



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Evaluación de un modelo para caracterizar la dispersión de
semillas por viento en el pastizal semiárido de Concepción
Buenavista, Oaxaca, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

ALBA NAYELI CERVANTES LORETO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. CARLOS MARTORELL DELGADO

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2018





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de Datos

1. Datos del alumno

Cervantes Loreto Alba Nayeli

2224 557291

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

413048233

2. Propietario tutor

Dr.

Carlos

Martorell

Delgado

3. Propietario

Dr.

Sergio

Cuevas

García

4. Propietario

Mtra.

Yuriana

Martínez

Orea

5. Suplente

Dr.

Edgar Javier

González

Liceaga

6. Suplente

Mtro.

David

Porta

Zepeda

7. Datos del trabajo escrito

Evaluación de un modelo para caracterizar la dispersión de semillas por viento en el pastizal semiárido de Concepción Buenavista, Oaxaca, México

67 p.

2018

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT, DGAPA-UNAM) con el número IN 220514.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, en especial a la Facultad de Ciencias y al Laboratorio de Ambientes Limitantes.

A mi asesor Carlos Martorell por tomarse el tiempo y el esfuerzo para lograr que esta tesis saliera lo mejor posible. A mis sinodales por revisar un trabajo híbrido entre biología y física: Sergio Cuevas, Edgar González, Yuriana Martínez y David Porta. A Marco Antonio Romero Romero por toda la ayuda y paciencia en el laboratorio.

A mis compañeros de laboratorio, por la gran ayuda en campo y especialmente por ayudarme a poner un tubo de 20 m en mitad del pastizal: Verónica Zepeda, Alejandra Martínez, Fernando Pedraza, Gonzalo Martínez y Diego García Meza. Un agradecimiento muy especial a Alejo Torres, Alejo Jiménez y Alejandro Jiménez, porque sin su ayuda en campo, no hubiera sido posible montar mi experimento.

A Catalina Stern y al grupo de trabajo del Laboratorio de Hidrodinámica y Turbulencia: David Porta, Carlos Echeverría y Angélica Zarazúa, por abrirnos las puertas de su laboratorio, por los experimentos de caída de semillas y por su apertura a la interdisciplina.

Agradezco a la Comunidad de Concepción Buenavista, por permitirme trabajar en su bello pastizal y por siempre recibir bien a los biólogos. También agradezco mucho a Nona por toda su hospitalidad, amistad y calidez siempre que fui a campo.

Mucha gente hizo que este trabajo fuera posible fuera de lo académico. Gracias a Tere y a Cata por adoptarme en su hogar y por ser en mi familia lejos de casa. A Eugenia y Ana Cris por ayudarme y escucharme en este proceso y por su valiosa amistad. Gracias a Valentina, Beetsi, Ana Elena, Sabine, Mariana, Lucía y Vero por todo su apoyo y por ser ejemplos de mujeres en la ciencia a quienes admiro mucho. A Fer Saénz y su familia por recibirme

siempre de brazos abiertos. A Esteban por ser mi primer amigo en esta ciudad y a Ceci por crecer conmigo estos cinco años.

El agradecimiento más grande es a mis padres Rosalva y Francisco por su amor incondicional y por ser mi equipo en la vida.

Índice General

1.	Introducción	9
1.1.	<i>La importancia de la dispersión en el estudio de poblaciones y comunidades</i>	9
1.2.	<i>¿Cómo estudiar la dispersión?</i>	10
1.3.	<i>Modelos mecanísticos</i>	12
1.4.	<i>Objetivo General:</i>	14
1.5.	<i>Objetivos Particulares</i>	14
1.6.	<i>Hipótesis</i>	15
2.	Métodos	16
2.1.	<i>Obtención de datos</i>	16
2.1.1.	<i>Sitio de estudio</i>	16
2.1.2.	<i>Selección de especies</i>	17
2.1.3.	<i>Eventos de liberación en campo</i>	18
2.1.4.	<i>Mediciones de viento, temperatura y propiedades físicas de las semillas</i>	18
2.2.	<i>Construcción de los modelos</i>	19
2.2.1.	<i>Supuesto: La semilla siempre viaja a su velocidad terminal</i>	19
2.2.2.	<i>Supuesto: La velocidad horizontal del viento es uniforme en el espacio</i>	24
2.2.3.	<i>Supuesto: La semilla viaja perfectamente acoplada al viento</i>	25
2.2.4.	<i>Modelos de una sola semilla</i>	26
2.2.5.	<i>Incorporación de la variabilidad</i>	29
2.3.	<i>Análisis estadísticos</i>	34
3.	Resultados	37
3.1.	<i>Curvas de dispersión</i>	37
3.2.	<i>Velocidad de caída</i>	40
3.3.	<i>Evaluación de los diferentes modelos de dispersión</i>	42
3.4.	<i>Evaluación de la importancia de la variación</i>	43
4.	Discusión y Conclusiones	49
4.1.	<i>Distancias, curvas y colas gruesas</i>	49
4.2.	<i>La velocidad de caída</i>	51
4.3.	<i>El modelo balístico</i>	52
4.4.	<i>Modelos de caída acelerada, perfil de viento e inercial</i>	54
4.5.	<i>La variación y las curvas de dispersión.</i>	56

4.6. <i>Perspectiva biológica</i>	58
5. Bibliografía.....	61
6. Anexo	65
67	

Resumen:

La dispersión de las plantas, es decir, el movimiento de sus propágulos lejos de su fuente de origen, genera pautas espaciales que determinan la supervivencia de los individuos y el inicio de procesos cruciales para la dinámica de las poblaciones y las comunidades. El instrumento fundamental para estudiar dicho movimiento son las curvas de dispersión, las cuales indican la probabilidad de que un propágulo llegue a cierta distancia de la planta madre. El modelo base para estudiar la dispersión por viento es el modelo balístico, el cual tiene varios supuestos que se han ido relajando para producir curvas de dispersión más precisas. Pocos modelos han relajado el supuesto de que la semilla cae a una velocidad constante, conocida como velocidad terminal. En un pastizal de corta altura, es muy poco probable que las semillas alcancen su velocidad terminal, por lo que se necesita un modelo que relaje este supuesto. Del mismo modo, en tiempos cortos es improbable que las semillas estén perfectamente acopladas a las velocidades horizontales del viento. En este trabajo se evalúa cómo afectan estos supuestos a la predicción de las distancias recorridas y se comparan los valores predichos con observaciones en condiciones naturales en un pastizal. También se evalúa cómo afectan las fluctuaciones naturales en la velocidad del viento y la variabilidad intraespecífica de las semillas a las curvas de dispersión.

Para evaluar lo anterior, realizamos experimentos de liberación de semillas y desarrollamos cuatro modelos con diferente grado de complejidad en medida que van relajando los supuestos iniciales del modelo balístico. A partir de éstos modelos se desarrollaron otros que incorporan la variación en velocidades horizontales del viento y/o semillas. Encontramos que aunque las semillas no caigan a su velocidad terminal en campo, las distancias predichas por el modelo balístico estuvieron correlacionadas con el promedio

de las distancias recorridas en el campo, aunque las subestimó fuertemente quizá porque las velocidades del viento fueron igualmente subestimadas. Relajar individualmente los supuestos del modelo balístico no predijo las distancias congruentemente, por lo que es razonable pensar que los mecanismos que actúan durante la dispersión actúan de manera acoplada. El modelo en el cual todos los supuestos fueron relajados funcionó sólo marginalmente mejor que el balístico. La incorporación de las variaciones en las velocidades del viento o en las semillas fue insuficiente para predecir las curvas de dispersión. La incorporación de ambas resultó en una sobreestimación de la probabilidad de viajar distancias muy cortas, así como en una subestimación de la varianza en las distancias viajadas. Esto sugiere que en el sistema de estudio actúa la turbulencia en el viento. La capacidad de las especies estudiadas de viajar distancias relativamente grandes dado el tamaño de las plantas indica que probablemente no existe una limitación por dispersión en el sitio de estudio, por lo que habría que considerar esto a la hora de explicar las dinámicas espaciales en esta comunidad.

1. Introducción

1.1. *La importancia de la dispersión en el estudio de poblaciones y comunidades*

La ecología ha pasado de describir el mundo natural a intentar explicar las generalidades que subyacen a éste. Uno de los ingredientes faltantes de la teoría ecológica es la consideración explícita del espacio en que se desarrollan las especies (Bascompté y Solé 1995). Éste es uno de los retos que apenas se están empezando a abordar para entender la estructura de las poblaciones y las comunidades, la coexistencia de especies y las dinámicas metapoblacionales (Bascompté y Solé 1995, Nathan y Muller-Landau 2000).

Modelar el papel del espacio en la dinámica de las comunidades de plantas necesariamente implica incorporar la dispersión debido a que es el principal mecanismo mediante el cual las plantas se mueven en el espacio (Nathan et al. 2001). La dispersión es el proceso mediante el cual los individuos se alejan de su fuente de origen y en el caso de las semillas o propágulos, este movimiento casi siempre depende de vectores externos (Levin et al. 2003). La morfología de los propágulos muchas veces se asocia con adaptaciones para aprovechar dichos vectores. Por ejemplo, hay semillas aladas que aprovechan las corrientes de aire, semillas que flotan en el agua o que son propensas a engancharse en el pelo de ciertos animales. A partir de su morfología, se tiende a asociar las semillas y su vector con un síndrome de dispersión; anemocoria, hidrocoria, zoocoria o autocoria. Sin embargo en la naturaleza la dispersión pocas veces es llevada a cabo por un sólo vector y que tampoco está confinada a un solo evento (Levin et al. 2003).

En el caso de dispersión por viento, cuando los propágulos se dispersan tienden a generar pautas de densidad en función a la distancia. La mayoría de las semillas llegan relativamente cerca de la planta madre, pero existe una probabilidad de que algunas semillas recorran distancias mayores. Las semillas que se quedan cerca de la planta madre pueden enfrentar una fuerte competencia con sus hermanos y mayor exposición a depredadores densodependientes (Janzen 1970, Howe y Smallwood 1982, Levin et al 2003). En cambio las semillas que recorren distancias mayores pueden evadir estos problemas cuando el ambiente cambia temporal y espacialmente (Levin et al. 2003, Ronche 2007).

La dinámica de utilización de recursos, reclutamiento y la coexistencia de especies se determina primordialmente cerca de la planta madre (Nathan y Muller-Landau 2000, Nathan et al. 2003, Levine y Murrell 2003). En cambio, las semillas que lleguen más lejos pueden además afectar las tasas de colonización, el flujo génico y las dinámicas metapoblacionales (Nathan et al. 2003, Trakhtenbrot et al. 2005). Entender de qué mecanismos biológicos y físicos depende que las semillas se queden cerca de la planta madre o se desplacen largas distancias es una de las metas al modelar la dispersión (Katul et al. 2005, Nathan et al. 2011).

1.2. ¿Cómo estudiar la dispersión?

En general, la dispersión se ha estudiado a partir de las pautas que genera y a partir de ahí se ha intentado entender cuáles variables y procesos reproducen mejor dichas pautas. La sombra de semillas se refiere a la distribución espacial de los propágulos producidos por una sola planta y se representa gráficamente en una curva de dispersión. Ésta es una función de densidad de probabilidad, la cual describe la probabilidad de que se deposite una semilla en función de la distancia desde la planta de origen (Nathan & Muller-Landau 2000). En el caso

del viento, la curva de dispersión es casi siempre una curva sesgada positivamente, es decir, se caracteriza por que la mayoría de las semillas se depositan cerca de la planta madre y el número de semillas depositadas disminuye con la distancia, a excepción de unas pocas que llegan muy lejos. Gracias al sesgo positivo las curvas de dispersión por viento tienen una “cola gruesa”, la cual nos indica que existe una probabilidad de encontrar semillas a distancias relativamente grandes de la planta madre (Nathan et al. 2005). A estos últimos eventos se les conoce como “eventos de dispersión a larga distancia” y determinan varios procesos sumamente importantes, como se mencionó anteriormente. Por ello, entender cómo se generan estos eventos ha sido uno de los motores en el estudio de la dispersión por viento.

Las curvas de dispersión pueden ser descritas por funciones de densidad de probabilidad como la potencia inversa o la exponencial negativa (Okubo y Levin 1989). Sin embargo, dichas distribuciones no permiten que exista una “cola gruesa”, es decir, no abarcan a la minoría de semillas que viajaron mayores distancias. Es por esto que se ha propuesto utilizar distribuciones como la gaussiana inversa (Katul et al. 2005), la cual se ha usado exitosamente para desarrollar modelos de dispersión de semillas (Katul et al. 2005, Nathan & Muller-Landau 2000). Tiene como parámetros μ y λ , donde μ es la media de la distribución y λ es un parámetro que define la forma de la curva.

Existen dos tipos de enfoques para estudiar y modelar la dispersión; el fenomenológico y el mecanístico. El primero utiliza los datos empíricos para reproducir la curva de dispersión y el segundo enfoque la reproduce independientemente de los datos. Los modelos fenomenológicos han resultado útiles en estudios a largo plazo y a grandes escalas. No obstante, es difícil extrapolar esos modelos a otros sistemas bajo distintas condiciones, por lo cual en estudios más detallados se utilizan los modelos mecanísticos. Éstos tienen

además la cualidad de que proporcionan un entendimiento de los mecanismos que subyacen al transporte de semillas (Katul et al. 2005).

1.3. Modelos mecanísticos

La mayoría de los modelos de dispersión por viento, tienen como base a la ecuación balística:

$$D = \frac{h\bar{u}}{v_t} \quad (1)$$

Esta ecuación, desarrollada por Dingler en 1889 (Nathan et al. 2011), expone que la distancia (D) que recorre una semilla liberada a una altura inicial (h), depende de lo que logre avanzar viajando a la velocidad horizontal promedio del viento (\bar{u}) mientras cae a su velocidad terminal (V_t). La velocidad terminal se define como la velocidad máxima a la que cae un cuerpo en caída libre, generalmente se adquiere tras unos pocos segundos (o mucho menos) desde que un objeto inicia su caída (Kuparinen 2006).

El modelo balístico tiene como supuestos iniciales que: la semilla alcanza su velocidad terminal instantáneamente al ser liberada y que es transportada a una velocidad idéntica a la velocidad horizontal del viento. También hace supuestos respecto a la estructura del viento en el espacio, como que la velocidad del viento es uniforme en éste y que no tiene un componente vertical. Todos los modelos de dispersión por viento, incluso los más complicados, se han desarrollado relajando uno o más supuestos del modelo balístico (Nathan et al. 2011). En general, este modelo ha sido una buena base para predecir la moda de las

distancias recorridas (Nathan et al. 2001, Soons et al. 2004), los esfuerzos por relajar los supuestos iniciales se han hecho para reproducir más fielmente las curvas de dispersión, en especial los eventos de dispersión a larga distancia (Nathan et al. 2001, Katul et al. 2005).

