



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ANALISIS DEL EFECTO DE LOS  
DISTURBIOS EN LA DINAMICA DE LA  
PLAYA DEL MORRO DE LA MANCHA.  
VERACRUZ.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS  
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)  
P R E S E N T A :  
*BIOL. OCTAVIO MIGUEL PEREZ MAQUEO*

DIRECTOR DE TESIS  
DRA. PATRICIA MORENO-CASASOLA BARCELO

000 231410



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.

## CONTENIDO

### Agradecimientos

### RESUMEN

|  |           |
|--|-----------|
| <b>Capítulo 1: Introducción General</b>  | <b>1</b>  |
| Disturbios por movimiento de arena e inundaciones  | 3         |
| Movimiento de arena  | 4         |
| Inundaciones   | 5         |
| Efecto de los disturbios a nivel de la comunidad   | 6         |
| Tolerancia de la plantas a las condiciones prevaecientes en los ambientes de playa   | 7         |
| Objetivos y estructura de la tesis   | 8         |
| Referencias  | 9         |
| <br>   |           |
| <b>Capítulo 2: Descripción de la variación espacio-temporal de las condiciones físicas y de la vegetación en la playa del Morro de la Mancha, Veracruz</b> | <b>15</b> |
| Introducción   | 15        |
| Métodos  | 17        |
| La zona de estudio   | 17        |
| Variación de las condiciones físicas   | 21        |
| a) Movimiento de arena   | 21        |
| b) Inundaciones  | 22        |
| c) Salinidad aérea y edáfica   | 23        |
| Trabajo de campo   | 23        |
| Condiciones físicas  | 24        |
| a) Movimiento de arena   | 24        |
| b) Relieve   | 25        |
| c) Porcentaje de humedad de la arena   | 26        |
| d) Salinidad del suelo   | 26        |
| e) inundaciones  | 27        |
| Cobertura Vegetal  | 27        |

|                                      |    |
|--------------------------------------|----|
| Análisis de los datos                | 28 |
| a) Importancia relativa              | 28 |
| b) Métodos multivariados             | 28 |
| Resultados                           | 31 |
| Relieve                              | 31 |
| Movimiento de arena                  | 33 |
| Humedad y salinidad                  | 33 |
| Vegetación                           | 36 |
| Análisis Canónico de Correspondencia | 36 |
| Importancia Relativa                 | 46 |
| Discusión                            | 49 |
| Gradiente ambiental                  | 49 |
| Diferencias entre zonas              | 51 |
| Conclusiones                         | 57 |
| Referencias                          | 58 |

|  |    |
|--|----|
| <b>Capitulo 3: Effects of salt and fresh water inundation on plant growth of three beach species and on their vesicular-arbuscular mycorrhizal associations.</b> | 61 |
| Introduction   | 61 |
| Methods  | 63 |
| Study Site   | 65 |
| Plant Growth Analysis  | 66 |
| Measurement of mycorrhizal colonization  |    |
| Data Analysis  | 67 |
| Results  | 67 |
| Effects of VA inoculation on plant growth  | 67 |
| Effects of flooding on plant growth  | 68 |
| VAM Dependency   | 72 |
| Endophyte functioning  | 74 |
| Discussion   | 75 |
| References   | 79 |

|  |    |
|--|----|
| <b>Capítulo 4: Discusión General</b>       | 85 |
| Respuestas Fsiológicas                     | 85 |
| a) Movimiento de arena                     | 88 |
| b) Disponibilidad de nutrimentos y de agua | 91 |
| c) Asociación con hongos micorrizógenos    | 92 |
| d) Salinidad edáfica                       | 94 |
| e) Inundaciones con agua dulce             | 95 |
| Conclusiones                               | 96 |
| Referencias                                | 99 |

## Agradecimientos

Mi más sincero agradecimiento a los sinodales: Dra. Patricia Moreno-Casasola, Dr. Carlos Vázquez Yanes, Dr. Emmanuel Rincón Saucedo, Dra. Ma. Luisa Martínez Vázquez, Dr. Miguel Martínez Ramos, Dr. Javier Alvarez Sánchez y Dr. Jorge Meave del Castillo. Cada uno de ellos contribuyó de manera importante a este trabajo en algún momento de su realización. Especialmente a la Dra. Moreno le doy la gracias por todo su entusiasmo, por lo bonito que ha sido trabajar y aprender con ella.

Junto con la Dra. Moreno, el Dr. Carlos Vázquez y el Dr. Emmanuel Rincón, como miembros de mi comité tutorial, discutieron conmigo los resultados que iba obteniendo en el transcurso de la tesis. Estas discusiones siempre estuvieron llenas de críticas propositivas que poco a poco fueron fortaleciendo el trabajo.

El Dr. Javier Alvarez, la Dra. María Luisa Martínez, el Dr. Miguel Martínez y el Dr. Jorge Meave fueron muy importantes en la parte final de la tesis, ya que sus observaciones y críticas permitieron enriquecerla. Además de ellos quiero agradecer al Dr. Anuar Maun de la Universidad de Western Ontario, London, Canadá y al Dr. Ricardo Herrera de la Academia de Ciencias de Cuba por las ideas y la revisión que hicieron al Capítulo 2 de la tesis.

