilage may absorb water from the PEG solution, and to diffuse water from the substrate to the seed making it available for seed imbibition and germination as in terrestrial species (Werker, 1997). This may explain why germination does not occur until the rainy season, even though during the dry season, air moisture is high on the rocks near the river surface. At the beginning of the rainy season the mucilage can absorb water from the constant sprinkling, and/or from the microflora and plant litter that still remain wet on the rocks.

The response to air moisture gradient and to osmotic potential confirms that, in order to germinate, *M. rubrum* needs higher critical water content than *M. schiedeanum*. This difference between species may be related to the water flow in both rivers. *Marathrum rubrum* grows in river Horcones which has greater runoff volume than river Las Juntas. In *M. rubrum*, the osmotic potential that inhibits germination is lower than it is for *M. schiedeanum*. Osmotic potential as an environmental cue, and faster germination in a fraction of *M. rubrum* and *M. schiedeanum* seeds, at a relatively low osmotic potential (in this case –0.06 MPa) may be an adaptive advantage, indicating appropriate germination conditions for species from seasonal habitats, as occurs with other species with a short life-span (Allen et al., 1999).

*M. schiedeanum* and *M. rubrum* are orthodox seeds, since they retained their viability for at least 2 years in suboptimal storage conditions (Hong and Ellis, 1996). Nevertheless, the required growth conditions in Podostemaceae make it difficult to base its conservation only on seed storage. An association with cyanobacterium-podostemads is known to be necessary for their growth (Philbrick and Novelo, 2004), and the pressure of fast flowing water on the plant body is also necessary. Maintenance of their natural habitat is therefore the main option to preserve these species.

#### Acknowledgement

We thank CONACYT grant 47859-Q.

#### References

- Allen, P.S., Meyer, S.E., Khan, M.A., 1999. Hydrothermal time as a tool in comparative germination studies. In: Black, M., Bradford, K.J., Vázquez-Ramos, J. (Eds.), Seed Biology: Advances and Applications. CAB International, Wallingford, pp. 401–410.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 2001. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press, San Diego.
- Frankland, B., Bartley, M.R., Spence, D.H.N., 1987. Germination under water. In: Crawford, R.M.M. (Ed.), Plant Life in Aquatic and Amphibious Habitats. Special

- Publication Series of the British Ecological Society, Number 5. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England, pp. 167–178.
- Grime, J.P., 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley and Sons, UK.
- Grubert, M., 1991. Ecología de fanerógamas de saltos tropicales adaptadas en forma extrema. *Natura* 91, 54–61.
- Hong, T.D., Ellis, R.H., 1996. A Protocol to Determine Seed Storage Behaviour. IPGRI Technology Bulletin No. 1. Intl. Rome, Plant Genetic Resources Institute.
- Michel, B.E., Ratcliffe, D., 1995. A computer program relating solute potential to solution composition for five solutes. *Agron. J.* 87, 130–162.
- Mohan Ram, H.Y., Sehgal, A., 1997. In vitro studies on developmental morphology of Indian Podostemaceae. *Aquat. Bot.* 57, 97–132.
- Novelo, R.A., Philbrick, C.T., 1997. Taxonomy of Mexican Podostemaceae. *Aquat. Bot.* 57, 275–303.
- Philbrick, C.T., 1984. Aspect of floral biology, breeding system, and seed and seedling biology in *Podostemum ceratophyllum* (Podostemaceae). *Syst. Bot.* 9, 166–174.
- Philbrick, C.T., Novelo, R.A., 1994. Seed germination of Mexican Podostemaceae. *Aquat. Bot.* 48, 145–151.
- Philbrick, C.T., Novelo, R.A., 1995. New world Podostemaceae: ecological and evolutionary enigmas. *Brittonia* 47, 210–222.
- Philbrick, C.T., Novelo, R.A., 2004. Monograph of *Podostemum* (Podostemaceae). *Syst. Bot. Monogr.* 70, 1–106.
- Quiroz, F.A., Novelo, R.A., Philbrick, C.T., 1997. Water chemistry and the distribution of Mexican Podostemaceae: a preliminary evaluation. *Aquat. Bot.* 57, 201–212.
- Sculthorpe, C.D., 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plant*. St. Martin's Press, New York.
- Van Duin, E.H.S., Blom, F.G., Los, J., Maffione, R., Zimmerman, R., Cerco, C.F., Dortch, M., Best, E.P.H., 2001. Modeling underwater light climate in relation to sedimentation, resuspension, water quality and autotrophic growth. *Hydrobiologia* 444, 25–42.
- Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rincón, E., Sánchez-Coronado, M.E., Huante, P., Toledo, J.R., 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71, 1952–1958.
- Werker, L., 1997. *Seed anatomy*. Encyclopedia of Plant Anatomy, 1st ed. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Wuest, S., 2007. Vapour is the principal source of water imbibed by seeds in unsaturated soils. *Seed Sci. Res.* 17, 3–9.

### Capítulo 3

## **Caracterización del microhabitat y variación de la cobertura vegetal y reproductiva de *Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum* (Podostemaceae) en dos ríos tropicales de México.**

### **Introducción**

El crecimiento de una especie está limitado por factores bióticos y abióticos de su hábitat, ciclo de vida y desarrollo; sin embargo el grado de continuidad o aislamiento de una población dentro de su área de distribución o dentro de zonas más delimitadas, influye directamente sobre la estructura de la comunidad, tal como sucede en los ecosistemas fragmentados (Levins, 1969).

En los ríos, a lo largo del cauce las distintas pendientes, la naturaleza del lecho del río, el tipo de vegetación, el clima local, así como el volumen e intensidad de la precipitación hacen que el movimiento del agua corriente abajo tenga variaciones, espaciales y temporales, en la velocidad del flujo y en la formación de turbulencias en las zonas de contacto entre las pequeñas corrientes que se forman en él (Reid y Wood, 1976; Moss, 1988; Angelier, 2000). Esto origina que los ríos sean ambientes continuamente alterados, heterogéneos y complejos para las comunidades y poblaciones de macrófitas, fragmentando su distribución a lo largo de ellos (Williams, 2006).

Las plantas que se han adaptado a sitios de continua “alteración” presentan la tendencia a que su ciclo de vida sea anual o perenne de vida corta; tengan un rápido crecimiento y una elevada producción de semillas, con lo que tienen mayores posibilidades de éxito (Grime, 1979). Aquellas especies con alta plasticidad fenotípica tienen mayor posibilidad de establecerse en estos medios

heterogéneos y cambiantes, debido a que presentan variaciones en caracteres vegetativos y reproductivos (Mal y Lovett-Doust, 2005).

Es común que el ciclo de vida de las macrófitas acuáticas esté fuertemente relacionado con la dinámica del río, a su vez éstas influyen en la estructura y función de los ecosistemas acuáticos modificando la corriente y el sedimento del cauce (Chambers et al., 1994). Las variaciones estacionales del río afectan la distribución vertical y temporal de la luz, al disminuir la cantidad y calidad de ésta, lo cual modifica la estructura y funcionamiento de las comunidades de macrófitos (Sculthorpe, 1967). El crecimiento de las plantas acuáticas dentro de las corrientes, no solo está determinado por la radiación y disponibilidad de los nutrientes (Moss, 1988), sino también por el movimiento del agua y el tipo de sustrato, los cuales actúan directamente en la morfología y en las fluctuaciones espacio temporales de la presencia de las especies (Necchi, 1997).

En zonas tropicales, el crecimiento y desarrollo de las especies acuáticas presenta cambios anuales entre periodos de lluvias y sequía. El crecimiento poblacional inicia durante el verano cuando la temporada de lluvias se establece y el nivel del agua aumenta, los individuos derivados de las semillas, rizomas y fragmentos sobrevivientes inician el crecimiento exuberantemente (Grubert, 1991). Durante la sequía, se inicia la etapa de reproducción y latencia de las partes vegetativas y en ocasiones de las semillas (Sculthorpe, 1967; Philbrick y Novelo, 2004). El efecto de estas variaciones cambia dependiendo del cuerpo de agua en el que se distribuyen las plantas, que va desde cuerpos de agua estancados, hasta con fuertes corrientes y cascadas (French y Chambers, 1996); Un caso extremo de adaptación al medio acuático lo presentan las Podostemáceas, que



viven directamente pegadas a las rocas dentro de caudales de fuertes corrientes y en cascadas. Estos ríos son fuertemente estacionales y pobres en nutrientes como N y P, tienen baja conductividad y un pH prácticamente neutro (Quiroz et al., 1997; Grubert, 1991)

Para la mayoría de las macrófitas presentes en los ríos, su establecimiento se inicia principalmente por semillas o propágulos vegetativos que pueden reiniciar la colonización desde poblaciones vecinas. Sin embargo algunos autores sugieren que la reproducción sexual juega el papel más importante en la colonización y mantenimiento de estas poblaciones (Shibayama y Kadono, 2007).

### **Justificación**

En plantas acuáticas que crecen en ríos su distribución depende de la profundidad de la columna de agua, el sustrato en el que se anclan y la velocidad de la corriente. Las plantas que colonizan y se adaptan a sitios estacionales como en el caso de los ríos en zonas tropicales, presentan características de hábitats alterados o perturbados (tolerancia a variaciones en las condiciones de su medio). Estos continuos cambios ambientales pueden desencadenar diferencias en su distribución, crecimiento y mantenimiento de las partes vegetativas

En las Podostemaceae poco se ha estudiado sobre los factores a pequeña escala que determinan la cobertura vegetativa y reproductiva de las poblaciones y el efecto que tienen las variaciones estacionales en ésta, también poco se sabe sobre el efecto de las variables ambientales (aún las más sencillas de definir) en el crecimiento, por ejemplo: ¿qué superficie de las rocas, en relación con la corriente

y la profundidad, ocupan?, ¿cuál es la relación entre las variaciones estacionales del río y su fenología?

## **Objetivos**

### **General**

- o Estudiar y comparar el crecimiento en cobertura de dos especies de Podostemáceas a través del tiempo, bajo las condiciones macro-ambientales producidas por las variaciones estacionales y por las características de la corriente.

### **Particulares**

- o Analizar las variaciones estacionales en cobertura de las poblaciones de *Marathrum* durante parte de la fase sumergida y la expuesta en un transecto a lo ancho de cada río.
- o Establecer si la velocidad de la corriente y la profundidad influyen sobre la orientación espacial (vertical y horizontal) del crecimiento poblacional de *Marathrum*.
- o Caracterizar las variación de los factores físico-químicos del agua, a lo largo del ciclo de vida de las dos especies de *Marathrum*.

### **Hipótesis**

- o Si el crecimiento en cobertura de las Podostemáceas depende de la variación en el nivel del agua de los ríos, su crecimiento estará determinado por las

variaciones estacionales en el cuerpo de agua y por la relación de la columna de agua con las rocas en que se fijan.

- o Si las Podostemáceas se desarrollan en ríos con fuertes corrientes, su establecimiento y desarrollo dependerá de la velocidad de la corriente y de la orientación de las rocas con respecto a la corriente del río.

### **Antecedentes**

Las corrientes en general tienen aguas de claras a turbias dependiendo de la época del año y el tipo de sustrato rocoso a lo largo del cauce. Además, el color de la corriente y la turbidez están determinados frecuentemente por factores físicos, químicos y biológicos. Entre los principales factores físicos están: flujo y velocidad de la corriente, incidencia de luz, temperatura del agua, y color de las rocas presentes, tamaño de las partículas. Los factores químicos están relacionados con el material en suspensión y la disolución de sustancias en el agua. Los factores biológicos están relacionados con los micro y macroorganismos presentes en el agua, entre ellos las plantas, algas o bacterias y las interacciones que se presentan entre ellos y con otros organismos (Reid y Wood, 1976; Angelier, 2000), sin embargo ninguno de estos factores actúan de manera individual.