En un sistema donde las semillas no viajan a su velocidad terminal, el modelo balístico, probablemente no sea adecuado para reproducir el promedio de distancias recorridas. Al no considerar el tiempo necesario para la aceleración, el tiempo de caída se subestima, limitando artificialmente las distancias viajadas. Por otro lado, el modelo balístico tampoco considera que las semillas deben acelerar horizontalmente, sobreestimando las distancias viajadas. Esto no ha sido un problema en la mayoría de los estudios ya que se han desarrollado para bosques (Greene y Johnson 1989, Nathan et al. 2001, Nathan et al. 2002) o matorrales (Bullock y Clarke 2000, Stephenson et al 2007). En sistemas como estos, en los cuales el tiempo de caída es muy largo, los tiempos requeridos para la aceleración horizontal y vertical son insignificantes (Katul et al. 2005, Nathan et al. 2011). Sin embargo, no todos los sistemas naturales tienen esta cualidad. Por ejemplo, en un pastizal de corta altura, es muy probable que las semillas no viajen a su velocidad terminal ni tengan tiempo de acoplarse a la velocidad del viento. Es relevante evaluar el modelo balístico y sus supuestos para evaluar su importancia en las predicciones de las distancias recorridas en sistemas donde las semillas se liberan muy cerca del suelo.

Otro factor a considerar cerca del suelo son las propiedades del viento. Muchos de los modelos hasta ahora desarrollados relajan los supuestos de que el viento es uniforme en el espacio, postulando que su velocidad aumenta con la altura sobre el suelo (Greene y Johnson 1989, Nathan et al. 2001, Soons et al. 2004). Esto es especialmente importante cerca de la superficie ya que la velocidad del viento cambia rápidamente, siendo prácticamente de cero en la parte más baja del perfil (Nathan et al. 2011). Otros modelos también relajan el supuesto

de que el viento no tiene componentes verticales, ya que existen fluctuaciones causadas por la turbulencia (Burrows 1973, Greene y Johnson 1989, Greene y Johnson 1992). Cuando el viento interactúa con el suelo irregular o el dosel vegetal se genera turbulencia, causando vórtices capaces de levantar la semilla para depositarla a veces muy lejos (Nathan y Katul 2005, Bohrer et al. 2008). La modelación realista de la turbulencia es uno de los procedimientos más complicados en el estudio de la dispersión de semillas (Katul et al. 2005, Nathan et al. 2011).

En este trabajo se evalúa la capacidad del modelo balístico para reproducir las distancias viajadas en promedio por las semillas en un pastizal de muy baja estatura, así como el efecto de relajar los supuestos del modelo sobre sus predicciones. También se evalúa la capacidad de las variaciones en el viento y en las características de las semillas para reproducir las curvas de dispersión de las semillas y si existen otros factores que hay que tomar en consideración para reproducir toda la gama de distancias recorridas.

1.4. Objetivo General:

Entender cuáles factores y mecanismos son determinantes para la dispersión de semillas por viento en un pastizal de corta estatura.

1.5. Objetivos Particulares

- I. Evaluar la capacidad del modelo balístico para predecir las distancias recorridas por semillas en condiciones naturales.

- II. Determinar la importancia de los factores físicos y bióticos en las distancias recorridas por las semillas.
- III. Evaluar qué tipo de variación es necesario incorporar en los modelos para predecir las curvas de dispersión observadas.

1.6. Hipótesis

- Un modelo balístico no es capaz de predecir las distancias recorridas por las semillas en campo ya que sus supuestos son violados cuando la semilla se libera cerca del suelo.
- Conforme se relajan los supuestos del modelo balístico mejora la precisión de las predicciones de las distancias recorridas.
- Las variaciones en las velocidades horizontales del viento y en las velocidades de caída de las semillas son suficientes para predecir las curvas de dispersión experimentales si la turbulencia no es importante.

2. Métodos

Con el fin de determinar si un modelo basado en el balístico, o una variación de éste, predice correctamente las distancias recorridas por las semillas, es necesario comparar las curvas de dispersión obtenidas en campo con las predichas por los modelos. Se caracterizaron las curvas de dispersión de once especies del pastizal semiárido de Concepción Buenavista, Oaxaca, realizando experimentos de liberación de semillas en el sitio de estudio. Se generaron distintos modelos que relajan uno o más supuestos del modelo balístico, para los cuales se obtuvieron curvas de dispersión teóricas que incorporan variación en semillas, en velocidades del viento o en ambas. Finalmente se evaluó la capacidad de los modelos para reproducir el promedio de distancia viajada y la forma de la curva de dispersión.

2.1. Obtención de datos

2.1.1. Sitio de estudio

Los experimentos de liberación de semillas se desarrollaron en Concepción Buenavista, Oaxaca. Esta localidad se ubica a los 17° 52' N, 97° 24' O a una altitud de 2200 m s.n.m., en la región de la Mixteca Alta. El clima es semiárido con una precipitación de 578 mm anuales y una temperatura media anual de 16 °C (Villarreal-Barajas & Martorell 2009). Cuenta con una vegetación dominada por *Bouteloua* spp. (Poaceae) y la altura de la vegetación es corta. El dosel tiene una estatura promedio de 2.58 cm con una desviación estándar de 5.5 cm. Una de las características más destacadas de este pastizal es que cuenta con el record mundial de

diversidad en un decímetro cuadrado (Martorell et al. 2017). Aunque es un primer acercamiento, es un avance para comprender la importancia de la dispersión de semillas en los pastizales de corta altura, así como su papel en el mantenimiento de la diversidad.

2.1.2. Selección de especies

Las once especies seleccionadas se encuentran naturalmente en el pastizal. Una de las especies (*Sanvitalia procumbens*) produce dos tipos de propágulos por lo que los experimentos se realizaron con doce tipos de propágulos diferentes. Se utilizaron propágulos que se diferencian tanto en su peso promedio como en sus estructuras de dispersión (Tabla 1) para que el modelo fuera validado para una gama amplia de tipos de propágulos. El peso de los propágulos fue calculado con una balanza analítica de la marca Ohaus con un rango de medición de 0.0001 g hasta 210 g.

Tabla 1. Resumen de los propágulos de las especies utilizadas

Especie	Familia	Peso promedio (mg)	σ	Estructuras asociadas	Forma
<i>Aristida adscencionis</i>	Poaceae	0.325	0.222	Sí	Linear
<i>Conyza filaginoides</i>	Asteraceae	0.375	0.096	Sí	Estrechamente oblongo
<i>Crusea divaricata</i>	Rubiaceae	0.825	0.221	No	Ligeramente triangular
<i>Florestina pedata</i>	Asteraceae	0.781	0.084	Sí	Oblonga, estrechamente rómbica
<i>Heterosperma pinnatum</i>	Asteraceae	2.900	0.771	No	Estrechamente oblongo
<i>Ipomoea capillacea</i>	Convolvulaceae	8.020	0.432	No	Aovado deprimido
<i>Muhlenbergia peruviana</i>	Poaceae	0.325	0.126	Sí	Aovada, lanceolada
<i>Plantago nivea</i>	Plantaginaceae	1.878	0.148	No	Aovado deprimido
<i>Sanvitalia procumbens</i> (disco)	Asteraceae	0.458	0.283	Sí	Obovado, circular
<i>Sanvitalia procumbens</i> (lígula)	Asteraceae	1.141	0.456	Sí	Obtriangular
<i>Thymophyla aurantiaca</i>	Asteraceae	0.360	0.114	Sí	Estrechamente oblongo, lanceolado
<i>Tridax coronopipholia</i>	Asteraceae	0.350	0.129	Sí	Tetragonal, oblancelolado

2.1.3. Eventos de liberación en campo

Los experimentos consistieron en liberar tres veces 50 semillas de cada especie y registrar las distancias viajadas por éstas. Los propágulos fueron pintados con un tinte fluorescente antes de los experimentos con el fin de que pudieran ser detectados con luz UV. En campo cada semilla fue liberada poniéndola en un émbolo de cristal colocado de manera horizontal a 10 cm del suelo. La semilla era empujada lentamente hasta la orilla del émbolo, dónde el viento era capaz de moverla. Se hizo de esta manera para que el viento fuera el responsable del desplazamiento de la semilla y no se le aplicara una fuerza externa a la semilla a la hora de liberarla que afectara su desplazamiento horizontal. Una vez liberadas todas las semillas, 50 por evento, eran buscadas con lámparas de luz UV y se medía la distancia recorrida desde el punto de origen. Todos los propágulos fueron liberados a la misma altura y las liberaciones se realizaron en distintos puntos para lograr una mejor representatividad de las distancias viajadas.

2.1.4. Mediciones de viento, temperatura y propiedades físicas de las semillas

Para tener mediciones de viento y temperatura al tiempo que se liberaron las semillas en campo se colocaron anemómetros y medidores de temperatura HOBO a las alturas de 20, 6, 1.9 y 0.54 m. La velocidad del viento se registró cada 10 segundos, mientras que la temperatura se registró cada 30 segundos.

Para caracterizar la velocidad vertical de las semillas durante su caída se trabajó con el grupo del Laboratorio de Hidrodinámica y Turbulencia de la Facultad de Ciencias. Como parte de la tesis de maestría de la física Angélica Zarazúa Cruz se tomaron videos

individuales de 10 propágulos pintados de cada especie mientras caían a lo largo de 32 cm a través de aire estático en el laboratorio. Cada video fue tomado con un tiempo de exposición de 200 μ s a 3200 cuadros por segundo. Después determinó la posición de cada propágulo a lo largo del tiempo utilizando el programa Cine Viewer 2.7 (Vision Research 2015). El uso de este programa se realizó de tal forma que no se tienen datos para la distancia recorrida por el propágulo inmediatamente después de su liberación, ya que la intención inicial era medir la velocidad terminal de éstos.

2.2. Construcción de los modelos

Los modelos de dispersión se plantearon relajando uno o más supuestos del modelo balístico. A continuación se presenta primero la forma en la cual se relajaron los supuestos. Después se presenta la forma en que se calcularon las distancias recorridas por una semilla en cada modelo. Finalmente se indica la manera en la cual se incorporó la variación en velocidades horizontales de viento y en las características de las semillas.

2.2.1. Supuesto: La semilla siempre viaja a su velocidad terminal

Uno de los supuestos principales del modelo balístico es que las semillas alcanzan inmediatamente su velocidad terminal y viajan a esta velocidad siempre. Gracias a los videos fue claro que los propágulos no alcanzaban su velocidad terminal tras recorrer 10 cm, que fue la altura a la que eran liberados en los experimentos de campo. Esto viola un supuesto fundamental del modelo balístico, que es que las semillas siempre viajan a su velocidad terminal. Para resolver este problema se optó por emplear una ecuación que describe los

cambios en la velocidad de la caída de las semillas en vez de utilizar la velocidad terminal. La aceleración de cualquier objeto puede ser descrita por la siguiente ecuación (Taylor 2005):

$$\frac{dv(t)}{dt} = -g + a v(t) + bv^2(t) \quad (2)$$

Esta ecuación nos dice que la aceleración que experimenta una semilla en el tiempo, t , va a tener dos componentes que actúan en direcciones opuestas: la fuerza de gravedad ($g = 9.8 \text{ ms}^{-2}$) y la resistencia al aire, la cual es dependiente de la velocidad de la semilla ($v(t)$). Los parámetros a y b están relacionados con el tamaño, la masa y la forma del propágulo, así como con las constantes del medio en el que se mueve. De esta forma la gravedad acelera a la semilla de manera constante hacia abajo, mientras que la resistencia al aire va cambiando con la velocidad y tiene el efecto opuesto. A su vez, la resistencia del aire depende de dos componentes: uno lineal y uno cuadrático. El componente lineal $v(t)$ opera a velocidades muy bajas y es proporcional a la viscosidad del medio y al tamaño de la semilla. El componente cuadrático ($v^2(t)$) surge cuando la semilla aumenta su velocidad y acelera la masa de aire con la que está interactuando (Taylor 2005). Esto significa que a velocidades bajas, cuando empieza a caer la semilla, la resistencia al aire va a ser lineal con la velocidad de la semilla. Dado que las semillas caen por muy poco tiempo en el pastizal estudiado, es posible que el término lineal sea importante. Sin embargo, conforme la semilla empieza a alcanzar velocidades mayores, la resistencia al aire va a responder de manera cuadrática a la velocidad a la que cae la semilla. Con frecuencia alguno de estos dos términos (el lineal o el cuadrático) es despreciable y se puede utilizar una versión simplificada de la ecuación (2). Frecuentemente se toma en cuenta sólo el término cuadrático (Taylor 2005). Decidimos

utilizar ambas aproximaciones: una caída que incluía la resistencia al aire tanto lineal como cuadrática y una que incluyera solo la cuadrática para evaluar si afecta considerar el término lineal en nuestro sistema.

Para una ecuación de caída que considera ambos términos, la ecuación (2) se puede resolver para obtener una ecuación que nos dice cuál es la velocidad de un propágulo en un momento dado:

$$v(t) = \frac{dz(t)}{dt} = \frac{-a - \sqrt{a^2 + 4bg} \tanh\left(0.5\sqrt{a^2 + 4bg}(t + C_1)\right)}{2b} \quad (3)$$

donde $z(t)$ es la posición vertical del propágulo en el tiempo y C_1 es la constante de integración. Resolviendo la ecuación (3) se obtiene:

$$z(t) = C_2 + \frac{-at - 2 \ln\left(\cosh\left(0.5\sqrt{a^2 + 4bg}(t + C_1)\right)\right)}{2b} \quad (4)$$

Nuevamente C_2 es una constante de integración. Ya que no se contaba ni con mediciones de la distancia recorrida por el propágulo ni el tiempo transcurrido antes de que CineViewer comenzara a arrojar datos no fue posible obtener analíticamente el valor de C_1 ni de C_2 .