A Marisa le doy las gracias por sus comentarios en la revisión de la tesis, por todo su compañía y por lo padre que la pasamos en el campo. Esta tesis no hubiera sido llevada a cabo sin el trabajo que hicimos en equipo durante todo el tiempo. Por tal razón esta tesis es literalmente de los dos y como quedamos.... sólo nos falta una. Además, Marisa ha sido el apoyo que con cariño y entusiasmo ha permitido que siga adelante en mi formación. Marisa, ¡mil gracias!

A Leynaldo Galcía "Titi" por todo lo que trabajamos y compartimos juntos en el experimento de micorrizas.

Otros amigos que también me apoyaron académica y afectuosamente fueron: la Dra Gabriela Vázquez y la M. en C. Silvia Castillo quienes además me ayudaron prestándome bibliografía y explicándome los análisis del Capítulo 1; Irene Sánchez discutió conmigo más de una vez mis resultados y siempre estuvo interesada en cómo iba mi tesis. Durante el desarrollo de la tesis el Dr. Jorge Meave y El Dr. Victor Rico me permitieron trabajar y usar la infraestructura de los laboratorios a su cargo, lo cual agradezco. En las instalaciones de CICOLMA donde realicé el trabajo de campo de la tesis, la ayuda de Enrique, Tacho y Fer siempre fue incondicional y con una gran amistad.

Esta tesis se desarrolló en un ambiente de gran armonía con todos mis compañeros del laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias: Zenón Cano, Paty Guadarrama, Jorge Meave, Ricardo León, Sofía, Irene Sánchez, Armando Rincón, Claudia Gallardo, Noé Velázquez, Gabriela Montes, **Adriana Otero**, Guillermo Ibarra, Eduardo Pérez, Sergio Mendoza, Margarita Ocampo, Adriana Flores, Georgina, Gudelia Salinas, Roberto Márquez, Mariana Sánchez, Guadalupe Barajas, Rodolfo Noriega, Marco A. Romero, Durante el tiempo que trabajé en el Instituto de Ecología también recibí el apoyo de mis compañeros y amigos: Sergio Guevara, Bianca, Javier Laborde, Graciela Sánchez, Victor Rico, José G. Franco, Gonzalo, Gabriela Vázquez, Otilio, Mara, Rosario, Oscar, Hortensia, Ale, y Raúl Ortiz quien además me ayudó con el mapa de la zona de estudio. También quiero mencionar a las personas del Laboratorio de Ecofisiología del Crecimiento del Centro de Ecología quienes siempre estuvieron al pendiente de mi tesis: Dr. Emmanuel Rincón, Lea, Irma, Nériida y Pilar.

También quiero agradecer a la señora Silvia Mendoza su apoyo durante estos tres años en los cuales hicimos una bonita amistad y a la familia Maqueo Jimenez por su hospitalidad durante mis estancias en Jalapa.

Otro agradecimiento a mis amigos y hermanos de toda la vida por todo el cariño que nos une: Beto "Cacho", Titi, Fabián, Federico y Julio.

Para finalizar estos agradecimientos quiero mencionar a quienes son los soportes que hacen posible el trabajo de todos los días y que con su cariño siempre las cosas resultan muy agradables. A mis papas Octavio y Josefina gracias por ser como son y a mis hermanas Lupita, Gaby y Claudia sólo quiero decirles que las quiero mucho y que espero siempre estemos juntos de corazón.

Esta tesis contó con apoyo de CONACYT 0064-N9106 y 3465-N9310 y fue realizada gracias a la beca que se me otorgó por parte de la DGAPA.

## RESUMEN

La inundación, producida por fenómenos tales como mareas, huracanes y lluvias torrenciales y el movimiento de arena, son entre otros, factores que afectan el establecimiento de las poblaciones vegetales sobre la playa. En general se ha establecido que la distribución de la vegetación se relaciona con la intensidad de estos factores. Debido a los cambios repentinos que producen en la vegetación, el movimiento de arena y las inundaciones tanto por agua de mar como por agua dulce pueden ser considerados como disturbios que afectan la composición de especies y la dinámica de las poblaciones de plantas que se establecen en estos ambientes. La frecuencia y la intensidad con las que se presentan estos fenómenos pueden determinar diferencias en la riqueza y en la composición de especies y en su cobertura dentro de una playa. Estas diferencias están relacionadas con la tolerancia de las especies a estas condiciones, presentándose respuestas plásticas tales como diferencias en la asignación de biomasa y en las tasas de crecimiento. Por otro lado, debido a la poca disponibilidad de nutrientes en algunas zonas de la playa se ha establecido que la asociación de las plantas con micorrizas MVA puede ser importante en la distribución de la vegetación. Ante las condiciones de disturbio imperantes en la playa, esta asociación puede verse alterada y a su vez modificar la dinámica de la vegetación.

El objetivo general de este trabajo fue conocer si dos zonas con distinto grado de exposición al ambiente abiótico presentan diferencias en la riqueza, composición y cobertura de las especies que las conforman y si existe relación entre la distribución de las especies y los factores físicos. Además se determinó por medio de un experimento la tolerancia de tres especies de plantas (*Ipomoea pes-caprae*, *Canavalia rosea* y *Palafoxia lindeni*) a inundación con agua dulce y agua salada. En este experimento se evaluó el papel de la asociación micorrízica ante condiciones de inundación.