### Factores físicos presentes en los ríos

La velocidad de la corriente depende de varios factores que van desde el tamaño del canal, el grado de la pendiente, la naturaleza del sustrato y los obstáculos que encuentra a su paso, hasta el clima local y su estacionalidad. La velocidad está

relacionada con el flujo o descarga que tiene determinado cauce, la cual contribuye al balance entre los materiales del fondo y los materiales disueltos de la atmósfera, principalmente el oxígeno.

La velocidad de la corriente se mide como la distancia que recorre una masa de agua por unidad de tiempo ( $\text{m s}^{-1}$ ), suele ser mayor en el centro del cauce con respecto a las orillas y sobre la superficie y muy baja o nula en zonas de baja profundidad, aguas quietas e incluso cerca del fondo. Dependiendo de la naturaleza del sustrato y del hábitat las corrientes pueden tener velocidades mayores o menores a  $1 \text{ m s}^{-1}$  (ver tabla 3.1). Se puede considerar como corriente rápida a aquellas cuya velocidad de flujo es igual o superior a  $0.5 \text{ m s}^{-1}$ , a esta velocidad la corriente produce un efecto de remoción sobre aquellas partículas que presentan un diámetro inferior a 5 mm. Un fuerte incremento en la tasa de la velocidad de la corriente (de  $0.9 \text{ m s}^{-1}$ ) llega a mover guijarros y cantos (Reid y Wood, 1976).

Tabla 3.1 Velocidad de corriente para diferentes ambientes (Reid and Wood, 1976).

Velocidad ( $\text{m s}^{-1}$ )	Naturaleza del suelo	Descripción del hábitat
> 1.21	Rocas	Torrencial
> 0.91	Ripia	Torrencial
> 0.30	Grava	Con sedimentos y otros objetos
> 0.20	Arena	Con sedimentos y otros objetos

La calidad y cantidad de luz que penetra en el agua se ve atenuada por la profundidad debido a que las longitudes de ondas de luz del espectro visible se

absorben diferencialmente, llegando más profundo las longitudes de onda corta como la luz azul (400 nm; hasta 250 m de profundidad). Las longitudes mayores como el rojo lejano (760 nm) son las primeras en ser absorbidas en las primeras capas de agua (Jeffries y Mills, 1990). La radiación solar calienta el medio, como resultado hay diferencias en la densidad de las masas de agua, las que al desplazarse verticalmente mezclan y alteran la composición química y el pH del agua (Angelier, 2000).

La temperatura es un factor muy importante para el desarrollo de los sistemas acuáticos, ya que afecta el movimiento de las moléculas, la dinámica del fluido, la constante de saturación, la disolución de gases en el agua, las tasas metabólicas de los organismos y un sin fin de factores que actúan de manera directa o indirecta en los ciclos e historias de vida de todos aquellos organismos presentes en los cuerpos acuáticos (Hauer y Hill, 2006).

En los ríos, en particular, la temperatura del agua depende de las fluctuaciones en la velocidad de la corriente, el volumen de agua, la temperatura del aire, la penetración de la luz, la absorción, dirección e intensidad de la radiación, también existen otros agentes que intervienen como la estacionalidad, turbidez, origen de la corriente y sustrato (Reid y Wood, 1976).

### Factores químicos

El calor específico y las propiedades fisicoquímicas de la molécula del agua permiten la disolución de sustancias químicas, la presencia de partículas suspendidas (Jeffries y Mills, 1990), y la disolución de los gases atmosféricos. Entre los componentes químicos del agua encontramos electrolitos en forma de

aniones de bicarbonatos, sulfatos, nitratos, fosfatos, silicatos y cloro, también están presentes cationes alcalinos de calcio y magnesio o sodio y potasio y algunos metales como el hierro y manganeso (Angelier, 2000).

En las corrientes, la mayor parte del carbono inorgánico se encuentra en forma de sales bicarbonatadas y bicarbonatos, mientras que el dióxido de carbono libre se encuentra en bajas concentraciones. El pH del agua refleja el contenido de CO<sub>2</sub>, por lo que entre más alto es el pH de una corriente, más ricas en carbonatos serán sus aguas (Reid y Wood, 1976).

La constante agitación y los remolinos que se origina en la corriente al pasar por rápidos y cascadas promueve un mayor intercambio de gases con el aire por tanto, el contenido de oxígeno disuelto en el agua puede variar significativamente a lo largo del día y del año (Reid y Wood, 1976; Jeffries y Mills, 1990).

### Características de las plantas adecuadas a las corrientes

Las plantas acuáticas han desarrollado adaptaciones para la vida en las corrientes que van desde la resistencia al flujo de agua, mediante modificaciones morfológicas y estructurales como formas hidrodinámicas, que les permiten oponer menor resistencia a la corriente, hasta procesos metabólicos como la osmoregulación (Giller y Malmqvist, 2000). Las macrófitas como las briofitas, las pteridofitas y las espermatofitas son plantas bien adaptadas al medio gracias a su plasticidad morfológica en sus formas de crecimiento. Estas plantas reducen su resistencia a las fuertes corrientes, mediante formas aerodinámicas (hojas con tendencia filamentosa delgadas y alargadas y estructuras que les permiten anclarse fuertemente a un sustrato), y se protegen creciendo en poblaciones

densas y con ciclos de vida fuertemente estacionales (Sculthorpe, 1967; Jeffries y Mills, 1990; Doods, 2002). Por ejemplo, las algas eucarióticas que constituyen un importante y diverso grupo de organismos principalmente en aguas dulces, tienen formas filamentosas altamente ramificadas, que les permiten adherirse a las rocas mediante una capa gelatinosa y/o crecen en colonias que forman láminas apretadas que cubren las rocas (Doods, 2002).

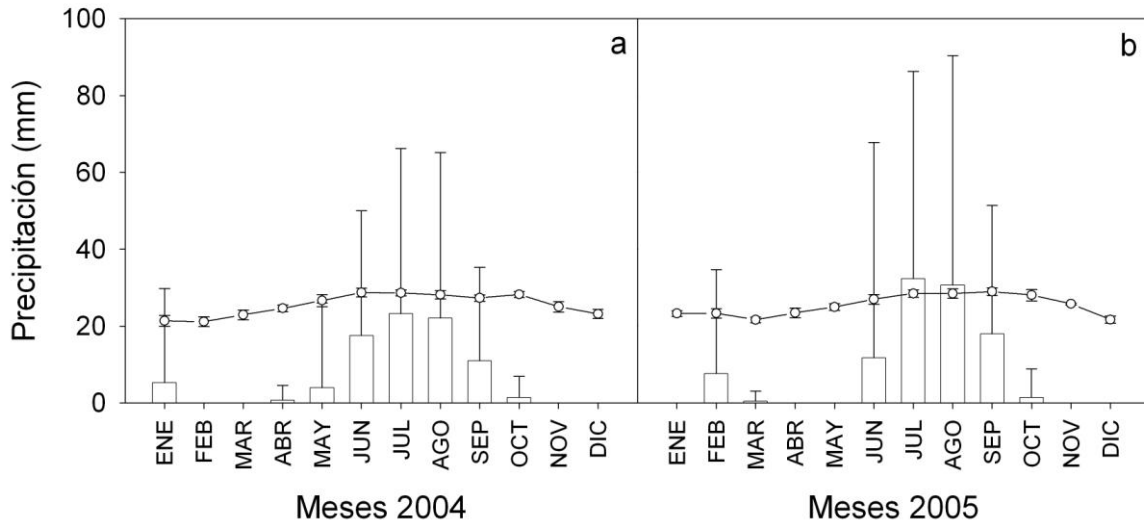
Los ríos pueden presentar diferentes tipos de sustratos para el desarrollo de las plantas por lo que podemos encontrar comunidades epilíticas, epipélicas y episámicas. Las primeras utilizan una gran variedad de rocas con diferentes superficies topográficas, que aprovechan para su distribución. Las otras dos utilizan sedimentos finos y arenas (Jeffries y Mills, 1990).

## **Materiales y métodos**

### Área de Estudio

El trabajo de campo se realizó en dos ríos de Jalisco: Las Juntas y Horcones, en cada uno se marcó un transecto. Posteriormente en los transectos se midieron algunos factores macroambientales (factores fisicoquímicos, velocidad de corriente y profundidad) y microambientales (cobertura de las plantas en fase vegetativa y reproductiva), en cada estación del año otoño-tardío (noviembre), invierno-tardío (febrero), primavera-tardía (mayo), verano-temprano (junio) y otoño-tardío (noviembre). La cobertura de *Marathrum schiedeanum* se determinó en rocas localizadas en un transecto (12 m de ancho por 15 m de largo) sobre el Río Las Juntas. En este sitio se marcaron 15 rocas con presencia y ausencia de la especie. La cobertura de *Marathrum rubrum* se determinó en rocas localizadas en

un transecto sobre el Río Horcones (19 m de ancho por 10 m de largo); en éste se marcaron 13 rocas con presencia y ausencia de la especie. En las Figuras 3.1 se muestra la temperatura y la precipitación mensual promedio, durante los años en que se realizó el estudio (2004 y 2005).



Figuras 3.1 Precipitación mensual promedio en los años a) 2004 y b) 2005. La línea continua muestra el promedio de la temperatura ambiental para estos años.

### Factores macroambientales

#### a) Factores físico-químicos

En cada río, a la misma profundidad, y con una sonda HYDROLAB (Modelo Quanta water quality monitoring system, Hydrolab Corporation Austin, Texas USA) se midieron: temperatura del agua, turbidez, conductancia específica, potencial óxido-reductor, oxígeno disuelto, pH, salinidad. Los nitratos ( $\text{NO}_3$ ), nitrógeno total (N) y fosfatos ( $\text{PO}_4$ ) se cuantificaron con un colorímetro (Hanna Instruments C 200 Multiparameter Ion Specific Bench Meter for the Lab. Biolab Australia). Este monitoreo de factores físicos y químicos se realizó durante cada estación del año.



## b) Velocidad de la corriente y profundidad

La velocidad de la corriente y la profundidad se midieron con una sonda de flujo global (flow probe modelo FP101 Global Water Instrumentation, Inc. CA, USA).

Para calcular el aforo ( $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ ) de los ríos, el transecto se dividió en secciones, midiendo la velocidad y profundidad promedio de cada sección y con base en estos valores se calculó la velocidad promedio de la corriente del cauce. La descarga (velocidad promedio de la corriente por área) de cada río se obtuvo a partir de la formula:

$$Q = VA \quad \text{donde:}$$

$V$  = velocidad promedio de la corriente + 1(cte)

$A = b \times h$ , donde  $b$  es el ancho del transecto y  $h$  el promedio de la profundidad de la corriente.

Para ajustar el valor de la descarga de agua,  $Q$  se multiplica por 1.064, que resulta de multiplicar  $0.8 \times 1.33$ , (valores establecidos para un sustrato rugoso y de pendiente heterogénea y para profundidades menores a 60.9 cm, respectivamente). Estas mediciones se realizaron en cada estación del año, excepto en los meses en que la corriente fue muy fuerte.

## Factores microambientales

En el transecto de cada río, en forma aleatoria, se escogieron 5 rocas. En cada roca se trazaron 3 cuadrantes de  $1 \text{ m}^2$ . Dos cuadrantes incluyeron la posición frontal con respecto a la corriente y algunas porciones laterales (de acuerdo con la forma y posición de la roca) y el tercero se ubicó en el lado opuesto a la corriente.

En cada cuadrante se midió la cobertura de las plantas en fase vegetativa y

reproductiva de *Marathrum*, la velocidad de corriente y la profundidad en 3–5 puntos de las zonas cubiertas por la planta, dependiendo del tamaño y forma de la roca. También se determinó la disposición de las partes reproductivas y vegetativas con respecto a la lámina de agua en al menos 3 puntos de la roca, en cada cuadrante. A los segmentos con estructuras reproductivas se les denominará fase reproductiva y a los segmentos que no los presenten, fase vegetativa, aunque puedan pertenecer al mismo individuo, dado que no se pueden separar los individuos y ambas fenofases puedan estar coexistiendo en los mismos. La cobertura de las especies en la roca se determinó calculando el porcentaje cubierto en cada cuadrantes, con el apoyo de fotografías, cuya posición se ubico en el contorno de la roca La superficie cubierta y sumergida dependió del nivel del agua, en la época de muestreo.