Gracias a los videos tenemos datos de posición y tiempo para 10 propágulos de cada especie. Estos datos se utilizaron para ajustar los parámetros de la ecuación (4) con una estimación de máxima verosimilitud utilizando el paquete bbmle (Ben Bolker y R Development Core Team 2014) para R (R Core Team 2015) suponiendo que hay un error de medición normal. Para realizar el análisis se definió que el tiempo en el cual se tenía la primera medición era $t = 0$. Así se tienen para cada especie 10 valores distintos de los parámetros a , b , C_1 y C_2 .

Hecho esto es necesario re-formular los modelos de manera que el tiempo y el espacio estén definidos en función del tiempo en el que se libera la semilla y la posición en la que esto ocurre y no de valores arbitrarios definidos por el funcionamiento de CineViewer. En el instante en el que se libera una semilla su velocidad es cero. Utilizando la ecuación (3) puede calcularse el tiempo transcurrido t_c desde que se liberó la semilla que viaja a una velocidad $v(t)$:

$$t_c = \frac{2 \operatorname{atanh}\left(\frac{-a}{\sqrt{a^2 + 4bg}}\right)}{\sqrt{a^2 + 4bg}} - C_1 \quad (5)$$

Para recorrer la escala de medición temporal de modo que el momento de liberación de la semilla sea el tiempo cero, basta reescribir la ecuación (4) como:

$$z(t) = C_2 + \frac{-a(t - t_c) - 2 \ln\left(\cosh\left(0.5\sqrt{a^2 + 4bg}(t + t_c + C_1)\right)\right)}{2b} \quad (6)$$

Hecha esta traslación se puede calcular el valor de C_2 tal que, cuando la semilla se libera ($t = 0$), la posición de la semilla sea cero. Esto es s:

$$C'_2 = \frac{-a(t_c) - 2 \ln\left(\cosh\left(0.5\sqrt{a^2 + 4bg}(C_1 - t_c)\right)\right)}{2b} \quad (7)$$

Finalmente, si se define z_i como la altura de liberación, es posible calcular la posición de cualquier semilla para cualquier tiempo t después de su liberación como:

$$z(t) = z_i - C'_2 + \frac{-(at) - 2 \ln \left(\cosh \left(0.5 \sqrt{a^2 + 4bg} (t + C_1) \right) \right)}{2b} \quad (8)$$

En pocas palabras, las traslaciones efectuadas para obtener la ecuación (8) hacen que en ésta z sea la altura sobre el suelo (en lo subsecuente esta será la definición empleada para z) y t el tiempo desde que se liberó la semilla. Con la ecuación (8) es posible seguir la trayectoria vertical de una semilla aunque ésta no viaje a su velocidad terminal. También con esta ecuación podemos calcular la velocidad terminal de la semilla:

$$V_{t1} = \frac{a - \sqrt{a^2 + 4bg}}{2b} \quad (9)$$

Por otra parte, si queremos considerar solo el término cuadrático en cuanto a la resistencia al aire, la ecuación (2) se puede ver como:

$$\frac{dv(t)}{dt} = -g + b'v^2(t) \quad (10)$$

En este caso, el parámetro b' es proporcional al área y el coeficiente de arrastre de arrastre de la semilla. Y con esta ecuación es más fácil de resolver para encontrar la posición desde su liberación:

$$z(t)' = z_i - \frac{\ln(\cosh(\sqrt{b'g})(t))}{b'} \quad (11)$$

La velocidad terminal también se puede calcular utilizando solamente la resistencia al aire cuadrática de tal manera que:

$$V_{t2} = \sqrt{\frac{g}{b'}} \quad (12)$$

De esta forma tenemos dos ecuaciones que nos dicen el cambio de la posición de la semilla en el tiempo (8) y (11), y dos formas de calcular la velocidad terminal de las semillas (9) y (12).

2.2.2. Supuesto: La velocidad horizontal del viento es uniforme en el espacio

El modelo balístico considera que u se mantiene constante en el espacio. No obstante, en la capa más baja de la atmósfera, las velocidades del viento se ven afectadas por la fricción con la superficie terrestre, también conocida como capa límite,. Esto causa que la velocidad del viento disminuya conforme disminuye la altura sobre el suelo, la relación entre altura y velocidad se puede describir apropiadamente de forma logarítmica (Haenel 1993, Robinson 1962). Es importante conocer cómo cambia u conforme cambia z , debido a que las semillas, al ir cayendo, van a experimentar distintas velocidades horizontales del viento. Para conocer las velocidades horizontales del viento a distintas alturas se le ajustó a las mediciones de

velocidad del viento y temperatura, un perfil logarítmico utilizando la ecuación y el método propuestos por Haenel (1993):

$$u(z) = \frac{u_*}{\kappa} \left[\frac{\ln(z-d)}{z_0} + \psi \right] \quad (13)$$

Donde la velocidad del viento a cierta altura $u(z)$ va a depender de la velocidad de fricción (u_*), la constante de Kármán ($\kappa= 0.41$), la altura de desplazamiento (d , que es la altura a la cual la velocidad del viento es cero como resultado de los obstáculos en el flujo), la rugosidad de superficie (z_0 , que refleja el efecto de la rugosidad de la superficie con la que se interactúa el flujo) y un parámetro de estabilidad (ψ). Para calcular ψ es necesario el cálculo del valor de θ^* , que es una temperatura característica del flujo. La temperatura característica se obtiene a partir del error entre las temperaturas medidas y las obtenidas teóricamente.

El método de Haenel calcula los parámetros de la ecuación (13) y θ^* , por un método iterativo que parte de sus valores aproximados. El resultado es particularmente sensible al valor propuesto inicialmente para d . Para que los resultados sean adecuados, Haenel sugiere que el valor inicial de d sea igual a la altura del dosel en flujos inestables o la mitad del mismo en flujos estables. En nuestro caso, utilizamos como valor inicial de d la mitad de la altura del dosel, es decir 0.0125 m.

2.2.3. Supuesto: La semilla viaja perfectamente acoplada al viento

Otro de los supuestos del modelo balístico es el de que la semilla viaja perfectamente acoplada a las velocidades horizontales del viento. En la realidad, las velocidades de la semilla se encuentra desfasada de las velocidades horizontales del viento gracias a la inercia que ésta experimenta al acoplarse al viento circundante (Nathan et al. 2011). Esta resistencia puede ser considerada de varias maneras, pero la más simple es considerar que es la misma que la que experimenta verticalmente, de modo que ecuación (10) la podemos reescribir:

$$\frac{dV}{du} = (u - V) * b' * (u - V)^2 \quad (14)$$

De tal manera que el cambio en las velocidades de las semillas (V), respecto a la velocidad horizontal (u), va a depender del parámetro b' .

2.2.4. Modelos de una sola semilla

Una vez explicado cómo se relajó cada uno de los supuestos del modelo balístico, presentamos los modelos evaluados, cada uno con distinto grado de complejidad en la medida que va relajando uno o más supuestos (Tabla 2). Cada uno de estos modelos fue realizado de tal manera que considera la caída de la semilla con resistencia al aire lineal y cuadrática o solo cuadrática, es decir cada modelo tiene dos variantes.

Tabla 2. Modelos utilizados para simulaciones con una semilla y los supuestos que relajan.

Modelo	Las semillas caen a su V_t	Velocidad del viento constante	La semilla viaja acoplada al viento
Balístico	sí	sí	sí
Caída acelerada	no	sí	sí
Perfil de viento	no	no	sí
Inercial	no	no	no

La base de las simulaciones de todos los modelos fue calcular la distancia recorrida por una sola semilla suponiendo que sus parámetros a y b (o b') son iguales al promedio calculado para la especie. En el caso del modelo balístico esto es bastante simple ya que solo hay que conocer algunas constantes, como la velocidad terminal (ecuaciones (9) y (12)) y la altura de liberación (.1 m). La velocidad promedio, \bar{u} , se calculó obteniendo la velocidad del viento cada 0.001 m desde el suelo hasta la altura de liberación (0.1 m). Para ello se usaron los parámetros obtenidos de la ecuación (13) estimados usando las velocidades promedio de cada uno de los cuatro anemómetros durante cada evento de liberación. Como no puede haber velocidades del viento negativas, para los valores a las alturas menores a d , se les asignó un valor de cero. Después se sacó el promedio de las velocidades obtenidas.

Para el modelo de caída acelerada, donde la semilla va cayendo a distintas velocidades pero su velocidad horizontal está acoplada al viento, se calculó el tiempo de caída τ para cada semilla, desde su altura de liberación hasta la altura donde la velocidad horizontal del viento es cero, $z(\tau) = d$. Este parámetro depende de los valores de los parámetros a , b ó b' de cada especie, así como de las propiedades de la columna del viento en cada evento de liberación.

Esto dificulta mucho el cálculo analítico de τ para cada evento de liberación, pero éste valor se estimó numéricamente utilizando la función `optim`, del paquete `stats4` (R Core Team 2015), del lenguaje de programación R (R Core Team 2015). La distancia recorrida es simplemente

$$D = \bar{u} \tau \quad (15)$$

Para los modelos de perfil de viento e inercial la distancia recorrida se calculó numéricamente dividiendo τ en 500 partes iguales. En el caso del modelo inercial hubo una pequeña modificación en el cálculo de τ ya que, al estar desacoplados el movimiento horizontal del viento y de la semilla, ésta puede seguir moviéndose horizontalmente aun dentro de la capa donde el viento está estático. Por ende, en este modelo $z(\tau) = 0$. Para cada uno de los 500 segmentos de τ , t_i , se calculó la posición vertical de la semilla $z(t_i)$ usando las ecuaciones (8) y (11), y la velocidad a dicha altura $u(z(t_i))$ usando la ecuación(13) . La distancia recorrida por una semilla, entonces: t_i

$$D = \tau \sum \frac{u(z(t_i))}{500} \quad (16)$$

Finalmente, en el caso del modelo inercial se empleó el paquete `deSolve` (Soetaert et al. 2010) para R (R Core Team 2015), que resuelve ecuaciones diferenciales ordinarias numéricamente. La unidad de tiempo empleada para los cálculos fue nuevamente $\tau/500$, el valor inicial de velocidad del viento fue cero y el de altura de 0.1 m. La ecuación diferencial a resolver es la ecuación (14), actualizando los valores de la velocidad del viento a lo largo del tiempo utilizando el mismo procedimiento empleado en el modelo de perfil de viento. Una vez calculadas las velocidades a lo largo del tiempo, se suma y se multiplican por $\tau/500$ para obtener D .

2.2.5. Incorporación de la variabilidad

De los modelos presentados en la Tabla 2, solo se utilizaron los modelos balístico e inercial para reproducir las curvas de dispersión y sólo se utilizó la variante que incluía caída con resistencia cuadrática al aire. Generar curvas de dispersión teóricas requiere de la simulación de distancias recorridas por muchas semillas, para lo cual es necesario incorporar la variabilidad que existe naturalmente en ellas y las velocidades horizontales del viento. A continuación se explica brevemente como se incorporaron ambas variaciones.

Para incorporar la variabilidad en viento, en vez de utilizar la velocidad promedio medida a cierta altura (\bar{u}), como lo hace la ecuación (13), se puede emplear cualquiera de los valores de velocidad horizontal que se midieron durante los experimentos en un periodo i de 10 s, (u_i). El problema está en qué no conocemos el valor de u_i a alturas menores de 0.54 m. Sabemos que u cambia de forma logarítmica con la altura, conocemos la distribución empírica de las velocidades a diferentes alturas sobre el suelo. Para no hacer suposiciones respecto a cuál es la función de distribución a la cual se ajustan las velocidades del viento, una forma de calcular u_i a alturas pequeñas es proyectar los datos de u_i observados en el anemómetro más próximo (0.54 m). De tal modo se puede reproducir la distribución de probabilidades de u_i para cualquier altura. La proyección de los valores de u_i puede hacerse fácilmente puesto que la media (Haenel 1993) y la varianza (Yahaya & Frangi 2009) de u cambian linealmente respecto al logaritmo de la altura (Figura 1).

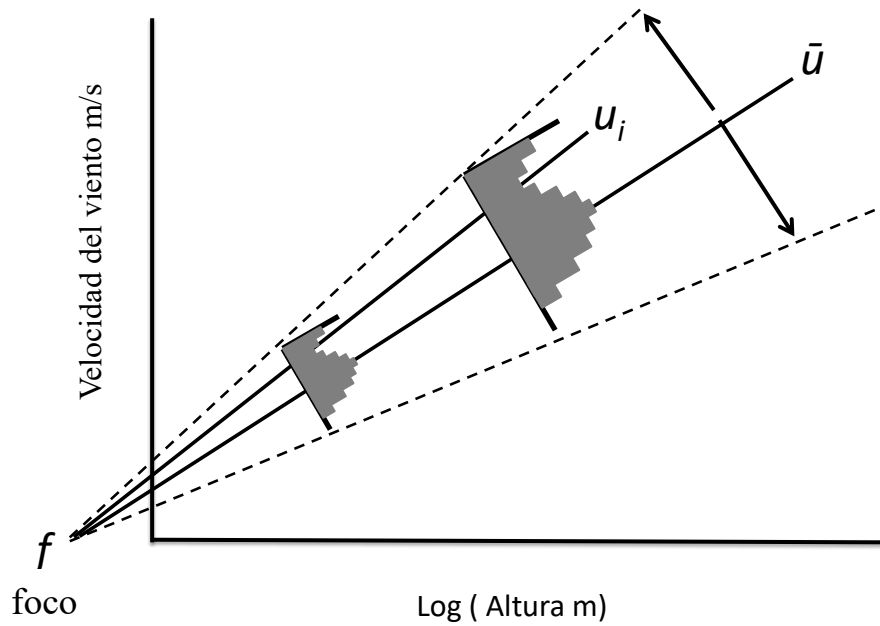


Figura 1. Proyección de la distribución de velocidades del viento a distintas alturas. Las líneas continuas representan los valores de la velocidad del viento promedio (\bar{u}) y una velocidad cualquiera medida un periodo de 10 s (u_i) conforme cambia la altura. Las líneas punteadas representan al intervalo de variación de las distribuciones del viento. El punto donde se interceptan todas las líneas es f , llamado foco.