Los resultados mostraron que las dos zonas diferían en la intensidad del movimiento de arena y en la ocurrencia de inundaciones a lo largo de un año. Estas diferencias también fueron detectadas al comparar la cobertura vegetal. Por otro lado,

la zonación de especies en la playa está altamente correlacionada con características como la distancia al mar, el movimiento de arena y la salinidad. En la parte experimental se observó que las especies más tolerantes a inundaciones son las que en condiciones naturales están más expuestas a estos eventos. Cuando las plantas fueron inundadas, las micorrizas no favorecieron el crecimiento de la planta e incluso se obtuvieron en algunos tratamientos con plantas micorrizadas efectos negativos. La infección del hongo disminuyó en condiciones de inundación sobre todo por agua de mar.

Finalmente se discute la relación entre las respuestas fisiológicas de las especies a los factores limitantes de la playa y la distribución de las plantas en el campo.

# Capítulo 1

## Introducción General

Una playa es una franja de sustrato arenoso que abarca desde la línea media de mareas hasta la cima del primer cordón de dunas embrionarias (litorales). En la ausencia de dunas, las playas se extienden hasta el punto de tierra adentro más lejano donde llegan las olas de las tormentas (Barbour *et al.*, 1985). Las playas constituyen un ecotono entre el ambiente marino y el terrestre, en donde las condiciones bióticas y abióticas de ambos ambientes y el intercambio que se produce entre ellos les imprimen una dinámica muy particular. Krumbein y Slack (1956) y Ranwell (1972) reconocen tres zonas dentro de la playa de acuerdo con su posición con respecto a las mareas (Tabla 1).

**Tabla 1.- Zonas dentro de la playa de acuerdo con su relación con la línea de mareas (modificado de Ranwell, 1972).**

| Zona       | Límites   | Relación con la marea   |
|------------|---|---|
| Inframarea | Desde el nivel promedio de agua hasta menos 9 metros            | Casi siempre sumergida  |
| Intramarea | Desde el nivel promedio del agua hasta la línea de mareas altas | Sumergida y expuesta alternadamente   |
| Supramarea | Desde la línea de mareas altas hasta las dunas                  | Casi siempre expuesta pero ocasionalmente sumergida durante tormentas o mareas altas. |

En la zona más expuesta (supramarea) puede presentarse la colonización de plantas que, debido a su cercanía con el mar, están sujetas a incrementos en los niveles de salinidad aérea y edáfica y a inundaciones durante las mareas altas (Barbour y DeJong, 1977; Ignaciuk y Lee, 1980; Naidoo y Mundree, 1993). Además, las comunidades de playa se caracterizan por presentar poca disponibilidad de nutrientes, alta movilidad del sustrato, temperaturas generalmente elevadas y alta radiación. (Hesp, 1991). Asimismo, están expuestas a inundaciones con agua dulce por la elevación del manto freático durante deshielos, tormentas o lluvias frecuentes (Studer-Ehrensberger et al., 1993; Olf et al., 1993).

Además de estos factores, cuya incidencia es relativamente constante, existen otros fenómenos ambientales que se manifiestan con menor frecuencia y que pueden eliminar la vegetación de la playa en su totalidad como es el caso de los huracanes, las tormentas y los monzones. Como se ve en la Tabla 2, en las playas el ambiente presenta diferentes fuentes de variación, en donde el impacto y el tiempo de recuperación pueden durar desde unas semanas hasta décadas o siglos. Cada una de las fuentes de variación juega un papel importante en el mantenimiento y dinámica de las comunidades de plantas presentes en las playas. El estudio de algunas de ellas es difícil debido a que los intervalos de tiempo entre un evento y otro pueden ser muy amplios. En consecuencia, los estudios de estos sistemas generalmente se basan en analizar el efecto sobre la vegetación de factores ambientales que son relativamente constantes. Al respecto, se han establecido relaciones entre los factores físicos y los patrones de zonación, considerando la composición y la abundancia de especies vegetales en estas zonas (van der Valk,

1974, Barbour, 1978; Moreno-Casasola y Espejel, 1986; Barbour et al., 1987; entre otros). Por ejemplo, se ha observado que la salinidad, las inundaciones por el oleaje y el movimiento de arena se incrementan conforme decrece la distancia al mar. De la misma manera, la composición de especies de plantas y su cobertura se distribuyen en las playas conforme a este gradiente (Barbour et al., 1987; Hesp, 1991; Maun, 1994). No obstante la importancia de los factores físicos en la distribución de las especies vegetales de la playa, otros estudios han demostrado que las interacciones biológicas como la competencia también pueden ser importantes en la estructuración de estas comunidades. (Mack y Harper, 1972; Pemadasa, 1974; Silander y Antonovics, 1982).

**Tabla 2.- Principales fuentes de variación temporal del ambiente en sistemas costeros.**

| Fuente de variación  | Escala de impacto | Tiempo de recuperación |
|--|-------------------|------------------------|
| Variación climática estacional, nortes, efecto del oleaje y de las mareas. | Local / Regional  | Semanas-Meses          |
| Tormentas, huracanes, monzones   | Local / Regional  | Meses-Años             |
| Corrientes y cambios geomorfológicos                                       | Regional          | Años-Décadas           |
| Aumento en el nivel del mar por cambio climático                           | Global            | Décadas-Siglos         |
| Variaciones climáticas globales  | Global            | Décadas-Siglos         |

### **Disturbios por movimiento de arena e inundaciones**

Los disturbios son eventos repentinos (súbitos) que alteran la estructura y dinámica

de la comunidad o de la población, así como la disponibilidad de los recursos y las condiciones ambientales (Bazzaz y Sipe, 1987). Debido al impacto que tienen sobre la vegetación, algunos factores como el movimiento de arena y las inundación tanto con agua de mar como con agua dulce, pueden ser considerados como disturbios. La frecuencia y la intensidad de estos fenómenos están en estrecha relación con las características físicas de la zona en particular y con la variación temporal de las condiciones climáticas de la región.