### Análisis de los datos

Los datos fisicoquímicos del agua se analizaron comparando los parámetros de ambos ríos durante las cuatro estaciones del año mediante pruebas de t pareada. El aforo de los ríos, se comparó con un análisis de varianza de dos vías entre las 5 épocas que se midieron. Para el análisis de microhábitats se utilizó un ANOVA de dos vías. Posteriormente para cada ANOVA se hizo la comparación múltiple con una prueba de Tukey. Esto se realizó para cada microambiente (velocidad de corriente y profundidad), así como para las coberturas vegetativas y reproductivas en los cuadrantes durante las 5 estaciones. Por otra parte se comparó la cobertura vegetativa en los meses de noviembre (2004 y 2005) en las rocas y cuadrantes que se poblaron durante los dos años. Para correlacionar el efecto de la velocidad

de la corriente y la profundidad con la cobertura vegetativa se realizó un análisis de correlación lineal. Para los análisis se utilizaron los programa JMP versión 3.2 software (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) y Statgraphics, ver. 5.0 (Statistical Graphics Co., Rockville MD, USA).

## **Resultados**

### Factores macroambientales

Los resultados de las pruebas de t-pareada indican que en general no hay diferencia significativa entre los parámetro evaluados en el agua de los ríos (Tabla 1). No se presentan diferencias a lo largo del año en el pH, salinidad, potencial óxido-reductor, oxígeno disuelto, fósforo y fosfatos, incluyendo la ausencia de nitrógeno en los ríos en las diferentes épocas del año. Los factores físicos como temperatura anual y turbidez no tienen cambios importantes, solo se detectaron diferencias significativas en la conductancia específica y el aforo del cauce tanto en las diferentes épocas como entre los ríos (Tabla 3.2). No existieron relaciones significativas entre la turbidez, la velocidad, la corriente y el aforo ( $P \leq 0.05$ ). En general el río Horcones muestra mayor varianza en las variables evaluadas.

Tabla 3.2 Factores macroambientales presentes en los ríos durante las 4 estaciones del año. Entre paréntesis se presenta la D. E. Turbidez en unidades de turbidez nefelométrica (NTU); oxígeno disuelto (OD); Conductancia específica (SCP); Potencial oxido-reductor (ORP). Nitratos ( $0.00$  to  $0.35 \text{ mg L}^{-1}$ ) y fosfatos ( $0.00$  to  $2.50 \text{ mg L}^{-1}$ ).

	I. C. 95%	I.C. 95%	t- pareada
Parámetro	Las Juntas	Horcones	P > 0.05
Aforo del río ( $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$ )	$8.20 \pm 4.40$ (6.49 – 9.9)	$19.52 \pm 9.58$ (16.28 – 22.77)	0.0001
Temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ )	$25.1 \pm 1.1$ (23.4 – 26.82)	$22.6 \pm 3.1$ (17.7 – 27.5)	0.182
Turbidez ( NTU)	$14.5 \pm 11.14$ (-3.25 – 32.2)	$18.23 \pm 22.72$ (-17.93 – 54.375)	0.582
*SCP ( $\text{mS cm}^{-1}$ )	$0.12 \pm 0.018$ (0.096 – 0.15)	$0.06 \pm 0.009$ (0.046 – 0.073)	0.0026
ORP (mV)	$437.75 \pm 129.9$ (231.03 – 644.47)	$464.75 \pm 147.1$ (230.66 – 698.84)	0.178
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> (ppm)	$0.55 \pm 0.20$ (0.23 – 0.87)	$0.54 \pm 0.53$ (-0.3 – 1.38)	0.967
P (ppm)	$0.25 \pm 0.09$ (0.1 – 0.38)	$0.24 \pm 0.23$ (-0.13 – 0.6)	0.952
OD (% de Saturación)	$108 \pm 7.34$ (96.3 – 119.68)	$111.35 \pm 8.17$ (98.35 – 124.35)	0.317
OD ( $\text{mg L}^{-1}$ )	$7.5 \pm 0.72$ (6.36 – 8.64)	$8.12 \pm 0.54$ (7.31 – 9.03)	0.0187
pH	$7.36 \pm 0.49$ (6.56 – 8.14)	$7.16 \pm 0.88$ (5.77 – 8.56)	0.719
*Salinidad (Pss)	$0.063 \pm 0.005$ (0.055 – 0.071)	$0.035 \pm 0.006$ (0.026 – 0.044)	0.0004

El aforo de la corriente (Fig. 3.2) presentó diferencia significativa entre estaciones del año (épocas)  $F_{(4,63)} = 5.2566$ ;  $P = 0.0011$  siendo el mes de mayo el que presentó menor volumen de agua ( $5.29 \pm 2.5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) y los meses de junio y noviembre presentaron el mayor aforo de agua ( $16.76 \pm 2.4$  y  $18.66 \pm 2.3 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ). Entre los ríos estudiados también hay diferencias significativas  $F_{(1, 63)} = 33.50$ ;  $P = 0.0001$ , siendo el río Horcones el de mayor aforo  $19.52 \pm 1.3 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , mientras que el río Las Juntas fue de  $8.20 \pm 1.5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ .

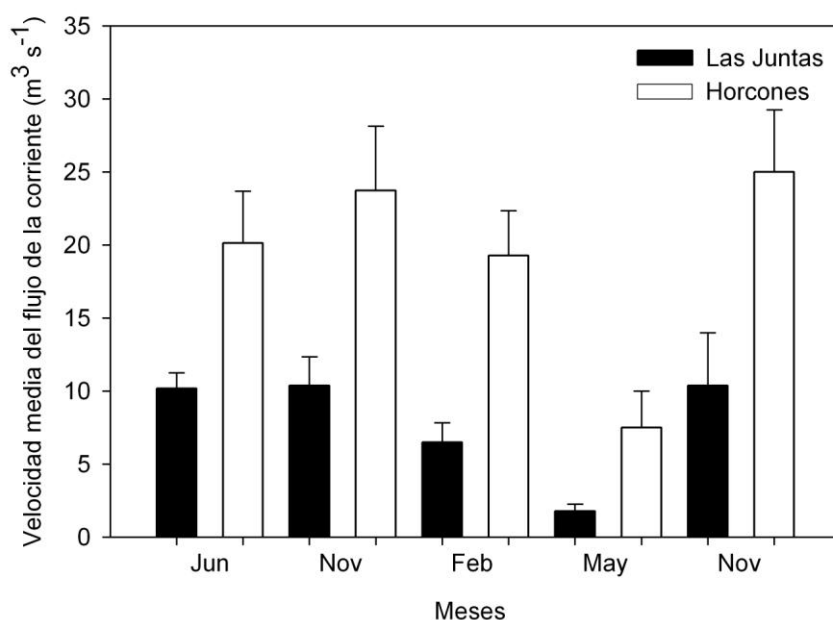


Figura 3.2 Aforo en los ríos Las Juntas y Horcones en las diferentes épocas del año.

### Factores microambientales

#### a) Velocidad de corriente:

La mayor velocidad de corriente que golpea contra las rocas se presentó en el río Horcones. A lo largo del año en las diferentes épocas se presentan diferencias en la velocidad de la corriente en ambos ríos, principalmente en Mayo con la menor

velocidad, y en noviembre 2005 con la mayor velocidad de corriente (Figura 3.3).

Entre los cuadrantes de una misma roca la velocidad de corriente es poco

variable, pero altamente variable entre las rocas (Tabla 3.3).

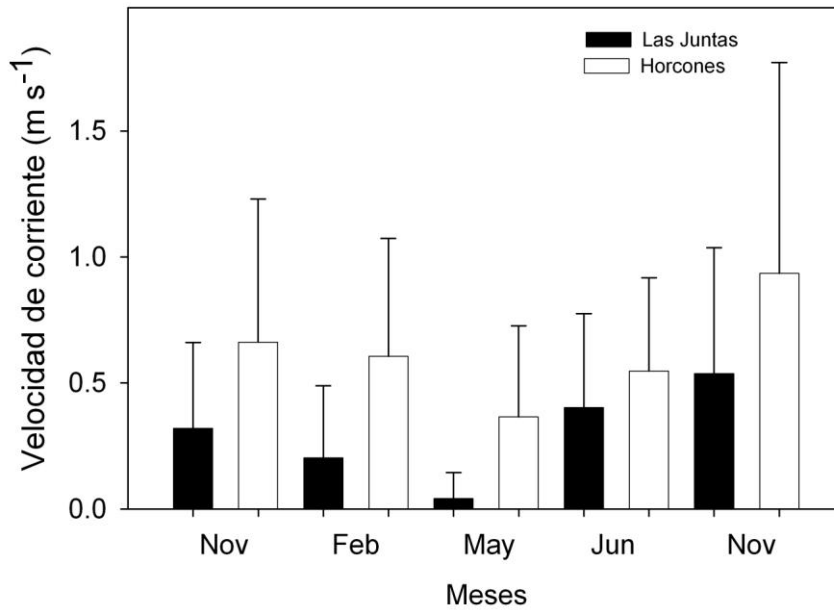


Figura 3.3 Velocidad de corriente que golpea las rocas de cada río Las Juntas y Horcones en las diferentes épocas del año.

Tabla 3.3 Análisis de varianza para la velocidad de corriente en las rocas de los ríos.

	Las Juntas		Horcones		Entre ríos	
	F	P	F	P	F	P
Entre épocas	10.3971	0.0001	6.8315	0.0001	13.6348	0.0001
Entre rocas	4.8979	0.0009	3.3578	0.0111	3.2096	0.0131
Entre cuadrantes	0.5111	0.6007	0.2716	0.7625		
*G.L.	173		187		361	

b) Profundidad de la corriente:

La profundidad de la corriente en las rocas experimentales varía a lo largo del año principalmente entre los meses de febrero y mayo, siendo éste último el que presenta menor profundidad (Figura 3.4). No se observan diferencias en la profundidad entre rocas, ni entre cuadrantes de un mismo río (Tabla 3.4).

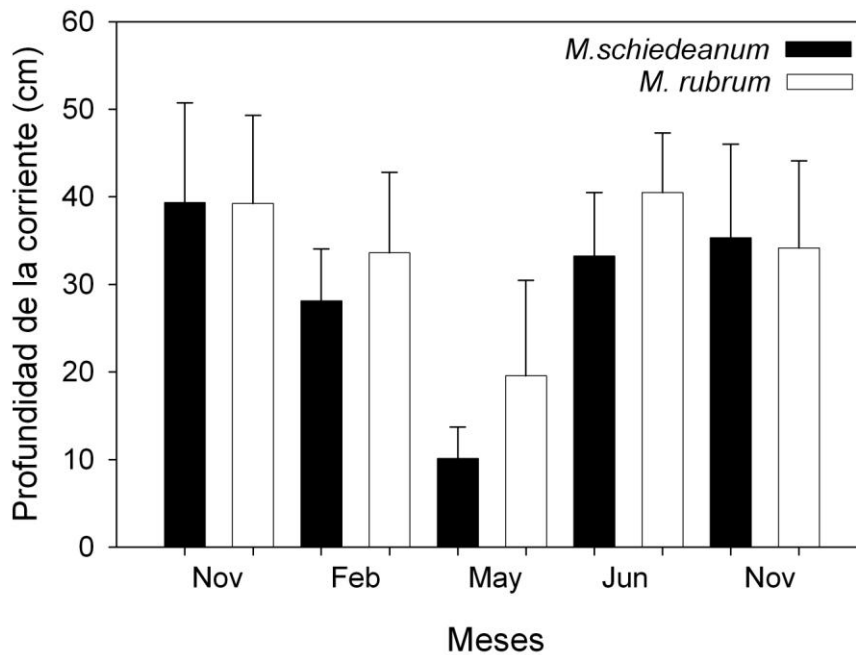


Figura 3.4 Profundidad de la corriente de los ríos Las Juntas y Horcones entre las rocas experimentales en las diferentes épocas.