El procedimiento seguido para la de proyección se basa en que, en la proximidad al suelo, la varianza del viento (σ^2) cambia de forma lineal con el logaritmo de la altura, (Yahaya & Frangi 2009), es decir:

$$\sigma^2(z) = c + m \ln(z) \quad (17)$$

A pesar de que se midió la velocidad del viento a cuatro alturas, se optó por ajustar la línea

recta solamente de las mediciones a 1.8 y 0.54 m porque se ha encontrado que en ciertos tipos de flujos, la varianza deja de aumentar a partir de aproximadamente de los 10 m y comienza a decrecer (Drobinski et al. 2004). Si d (la altura a la cual la velocidad horizontal del viento es cero) tiende a cero, la ecuación (13) se puede reescribir de la siguiente manera, a partir de una aproximación de las series de Taylor:

$$u(z) \approx \frac{u_*}{\kappa} (\ln(z)) + \frac{u_*}{\kappa} ((\psi - \ln(z_0))), \quad (18)$$

y se puede representar de una manera más simple:

$$u(z) = \alpha + \beta \ln(z). \quad (19)$$

Ya que $u(z)$ y $\sigma^2(z)$ cambian de forma lineal con el logaritmo de la altura sabemos que a menor altura se van a reduciendo la variación. Para facilitar la proyección, podemos encontrar el “foco” (f), punto de la varianza es cero (Figura 1). Si igualamos la ecuación (17) a cero para despejar z y la sustituimos en la ecuación (19), entonces podemos encontrar un punto en el cual la varianza y la velocidad del viento sean igual a cero. Este punto es el foco y está en las coordenadas:

$$\left(-\frac{c}{m}, \alpha - \frac{\beta c}{m}\right) \quad (20)$$

Si el foco se trasladara a las coordenadas (0,0), entonces la función $u(z)$ se vuelve una versión trasladada denominada $u'(z)$:

$$u'(z) = u(z) + \alpha - \frac{\beta c}{m} \quad (21)$$

y dado a que encontramos el valor de z cuando la varianza vale cero (igualando la ecuación 17 a cero), el valor de z trasladado de es :

$$z' = \ln(z) + \frac{c}{m} \quad (22)$$

Para la velocidad a cualquier altura, dado a que el intercepto es cero, la ecuación (19) se puede expresar:

$$u'(z') = \beta z' \quad (23)$$

Como el intercepto de esta recta es cero y conocemos el valor de \bar{u}' a la altura de 0.54 m, entonces podemos calcular la pendiente:

$$\beta = \frac{\bar{u}'(0.54)}{\ln(0.54) + \frac{c}{m}} \quad (24)$$

Y también podemos calcular la pendiente β_i para cualquier valor de u_i' de la misma manera:

$$\beta_i = \frac{u_i'(0.54)}{\ln(0.54) + \frac{c}{m}} \quad (25)$$

Como las rectas de u y u_i pasan por el origen, la proporción E_i entre ambas variables permanece constante independientemente de la altura transformada z' . Por lo tanto E_i se puede expresar como:

$$E_i = \frac{\beta_i}{\beta} \quad (26)$$

En consecuencia, podemos calcular $u_i'(z')$ en cualquier punto de la recta como:

$$u_i'(z') = \beta z' E_i \quad (27)$$

Por último, se debe devolver el foco a su lugar original una vez calculado E_i , utilizando las ecuaciones (21), (22) y (27):

$$u_i(z) + \alpha - \frac{\beta c}{m} = \left(\beta \ln(z) + \frac{c}{m} \right) E_i \quad (28)$$

Entonces para calcular el valor de u_i a cualquier altura:

$$u_i(z) = \left(\beta \ln(z) + \frac{c}{m} \right) E_i - \alpha + \frac{\beta c}{m} \quad (29)$$

De esta forma es posible incorporar la variación de las velocidades horizontales del viento, ya que podemos emplear el valor de cualquier velocidad medida durante los experimentos y proyectarla a cualquier altura, solo es necesario conocer el intercepto y la pendiente de la regresión de la varianza sobre el logaritmo de la altura.

La segunda fuente de variación que puede determinar las curvas de dispersión es la variación intraespecífica en las velocidades a las que viajan verticalmente, ya que no todas las semillas de una misma especie son idénticas. Para incorporar la variación en semillas, dado a que solo utilizamos modelos que incorporan caída con resistencia al aire cuadrática, es necesario conocer el valor promedio de b' y su desviación estándar. Los valores de b' para cada especie se obtuvieron analizando los videos de caída de semillas. De esta manera se pueden generar semillas teóricas generando datos aleatorios que siguen una distribución normal con dichos parámetros.

Para evaluar la importancia de la variación en viento y en semillas, se generaron curvas de dispersión incorporando una de estas variaciones o a ambas, de tal manera que tenemos tres variaciones de cada modelo (Tabla 3).

Tabla 3. Modelos que incorporan variabilidad

Nombre	Modelo	Variabilidad en Semillas	Variabilidad en Viento
VSB	Balístico	sí	no
VVB	Balístico	no	sí
VAB	Balístico	sí	sí
VSI	Inercial	sí	no
VVI	Inercial	no	sí
VAI	Inercial	sí	sí

2.3. Análisis estadísticos

Para caracterizar las distancias recorridas por los propágulos de cada especie, se representaron gráficamente en curvas de dispersión. Adicionalmente se ajustaron curvas se

realizaron ajustes a las curvas de dispersión a partir de la función de densidad de la distribución gaussiana inversa (Nathan & Muller-Landau 2000). Se ajustó una curva de dispersión para cada evento de liberación, por lo que cada especie cuenta con tres curvas de dispersión. El ajuste se hizo por medio de una estimación de máxima verosimilitud, con el paquete `bbmle` (Ben Bolker y R Development Core Team 2014) para R (R Core Team 2015). Después se realizó la prueba estadística Kolmogorov-Smirnov para comparar ambas distribuciones.

Para evaluar la capacidad de cada uno de los modelos: balístico, caída acelerada, perfil de viento e inercial, para predecir las distancias que las semillas viajaron en el campo realicé análisis de correlación. Para evaluar si las curvas de dispersión predichas por los modelos que incorporaron variación eran aceptables, comparé las distribuciones predichas con las observadas con la prueba de Kolmogorov-Smirnov.

3. Resultados

3.1. Curvas de dispersión

En las curvas de dispersión obtenidas para las 12 especies, la mayoría de las distancias recorridas por las semillas fueron cortas y su frecuencia decreció conforme aumentó la distancia (Figura 2 y Anexo 1). La prueba Kolmogorov-Smirnov indicó que las distribuciones obtenidas experimentalmente no fueron significativamente diferentes de una distribución gaussiana inversa, con excepción de dos casos para *Ipomoea* y un caso para *Plantago* (Tabla 4).

En todas las especies se presentaron eventos de dispersión a larga distancia (Figura 2). Éstos se pueden ver en las curvas de dispersión como una “cola gruesa” y larga hacia la derecha de la curva, lo cual indica que unas pocas semillas recorren distancias relativamente grandes respecto a la media. Los propágulos que más lejos llegaron corresponden a las especies *Aristida* y *Conyza*, los cuales recorrieron 1.44 y 1.34 m respectivamente. Es importante notar que lo que se puede considerar como dispersión a larga distancia varía según la especie. Por ejemplo, si bien para *Mulhenbergia* 0.6 m es un evento de dispersión a larga distancia, para *Plantago* basta con que un propágulo recorra 0.2 m (Figura 2). En general, todas las especies presentaron la capacidad de desplazarse distancias relativamente grandes para la escala de las plantas en el pastizal.

Tabla 4. Distancias promedio recorridas por cada especie y evento de liberación y ajuste a la distribución gaussiana inversa. μ es la distancia promedio de dispersión en metros y λ es el parámetro de forma de la distribución inversa gaussiana. D es el estadístico de la prueba Kolmogorov-Smirnov y p su significancia. Los casos marcados con un * indican diferencias significativas entre la distribución observada y la teórica.

Especie	μ	λ	D	p
<i>Aristida adscencionis</i>	0.1930	0.2066	0.1007	0.6790
	0.1627	0.5769	0.0787	0.9162
	0.0949	0.2188	0.0543	0.9980
<i>Conyza filaginoides</i>	0.3218	1.5146	0.0986	0.7047
	0.1978	0.7300	0.1335	0.3347
	0.2249	0.6276	0.1268	0.3977
<i>Crusea divaricata</i>	0.0287	0.2665	0.5882	0.8865
	0.0500	0.2056	0.0973	0.7542
	0.0315	0.7028	0.6250	0.8388
<i>Florestina pedata</i>	0.1165	0.8701	0.0967	0.7597
	0.0992	0.3964	0.1373	0.2802
	0.0727	0.3443	0.0980	0.6990
<i>Heterosperma pinnatum</i>	0.0533	0.4077	0.1043	0.6483
	0.1288	0.6242	0.1640	0.1355
	0.0632	0.1276	0.0928	0.7823
<i>Ipomoea capillacea</i>	0.0215	0.0229	0.2544	0.0031 *
	0.0301	0.0749	0.0862	0.8428
	0.0356	0.1059	0.1943	0.0457 *
<i>Muhlenbergia peruviana</i>	0.1539	0.2605	0.2605	0.0562
	0.1195	0.1983	0.1259	0.4187
	0.1489	0.7149	0.0942	0.7763
<i>Plantago nivea</i>	0.0347	0.0829	0.0783	0.9185
	0.0303	0.0395	0.2030	0.0299 *
	0.0558	0.2297	0.1119	0.5575
<i>Sanvitalia procumbens</i> (flores de disco)	0.1208	0.3759	0.0717	0.9396
	0.1856	0.2429	0.1372	0.1372
	0.1457	0.5446	0.1261	0.4042
<i>Sanvitalia procumbens</i> (flores liguladas)	0.1211	0.4962	0.0982	0.7199
	0.1070	0.1078	0.0664	0.9800
	0.0809	0.2054	0.0798	0.9074
<i>Thymophylla aurantiaca</i>	0.1398	0.6595	0.0660	0.9813
	0.2117	1.0413	0.0986	0.7037
	0.2259	0.4214	0.1791	0.0806
<i>Tridax coronopifolia</i>	0.1306	0.3713	0.1049	0.6402
	0.1088	0.4491	0.1025	0.6696
	0.1939	0.4074	0.1333	0.3369

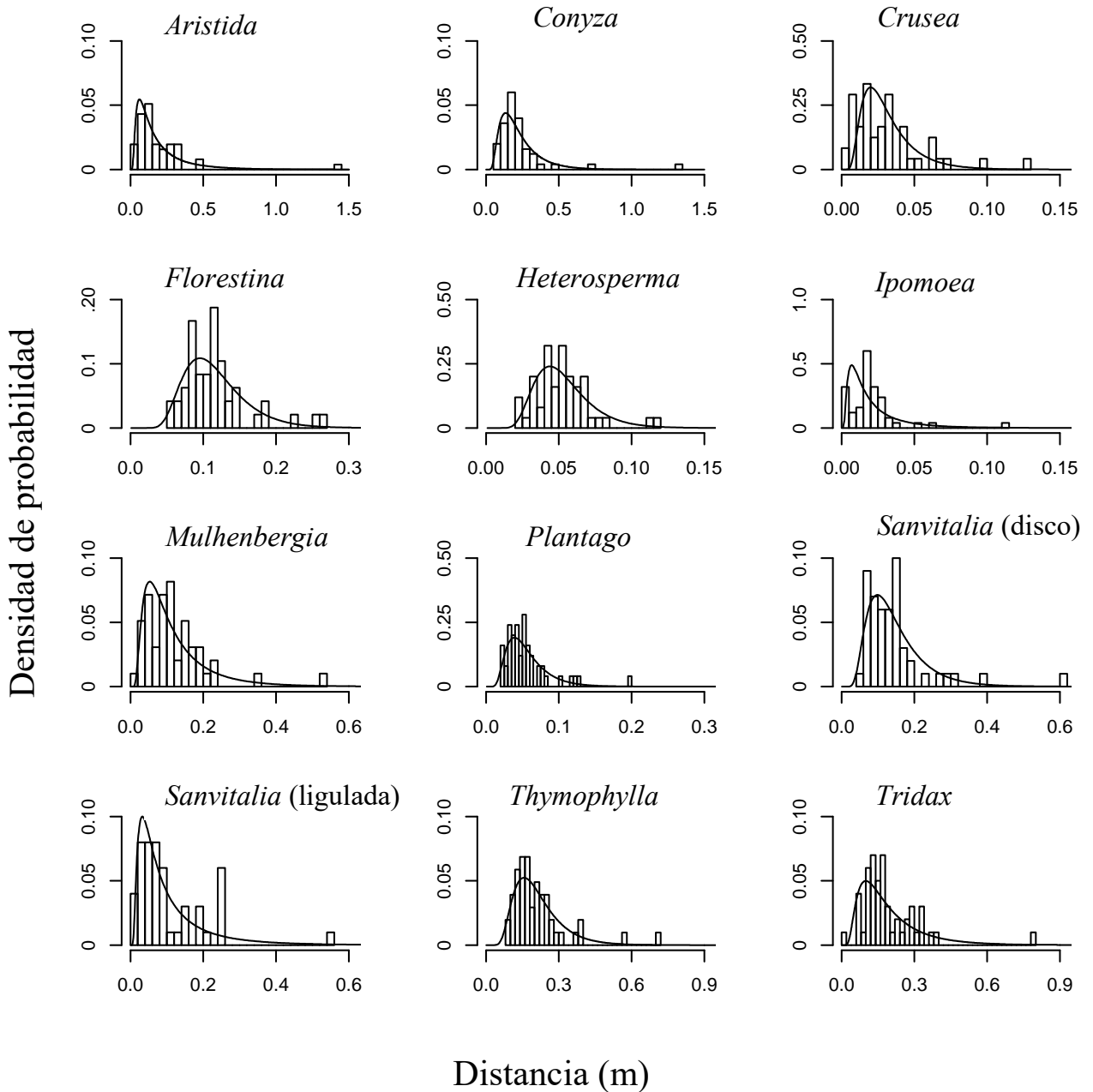


Figura 2. Curvas de dispersión por especie correspondientes a un solo evento de liberación. La línea continua representa la distribución gaussiana inversa ajustada a los datos observados (representados en el histograma). Las gráficas para los otros dos eventos de liberación se muestran en el Anexo 1.

3.2. Velocidad de caída

Para las especies *Aristida*, *Heterosperma* y *Sanvitalia* (flores liguladas), no fue posible analizar los videos ya que el tipo de propágulo no era detectado correctamente por el programa CineViewer. En consecuencia no hay resultados para estas especies.

Ninguna semilla alcanzó su velocidad terminal a los 10 cm de caída (Figura 3). La velocidad es la pendiente de las rectas mostradas en la Figura 3 y la velocidad terminal se alcanza cuando ya no existe un cambio de pendiente en el tiempo, es decir, es constante. Se puede apreciar que dicha velocidad constante no se alcanza sino hasta cerca de 30 cm de caída.