### **Movimiento de arena**

La intensidad del movimiento de arena está regulada por la geomorfología del sistema y la velocidad y el ángulo de incidencia del viento (Ehrenfeld, 1990). A una escala espacial menor, el tamaño y la humedad de los granos de arena, y la cobertura vegetal o cualquier otro obstáculo que impida el transporte de los granos también deben ser considerados como características relevantes durante la evaluación del movimiento de arena (Ranwell, 1972; Davies, 1977; Moreno-Casasola, 1982; Moreno-Casasola, 1986; Martínez, 1994).

El movimiento de arena a lo largo del año puede ser más intenso en una época que en otras (Moreno-Casasola, 1982; Barbour *et al.*, 1985; Martínez, 1994). Por ejemplo, en la costa del Golfo, los vientos fuertes provenientes del norte ("nortes") que se presentan durante el invierno son capaces de mover partículas de arena y es por lo tanto un fenómeno característico de estos meses (Poogie, 1963; Moreno-Casasola, 1982). Por otro lado, los huracanes también producen gran movimiento de arena, aunque su

frecuencia es menos predecible. En el primer caso son eventos durante los cuales se mueve menor cantidad de arena por un periodo de tiempo mayor; por lo tanto el enterramiento y desenterramiento de las plantas es paulatino. En el segundo, es un evento súbito que puede producir enterramiento y desenterramiento intenso de las plantas.

### **Inundaciones**

Las playas están expuestas a inundaciones por agua salada y agua dulce. Las primeras son causadas por las mareas altas, las que a su vez dependen de las fluctuaciones en el nivel medio del mar durante el año (provocada por la atracción del Sol y la Luna) y de la dirección y fuerza de los vientos. Además, cuando se presentan tormentas y huracanes (fenómenos menos predecibles) el oleaje también penetra más adentro. Durante el disturbio por la subida de mareas las raíces de las plantas están sumergidas en agua salada por periodos de varios días, se incrementa la salinidad y puede existir un daño mecánico por el arrastre de plantas. En ocasiones, el arrastre y el impacto de la marea es tan fuerte que puede eliminar completamente la comunidad vegetal que se desarrolla en las playas (Lee e Ignaciuk, 1985).

En el caso de las inundaciones con agua dulce se ha visto que la frecuencia de las lluvias, o la intensidad con la que se presentan durante algunos meses, pueden llegar a producir afloramientos del manto freático (Ranwell, 1972; Carter, 1988; Olf *et al.*, 1993; Studer-Ehrensberger *et al.*, 1993). Estas inundaciones pueden llegar a durar hasta varias semanas. Las fuertes lluvias que se presentan durante tormentas y huracanes también

causan inundaciones con agua dulce.

### **Efecto de los disturbios a nivel de la comunidad**

El concepto de disturbio ha sido útil en términos descriptivos (ver Pickett y White, 1985) y en la formulación de algunas hipótesis sobre el funcionamiento de las comunidades (Connell, 1978; Kolasa y Pickett, 1991). Algunos avances se han logrado sobre todo en la caracterización de los disturbios, considerando la intensidad, la frecuencia, la severidad y el área perturbada (Sousa, 1984). En cuanto a su relación con el funcionamiento de las comunidades destaca la hipótesis de disturbios intermedios formulada por Connell (1978), en donde se plantea que la diversidad de especies es mayor en comunidades que experimentan un nivel intermedio de disturbios. Si consideramos el planteamiento de Connell para el caso de las comunidades de playa donde los disturbios tienen una frecuencia y una intensidad alta se esperaría que la diversidad presente tuviera valores bajos

El efecto de los disturbios en la dinámica de las comunidades ha sido evaluado en un gran número de ellas. Sin embargo, el análisis de las comunidades vegetales de playa bajo un marco conceptual de disturbios es escaso. Los estudios a nivel de la comunidad de playa se han centrado en el análisis del gradiente que representan los factores abióticos con relación a la línea de mareas y a su efecto sobre la distribución de la vegetación. Sin embargo, los disturbios por movimiento de arena y por inundaciones representan una variación temporal que probablemente esté repercutiendo en la dinámica de la vegetación de las playas. Además, es importante considerar que dentro de una

misma playa, estos factores pueden tener distinta intensidad dependiendo del grado de exposición al viento y de la distancia con respecto al mar. Probablemente la composición de especies y la cobertura de las mismas dentro de la comunidad vegetal de playa esté influenciada por la variación (tanto espacial como temporal) que representan los disturbios. Si consideramos lo anterior, resulta interesante preguntarse si zonas con diferente grado de exposición a disturbios por inundaciones tanto por agua de mar como por agua dulce y por movimiento de arena presentan diferencias en la composición, cobertura y dinámica de la vegetación.