Tabla 3.4 Análisis de varianza para la profundidad de la corriente entre las rocas de los ríos. (se analizan 5 épocas, 5 rocas, 3 cuadrantes).

	Las Juntas		Horcones		Entre ríos	
	F	P	F	P	F	P
Entre épocas	46.5456	0.0001	26.3495	0.0001	65.5957	0.0001
Entre rocas	2.2232	0.0686	3.4343	0.0098	0.6470	0.6293
Entre cuadrantes	0.6644	0.5159	1.8495	0.1602		
*G.L.	171		187		359	

c) Cobertura de segmentos de planta(s) en fase vegetativa de *Marathrum* en los ríos.

La fase vegetativa para ambas especies ocurre durante el verano (julio–septiembre), cuando el agua cubre la mayor parte de la roca, y a finales de la primavera entre los meses de mayo y junio la cobertura de segmentos de la planta solo en fase vegetativa es nula, en esta época el nivel del agua disminuye considerablemente (Tabla 3.5). En la misma época no se observa variación vertical en cobertura para las dos especies (Figura 3.5), pero entre cuadrantes hay variaciones en *M. rubrum*.

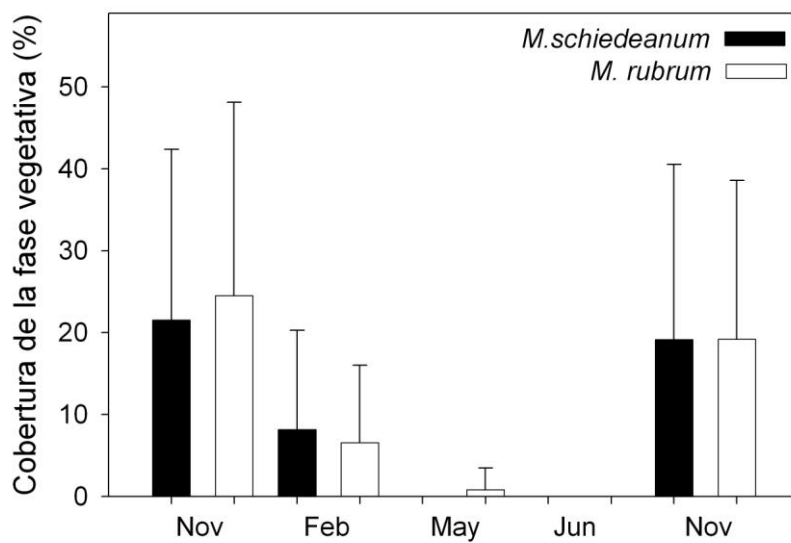


Figura 3.5 Cobertura de segmentos de planta(s) en fase vegetativa para *M. schiedeanum* y *M. rubrum*.



Tabla 3.5 Análisis de varianza para el porcentaje de cobertura de la fase vegetativa entre las rocas de los ríos. Se analizan 5 épocas, 5 rocas, 3 cuadrantes.

	<i>M. schiedeana</i>		<i>M. rubrum</i>		Entre especies	
	F	P	F	P	F	P
Entre épocas	16.9712	0.0001	20.7018	00001	37.8081	0.0001
Entre rocas	1.9248	0.1085	3.4197	0.0101	0.9316	0.4456
Entre cuadrantes	3.0000	0.0524	9.8354	0.0001		
Cobertura total					0.1155	0.7342
*G.L.	173			187	361	

d) Cobertura de segmentos de planta(s) en fase reproductiva en las rocas experimentales

La fase reproductiva de *Marathrum* se presenta entre los meses de febrero y mayo siendo mayor la cobertura en este último (Figura 3.6). También hay diferencia significativa entre especies. Solo Horcones presentan diferencias en la cobertura de la fase reproductiva de *M. rubrum* en los cuadrantes (Tabla 3.6).

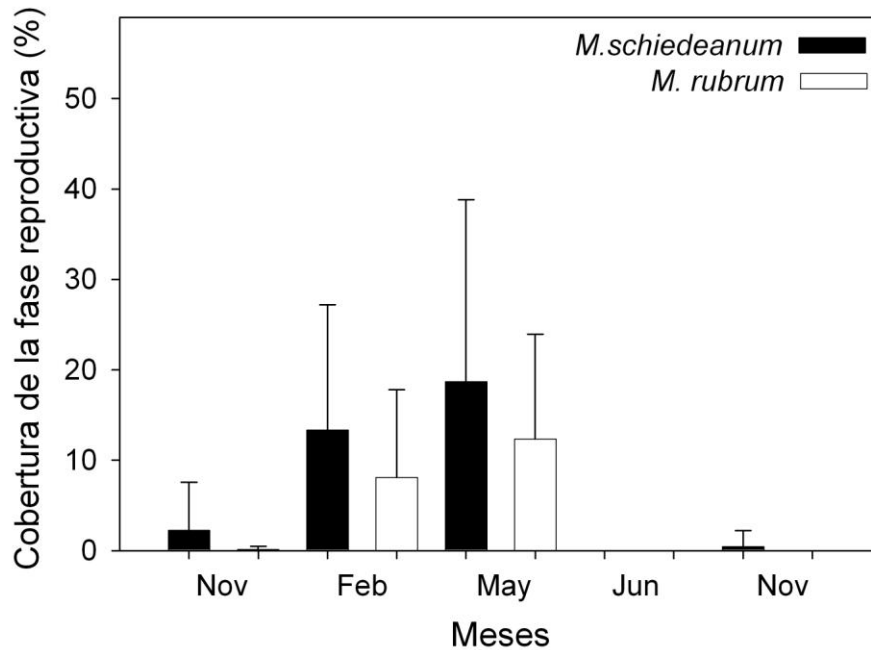


Figura 3.6 Porcentaje de cobertura ocupada por segmentos de planta(s) en fase reproductiva para *M. schiedeanum* y *M. rubrum*.

Tabla 3.6 Análisis de varianza para el porcentaje de cobertura reproductiva entre las rocas de los ríos. (se analizan 5 épocas, 5 rocas, 3 cuadrantes).

	<i>M. schiedeanum</i>		<i>M. rubrum</i>		Entre especies	
	F	P	F	P	F	P
Entre épocas	20.2749	0.0001	29.2709	0.0001	43.7506	0.0001
Entre rocas	1.6479	0.1645	1.2875	0.2765	1.6614	0.1584
Entre cuadrantes	1.4886	0.2286	9.0123	0.0002		
Cobertura total					5.2896	0.0220
*G.L.	172		187		361	

e) Comparación interanual de la cobertura de segmentos de planta(s) en fase vegetativa por roca y por cuadrante.

El ANOVA no muestra diferencias (Tabla 3.7) entre el porcentaje de cobertura vegetal entre especies y años (noviembre 2004 y 2005), sin embargo se presentan diferencias entre rocas y cuadrantes (Figuras 3.7).

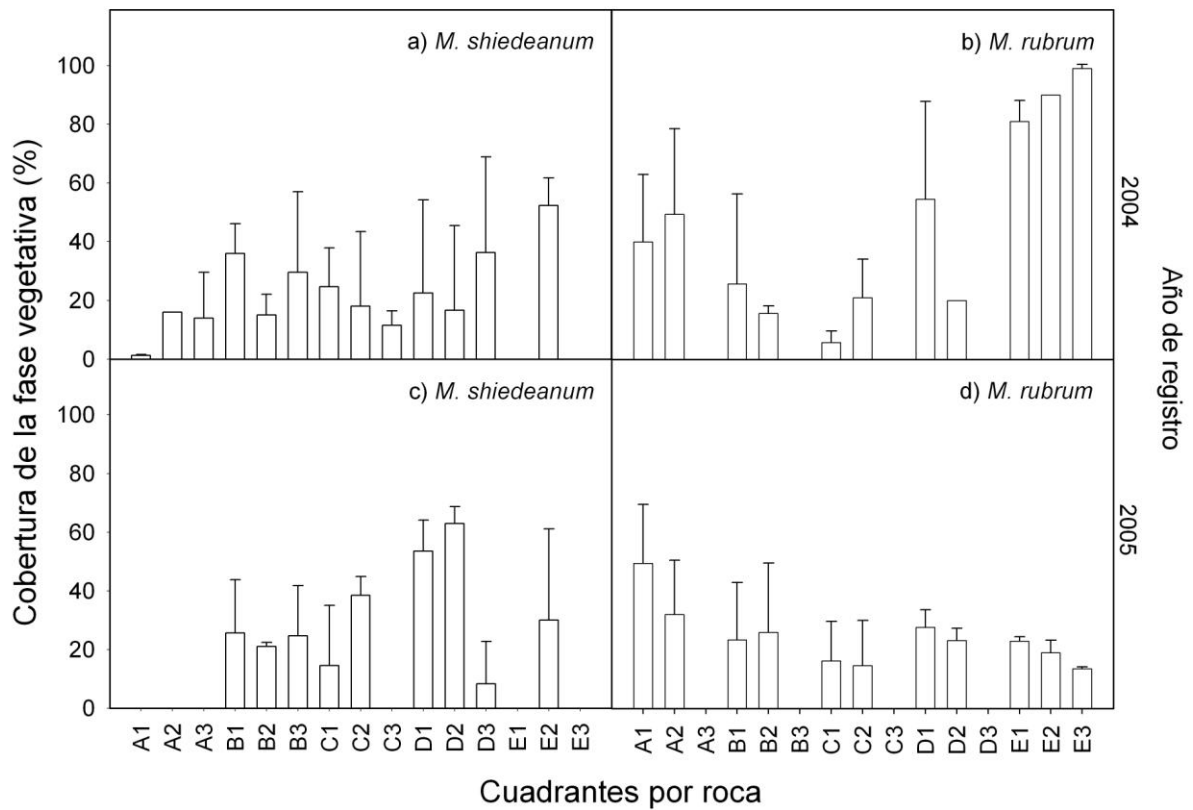


Figura 3.7 Porcentaje de cobertura de planta(s) en fase vegetativa para *M. shiedeanaum* y *M. rubrum* respectivamente. Con letras se indican las distintas rocas y con número los cuadrantes.

Tabla 3.7 Análisis de varianza para el porcentaje de cobertura vegetativa.

	<i>M. schiedeanum</i>		<i>M. rubrum</i>		Entre especies	
	F	P	F	P	F	P
Entre años	0.2145	0.6448	2.0552	0.1556	1.8619	0.1745
Entre rocas	2.6316	0.0422	3.8620	0.0066	1.6626	0.1619
Entre cuadrantes	3.6827	0.0305	13.7311	0.0001	12.9023	0.0001
*G.L.	68		80		149	

### Discusión

Los ríos Las Juntas y Horcones comparten características físicas y químicas a lo largo del año, probablemente debido a su origen geológico y a la cercanía entre ellos. Nuestros resultados muestran que las concentraciones de iones ( $P_2O_5$ , P y N) disueltos son bajos, lo que concuerda con lo reportado por Quiroz et al. (1997) para un solo periodo del año (en 1995) en estos ríos y lo reportado por Ameka, et al., (2007) para 3 ríos en Ghana. El pH en ambos ríos es muy similar a los reportados por Ameka, et al. (2007) y Fontana (2008) en Argentina, y para la mayoría de los ríos del occidente de Africa (John, 1986), donde crecen podostemáceas, incluso similar al río Kaminokawa en Japón (Noro et al., 1994). La temperatura anual no presentó cambios importantes, en parte debido a que estos ríos son poco profundos y tienen corrientes rápidas por lo que la temperatura permanece uniforme. Es común que el agua superficial o el caudal de los ríos poco profundos tiendan a seguir la temperatura de la atmósfera en las distintas estaciones del año y el grado de exposición a la luz directa (Hauer y Hill, 2006).