Hubo diferencias grandes entre las especies en términos de la variación de sus velocidades de caída. Los propágulos que mostraron menos variación (*Crusea*, *Ipomoea* y *Plantago*) pertenecen a especies que no tienen estructuras asociadas a la dispersión por viento. En cambio, las especies que sí presentan esas estructuras, mostraron mucha mayor variación en la velocidad a la que cayeron sus semillas (Figura 3). Así mismo, las especies con mayor peso promedio, fueron las que presentaron menos variación, ya que no tenían forma o estructura asociadas a la dispersión aérea.

También existieron diferencias entre el ajuste de los modelos de caída que incluían los términos cuadrático y lineal, y los modelos solo con término cuadrático (Figura 4). El modelo que incluía solamente el término cuadrático subestimó la velocidad en los primeros instantes de caída, mientras que un modelo que incluía ambos términos se ajustó mucho mejor a los datos. Después de los primeros milímetros de caída, ambos modelos describieron de manera adecuada el proceso y no existieron diferencias entre ambos (Figura 4).

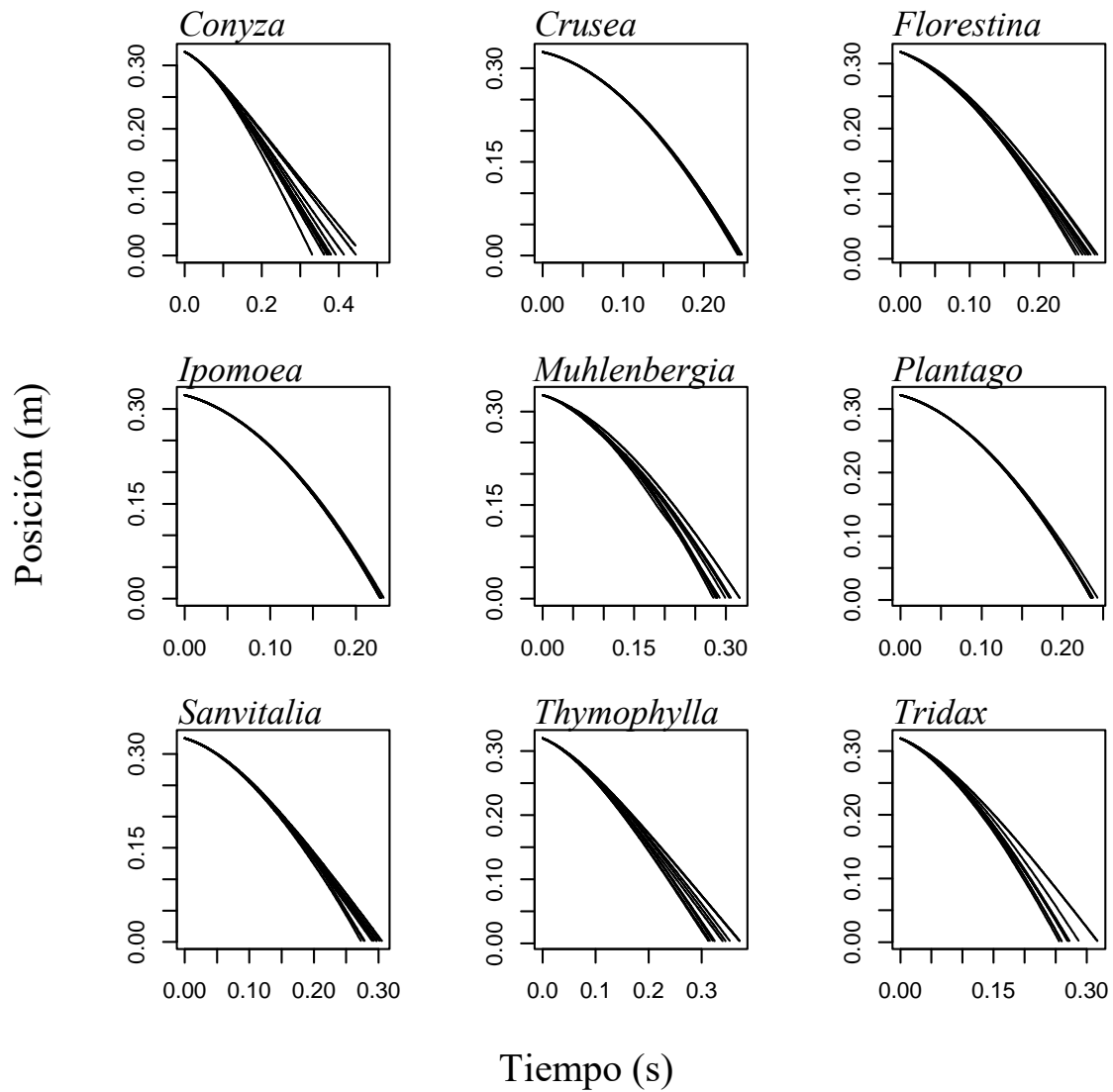


Figura 3. Cambios en la altura las semillas de distintas especies tras su liberación. Cada panel representa una especie y cada curva corresponde a la trayectoria de un propágulo. La velocidad es representada por la pendiente de cada curva, la velocidad terminal se alcanzó cuando la pendiente fue constante.

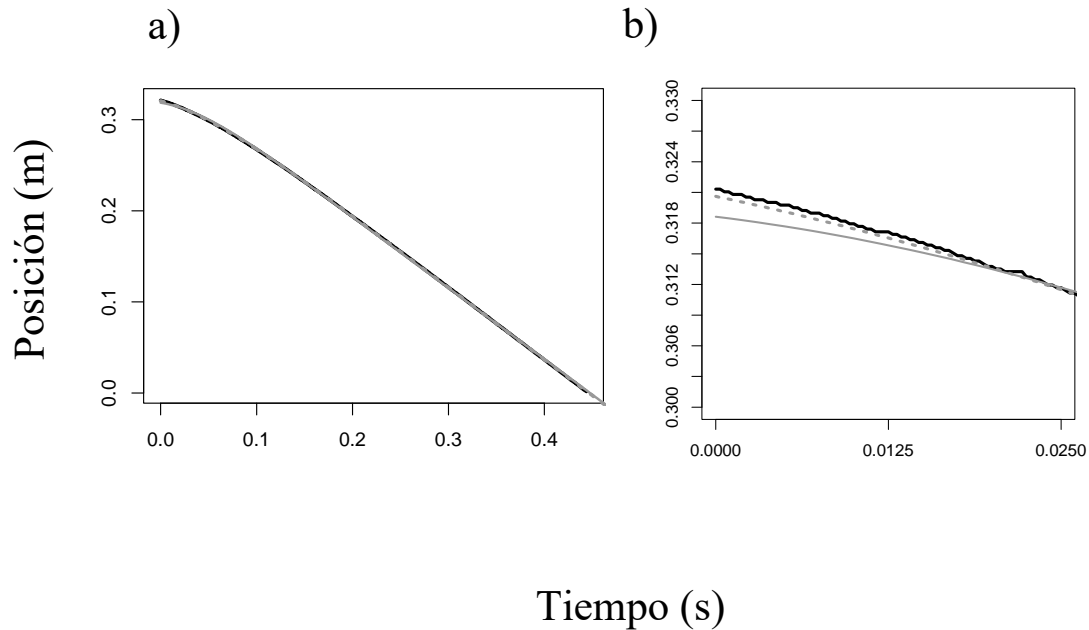


Figura 4. Modelos de caída de semillas que incluyen los términos lineal y cuadrático o solo cuadrático en la resistencia al viento. La línea negra representa los datos observados para una semilla de *Conyza*, la línea gris continua representa el modelo con el término cuadrático, mientras que la línea gris punteada representa el modelo que incluye tanto el término lineal como el cuadrático. Se muestran el conjunto completo de datos (a) y los que corresponden a los primeros instantes de la caída (b) para enfatizar tendencia del modelo cuadrático de subestimar la velocidad al inicio de la caída. Los mismos patrones se observaron en todas las semillas.

3.3. Evaluación de los diferentes modelos de dispersión

En sólo dos modelos de los cuatro evaluados se encontró que las distancias de dispersión predichas estuvieron correlacionadas significativamente con las distancias promedio observadas en campo (Figura 5). Estos dos modelos fueron el balístico y el inercial, que son, respectivamente, más simple y el más complejo en la medida que relaja todos los supuestos.

Sin embargo, en ambos casos las distancias predichas por los modelos fueron bastante menores que las observadas. En cambio, los modelos de complejidad intermedia tienden a sobreestimar las distancias en los casos de los propágulos de especies que viajaron poco y subestimarlas para las especies que mayor distancia recorrieron (Figura 5). En ningún caso hubo diferencias sustanciales entre los modelos que incluían los términos lineal y cuadrático y los que sólo consideraban el término cuadrático en la velocidad de caída de las semillas (Figura 5).

3.4. Evaluación de la importancia de la variación

Para evaluar el tipo de variación que influye en la curva de dispersión se utilizaron sólo los dos modelos que fueron capaces de predecir de manera coherente cuáles semillas son capaces de viajar más que las otras, es decir, los modelos balístico e inercial. Ya que ambos subestiman las distancias recorridas en campo, las curvas generadas bajo estos dos modelos estarían también subestimadas. Para comparar las curvas sin la subestimación (que ya puede apreciarse adecuadamente en la Figura 5), se transformaron las distancias de las simulaciones de manera que tuviesen la misma media que los datos experimentales. De tal manera, cada distancia simulada fue multiplicada por el cociente de la división entre la media experimental y la media simulada. De esta manera obligamos a las medias de las simulaciones a ser las mismas que las experimentales y podemos comparar su variación de manera directa.

Componentes lineal y cuadrático Componente cuadrático

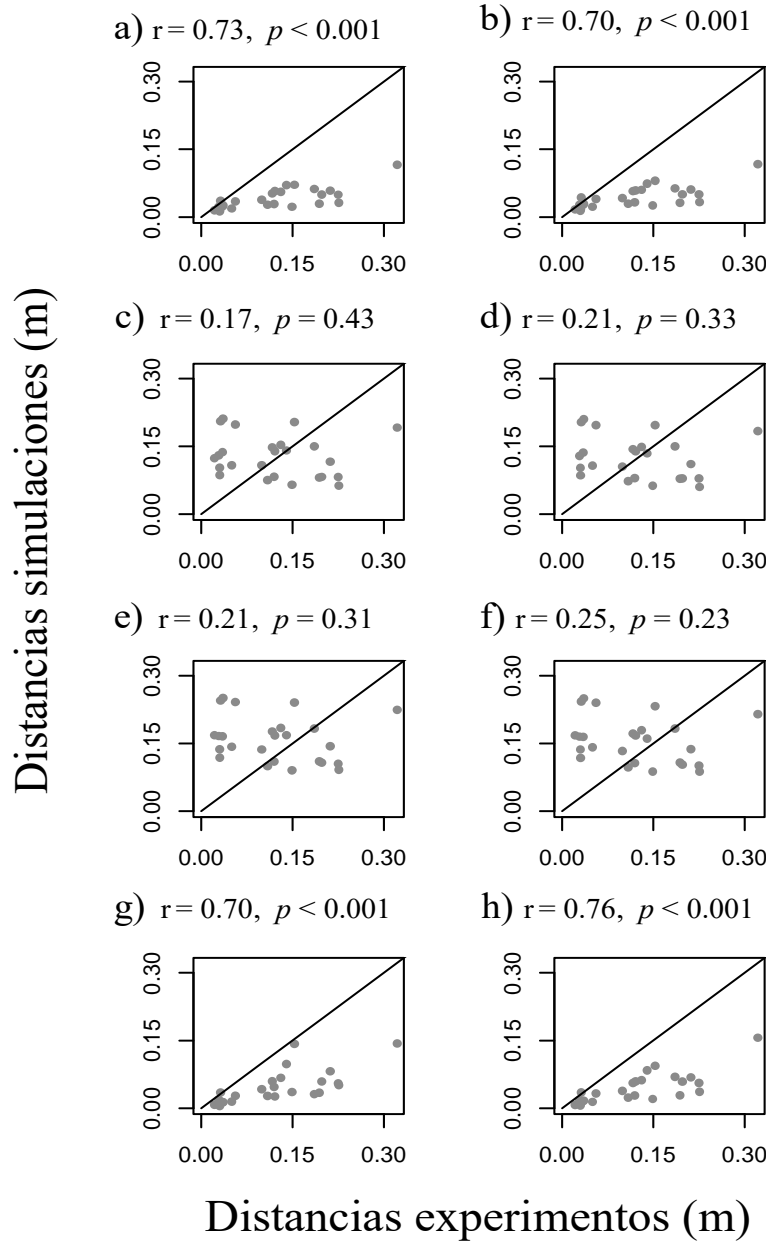


Figura 5. Comparación de las distancias promedio observadas en campo y las obtenidas de las diferentes simulaciones. Para los 4 modelos, las simulaciones que toman en cuenta para la caída de las semillas los términos lineal y cuadrático se muestran a la izquierda y el término cuadrático solamente a la derecha. Los modelos fueron los siguientes: Balístico I (a y b), Balístico II (c y d), Perfil vertical del viento (e y f) e Inercial (g y h). Cada punto representa un evento de liberación. La línea continua representa la línea identidad. El valor de las correlaciones solo se muestra para cada modelo.

Los modelos balístico e inercial mostraron diferencias pequeñas en su capacidad para reproducir la variación de distancias observada en campo, aunque éste no fue el caso para algunas especies como *Thymophylla* (Figura 6). La variación observada en las distancias viajadas siempre fue mayor que la predicha por los modelos que sólo incorporaron la variación en las semillas. La incorporación de la variación en las velocidades horizontales del viento aumentó considerablemente la variación en las predicciones de las distancias viajadas, y en algunos casos incluso fue tan grande como la observada. Los modelos que incorporan la variabilidad en las semillas y en la velocidad del viento produjeron la mayor variación en las distancias viajadas, pero no difirieron mucho de los modelos que sólo consideraron al viento (Figura 6).

Con algunas excepciones, la forma de la curva de dispersión predicha fue significativamente diferente de la observada (Tabla 5, Figura 7). Esto sucedió porque aun los modelos que reprodujeron adecuadamente la varianza en las distancias recorridas tendieron a sobreestimar la frecuencia de las distancias cercanas al origen (Figura 7). Sin embargo, sí es relevante notar que solamente los modelos que incorporaban ambas fuentes variación (VAB y VAI) fueron capaces de reproducir las curvas experimentales, de estos modelos, el inercial (VAI) fue el que mayor éxito tuvo (Tabla 5).