### **Tolerancia de las plantas a las condiciones prevalecientes en los ambientes de playa**

El estudio de los disturbios en la dinámica de la comunidad de la playa ha generado un interés por conocer las respuestas adaptativas o los atributos que presentan las especies de plantas en distintas condiciones ( Hesp, 1991; Barbour, 1992). Con este fin, en algunas especies típicas de playa y de dunas costeras se ha evaluado de manera experimental la tolerancia al efecto de las inundaciones con agua salada (Barbour y DeJong, 1977; Rozema y Blom, 1977; Ignaciuk y Lee, 1980; Naidoo y Mundree, 1993), a la aspersión salina ( Barbour, 1978; Sykes y Wilson, 1988), a los procesos de enterramiento y desenterramiento ( Van der Valk et al., 1983; Zhang y Maun, 1992; Yuan et al., 1993) y a la baja disponibilidad de nutrimentos y de agua (Stewart et al., 1973; Pavlik, 1983). Con relación a las especies típicas de la zona de estudio en nuestro país se ha comenzado a evaluar la tolerancia al enterramiento (Martínez y Moreno-Casasola,

en prensa) a la baja disponibilidad de agua (Martínez *et al.*, 1994) y de nutrientes (Martínez y Rincón, 1993; Valverde *et al.* no publicado). No obstante, aún es necesario incrementar el trabajo experimental que permita determinar si la distribución de las especies en la playa está basada en la tolerancia a otros factores abióticos como las inundaciones y la salinidad.

### **Objetivos y estructura de la tesis**

El objetivo general de este trabajo fue realizar un análisis de la variación espacio-temporal en una comunidad de playa en el Morro de la Mancha, Veracruz, haciendo énfasis en el impacto de los disturbios por movimiento de arena e inundaciones. El Capítulo 1 de la tesis está enfocado a cumplir con esta descripción y en él se comparan dos zonas cuyas características geomorfológicas supuestamente les confieren un grado diferente de exposición a factores abióticos como salinidad edáfica, humedad, movimiento de arena e inundaciones por agua dulce o agua de mar. Se espera que estas diferencias tengan algún tipo de correlación con la variación espacial y temporal de la vegetación.

En el Capítulo 2 de la tesis se presenta un trabajo experimental que evalúa la respuesta en crecimiento de algunas de las especies a eventos de inundación por agua dulce y agua salada. Este experimento se planteó con el fin de complementar algunos de los resultados obtenidos en la primera parte del trabajo. Los resultados del trabajo experimental permitieron conocer en qué medida la distribución a lo largo de la playa es función de la tolerancia de las especies a estos factores. Para ello se trabajó con plantas

de tres especies (*Ipomoea pes-caprae*, *Canavalia rosea* y *Palafoxia lindenbergii*) cuya distribución a lo largo de la playa difiere en cuanto a su exposición a inundaciones con agua dulce y agua salada. Además, en este experimento se analizó el efecto de los tratamientos sobre la asociación de las plantas con hongos vesículo-arbusculares, su recuperación, y por lo tanto la recuperación de las plantas. Este análisis de la relación con las micorizas se incluyó porque al parecer en condiciones de poca disponibilidad de nutrientes, la asociación simbiótica con hongos micorrizógenos es un atributo importante para algunas especies de playa y dunas (Read, 1989; Allen, 1991). Al respecto, se ha encontrado que a nivel de la comunidad existe una relación positiva entre la cobertura vegetal y la presencia de hongos micorrizógenos (Koske y Polson, 1984; Rose, 1988; Allen, 1991). Si consideramos que la variación espacio-temporal afecta también esta interacción simbiótica resulta interesante evaluar el efecto de los factores físicos (en este caso inundaciones) sobre la misma.

En la parte final de la tesis se realiza una discusión general en donde se retoman los resultados más importantes de ambas partes y se discute la distribución de las especies en la playa y su respuesta a factores como movimiento de arena, humedad, e inundaciones.

## REFERENCIAS

- Allen, M. F. 1991. *The Ecology of Mycorrhizae*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Barbour, M.G. 1978. Salt spray as a microenvironmental factor in the distribution of beach plants at Point Reyes, California. *Oecologia* (Berlin), 32: 213-224.

Barbour, M.G. 1992. Life at the leading edge: the beach plant syndrome. pp 291-308. En: Seeliger, U. (ed.) Coastal Plant Communities of Latin America. Academic Press Inc. San Diego, California.

Barbour, M.G. y DeJong, T.M. 1977. Responses of West Coast beach taxa to salt spray, seawater inundation, and soil salinity. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 104: 29-34.

Barbour, M. G., De Jong, T. M., y Pavlik, B. M. 1985. Marine, beach and dune plant communities. pp 296-322. En: Chabot B.F. y Mooney H.A. (eds.). *Physiological Plant Ecology of North American Plant Communities*. Chapman & Hall, Nueva York.

Barbour, M.G., Rejmánek, M., Johnson, A.F. y Pavlik, B.M. 1987. Beach vegetation and plant distribution patterns along the northern Gulf of Mexico. *Phytocoenologia*, 15: 201-233.

Bazzaz, F.A. y Sipe, T.W. 1987. Physiological ecology, disturbance and ecosystem recovery. pp 203-227. En: Schukze, E.D. y Zwolfer, H. (eds) *Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis*. Springer-Verlag, Berlin.

Carter, R.W.G. 1988. Coastal environments. Academic Press, Londres.

Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199:1302-1310.

Davies, J.L. 1977. *Geographical variation in coastal development*, 2nd ed. Longman, Nueva York.

Ehrenfeld, J.G. 1990. Dynamics and processes of barrier island vegetation. *Aquatic Sciences*, 2: 437-480.