Las diferencias en la topografía del lecho en cada río y el área del cauce originan diferencias en la profundidad y velocidad de la corriente entre ríos (menor en Las Juntas, con respecto al río Horcones) para las diferentes épocas del año. Debido al gran aforo en verano (septiembre y agosto), cuando hay un crecimiento vigoroso de las especies estudiadas, la velocidad de la corriente no se pudo medir, por lo que es difícil establecer una comparación con las velocidades reportadas para ríos con rocas, los cuales alcanzan velocidades mayores a  $1.21 \text{ m s}^{-1}$  (Reid y Wood, 1976): Sin embargo los valores medidos en el otoño en el río Horcones están incluidos entre los reportados para estos ríos. El volumen de las descargas en los ríos cambia en el tiempo, y con la intensidad de las precipitaciones de la región por lo que al final de la primavera (inicio de poca de lluvias) el volumen empezó a incrementarse. Cuando se inicia el descenso del aforo, al inicio del otoño (finales de octubre y noviembre), los ríos tuvieron una descarga promedio menor a  $25 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  el cual, para la época de medición es mínimo comparado con el de otros ríos para los cuales se ha reportado la presencia de podostemáceas, como el río Amazonas, el cual en promedio presenta una descarga de aproximadamente  $1,486,620 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  (Gore, 2006).

Estos cambios en el volumen del agua, tienen una estrecha relación con el ciclo de vida de las especies de *Marathrum* estudiadas. En el verano cuando aumentó el nivel de agua en los ríos, ambas especies crecieron cubriendo un porcentaje de las rocas de hasta un 80% (dependiendo del tamaño y profundidad de la roca) formaron una franja delimitada en su borde superior por el límite superior del nivel del agua sobre la roca, ya que, en su fase vegetativa, necesitan estar cubiertas totalmente por el agua. En los dos años de estudio, el crecimiento

vegetativo vertical sobre la roca fue similar, lo que refleja la similitud en el aforo de cada río en los dos años. Se ha propuesto que los factores físicos como la velocidad de corriente y el régimen del flujo de agua están fuertemente relacionados con el establecimiento de plantas acuáticas en general (Mason y van der Valk, 1992; Barrat- Segretain et al., 1999). En *Marathrum*, al igual que en este estudio, no se ha podido relacionar el valor cuantitativo de la velocidad de la corriente con el crecimiento vegetativo, sin embargo la velocidad de la corriente observada impidieron hacer cualquier medición posible en esta época.

Las mediciones del volumen y velocidad de corriente realizadas en los ríos consideradas en este estudio, durante el otoño (cuando empieza a bajar el volumen y la velocidad de corriente) no mostraron que exista para esta época, relación entre la velocidad y profundidad con la cobertura de la especie, ya que para este momento deja de crecer e inicia el desarrollo de las partes reproductivas. Entre los meses de noviembre y febrero se inició la fase reproductiva, con la floración, conforme las rocas quedaron expuestas, por encima del nivel del agua. En esta época fue posible apreciar tres etapas del ciclo de vida de las especies en una misma roca (vegetativa y reproductiva–floración y fructificación) como resultado del descenso del nivel de agua. Para cuando el volumen y la velocidad de corriente fueron mínimas, durante el final del invierno y la primavera (febrero a mayo) las dos especies de *Marathrum* terminaron la floración y la fructificación e iniciaron la dispersión de las semillas.

Si bien el ciclo de vida de las podostemáceas está ligado a ríos de corrientes rápidas, no se ha reportado hasta el momento si existe una velocidad umbral de la corriente tanto para la fijación de semillas sobre las rocas, como para el

establecimiento y crecimiento de estas plantas acuáticas. Algunos autores (Chambers y Mac Mahon, 1994 y Deegan et al., 2007) han propuesto que la mayoría de las poblaciones de macrófitas requieren de bajas velocidades de corrientes no mayores a  $0.9 - 1 \text{ m s}^{-1}$  para establecerse. Para *Marathrum schiedeanum* y *rubrum* la velocidad de corriente durante el establecimiento (inicio de la época de lluvias a finales de mayo y principio de junio) es crítico ya que en esta época germina y las plántulas quedan adheridas a la roca, antes de que la corriente aumente y las arrastre río abajo (Reyes-Ortega et al., 2009). Es importante señalar que en las rocas en las que se establecieron las especies estudiadas en un año, no necesariamente se restablecen el siguiente año. Con lo que podemos concluir que las fenofases de las especies estudiadas tienen una relación estrecha con el nivel del agua, y que en el establecimiento temprano las velocidades son relativamente bajas, al igual que para el mantenimiento de las estructuras vegetativas, siempre y cuando se mantengan cubiertas por el agua. Será de gran importancia en un futuro determinar la velocidad de la corriente en la época de crecimiento vegetativo vigoroso, el cual en todas las zonas donde se establecieron las dos especies de *Marathrum* estudiadas debió de alcanzar o rebasar un nivel crítico.

## Recapitulación

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de que el ciclo de vida de las podostemáceas (*Marathrum schiedeanum* y *M. rubrum*) está asociado con las variaciones ambientales en los ríos, que generan un medio heterogéneo y cambiante, el cual actúa directamente en la fenología, la morfología y en su distribución espacio-temporal. Las podostemáceas presentan dos fases; una sumergida en la cual se lleva a cabo el crecimiento vegetativo y el desarrollo floral (previo al desarrollo de la espátela y la antesis), entre los meses de junio y octubre que corresponden a la época de lluvias. La segunda fase es expuesta, al inicio coexisten partes vegetativas funcionales y la floración, en esta etapa se lleva a cabo la reproducción: desarrollo de la espátela, antesis, polinización, fecundación y producción de semillas, al final de esta etapa, en la época seca del año, cuando el río lleva un aforo mínimo, solo persisten las estructuras reproductivas en la fase de maduración y secado de la semilla.

Es probable que el establecimiento de las plantas de estas especies se lleve a cabo inmediatamente después de la germinación, antes de que queden establecidas las lluvias, lo que les da la oportunidad a las plántulas de sujetarse a la roca, antes de que el nivel de agua cubra la roca. Esto lo confirma el hecho de que cuando las semillas germinan sumergidas en el agua las plántulas flotan, limitando sus probabilidades de establecimiento. Es probable que la ausencia de latencia en estas semillas esté relacionada con la imprevisibilidad del momento oportuno para la germinación y el establecimiento y al incremento rápido del volumen de agua, que se traduce en la imposibilidad anclarse a la roca, lo que se traduce en un gran requerimiento de germinación, rápida y oportuna, en especial cuando la posibilidad de formar bancos de semillas es muy poca, dado que en los primeros segundos de la hidratación el



mucílago fija a un sustrato sólido a la semilla, después de lo cual su anclaje a un segundo sustrato es prácticamente imposible. Por su tamaño y la velocidad de la corriente las semillas difícilmente podrían alcanzar el fondo del cauce.

Las poblaciones de *M. schiedeanum* y *M. rubrum* producen un gran número de diminutas semillas por fruto, mayor a otras Podostemáceas e incluso a muchas plantas acuáticas. Tanto el tamaño de la semilla como la heterogeneidad ambiental en los ríos afectan la probabilidad de que tengan una dispersión exitosa (primaria y secundaria) a mayores distancias, por lo que los nuevos individuos quedan restringidos a las mismas rocas o a rocas cercanas a la población parental formando subpoblaciones sobre las rocas de río, debido a que la corriente aísla las rocas, dificultando la llegada de nuevos individuos hacia otros segmentos de la roca. Al quedar la población fragmentada se forma una metapoblación que eventualmente intercambia individuos entre sus subpoblaciones. También se ha observado que cuando el agua desciende, la población mantiene una franja de colonización sobre las rocas, no queda claro si la zonación es un efecto de la corriente o de la competencia con otras especies, ya que en la parte inferior de estas franjas se establecen otras especies de podostemáceas (*Tristicha trifaria*, *Oserya coulteriana* y *Vanroyenella plumosa*).

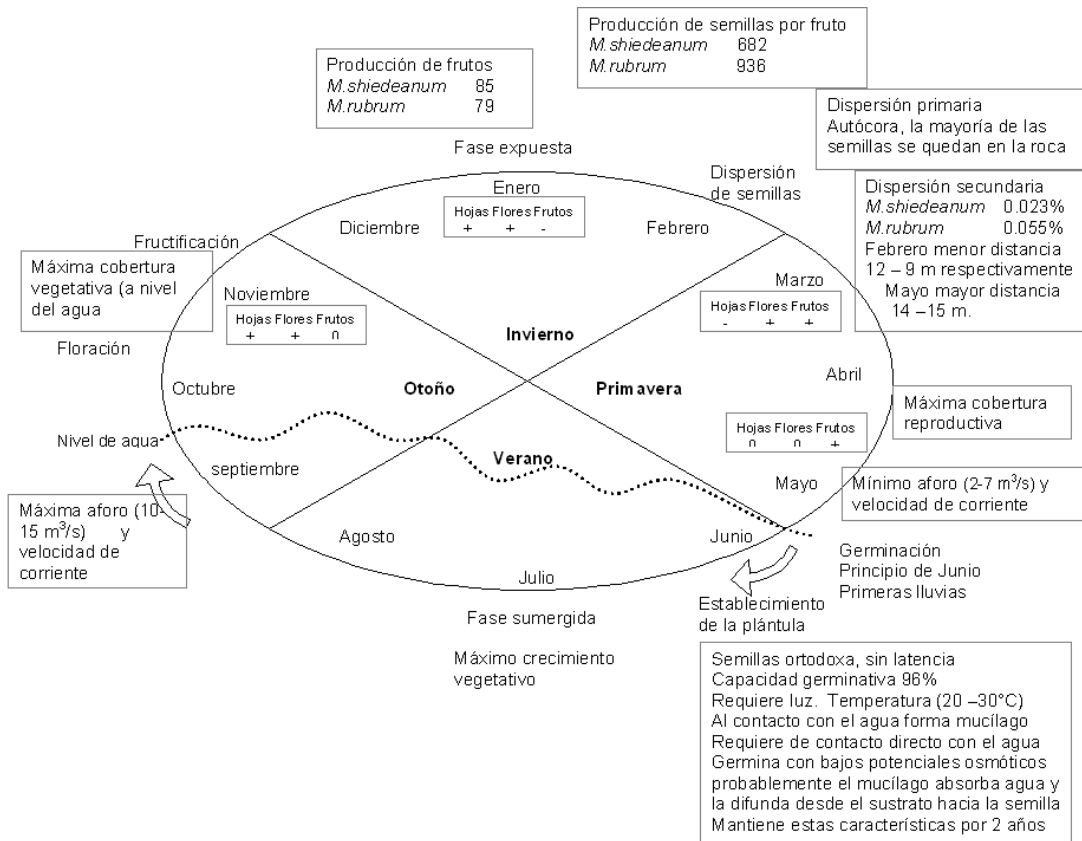


Figura 5 Fases vegetativa y reproductiva de *Marathrum*

### Discusión general

El ciclo de vida de las plantas acuáticas, está directamente relacionado con el medio donde se establecen, ellas se han adaptado a un ambiente cambiante y heterogéneo gracias a su plasticidad fenotípica que les ha permitido el desarrollo de múltiples formas de crecimiento y desarrollo, tanto en estructuras vegetativas como reproductivas (Brock, 1983; Moss, 1988; Necchi, 1997; Kroon et al., 2005), por ejemplo: la heterofilia de *Ranunculus aquatilis* y *R. flabellaris*, las hojas sumergidas son filamentosas mientras que las aéreas pierden esta característica (Schlichting y Pigliucci, 1998), o en los pastos marinos *Cymodocea nodosa* (Ucria) y *Zostera marina* (Perez et al., 1994) que se caracterizan por la diferencia en el tamaño de sus hojas como resultado del sustrato; en *Sphagnum* el efecto de zonación (en la profundidad de la columna

de agua) se refleja en la forma de crecimiento de la hoja (Givnish, 2002). En las podostemáceas los cambios en la forma y tamaños de las hojas se atribuye en gran parte a su adaptación local a cambios en su hábitat, ríos de fuertes corrientes y cascadas, principalmente (Rutishauser, 1997), este polimorfismo ha propiciado que en este grupo a una misma especie se le den diferentes nombres por lo que, los límites genéricos y de especies aún no son bien conocidos (Novelo y Philbrick, 1997). En las especies estudiadas no hay datos que confirmen si *M. schiedeanum* y *M. rubrum* son la misma especie o si se trata de dos ecotipos.