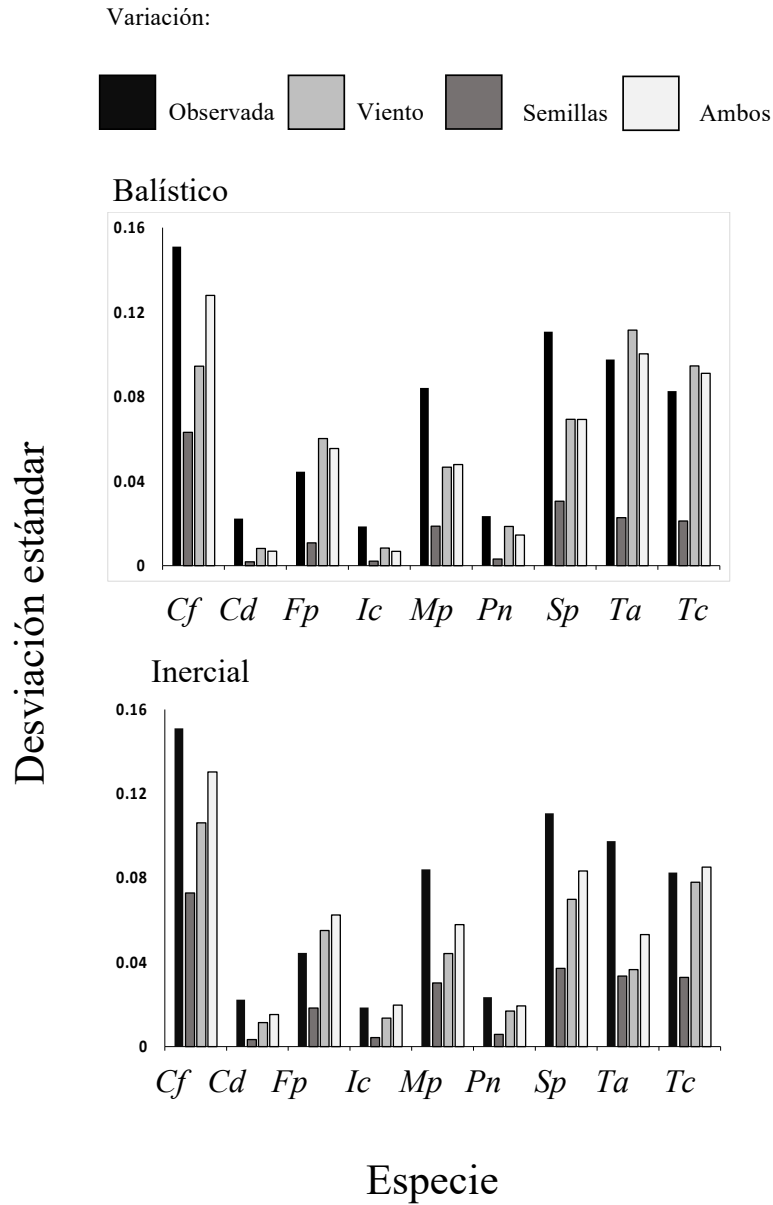


Figura 6. Desviación estándar observada y predicha por los modelos. Las especies representadas por orden de izquierda a derecha son: *Conyza filaginoides*, *Crusea divaricata*, *Florestina pedata*, *Ipomoea capillacea*, *Muhlenbergia peruviana*, *Plantago nivea*, *Sanvitalia procumbens* (flores de disco), *Thymophylla auranthiaca* y *Tridax coronopifolia*.

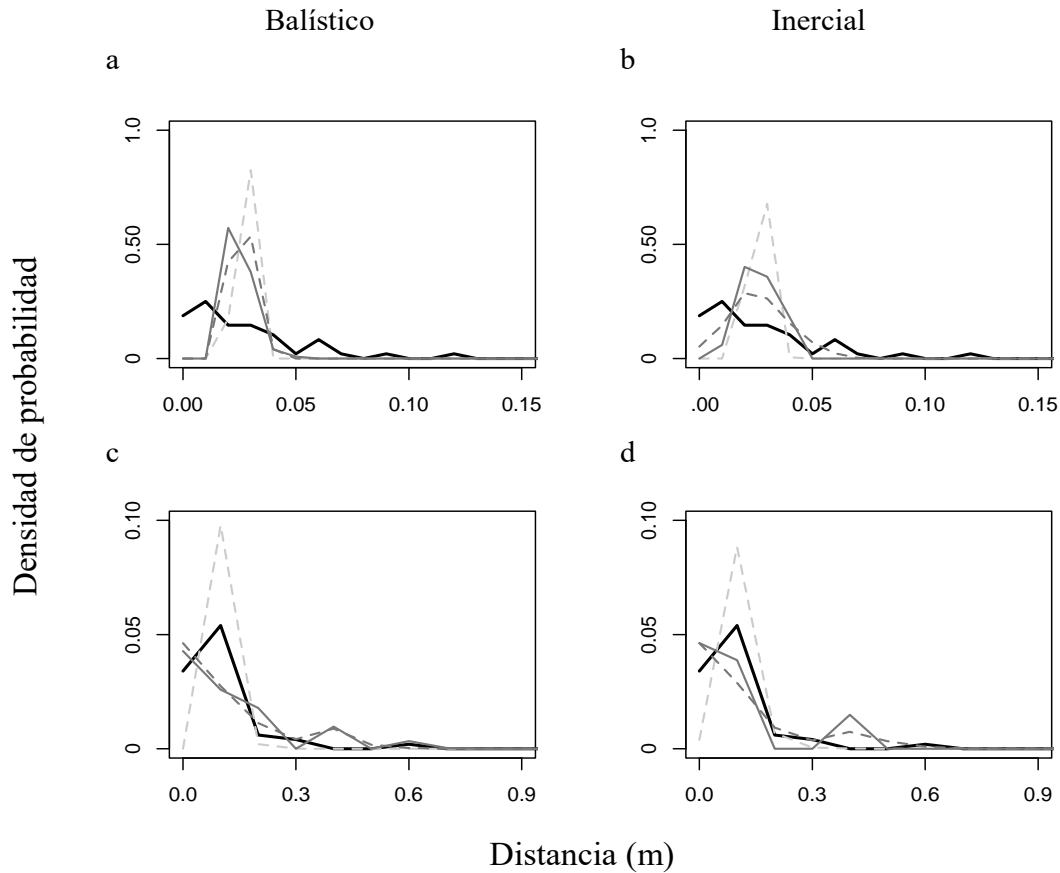


Figura 7. Comparación entre curvas de dispersión experimentales y teóricas. Para las especies *Crusea divaricata* (a y b) y *Sanvitalia procumbens* (flores disco) (c y d), se muestran las curvas de dispersión experimentales (línea negra continua), las simulaciones con variación en semillas (línea gris claro punteada), variación en viento (línea gris oscuro continua) y variación en ambos (línea gris oscuro punteada) para los modelos balístico (columna izquierda) e inercial (columna derecha).

Tabla 5. Resultados de la prueba de Kolmogorov-Smirnov entre las curvas de dispersión observadas y las predichas. Se muestra la significancia de la prueba, p , para cada evento de dispersión y el modelo de Variación en Semillas Balístico (VSB), Variación en Viento Balístico (VVB), Variación en Ambos Balístico (VAB), Variación en Semillas Inercial (VSI), Variación en Vientos Inercial (VVI) y Variación en Ambos Inercial (VAI). Los casos en los que las curvas predichas no fueron significativamente diferentes a las observadas se muestran en negritas.

Especie	Evento	VSB	VVB	VAB	VSI	VVI	VAI
<i>Conyza</i>	1	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.1688
<i>Conyza</i>	2	< 0.001	< 0.001	0.1378	< 0.001	< 0.001	0.1570
<i>Conyza</i>	3	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.0797
<i>Crusea</i>	1	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Crusea</i>	2	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.6089
<i>Crusea</i>	3	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Floresitna</i>	1	< 0.001	< 0.001	0.0532	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Floresitna</i>	2	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Floresitna</i>	3	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Ipomoea</i>	1	< 0.001	< 0.001	0.171	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Ipomoea</i>	2	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.1577
<i>Ipomoea</i>	3	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Muhlenbergia</i>	1	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Muhlenbergia</i>	2	< 0.001	< 0.001	0.2061	< 0.001	< 0.001	0.0904
<i>Muhlenbergia</i>	3	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Plantago</i>	1	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.1528
<i>Plantago</i>	2	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Plantago</i>	3	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Sanvitalia</i>	1	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Sanvitalia</i>	2	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Sanvitalia</i>	3	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Thymophylla</i>	1	< 0.001	< 0.001	0.2050	< 0.001	< 0.001	0.1829
<i>Thymophylla</i>	2	< 0.001	0.0902	0.0697	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Thymophylla</i>	3	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Tridax</i>	1	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.1561
<i>Tridax</i>	2	< 0.001	< 0.001	0.1104	< 0.001	< 0.001	< 0.001
<i>Tridax</i>	3	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.1104

4. Discusión y Conclusiones

Aunque las semillas no viajan a su velocidad terminal en campo, el modelo balístico predijo el promedio de distancias recorridas de manera congruente con la realidad aunque con una fuerte subestimación. El modelo inercial no se desempeñó mucho mejor. La subestimación de distancias que presentaron los modelos exitosos se puede explicar por la mala estimación de las velocidades del viento cerca del suelo. Por lo tanto, para predecir el promedio viajado parece ser más útil estimar mejor las velocidades del viento que relajar los supuestos. Por otra parte, la gran variación observada en las distancias recorridas solo pudo ser reproducida por el modelo donde se relajaron todos los supuestos iniciales. También fue necesario incorporar variaciones tanto en las velocidades del viento, como en semillas, aunque no es claro por qué. Aun así, parece que en nuestro sistema puede que actúe la turbulencia debido a que la variación observada fue casi siempre mayor que la predicha, aunque no podemos saber hasta qué medida se observó más variación causada por la turbulencia o por fallas en nuestros modelos . El hecho de que las semillas puedan viajar relativamente grandes distancias dada la escala de las plantas en el pastizal y que exista mucha variación en las distancias viajadas, sugiere que en nuestro sistema de estudio no existe una limitación por dispersión y que probablemente todas las especies pueden llegar a casi todos los sitios del pastizal en unas pocas generaciones.

4.1. Distancias, curvas y colas gruesas

Las curvas de dispersión obtenidas experimentalmente presentaron un pico de probabilidad cerca del punto de liberación, seguido de un decremento conforme aumenta la distancia. Este patrón es bastante común para las curvas de dispersión por viento (Wilson 1993, Nathan y Muller-Landau 2000, Levin et al. 2003). Por otra parte, todas las curvas de dispersión presentaron una “cola gruesa”. Este sesgo concuerda con lo esperado en una distribución gaussiana inversa, ya que esta distribución abarca exitosamente una cantidad considerable de datos grandes. La distribución gaussiana inversa, en el caso de dispersión por viento, está asociada a turbulencia (Katul et al. 2005). La turbulencia son fluctuaciones en las velocidades verticales del viento y produce las colas gruesas de las curvas de dispersión ya que puede elevar las semillas, permitiendo que alcancen velocidades horizontales mayores, viajen por más tiempo y recorran distancias relativamente grandes (Soons et al. 2004, Nathan et al. 2005, Katul et al. 2005, Nathan et al. 2011,). Esto puede ocurrir incluso en semillas que no tengan estructuras asociadas para aprovechar la dispersión por viento, si las fluctuaciones son lo suficientemente grandes y sostenidas (Soons et al. 2004).

En el experimento se observaron eventos de dispersión a larga distancia en todas las especies, los cuales pueden tener consecuencias biológicas importantes. Esta apreciación tiene que ver con la escala, ya que depende del sistema y de las especies estudiadas (Nathan et al. 2003). Ya que las distancias viajadas en promedio son de apenas unos centímetros, considero que los eventos de dispersión a larga distancia en nuestro sistema de estudio corresponden a distancias de apenas unos centímetros o decímetros desde la planta madre. Pensar en que unos cuantos centímetros puede considerarse dispersión a larga distancia puede parecer contraintuitivo, pero si tenemos en cuenta la escala y la arquitectura del sistema, si la mayoría de las semillas de una planta recorren 20 cm, la semilla que recorra 90 cm enfrentará procesos muy distintos a los de sus hermanas. El pastizal donde se realizaron los

experimentos es muy heterogéneo espacialmente en distancias cortas y contiene porciones de roca madre expuesta. De tal modo, desplazarse unos centímetros de más puede implicar alejarse de vecinos muy competitivos o llegar a la roca madre donde no existe posibilidad de establecerse.

4.2. La velocidad de caída

El supuesto de que las semillas caen siempre a su velocidad terminal pocas veces se relaja, incluso en los modelos más complejos (Nathan et al 2001, Soons et al 2004, Katul et al 2005). Esto es porque se considera que las semillas alcanzan rápidamente una velocidad constante después de su liberación y el tiempo que tardan en alcanzarla es insignificante, en la magnitud de segundos dependiendo del tipo de semilla. La mayoría de los estudios y experimentos de dispersión de semillas que validan modelos mecánicos basados en la ecuación balística fueron realizados en sitios con alturas de liberación mucho mayores a las de nuestro sitio de estudio, que van desde los 0.35 hasta los 30 m (Greene y Johnson 1989, Nathan et al. 2001, Soons et al. 2004, Trakhtenbrot et al. 2005, Stephenson et al. 2007). La corta altura de nuestro sistema de estudio pone en tela de juicio la validez del supuesto y resalta la necesidad de evaluar las implicaciones que tiene su violación para modelar la dispersión por viento.

Gracias al análisis de los videos fue posible comprobar que las semillas de las especies utilizadas no alcanzaron su velocidad terminal a los 10 cm de caída. Pocas especies del pastizal liberan sus semillas a una altura mayor a 10 cm, por lo que en el pastizal las semillas rara vez viajan a su velocidad terminal al dispersarse. Sería importante entonces incorporar la aceleración que sufre la semilla a lo largo de los primeros centímetros de caída.