Hesp, P.A. 1991. Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. *Journal of Arid Environments*, 21:165-191.

Ignaciuk, R. y Lee, J.A. 1980. The germination of four annual strand-line species. *New Phytologist*, 84: 581-591.

Kolasa, J. y Pickett S.T.A. 1991. Ecological Heterogeneity. *Ecological Studies*. 86. USA.

Koske, R. E. y Polson, W. R. 1984. Are VA mycorrhizae required for sand dune stabilization?. *BioScience*, 34: 420-424.

Krumbein, W.C. y Slack, H.A. 1956. Relative efficiency of beach sampling methods. *Tech. Memo. Beach. Eros. Bd. U.S.*: 1-43.

Lee, J.A. e Ignaciuk, R. 1985. The physiological ecology of strandline plants. *Vegetatio*, 62: 319-326.

Martínez, M.L. 1994. Sobrevivencia y Establecimiento de Plántulas de una Especie Colonizadora de Dunas Costeras: Chamaecrista chamaecristoides. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Martínez, M. L. y Moreno-Casasola, P. (en prensa). Effects of burial by sand on seedling growth and survival in six tropical sand dune species from the Gulf of México. *Journal of Coastal Research*, 11:

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

- Martínez, M.L. y Rincón E. 1993. Growth analysis of Chamaecrista chamaecristoides (Leguminosae) under contrasting nutrient conditions. *Acta Oecologica*, 14: 521- 528.
- Maun, M. A. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. *Vegetatio*, 111: 59-70.
- Mack, R.N. y Harper, J.L. 1972. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighborhood effects. *Journal of Ecology*, 65:345-363.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biotica*, 7: 577-602.
- Moreno-Casasola, P. y Espejel, I. 1986. Classification and ordination of coastal sand dune vegetation along the Gulf and Caribbean Sea of Mexico. *Vegetatio*, 66: 147-182.
- Naidoo, G. y Mundree, S.G. 1993. Relationship between morphological and physiological responses to waterlogging and salinity in Sporobolus virginicus (L.) Kunth. *Oecologia*, 93: 360-366.
- Olff, H., Huisman, J. y Van Tooren, B.F. 1993. Species dynamics and nutrient accumulation during early primary succession in coastal sand dunes. *Journal of Ecology*, 81: 693-706.
- Pavlik, B.M. 1983. Nutrient and productivity relations of the dune grasses Ammophila arenaria and Elymus mollis. I. Blade photosynthesis and nitrogen use efficiency in the laboratory and field. *Oecologia* (Berlin), 57: 227-232.
- Pemadasa, M.A. y Lovell, P.H. 1974. Interference in populations of some dune annuals. *Journal of Ecology*, 62: 855-868.

Pickett, S.T.A. y White, P.S. 1985. The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics. Academic Press, USA.

Poogie, J.J. 1963. Coastal pioneer plants and habitat in the Tampico region, Mexico. Louisiana State University. Coastal Studies, 6.

Ranwell, D. 1972. Ecology of Salt Marshes and Sand Dunes. Chapman and Hall, Londres.

Read, D. J. 1989. Mycorrhizas and nutrient cycling in sand dune ecosystems. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, 96B: 89-110.

Rose, S. L. 1988. Above and belowground community development in a marine sand dune ecosystem. Plant and Soil, 109: 215-226.

Rozema J. y Blom, B. 1977. Effects of salinity and inundation on the growth of Agrostis stolonifera and Juncus gerardii. Journal of Ecology, 65: 213-222.

Silander, J.A. y Antonovics, J. 1982. Analysis of interspecific interactions in a coastal plant community - a perturbation approach. Nature, 298: 557-560.

Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. Annual Review of Ecology and Systematics, 15: 353-391.

Stewart, G.R., Lee, J.A. y Orebamjo, T.O. 1973. Nitrogen metabolism of halophytes. II. Nitrate availability and utilization. New Phytologist, 72: 539-546.

Studer-Ehrensberger, K., Studer, C. y Crawford, R.M.M. 1993. Competition at community boundaries: mechanisms of vegetation structure in a dune-slack complex. Functional Ecology, 7: 156-168.

Sykes, M.T. y Wilson, B. 1988. An Experimental Investigation into the Response of Some New Zealand Sand Dune Species to Salt Spray. *Annals of Botany*, 62: 159-166.

Van der Valk, A.G. 1974. Environmental factors controlling the distribution of forbs on coastal foredunes in Cape Hatteras National Seashore. *Canadian Journal of Botany*, 52: 1057-1073.

Van der Valk, A.G., Swanson, S.D. y Nuss, R.F. 1983. The response of plant species to burial in three types of Alaskan wetlands. *Canadian Journal of Botany*, 61: 1150-1164.

Yuan, T., Maun, M.A. y Hopkins W.G. 1993. Effects of sand accretion on photosynthesis, leaf-water potential and morphology of two dune grasses. *Functional Ecology*, 7: 676-682.

Zhang, J. y Maun, M.A. 1992. Effects of burial in sand on the growth and reproduction of Cakile edentula. *Ecography*, 15: 296-302.