Los ríos con diferenciación estacional marcada por la precipitación, favorecen un conjunto de presiones abióticas que pueden incluir, en la época seca, a picoescala, incluso ambientes similares a zonas áridas sobre las rocas, en las que inciden niveles altos de radiación solar, tienen amplias fluctuaciones de temperaturas, altas tasas de evaporación y una limitada retención del agua. En el otro extremo, en la época de lluvias hay cambios en el nivel del agua, las rocas quedan sumergidas, y la velocidad de la corriente tiene amplias fluctuaciones, lo que hace a los ríos un hábitat con perturbaciones naturales cíclicas, que limitan el crecimiento de las plantas y delimitan a la fase vegetativa y a las etapas de la fase reproductiva en las podostemáceas con ciclo anual como en las especies estudiadas. La familia Podostemaceae tiene una alta plasticidad fenotípica que les permiten ocupar este tipo de hábitats acuáticos en los que la gran mayoría de espermatofitas no pueden ocupar. Hay otras espermatofitas que pueden vivir en condiciones extremas, como *Najas graminea* que crece en temperaturas cercanas a 35°C; *Najas tenuifolia* que se encuentra en aguas sulfurosas a 60°C en el lago volcánico de Mt. Kelud, o *Eleocharis sellowiana* que habita en el lago del cráter de la laguna de Alegría

en El Salvador con pH entre 2-0 (Sculthorpe, 1967). Las adaptaciones a estas condiciones extremas de Podostemaceae y de las especies mencionadas han conducido al desarrollo de adaptaciones novedosas en la evolución de las especies acuáticas (Pigliucci et al., 2003; West-Eberhard, 2005; Kroon et al., 2005).

Las adaptaciones morfológicas adquiridas por las plantas acuáticas, comparadas con las plantas terrestres, exhiben numerosas modificaciones estructurales (cuerpo vegetativo, raíz, hojas, estructuras florales, crecimiento poblacional, orientación espacial) algunas de estas, tienen significado adaptativo (Brock, 1983; Mohan Ram y Sehgal, 1997; Rutishauser, 1997). En el caso de las especies estudiadas y en general de las Podostemaceae, parte del ciclo de vida y en consecuencia la morfología de la planta tiene una alta adaptación al medio acuático, mientras que gran parte de la fase reproductiva refleja el origen terrestre de las plantas acuáticas.

La adaptación de las plantas terrestres al medio acuático implicó la pérdida de un gran número de características que las plantas adquirieron a lo largo de su adaptación al medio terrestre por ejemplo, en la fase reproductiva se presentan reducciones o especializaciones transitorias de flores aéreas a flores sumergidas, polinizaciones entomófilas o anemófila a hidrófilas, de alogamia por autogamia y de reproducción sexual a propagación vegetativa (Sculthorpe, 1967). En las Podostemaceae, la fase reproductiva en gran parte se lleva a cabo fuera del agua, prácticamente diferida del crecimiento vegetativo, la anthesis y la polinización ocurren totalmente en el medio aéreo, en *Marathrum* la polinización es anemófila y autogámicas (Sculthorpe, 1967), como se reporta en este trabajo la dispersión primaria es anemócora y su propagación es estrictamente sexual. Otros cambios importantes en las Podostemáceas es la

reducción en el sistema vascular especialmente en el xilema (carecen de un tejido vascular funcional) y de una raíz o rizoides cuya función se limita a la fijación a la roca por medio de ventosas que les permiten permanecer en estos medios cambiantes (Sculthorpe, 1967; Philbrick y Novelo 1995). En particular en el género *Marathrum* al cual pertenecen las especies estudiadas el tallo está modificado a un cuerpo vegetativo taloide comprimido dorsoventralmente, las raíces son acintadas, fuertemente adheridas a las rocas u otros objetos sólidos, usualmente son fotosintéticas, ramificadas, con rizoides en la superficie inferior (Sculthorpe, 1967; Rutishauser, 1997; Philbrick y Novelo 1997).

La evolución de las plantas terrestres se da en ambientes con épocas secas marcadas y épocas en las que se presentan inundaciones abruptas y prolongadas. En especies del género *Riccia* (Hepaticae) (Bischler y Jovet-Ast, 1981) la época seca representa una mayor amenaza que para *Marathrum*, ya que en los desiertos del mediterráneo, en los que vive, su microambiente se limita a unos cuantos milímetros por arriba y por debajo del sustrato, estas especies tienen esporas que maduran antes de que el sustrato arenoso se seque, sin embargo, la dispersión anemócora, de las esporas típicamente pequeñas, podría ser más rápida y exitosa que en *Marathrum*, debido a que los desiertos a macro y micro escala representan un hábitat más continuo que el de *Marathrum*, y aunque el hábitat a picoescala podría ser aún más discontinuo que el de *Marathrum*, la formación de un banco de semillas en *Riccia* tendría mayores oportunidades que en *Marathrum*, como lo indican los resultados de este trabajo en que se observó que durante la dispersión secundaria (hidrócora) las semillas húmedas de *Marathrum*, con el mucílago hidratado, tienen mínimas oportunidades de adherirse a las rocas debido a que las corrientes de agua lo impiden.

Las Podostemáceas, responden al medio discontinuo y cambiante con ciclos de vida anuales y fuertemente estacionales, altas tasas de crecimiento vegetativo en la época de lluvias que les permiten colonizar una parte o el total de la roca y en la época de secas con la producción de un elevado número de pequeñas semillas sin latencia, que después de la dispersión primaria (autócora) al contacto con la humedad de las primeras y escasas lluvias producen rápidamente mucílago, con el cual se sujetan al sustrato (Sculthorpe, 1967). Como se discute en el capítulo 2, el mucílago le confiere a la semillas de *Marathrum* un suministro de agua para que pueda iniciar el proceso de germinación, gracias a su alto potencial osmótico, germinando aún en condiciones de baja disponibilidad ambiental de agua (como lo hacen algunas especies de zonas áridas), lo que permite aventajar el establecimiento de la plántula antes de que se incremente considerablemente el nivel de agua en el río; sin embargo y aun cuando las semillas permanecen viables por más de 2 años el incremento rápido del volumen de agua y el lecho del río o sustrato, imposibilitan la formación de bancos de semillas (Reyes-Ortega et al., 2009).

En las podostemáceas el número de semillas por fruto es muy diverso por ejemplo: *Podostemum ceratophyllum* (contiene 21 semillas), *Polypleurum stylosum* (245), *Apinagia multibranchiata* (590), *Rhyncholasis penicillata* (720), *M. schiedeanum* y *M. rubrum* (+700), *Mourera fluviatilis* (2200) (Philbrick y Novelo 1997; Rutishauser, 1997), ésta producción heterogénea de semillas entre las podostemáceas es mayor al compararlas con la mayoría de las hidrófitas sumergidas en ambientes acuáticos con corrientes como en el caso de algunos pastos marinos: *Zostera* (1), *Thalassia* (3-9), *Halophila* (7-60), (Orth et al., 2006) incluso es mayor al de algunas acuáticas flotantes como a las especies del género *Eichhornia azurea* (14) y *Eichhornia crassipes* (450), o

algunas plantas de hojas flotantes: *Nymphoides peltata* (15) y *Nuphar luteum* (285) (Hart y Cox, 1995) (tabla D del anexo) algunas de las cuales tienen un comportamiento malezoide. El hecho de que las especies estudiadas de *Marathrum* vivan en sitios con disturbio continuo y presenten algunas características de especies ruderales o malezoides, como la gran producción de semillas, la dispersión anemocora y la carencia de latencia, no son suficiente evidencia para catalogarla como una especie ruderal o maleza.

Una de las limitantes más fuertes para la dispersión de *Marathrum* es que la mayoría de las semillas quedan dispersadas en la misma roca, adheridas a éstas o en los restos secos de la población anterior como pueden ser pedicelos de frutos o en las mismas paredes del fruto (Sculthorpe, 1967) y solo una pequeñísima proporción alcanza la superficie del agua flotando a través de la corriente debido a su pequeño tamaño y pocas alcanzan a fijarse en las rocas. Éstas características nos permiten suponer el papel que juega la dispersión primaria en la recolonización del mismo sitio y aun cuando esta estrategia no favorece la dispersión a mayor distancia, si asegura el mantenimiento de la población. Por otra parte, es probable que la dispersión primaria en *Marathrum* como en muchas otras especies tenga como principal consecuencia la formación de pequeñas poblaciones o subpoblaciones en cada roca (Olivieri et al. 1995; Hanski, 2001).

Estas continuas recolonizaciones en las rocas tienden a mantener a las subpoblaciones a lo largo del río, en forma discontinua debido a la distribución de las rocas, A partir de nuestros resultados no es difícil predecir que exista la probabilidad de que algunas semillas “emigren” para colonizar otras rocas y a su vez lleguen a colonizarlas. Aunque en la mayoría de las especies de plantas, incluso las terrestres, el número de semillas que llegan, a través de la

dispersión, a un sitio seguro para la germinación y el establecimiento son mínimas (Schupp, 2007), en el caso de *Marathrum* la distribución de las especies estudiadas, a lo largo del río, incluso en un transecto pequeño, demuestra que la oportunidad de colonizarla rocas nuevas es pobre. Estos patrones de distribución local producen altas frecuencias de endemismo principalmente en los trópicos y subtrópicos de América, África y Asia donde los géneros son pequeños, diversos y monotípicos, siendo poco frecuentes en regiones templadas (Sculthorpe, 1967). La distribución de las rocas y la dispersión de las semillas y el establecimiento de los individuos de *Marathrum* lleva a la formación de subpoblaciones a lo largo del río, las cuales forman una metapoblación (Levins, 1969; Williams, 2006). A partir del aislamiento de éstas metapoblaciones Sculthorpe podría proponer el inicio de los procesos de especiación en el género.

Los ríos Las Juntas y Horcones nacen en la sierra madre occidental y a lo largo de su recorrido no se unen. En cada uno de estos ríos está presente una sola especie de *Marathrum*, sin embargo solo la especie presente en el río Horcones se le encuentra corriente abajo (después de la confluencia entre el río Horcones y Los Veranos). La relativamente amplia distribución de *M. shiedeanum* en México demuestra que deben de haber otros agentes dispersores (p. e. aves) que le permite ocupar otros cuerpos de agua y el hecho de que *M. shiedeanum* y *M. rubrum* no compartan el mismo río, sugiere la formación de ecotipos y/o una reciente segregación de *M. rubrum* de otras especies del mismo género, en este caso de *M. shiedeanum*. Si partimos del hecho que los patrones de distribución de las especies son influenciados por la historia evolutiva y los eventos de colonización (Burton y Odum, 1945; Demars



y Harper, 2005 ), la distribución de *M. rubrum* sugiere una colonización reciente del río Horcones.