Nuestros resultados indican que en los primeros centímetros de caída, la velocidad que experimentan las semillas se ajusta mejor a un modelo que incluye una resistencia al aire lineal y cuadrática que un modelo que solo incluye la resistencia cuadrática. Sin embargo, el término lineal sólo mostró efectos pequeños durante las primeras centésimas de segundo de la caída, mientras que el modelo sólo con el término cuadrático es una aproximación bastante aceptable. Esto se debe probablemente a que las semillas utilizadas en este estudio tienen números de Reynolds de magnitudes de 10^2 (Zarazúa 2017), para lo cual la resistencia al aire tiende a ser cuadrática. Mis resultados concuerdan con lo que se encontró en un análisis similar con las mismas semillas, en el cual un modelo de resistencia al aire cuadrática fue el que mejor se ajusta a los primeros momentos de caída (Zarazúa 2017). No obstante, en dicho estudio se compararon modelos que incluían resistencia al aire lineal o cuadrática y no un modelo que tomara en consideración ambas. Sin embargo, ya que en los primeros instantes de caída el modelo con el término lineal representó mejor los datos y dado en el pastizal se liberan sus semillas a veces a 2 o 3 cm de altura, es posible que la omisión del término lineal implique errores importantes en las predicciones para las especies más pequeñas.

4.3. El modelo balístico

Ya que el supuesto de velocidad constante de caída se viola, esperaríamos que el modelo balístico no resultara exitoso para predecir las distancias recorridas en campo. Sorprendentemente no solo encontré que el modelo balístico predice de manera congruente las distancias promedio, sino que es igual de exitoso que un modelo que relaja todos los supuestos.

En general, se ha reportado que el modelo balístico es suficiente para predecir adecuadamente la moda (Greene y Johnson 1989, Okubo y Levin 1989, Bullock y Clarke,

Nathan et al. 2001, Soons et al. 2004) de las distancias recorridas. En mi sistema el modelo balístico también predijo de manera correcta cuáles son las semillas que viajan más lejos o más cerca y (ya que hay una relación lineal entre las distancias observadas y predichas) reprodujo adecuadamente las magnitudes proporcionales de las diferencias entre especies. Sin embargo, el promedio de distancias recorridas se subestimó fuertemente.

La subestimación de las distancias recorridas por las semillas en el modelo balístico puede indicar que se subestimó la velocidad horizontal del viento. Ésta no fue medida directamente y el anemómetro más cercano a la altura de liberación se encontraba a 0.54 cm de altura, por lo que no resulta extraño que haya un error importante en la estimación. Este resultado sugiere que utilizar un perfil logarítmico no es adecuado para el sistema de estudio o bien para modelar lo que sucede muy cerca del suelo.

Cerca del dosel de la vegetación se puede formar flujos turbulentos gracias a la interacción del viento con del dosel, la heterogeneidad espacial de éste y la no linealidad de los flujos atmosféricos (Nathan y Katul 2005, Bohrer et al. 2008). La turbulencia se ha postulado como responsable de generar distancias de dispersión de magnitudes de 2 o 3 veces mayores que las esperadas (Nathan et al. 2011). Debido a que en nuestro sistema de estudio el dosel se encuentra muy cercano al suelo, un perfil logarítmico que no incorpora turbulencia podría subestimar las velocidades del viento cerca de éste. Para predecir el promedio de distancias recorridas es más importante medir o estimar de manera más exacta la velocidad horizontal del viento que relajar los supuestos iniciales.

A pesar de los resultados mostraron diferencias en las velocidades de caída entre modelos que incluían una resistencia al aire cuadrática o cuadrática y lineal, estas diferencias no repercutieron notablemente en las predicciones del modelo balístico. Lo mismo sucedió en los demás modelos. Esto se puede explicar debido a que la resistencia cuadrática al aire

se vuelve predominante muy rápidamente y gobierna la caída conforme la semilla alcanza velocidades mayores, y gobierna la caída conforme la semilla alcanza velocidades mayores durante la mayor parte de su viaje. En principio, propuse utilizar ambos términos debido a la incertidumbre respecto a las fuerzas que actúan sobre las semillas durante los primeros momentos de su viaje. Para el caso de semillas, en general se considera que las fuerzas viscosas no son considerables, a menos que sean semillas muy pequeñas y ligeras, con números de Reynolds cercanos o menores a uno. (Nathan et al. 2011).

4.4. Modelos de caída acelerada, perfil de viento e inercial

Si se relaja el supuesto de que las semillas caen a una velocidad constante (modelo de caída acelerada), el modelo sobreestimó la distancia recorrida por las especies que se desplazaron muy poco, pero la subestimó en el caso de aquellas semillas que viajaron más. Las diferencias más grandes entre este modelo y el balístico se encontraron en las especies que recorrieron menores distancias. Ya que las semillas en el nuevo modelo no viajan siempre a su velocidad máxima, sino que su velocidad fue menor durante una parte del recorrido, el tiempo de caída se incrementó. Las simulaciones indican que, gracias a este incremento, las especies que recorrieron distancias menores deberían de viajar mucho más.

En el modelo donde se relajó además el supuesto de que las velocidades del viento son iguales a diferentes alturas (perfil de viento), dio resultados muy semejantes al modelo de caída acelerada. Esto se puede explicar debido a que, aunque las semillas experimenten distintas velocidades horizontales de viento conforme van cayendo, en promedio experimentan las mismas velocidades de viento que las semillas del modelo de caída acelerada. Como antes, en el modelo de perfil de viento, el incremento en el tiempo de caída

causó la sobreestimación de las distancias recorridas por las especies que en realidad viajaron poco.

La incorporación de la inercia (modelo inercial) resultó en una capacidad predictiva marginalmente mejor que la del modelo Balístico, eliminó el problema de la sobreestimación de las distancias en las especies que viajaron poco en el campo. Estas semillas tienen una inercia considerable ya que tienen la mayor masa (*Ipomoea*, *Plantago* y *Crusea*) de entre las especies cuya velocidad logró medirse, y por lo tanto, tardarían más en acoplarse a la velocidad del viento. Esto provoca que viajen horizontalmente a velocidades bastante menores que las del viento circundante, y por lo tanto, viajarían distancias más cortas a las predichas por los modelos de caída acelerada y de perfil del viento. Las semillas pequeñas y con estructuras de dispersión se aceleran rápidamente hasta alcanzar la velocidad del viento, por lo que las distancias predichas por el modelo inercial fueron mayores y no muy diferentes de las predichas por los modelos sin inercia.

Lo anterior implica que, en el modelo inercial, las semillas tardan más en caer al relajarse el supuesto de la velocidad terminal, pero también tardan más en acelerar horizontalmente al considerarse la inercia. Esto implica una aceleración simultánea tanto vertical como horizontalmente. El resultado de esto es que la trayectoria de las semillas tiende a ser más recta que en los modelos de caída acelerada y de perfil del viento, y más parecida a la del modelo balístico. Tal vez por ello ambos modelos hacen predicciones semejantes. Es importante señalar que en los modelos empleados en esta tesis la fuerza de arrastre en el sentido horizontal no se midió directamente, sino que se supuso que sería la misma que la vertical. Este resultado podría contribuir a la semejanza entre los modelos inercial y balístico.

Relajar un supuesto del modelo balístico a la vez no es suficiente por sí solo para mejorar las predicciones. Es necesario relajarlos todos simultáneamente. Esto nos habla de

que los mecanismos y factores que actúan en la dispersión por viento, no lo hacen de manera aislada. El modelo balístico es una simplificación fuerte de la realidad. Sin embargo funciona relativamente bien y no es especialmente importante que las semillas en realidad no viajen a una velocidad constante, ya que el resto de los supuestos también son una caricatura de la realidad. Los modelos que se han desarrollado recientemente siguen en general la tendencia de representar realísticamente todos los procesos y no sólo relajar un supuesto. Por ejemplo, cuando se incluye la inercia de la semilla, esto se hace tanto vertical como horizontalmente (Burrows 1973, Greene y Johnson 1989, Greene y Johnson 1992), siempre se hace explícito el cambio de las velocidades horizontales del viento con la altura (Greene y Johnson 1989, Burrows 1973, Nathan et al. 2001, Soons et al. 2004).

4.5. La variación y las curvas de dispersión.

Entender cuál fuente de variación resulta en una reproducción más fiel de las curvas de dispersión obtenidas en campo es importante porque nos puede decir de qué factores va a depender la forma de la curva y los eventos de dispersión a larga distancia. Se encontró que la variación en semillas de una misma especie fue insuficiente para reproducir la gama de distancias recorridas. Esto sucedió incluso en las especies con estructuras de dispersión, a pesar de mostraron una variación considerable en las velocidades de caída. Los estudios recientes confirman mis resultados, ya que apuntan a que las diferencias intraespecíficas en la velocidad de caída no se traducen en diferencias sustanciales en las distancias recorridas, tanto en bosques (Nathan et al. 2001, Greene y Johnson 1992) como en pastizales (Soons et al. 2004).

Por otra parte, incorporar variación en las velocidades del viento abarcó gran parte de la variación observada en campo. Los estudios que incorporan variación en las velocidades del viento (Greene y Johnson 1989, Greene y Johnson 1992, Johnson et al. 1981, Nathan et al. 2001, Soons et al. 2004, Stephenson et al. 2007) indican que éste es el parámetro que más variación presenta, y por lo tanto, es el más explicativo para reproducir la variación en las distancias observadas. Como podría esperarse, incorporar ambas fuentes de variación resultó en una gama aún mayor en las distancias predichas, asemejándose aún más a las observadas. Sin embargo, en muchos casos aún hubo una subestimación de la variación respecto a la observada.

El hecho de que la incorporación de las variaciones en semillas y en viento no sea suficiente para reproducir la curva de dispersión ni abarcar toda la variación observada, se ha encontrado repetidas veces (Greene y Johnson 1989, Bullock y Clarke 2000, Nathan et al. 2002, Soons et al. 2004). En este tipo de modelos en general se subestima fuertemente las colas de las curvas de dispersión y por lo tanto los eventos de dispersión a larga distancia (Bullock y Clarke 2000, Katul et al. 2005). Esta incapacidad para predecir las distancias recorridas por las semillas que llegan más lejos se debe a que no se incorpora la velocidad vertical del viento (Soons et al. 2004). Aunque en promedio ésta tiende a ser cero, puede presentar fluctuaciones cuando la velocidad horizontal del viento es lo suficientemente rápida e inestable para generar vórtices turbulentos (Nathan et al. 2002, Nathan et al. 2005). Las fluctuaciones en la velocidad vertical del viento, en especial si son sostenidas durante periodos de tiempo suficientes, se han postulado como las responsables de que algunas semillas viajen relativamente grandes distancias (Nathan et al. 2002, Soons et al. 2004). Por lo tanto, es razonable suponer que algunas de las semillas liberadas experimentaron flujos

turbulentos y eso explica que en muchos casos la variación observada sea mayor que la predicha.

A pesar de que incorporar variación en las velocidades horizontales del viento a veces bastó para abarcar la variación observada en campo, no fue adecuada para reproducir las curvas de dispersión. Los pocos casos de éxito que tuve se observaron cuando se incorporaron las variaciones tanto en viento como en semillas. No es claro por qué incorporar la variación de las semillas produce mejores curvas de dispersión. También es interesante que el modelo inercial fue el que tuvo mayor éxito al predecir la forma de las curvas. Esto nos sugiere que las curvas de dispersión dependen pequeñas variaciones morfológicas en las semillas que se relacionan con los supuestos que se relajan en el modelo inercial, tales como la aceleración vertical o el acoplamiento horizontal al viento.

4.6. Perspectiva biológica

Debido a que el pastizal donde se realizó esta tesis es uno especialmente diverso (Martorell et al. 2017), es relevante vincular cómo la dispersión puede estar jugando un papel en el mantenimiento de esta diversidad.

El papel de la dispersión en dicho mantenimiento se ha explicado en términos de que no todas las especies tienen la misma habilidad para dispersarse, lo cual puede crear disyuntivas en las historias de vida (Amarasekare 2003) y generar diferenciación de nicho, uno de los mecanismos principales propuestos para explicar la coexistencia de especies (Chesson 2000).

Mis datos mostraron grandes diferencias entre especies, desde 19 cm en promedio para *Conyza*, hasta 3 cm para *Ipomoea*, lo que abre la posibilidad de que la dispersión juegue un papel importante en la diferenciación de nicho.

Si ocurre limitación por dispersión, es decir, no todas las semillas llegan a todos los sitios adecuados para su desarrollo, la dispersión también podría generar y promover la coexistencia ayudando a las peores competidoras. Esto sucede si las especies más vulnerables a la competencia llegan y se establecen en lugares donde las especies más competitivas no pueden alcanzar, aumentando así su crecimiento per cápita y evitando la extinción (Amarasekare 2003). La dispersión también se ha estudiado en términos de un mecanismo de almacenamiento espacial que concentra la competencia intraespecífica en relación a la interespecífica (Chesson 2000, Amarasekare 2003). Sin embargo, mis resultados indican que quizá estos procesos no son muy importantes en el sitio de estudio.

Gracias a los experimentos realizados, que incluyen una gama representativa de las semillas que se encuentran en el sitio de estudio, creo que no existe una limitación por dispersión. La mayoría de las especies tienen la capacidad de dispersarse en promedio una distancia mayor que la que suele separar a los individuos de una especie. En consecuencia, la dispersión es suficiente para llegar a cualquier punto del pastizal con facilidad. Este tipo de resultados va más con la idea de un modelo de carrusel, también encontrado en un pastizal de corta altura (van der Maarel y Sykes 1993). El modelo de carrusel se refiere a que las especies se mueven dentro de la comunidad de tal manera que su recambio en periodos cortos de tiempo puede compararse a un carrusel, en el cual unas plantas suben y otras bajan frecuentemente. En este sistema se encontró que las especies tienen una alta movilidad dentro de la comunidad y que eventualmente pueden llegar a cualquier micrositio de ésta. Este tipo de dinámicas significa que cada micrositio dentro de la comunidad tiene una gran

probabilidad de ser colonizado y eventualmente todas las especies de la comunidad llegan a todos los micrositios. Lo anterior, aunque es un modelo fenomenológico, sirve para conceptualizar empíricamente el papel del espacio en una comunidad. Encontrar que en una comunidad teóricamente todas las especies pueden estar en todas partes, tiene implicaciones significativas en como entendemos la estructura espacial de las comunidades, ya que no se encuentra una diferenciación espacial en dónde pueden vivir las especies o si la hay, es diminuta (Van der Maarel y Sykes 1993, Bascompté y Solé 1995). Habría que evaluar si en nuestro pastizal, además de poder llegar teóricamente a todas partes, las plantas pueden establecerse en ellas para poder empezar a estudiar el papel de la dispersión en una comunidad con una alta movilidad de especies.