Si bien en este trabajo no se pudo determinar el efecto de la velocidad de corriente en el crecimiento de las especies, es muy probable que la diferenciación fenotípica entre *M. shideanum* y *M. rubrum* éste relacionada con la velocidad de la corriente durante el periodo de propagación vegetativa. La oposición de las plantas al flujo de agua corriente abajo y la turbulencia generada por el diferente tamaño de las partículas del lecho rocoso pueden producir diferencias en el crecimiento como se ha visto en otras especies de zonas templadas (Sand-Jensen, 2008) y que en cierta forma limita el crecimiento de *Marathrum* a una franja sobre las rocas. Aunque también hay que tomar en cuenta que compite por espacio con otras especies de podostemáceas como *Oserya coulteriana*, *Tristicha trifaria* y *Vanroyenella plumosa*. Por otra parte es bien conocido que en general las fluctuaciones en el nivel de agua esta fuertemente relacionado con el establecimiento y composición de las comunidades acuáticas (Barrat-Segretain, 1996). Sin embargo para el establecimiento de éstas especies se ha reportado que es tan importante la velocidad de la corriente como el aforo (Shibayama y Kadono, 2007).

## Bibliografía General

- Allen, P.S., Meyer, S.E. and Khan, M.A.**, 1999. Hydrothermal time as a tool in comparative germination studies. In: Black, M., Bradford, K.J., Vázquez-Ramos, J. (Eds), Seed biology: Advances and applications. CAB International, Wallingford, pp. 401–410.
- Ameka, G.K., de Graft-Johnson K.A.A. and Adomako J.K.**, 2007. Water quality at the habitat of the Podostemaceae in Ghana. West African Journal of Applied Ecology. Vol. 11, No 1.
- Angelier, E.**, 2000. Ecology of Stream and Rivers. USA. Science Publishers, Inc.
- Barrat-Segretain, M.H.**, 1996. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. Vegetatio 123, 13–37.
- Barrat-Segretain, M.H., Henry, C.P. and Bornette, G.**, 1999. Regeneration and colonization of aquatic plant fragments in relation to the disturbance frequency of their habitats. Arch. Hydrobiol. 145, 111–145.
- Baskin, C. and Baskin, J.**, 1988. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. American Journal of Botany 75 (2); 286–305.
- Baskin, C.C. and Baskin, J.M.**, 2001. Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego, Academic Press.
- Bewley, J.D. and Black, M.**, 1985. Seed physiology of development and germination. Plenum Press. N.Y. Pp. 243–245.
- Bischler, H. and Jovet-Ast, S.**, 1981. The biological significance of morphological characters in Marchantiales (Hepaticae). The biologist 84, 208–215.

- Boedeltje, G., Bakker, J.P., Brinke, A.T., Groenendael, J.M.V., and Soesbergen, M.**, 2004. Dispersal penology of hydrocorus plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported., *Journal of ecology* 92, 786–796.
- Brock, M.A.**, 1983. Reproductive allocation in annual and perennial species of the submerged aquatic halophyte *Ruppia*. *Journal of ecology* 71, 811–818.
- Burton, G.W. and Odum, E.P.**, 1945. The distribution of stream fish in the vicinity of Mountain Lake, Virginia. *Ecology* 26, 182–194.
- Calow, P.**, 1978. Life cycles an evolutionary approach to the physiology of reproduction, development and ageing. Chapman and Hall. London. pp. 164.
- Connell, J. H.**, 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive excusion in some marine animals and in rainforest trees. In: Wageningen den Boer, P.J. and Gradwell, G.R. (Eds), *Dynamics of Populations: Center or Agricultural Publishing and Documentation* pp. 298–312.
- Colbert, J.T.**, 1988. Plant Molecular biology of phytochrome. *Plant Cell and environment* 11, 305–318.
- Cook, C.D.K.**, 1996. *Aquatic plant book*. Amsterdam, SPB Academic Publishing.
- Cook, C.D.K.**, 1990. Seed dispersal of *Nymphoides peltata* (S.G. Gmelin) O. Kuntze (Menyanthaceae). *Aquatic Botany* 37, 325–340.
- Cordero, S.R.A. y Di Stefano, G.J.F.**, 1991. Efecto del estrés osmótico sobre la germinación de semillas de *Tecoma stans* (Bignoniaceae). *Revista Biología Tropical* 39(1): 107–110.

- Chambers, J.C. and MacMahon, J.A.**, 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. In: Fautin D.G., Futuyma, D.J. and James F.C. (Eds), Annual review of ecology and systematics. USA vol: 25, 263–292.
- Cusset, C.**, 1973. Contribution a l'étude des Podostemaceae. III. Le genre *Stonesia*. *Adansonia* 13, 307–312.
- Cusset, C.**, 1980. Contribution a l'étude des Podostemaceae. VI. Les genres *Leiothylax* et *Letestuella*. *Adansonia* 20, 199–209.
- Danserau, P. and Lems, K.**, 1957. The gradient of dispersal types in plant communities and their ecological significance. *Contributions de l'Institut Botanique de l'Université de Montreal* 71, 1–52.
- Deegan, B.M., White, S.D. and Ganf, G.G.**, 2007. The influence of water level fluctuations on the growth of four emergent macrophyte species. *Aquatic Botany* 86, 309–315.
- Demars, B.O.L. and Harper, D.M.**, 2005. Distribution of aquatic vascular plants in lowland rivers: separating the effects of local environmental conditions, longitudinal connectivity and river basin isolation. *Freshwater Biology* 50, 418–437.
- Doods, W.K.**, 2002. *Freshwater ecology concepts and environmental applications*. Academic Press USA 569 pp.
- Fenner, M.**, 1985. *Seed ecology*. Chapman and Hall. New York. 160pp.
- Fhan, A. and Werker, E.**, 1972. Anatomical mechanisms of seed dispersal. In Kozlowski T. T. (Ed.), *Seed Biology*. New York, Academic Press pp. 151–221

- Fielding, A., Kristie, D.N. and Dearman, P.**, 1992. The temperature dependence of Pfr action governs the upper temperature limit for germination in lettuce. *Photochemistry and photobiology* (56) 5, 623–627
- Frankland, B., Bartley, M.R. and Spence, D.H.N.**, 1987. Germination under water. In: Crawford R.M.M. (Ed.), *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. Special publication series of the British Ecological Society, Oxford, England, Blackwell Scientific Publications. Number 5, pp. 167–178.
- Font Quer, P.** 2000. *Diccionario de Botánica*. Península. Barcelona
- Fontana, J.L.**, 2008. Aspectos ecológicos y nuevas citas de *Apinagia yguazuensis* (Podostemaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 43 (3–4), 269–272.
- French, T.D. and Chambers, P.A.**, 1996. Habitat partitioning in riverine macrophyte communities. *Freshwater Biology* 36, 509–520.
- Giller, P.S. and Malmqvist, B.**, 2000. *The Biology of stream and rivers*. Oxford University Press. Oxford 296 pp.
- Givnish, T.J.**, 2002. Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. *Evolutionary ecology* 16, 213–242.
- Gore, J.A.**, 2006. Discharge measurements and stream flow analysis. In: Hauer F.R. and Lamberti G.A., (Eds), *Methods in stream ecology*. Elsevier Inc., pp 51–77.
- Grant, V.**, 1989. *Especiación Vegetal*. México LIMUSA.
- Grime, J.P.**, 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. UK, John Wiley and Sons.

- Grubert, M.**, 1991. Ecología de fanerógamas de saltos tropicales adaptadas en forma extrema. *Natura* 91, 54–61.
- Gutterman, Y.**, 1982. Phenotypic maternal effect of photoperiod on seed germination. In: Khan. A.A. (ed.), *The Physiology y Biochemistry of Seed Development. Dormancy and Germination*. Elsevier Biomedical Press pp. 67–79.
- Hanski, I.**, 2001. Population dynamic consequences of dispersal in local populations and metapopulations. In: Clobert J., Danchin E., Dhondt A. and Nichols J. (eds), *Dispersal*. Oxford University Press New York 283–298.
- Harper, J.L.**, 1977. *Population biology of plants*. USA. Academic Press, INC.
- Hart, K.H. and Cox, P.A.**, 1995. Dispersal ecology of *Nuphar luteum* (L.) Sibthorp & Smith: abiotic seed dispersal mechanisms. *Botanical Journal of the Linnean Society* 119, 87–100.
- Hauer, F.R. and Hill, W.R.**, 2006. Temperature, light and oxygen in Methods. In: Hauer F.R. and Lamberti G.A. (Eds), *Stream Ecology*. Elsevier Inc. pp. 103–117.
- Hong, T.D. and Ellis, R.H.**, 1996. A Protocol to Determine Seed Storage Behaviour. IPGRI Technology Bulletin No. 1. Intl. Rome, Plant Genetic Resources Institute.
- Jäger-Zürn, I. and Grubert, M.**, 2000. Podostemaceae depend on sticky biofilms with respect to attachment to rocks in waterfalls. *Int. Journal. Plant Science*. 161, 599–607.
- Janzen, D. H.**, 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, vol. 104: 940, 501–528.

- Jeffries, M. and Mills, D.**, 1990. *Freshwater Ecology Principles and Applications*. London. Belhaven Press.
- John, D. M.**, 1986. The inland waters of tropical West Africa. An introduction and botanical review. *Ergebn. Limnol.* 23, 1–222.
- Krebs, Ch.J.** 1985. *Ecología Estudio de la distribución y la abundancia*. México Harla.
- Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J.F. and Groenendael, J.M.**, 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166, 73–82.
- Levins, R.**, 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15, 237–240.
- McArthur, R.H. y Wilson, E. O.**, 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton (New Jersey), USA.
- Mal, T.K. and Lovett-Doust, J.**, 2005. Phenotypic plasticity in vegetative and reproductive Traits in an invasive weed, *Lythrum salicaria* (Lythraceae) in response to soil moisture. *American Journal of Botany* 92(5): 819–825.
- Mason, D. and van der Valk, A.G.**, 1992. Growth responses of *Nymphoides indica*, seedlings and vegetative propagules along a water depth gradient. *Aquatic Botany* 42, 339–350.
- Mayer, A.M. and Poljakoff-Mayber, A.**, 1963, *The germination of seeds*. New York 192 p.
- Mayer, A. M. and Shain, Y.** 1974. Control of seed germination. *Ann. Rev. Plant Physiology.* 25, 167–193.

- Michel, B.E. and Ratcliffe, D.**, 1995. A computer program relating solute potential to solution composition for five solutes. *Agronomy Journal* 87, 62–130.
- Mohan Ram, H.Y. and Sehgal, A.**, 1997. In vitro studies on developmental morphology of Indian Podostemaceae. *Aquatic Botany* 57, 97–132.
- Moss, B.**, 1988. *Ecology of Fresh Waters Man and Medium*. Oxford. Blackwell Science.
- Necchi, O.**, 1997. Microhabitat and plant structure of *Batrachospermum* (Batrachospermales, Rodophyta) populations in four streams of São Paulo State, southeastern Brazil. *Phycological Research*; 45, 39–45.
- Nielsen, U.N., Riis, T. and Brix, H.**, 2006. The importance of vegetative and sexual dispersal of *Luronium natans*. *Aquatic Botany* 84, 165–170
- Novelo, R.A. y Philbrick, C.T.**, 1997. Taxonomy of Mexican Podostemaceae. *Aquatic Botany (Special Issue)* 57, 275–303.
- Noro, T., Suzuki, H. and Kanayama, T.**, 1994. Water Quality at the Habitat of *Hydrobryum japonicum* Imamura (Podostemaceae) in Japan. *Journal. Japan. Botany*. 69, 167–175.
- Olivieri, I., Michalakis, Y. and Gouyon, P.H.**, 1995. Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. *American Nature*. 146, 202–228.
- Okube, A. and Levin, S.A.**, 1989. A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. *Ecology* 70, 329–338.
- Orozco-Segovia, A. and Vázquez-Yanez, C.**, 1989. Light effect on seed germination in *Piper L.* *Acta Oecologica Oecologia Plantarum* 10, 123–146.