5. Bibliografía

- Amarasekare, P. (2003). Competitive coexistence in spatially structured environments: A synthesis. *Ecology Letters*, 6(12), 1109-1122.
- Bascompte, J., & Solé, R. (1995). Rethinking complexity: modelling spatiotemporal dynamics in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(9), 361-366.
- Ben Bolker y R Development Core Team (2014). bbmle: Tools for general maximum likelihood estimation. R package version 1.0.17. de <http://CRAN.project.org/package=bbmle>
- Bohrer, G., Katul, G., Nathan, R., Walko, R., & Avissar, R. (2008). Effects of canopy heterogeneity, seed abscission and inertia on wind-driven dispersal kernels of tree seeds. *Journal of Ecology*, 96(4), 569-580.
- Bullock, J., & Clarke, R. (2000). Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia*, 124(4), 506-521.
- Burrows, f. (1973). Calculation of the primary trajectories of plumed seeds in steady winds with variable convection. *New Phytologist*, 72(3), 647-664.
- Chesson, P. (2000). General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology*, 58(3), 211-237.
- Drobinski, P., Carlotti, P., Newsom, R., Banta, R., Foster, R., & Redelsperger, J.-L. (2004). The Structure of the Near-Neutral Atmospheric Surface Layer. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 61(6), 699-714.
- Greene, D., & Johnson, E. (1989). A Model of Wind Dispersal of Winged or Plumed Seeds. *Ecology*, 70(2), 339-347.
- Greene, D., & Johnson, E. (1992). Can the Variation in Samara Mass and Terminal Velocity on an Individual Plant Affect the Distribution of Dispersal Distances? *The American Naturalist*, 139(4), 825-838.

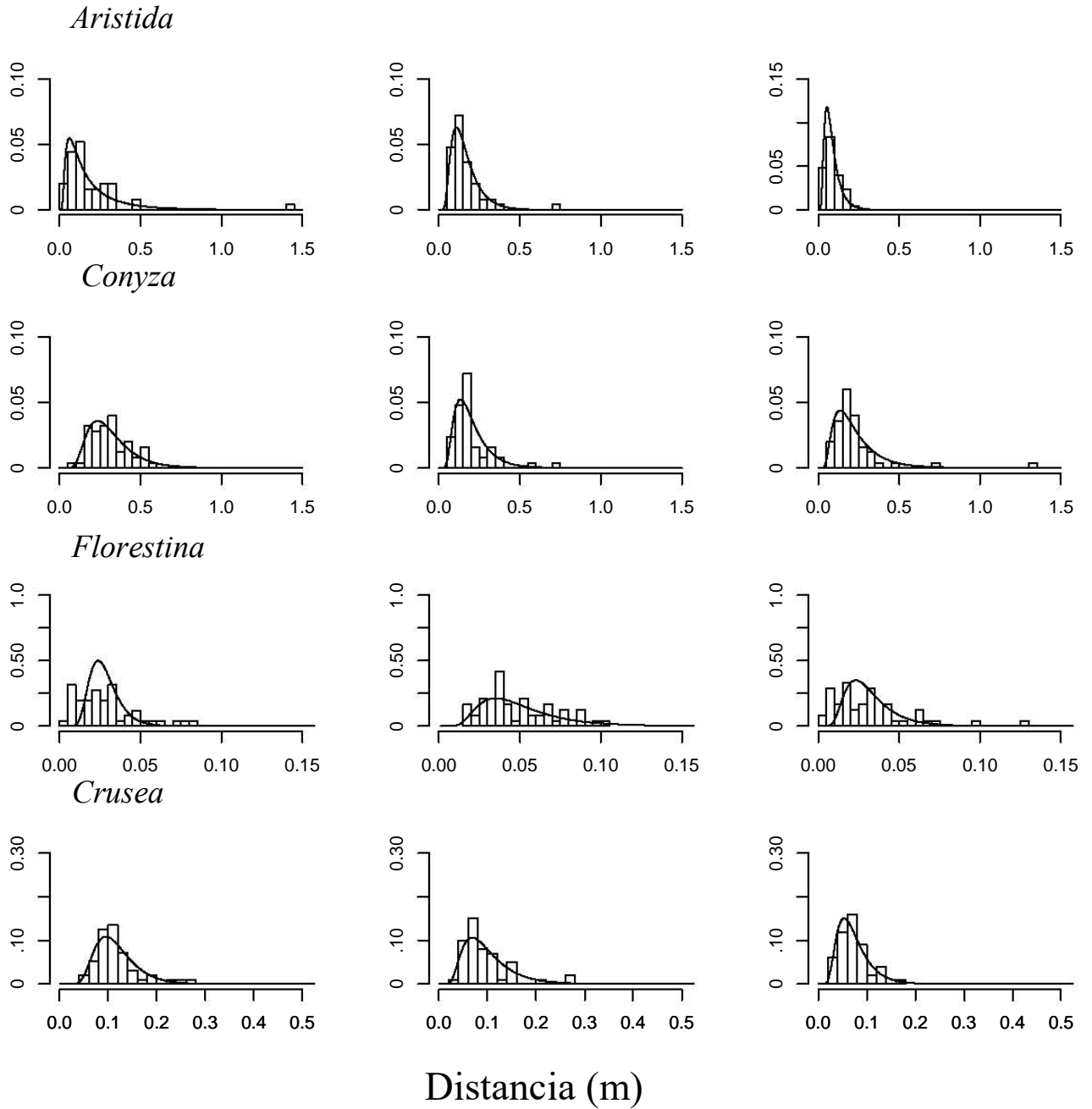
- Haenel, H. (1993). Surface-layer profile evaluation using a generalization of Robinson's method for the determination of d and z_0 . *Boundary-Layer Meteorology*, 65(1-2), 55-67.
- Horn, H., Nathan, R., & Kaplan, S. (2001). Long-distance dispersal of tree seeds by wind. *Ecological Research*, 16(5), 877-885.
- Howe, H., Smallwood, J., & Howe, H. (1982). Ecology of Seed Dispersal. *Source: Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 201-228.
- Janzen, D. (1970). Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501-528.
- Johnson, W., Sharpe, D., Deangelis, D., Fields, D., & Olson, R. (1981). Modeling seed dispersal and forest island dynamics. *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. Springer-Verlag.
- Katul, G., Porporato, A., Nathan, R., Siqueira, M., Soons, M., Poggi, D., Horn H.S., Levin, S. (2005). Mechanistic Analytical Models for Long-Distance Seed Dispersal by Wind. *The American Naturalist*, 166(3), 368-381.
- Kuparinen, A. (2006). Mechanistic models for wind dispersal. *Trends in Plant Science*, 11(6), 296-301.
- Levin, S., Muller-Landau H., Nathan R., & Chave, J. (2003). The Ecology and Evolution of Seed Dispersal: A Theoretical Perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 575-604.
- Levine, J., & Murrell, D. (2003). The Community-Level Consequences of Seed Dispersal Patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 549-574.
- Maarel, E., & Sykes, M. (1993). Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science*, 4(2), 179-188.

- Martorell, C., Zepeda, V., Martínez-Blancas, A., García-Meza, D., & Pedraza, F. (2017). A diversity world record in a grassland at Oaxaca, Mexico. *Botanical Sciences*, 95(1), 1-7.
- Nathan, R., & Muller-landau, H. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in ecology & evolution*. 15(7), 278-285.
- Nathan, R., Safriel, U., & Noy-Meir, I. (2001). Field Validation and Sensitivity Analysis of a Mechanistic Model for Tree Seed Dispersal by Wind. *Ecology*. 82(2), 374-388
- Nathan, R., Katul, G., Horn, H., Thomas, S., Oren, R., Avissar, R., Pacala S., Levin, S. (2002). Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, 418(6896), 409.
- Nathan, R., Perry, G., Cronin, J., Strand, A., & Cain, M. (2003). Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos*, 103(2), 261-273.
- Nathan, R., & Katul, G. G. (2005). Foliage shedding in deciduous forests lifts up long-distance seed dispersal by wind. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(23), 8251-8256.
- Nathan, R., Sapir, N., Trakhtenbrot, A., Katul, G., Bohrer, G., Otte, M., Avissar R., Sooms M., Levin, S. (2005). Long-distance biological transport processes through the air: Can nature's complexity be unfolded in silico? *Diversity and Distributions*, 11(2), 131-137.
- Nathan, R., Katul, G., Bohrer, G., Kuparinen, A., Soons, M., Thompson, S., Takhtenbrot, A., Horn, H.(2011). Mechanistic models of seed dispersal by wind. *Theoretical Ecology, Ecology*,4(2), 113-132.
- Okubo, A., & Levin, S. (1989). A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. *Ecology*, 70(2), 329-338.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.r-project.org>.

- Robinson, S. M. (1962). *Computing wind profile parameters*. Journal of the Atmospheric Sciences, 19(2), 189-190.
- Ronce, O. (2007). How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 231-253.
- Soeatert K., Petzoldt, T., Setzer W., (2010). Solving Differential Equations in R: Package de Solve. Journal of Statistical Software. <http://www.jstatsoft.org/v33/i09>.
- Soons, M., Heil, G., Nathan, R., & Katul, G. (2004). Determinants of long-distance seed dispersal by wind in grasslands. *Ecology*, 85(11), 3056-3068.
- Stephenson, C., Kohn, D., Park, K., Atkinson, R., Edwards, C., & Travis, J. (2007). Testing mechanistic models of seed dispersal for the invasive *Rhododendron ponticum* (L.). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(1), 15-28.
- Taylor, J. R. (2005). *Classical mechanics*. University Science Books.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G., & Richardson, D. (2005). The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11(2), 173-181.
- Villarreal-Barajas, T., & Martorell, C. (2009). Species-specific disturbance tolerance, competition and positive interactions along an anthropogenic disturbance gradient. *Journal of Vegetation Science*, 20(6), 1027-1040.
- Willson, M. (1993). Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects* Springer, Dordrecht.
- Yahaya, S., & Frangi, J. (2009). Profile of the horizontal wind variance near the ground in near neutral flow-K-theory and the transport of the turbulent kinetic energy. *Annales Geophysicae*. 27(5), 1843-1859.
- Zarazúa A. (2017) *Velocidad terminal y coeficiente de arrastre en semillas con distintas geometrías*. Tesis de Maestría en Física. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

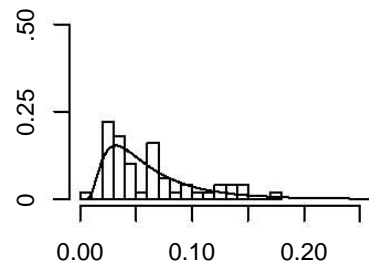
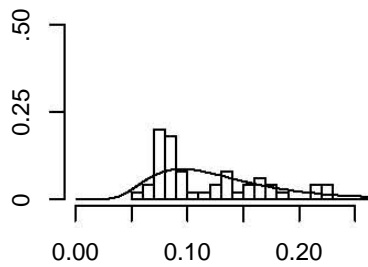
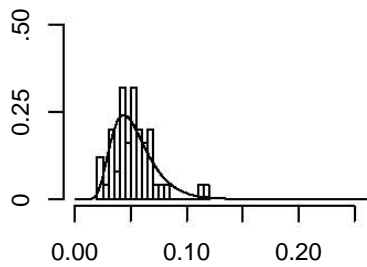
6. Anexo

Densidad de probabilidad

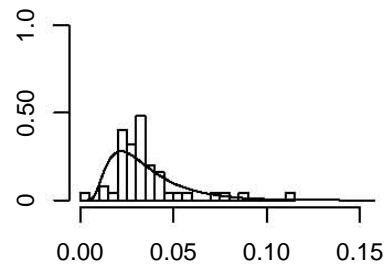
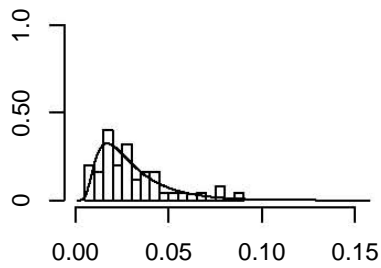
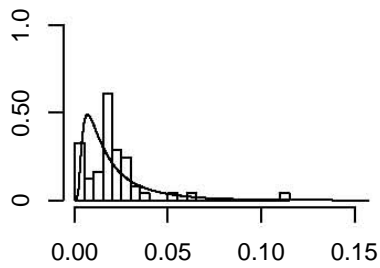


Densidad de probabilidad

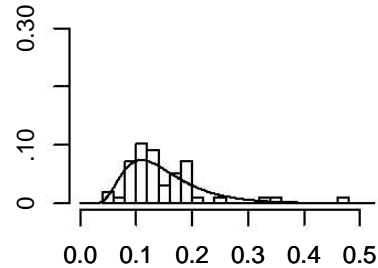
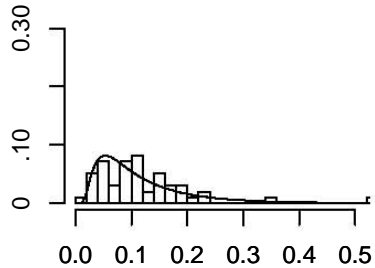
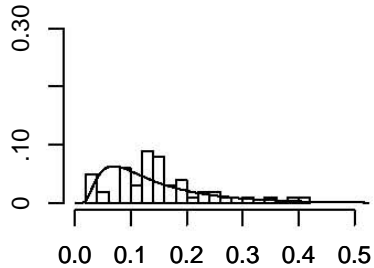
Heterosperma



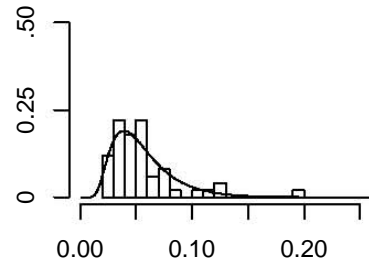
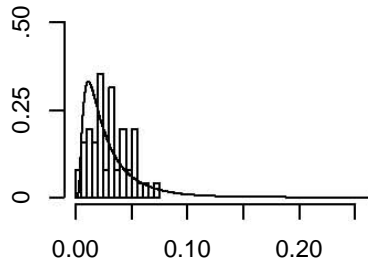
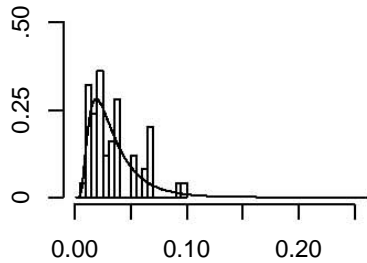
Ipomoea



Mulhenbergia



Plantago



Distancia (m)