- Orozco Segovia, A.**, 1999. Procesos ecofisiológicos que intervienen en la germinación de semillas de especies tropicales. Papel de los fitocromos. en: Orellana, Escamilla y Larqué-Saavedra (Eds), Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos. CICY. Mérida , Yucatán, México.
- Orth, R.J., Harwell, M.C. and Inglis, G.J.**, 2006. Ecology of Seagrass Seeds and Seagrass Dispersal Processes. In: A.W.D. Larkum, Orth, R.J. and Duarte C.M. (Eds.), Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Springer pp. 111–133.
- Philbrick, C.T. and Novelo, R.A.**, 1994. Seed germination of Mexican Podostemaceae. Aquatic Botany 48, 145–151.
- Philbrick, C.T. and Novelo, R.A.**, 1995. New world Podostemaceae: ecological and evolutionary enigmas. Brittonia 47, 210–222.
- Philbrick, C.T. and Novelo, R.A.**, 1997. Ovule number, seed number and seed size in Mexican and North American species of Podostemaceae. Aquatic Botany 57, 183–200.
- Philbrick, C.T. and Novelo, R.A.**, 1998. Flowering phenology, pollen flow and seed production in *Marathrum rubrum* (Podostemaceae). Aquatic Botany 62, 199–206.
- Philbrick, C.T. and Novelo, R.A.**, 2004. Monograph of *Podostemum* (Podostemaceae). Systematic. Botany Monographs. 70, 1–106.
- Perez, M., Duarte, C.M., Romero, J., Sand-Jensen, K. and Alcoverro, T.**, 1994. Growth plasticity in *Cymodocea nodosa* stands: the importance of nutrient supply. Aquatic Botany 47, 249–264.
- Pigliucci, M., Pollard, H. and Cruzan M. B.**, 2003. Comparative Studies of Evolutionary Responses to Light Environments in Arabidopsis. American. Nature. 161, 68–82.

- Quiroz, F.A., Novelo, R.A. and Phibrick, C.T.**, 1997. Water chemistry and the distribution of Mexican Podostemaceae: a preliminary evaluation. *Aquatic Botany* 57, 201–212.
- Radosevich, S.R. and Holdt, J.S.**, 1984. Weed ecology implications for vegetation management, USA John Wiley & Sons. Inc.
- Reid, G.K. and Wood, R.D.**, 1976. Ecology of Inland Water and Estuaries. D. Van Nostrand company, New York 458 pp.
- Reyes-Ortega, I., Sánchez-Coronado M.E. and Orozco-Segovia A.**, 2009. Seed germination in *Marathrum schiedeanum* and *M. rubrum* (Podostemaceae). *Aquatic Botany* 90, 13–17
- Royen, van P.**, 1951. The Podostemaceae of the New World. Part I. Meded. Bot. Mus. Herb. Rijks Univ. Utrecht 107, 1–151.
- Rutishauser, R.**, 1997. Structural and developmental diversity in Podostemaceae (river-weeds). *Aquatic Botany* 57, 29–70.
- Sánchez, C.M.P. y Azuara, P.**, 1980. Estudio y uso de los polietilenglicoles en experimentos con plantas. *Anal. Edaf. Agrobiology*. 39, 673–688.
- Sand-Jansen, K.**, 2008. Drag forces on common plant species in temperate streams: consequences of morphology, velocity and biomass. *Hydrobiologia* 610, 307–319.
- Sculthorpe, C.D.**, 1967. The biology of aquatic vascular plant. London U.K. Edward Arnold.
- Schenck, H.**, 2003. The biology of aquatic plants. A.R.G. Germany Gantner Verlag K. G.

- Schlichting, C.D. and Pigliucci, M.,** (1998) Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Schnell, R.A.,** 1967 Études sur l'anatomie et la morphologie des Podostémacées. *Candollea* 22 (2): 157–225.
- Schupp, E.W.,** 2007. The suitability of a site for seed dispersal is context-dependent. In: Dennis A.J., Schupp E.W. Green R.J. and Westcott D.A. (Eds), Seed dispersal: Theory and its application in a changing world. Ed. CAB International
- Shibayama, Y. and Kadono, Y.,** 2007. The effect of water-level fluctuations on seedling recruitment in an aquatic macrophyte *Nymphoides indica* (L.) Kuntze (Menyanthaceae). *Aquatic Botany* 87, 320–324.
- Smith, H.,** 1983. Light quality Photo-perception and plant strategy. *Annual Review of Plant Physiology* 33, 481–518.
- SPP** (Secretaria de programación y presupuesto), 1981, coordinación general de los servicios nacionales de estadística geográfica e informática. Síntesis Geográfica de Jalisco. México.
- Titus, J.E. and Hoover, D.T.,** 1991. Toward predicting reproductive success in submersed freshwater angiosperms. *Aquatic Botany* 41, 111–136
- Thompson, P.A.,** 1973. Geographical adaptation of seeds. En: Heydecker, W. (ed.). *Seed Ecology*. The Butterworth Group. London 578 pp.
- Thompson, K., Rickard, L.C., Hodkinson, D.J. and Rees, M.,** 2002. Seed dispersal: the search for trade-offs. In: Bullock, J. M., Kenward, R.E., Hails, R.S. (Eds.), *Dispersal Ecology*. British Ecological Society, Blackwell, Oxford, pp. 152–173.

- Torres, C.G.**, 2004. Respuesta de la germinación de semillas de *Esenbeckia leiocarpa* Engl. (guarantã) al osmocondicionamiento. Kurú: Revista Forestal (Costa Rica) 1–3.
- Van-Der-pilj, L.**, 1982. Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag, New York, NY, USA.
- Vander Wall, S.B.**, 2002. Secondary dispersal of Jeffrey pine seed by rodent scatter-hoarders: the roles of pilfering, reaching and a variable environment. In: Levey D.J.; Silva W.R.; Galetti M. (Eds), Seed dispersal and frugivory ecology, evolution and conservation. U.K. CABI Publishing.
- Vázquez-Yanes, C., Orozco, A. Rojas, M. Sánchez, M.E. y Cervantes, V.**, 1997. La reproducción de las plantas: semillas y meristemas. La ciencia para todos 157pp.
- Vázquez-Yanes, C.**, 1999. Ecología fisiológica de las semillas y su relación con la conservación. En Orellana R., Escamilla J.A. y Larqué-Saavedra A. (Eds), Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos. CICY PP. 51–57.
- Vidyashankari, B. and Ram, M.**, 1987. In vitro germination and origin of tallus in *Griffithella hookeriana* (Podostemaceae). Aquatic Botany 28, 161–169.
- Werker, L.**, 1997. Seed anatomy. Encyclopedia of plant anatomy. 1st edn. Berlin, Gebru´der Borntraeger.
- West-Eberhard, M.J.**, 2005. Developmental plasticity and the origin of species differences. PNAS 102 (1): 6543–6549
- Williams, D.D.**, 2006. The biology of temporary waters. Oxford University Press

**Willson, M.F. and Traveset, A.,** 2000. The ecology of seed dispersal. In:  
Fenner M. (Ed), Seeds: the ecology of regeneration in plant communities.  
2<sup>nd</sup> edition CAB International.

**Witztum, A., Guttermnan, Y. and Evenari, M.,** 1969. Integumentary mucilage  
as an oxygen barrier during germination of *Blepharis persica* (Burm.)  
Kuntze. Botanical Gazette. 130, 238–241.

## Anexo

Tabla A Clasificaciones para los diferentes vectores dispersores (Font Quer, 2000)

Vector	Clasificaciones según el vector
Anemocora Dispersión por viento	evanemocoras = grandes distancias plananemocoras = adaptadas en menor grado al vuelo geanemocoras = difícilmente se elevan boleoanemocoras las semillas son lanzadas por las sacudidas bajo la acción del viento
Hidrocora Dispersión por agua	nautohidrocoras = flotan sobre el agua que actúa como agente de transporte ombrohidrocoras = aprovechan la energía cinética de las gotas de lluvia para separar las diásporas de la planta
Zoocora Dispersión por animales	epizoocoras = adheridas al exterior del cuerpo de los animales endozoocoras = la diáspora es comida por el animal eleosomozoocoras = los animales solo consumen las sustancias en el exterior de la semilla diszoocoras = los animales consumen parte de la semilla pero no lo suficiente para evitar que germinen

Tabla B Clasificación de los tipos de síndromes de dispersión de las diásporas según Dansereau y Lems (1957)

Síndrome de dispersión	Agente o vector
Ictiocoria	Peces
Saurocoria	Reptiles
Ornitocoria	Aves
Mamalocoria	Mamíferos
Síndrome de dispersión	Agente o vector

Invertebrados	Moscas, estercoleros, etc.
Mirmecoria	Hormigas
Anemocoria	Viento
Hidrocoria	Agua
Epizocoria	Exterior del cuerpo de los animales
Autocoria	Por la misma planta
Barocoria	Por peso de la semilla

Tabla C Clasificación de los tipos de síndromes de dispersión de las diásporas según Vander Pijl (1982)

Tipo básico de dispersión	Síndrome	Descripción de las diásporas
Autocoria (sin adaptaciones para la dispersión por un agente externo)	Auxocoria	Depositadas por la planta madre y sin mecanismos de expulsión.
	Balocoria	Expulsados por la planta madre.
	Barocoria	Caracterizadas por su peso y la carencia de alguna otra estructura
	Esclerocoria	Similares a las barócoras pero de menor peso.
	Semacoria	Expulsadas por movimientos oscilantes de la planta madre
Heterocoria (presentan apéndices o son extremadamente ligeras y provistas de capas carnosas exteriores).	Acantocoria	Con espinas, ganchos o cerdas
	Ascocoria	De baja densidad
	Ciclocoria	De forma esférica y voluminosa debido a las estructuras accesorias que la componen
	Esporocoria	Muy diminutas
	Ixocoria	Con superficie viscosa o glandular
	Pogonocoria	Con apéndices plumosos, pelos o crestas
	Pterocoria	Con apéndices alados escariosos
	Sacocoria	Dentro de una cubierta delgada
Sarcocoria	Con capas externas suaves y carnosas	

Tabla D Número de semillas por fruto en diversas especies de plantas acuáticas (sumergidas y flotantes)

		No. Semillas por fruto	Pastos marinos	No. Semillas por fruto
1	<i>Podostemum ceratophyllum</i>	21.2	<i>Halodule</i>	1
2	<i>Halophilia decipiens</i>	26.4	<i>Cymodocea</i>	1
3	<i>Eichhornia crassipes</i>	450	<i>Syringodium</i>	1
4	<i>Eichhornia azurea</i>	14.3	<i>Amphibolis</i>	1
5	<i>Aponogeton queenslandicus</i>	13	<i>Thalassodendron</i>	1
6	<i>Stratiotes aloides</i>	1-10	<i>Phyllospadix</i>	1
7	<i>Ranunculus peltatus</i>	32	<i>Zostera</i>	1
8	<i>Blyxa aubertii</i>	45.3	<i>Heterozostera</i>	1
9	<i>Blyxa echinosperma</i>	68.3	<i>Enhalus</i>	8-14
10	<i>Hottonia palustris</i>	± 60	<i>Thalassia</i>	3-9
11	<i>Ludwigia grandiflora</i>	40	<i>Halophila</i>	7-60
12	<i>Ludwigia peploides</i>	52	<i>Posidonia</i>	1
13	<i>Nuphar luteum,</i>	285		
14	<i>Nymphoides peltata</i>	10-20		
15	<i>Hydrilla verticillata</i>	8		
16	<i>Polypleurum stylosum</i>	245		
17	<i>Nymphaea mexicana</i>	23		
18	<i>Mourera fluviatilis</i>	2000-2400		
19	<i>Apinagia multibranchiata</i>	±590		
20	<i>Rhynchosia penicillata</i>	±720		
21	<i>Willisia selaginoides</i>	±80		
22	<i>Hydrobryopsis sessilis</i>	±40		
23	<i>Hydrobryum griffithii</i>	±30		
24	<i>Weddelliana squamulosa.</i>	164		