## Capítulo 2

### **Descripción de la variación espacio-temporal de las condiciones físicas y de la vegetación en la playa del Morro de la Mancha, Veracruz**

#### **INTRODUCCION**

Las comunidades vegetales de playa están expuestas a varios factores que limitan su establecimiento. Entre estos encontramos una alta movilidad del sustrato, inundaciones con agua dulce y agua salada, altas temperaturas y niveles de salinidad en el suelo y en el aire relativamente altos (Barbour *et al.*, 1985; Barbour *et al.*, 1987; Ehrenfeld, 1990). En general se ha establecido que la composición de las comunidades vegetales de playa está determinada por la tolerancia de las especies a estas condiciones. Consecuentemente los trabajos existentes se han centrado en analizar los patrones de zonación de las especies de acuerdo con gradientes en el ambiente físico y a conocer las respuestas a nivel fisiológico y poblacional de las especies de playa ante las condiciones ya mencionadas (van der Valk, 1974; Moreno-Casasola y Espejel, 1986; Barbour *et al.*, 1987 entre otros).

La zonación de la vegetación a lo largo el gradiente de la playa ha sido estudiado de manera estática sin tomar en cuenta la variación espacial y temporal del ambiente físico. Estas dos fuentes de variación determinan la frecuencia y la intensidad de las condiciones abióticas a las cuales están expuestas las plantas. Con relación a la variación temporal, algunos de los factores físicos tienen una intensidad mayor en alguna época del año que en otras. En particular, el movimiento de arena y las inundaciones con agua dulce y agua salada se presentan con mayor intensidad durante algunos meses como se

describirá más adelante. Por otro lado, el grado de exposición que tenga la playa con respecto al viento y la cercanía con respecto al mar pueden determinar la intensidad de estos dos factores (Ehrenfeld. 1990). Consecuentemente y dependiendo de la tolerancia de las especies la composición y la cobertura vegetal de la comunidad pueden presentar diferencias entre zonas con distinto grado de exposición al ambiente abiótico. Al respecto, Barbour et al. (1987) en una comparación de los patrones de distribución de diferentes especies de plantas al norte del Golfo de México, encontraron que existe una correlación negativa entre el número de especies y la severidad de los disturbios.

El presente trabajo se realizó con el fin de analizar el efecto de la variación espacio-temporal de las condiciones físicas sobre la vegetación en una playa del Golfo de México (Morro de la Mancha, Veracruz). Como se describirá posteriormente, en esta playa debido a sus características geomorfológicas, es posible evaluar zonas con distinto grado de exposición al ambiente abiótico. Se intentó establecer si dos zonas con diferente grado de exposición al oleaje y al viento presentan diferencias en la composición y en la cobertura de las especies que las constituyen. Se espera que la riqueza de especies sea mayor en la zona donde la intensidad y la frecuencia de estos factores no sea tan alta, ya que solamente algunas especies son capaces de tolerar estas condiciones. Bajo el supuesto de que la distribución de las especies es función de su tolerancia a los factores abióticos, se investigó si existe correlación entre la distribución de la vegetación y el movimiento de arena, la salinidad edáfica, la humedad y las inundaciones tanto por agua dulce como por agua salada. Por último y con el fin de describir el impacto sobre la vegetación de la variación temporal de las condiciones físicas se hizo un análisis de la

importancia relativa de las especies a lo largo de un año y se describió en función de la presencia de disturbios por movimiento de arena y por inundaciones tanto con agua de mar como con agua dulce.

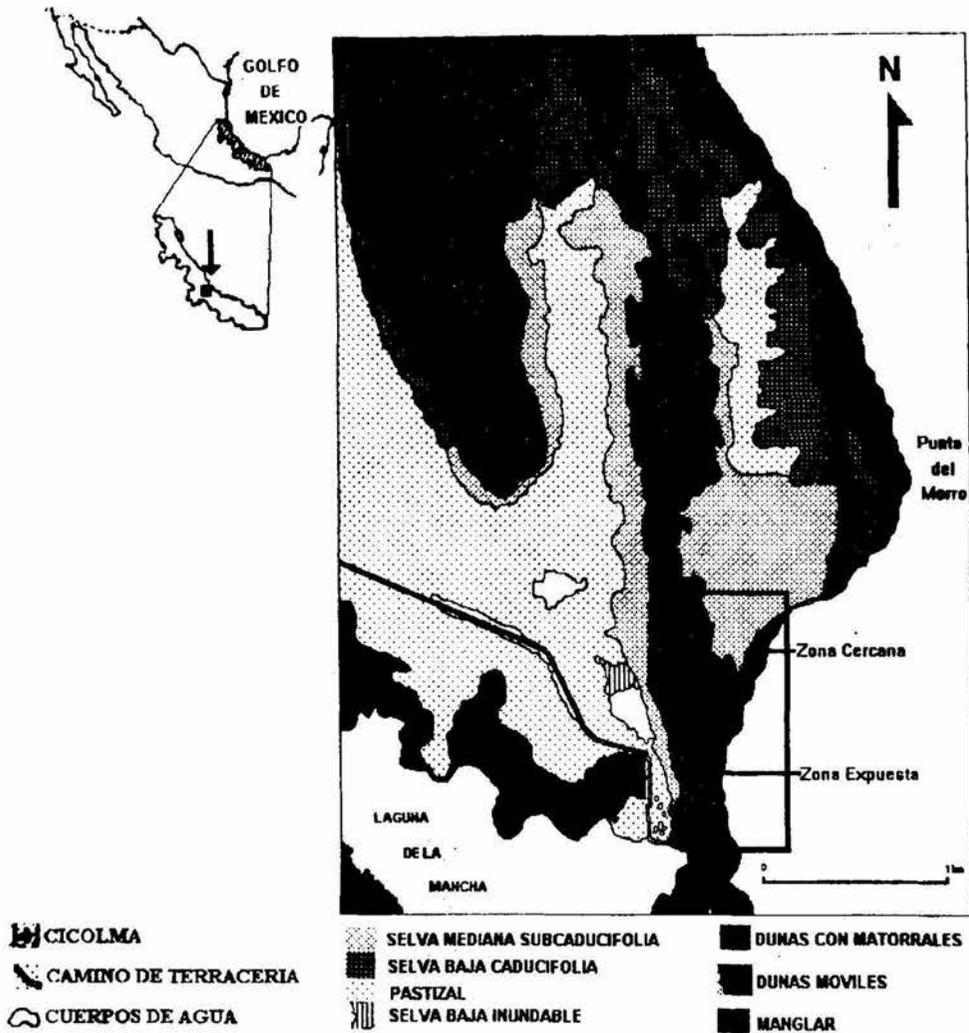
De esta manera, los objetivos particulares de este trabajo son:

- 1) Establecer si existen diferencias entre dos zonas con distinto grado de exposición al viento y distancia al mar, en los niveles de movimiento de arena, humedad, salinidad, relieve topográfico e inundaciones y en algunos parámetros bióticos de la comunidad como son distribución, riqueza y cobertura de las especies vegetales.
- 2) Establecer cuáles de estos factores abióticos presentan una mayor relación con la vegetación y probablemente determinen su distribución.
- 3) Describir la relación entre la ocurrencia de disturbios por movimiento de arena e inundaciones con agua dulce y salada y la variación temporal de las especies de plantas en cada una de las zonas.

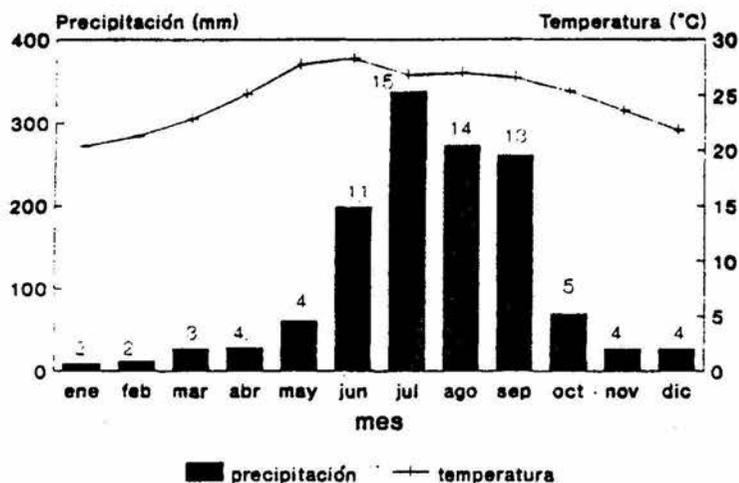
## **METODOS**

### **La zona de estudio**

La playa del Morro de la Mancha se encuentra dentro de las instalaciones del "Centro de Investigaciones Costeras La Mancha" (CICOLMA, Instituto de Ecología, A.C.). Este Centro se localiza en el Estado de Veracruz, a los 96° 22' 40" de longitud oeste y 19° 36' de latitud norte (Fig 1). El clima presente es de tipo AW<sub>2</sub>, es decir, cálido



**Figura 1.-** Área de estudio y los principales tipos de vegetación en los terrenos del Centro de Investigaciones Costeras la Mancha, Veracruz.



**Fig. 2.** Promedio de los datos de precipitación y temperatura media mensual (1982-1992) para la estación meteorológica de La Mancha, Municipio de Actopan, Veracruz. Los valores encima de las barras de precipitación indican el número promedio de días al mes en que se registró lluvia.

subhúmedo con lluvias en verano y un cociente P/T mayor de 55.33. La precipitación media anual varía entre los 1200 y 1500 mm. La temperatura máxima extrema promedio es de 34°C, la mínima extrema promedio es de 16°C, y la media anual oscila entre los 22 y 26°C. En la Figura 2 se presenta el promedio de 10 años de la media mensual de precipitación y temperatura. Estos datos fueron registrados en una estación metereológica ubicada dentro de las instalaciones de CICOLMA.

El CICOLMA tiene una superficie de 70 ha, dentro de las cuales se hallan tanto ambientes terrestres como marinos (laguna costera y mar). Dentro de las comunidades terrestres encontramos: selva mediana subperennifolia, selva baja caducifolia, selva baja perennifolia inundable, tular, manglar y vegetación de dunas y playa (Novelo, 1978). La composición florística de dunas está referida en el trabajo de Moreno-Casasola et al. (1982).

La playa en El Morro de la Mancha abarca aproximadamente 1 km de longitud. En general, la porción más ancha de la playa se ubica en la región sur de la misma y fluctúa entre los 50 y 80 metros: la zona más angosta se localiza en la parte norte y puede medir entre 30 y 50 metros (Fig.3). Las dimensiones de la playa pueden diferir a lo largo del año en función de la distancia que alcance la subida de mareas. Al noreste de la playa se presenta un promontorio basáltico formado por dunas fósiles (Sauer, 1967), conocido como la Punta del Morro (Fig. 1). Como veremos más adelante, esta formación rocosa puede constituir una característica importante en las condiciones ambientales que se presentan a lo largo de la playa.

La vegetación de la playa sigue una zonación que al parecer está en estrecha

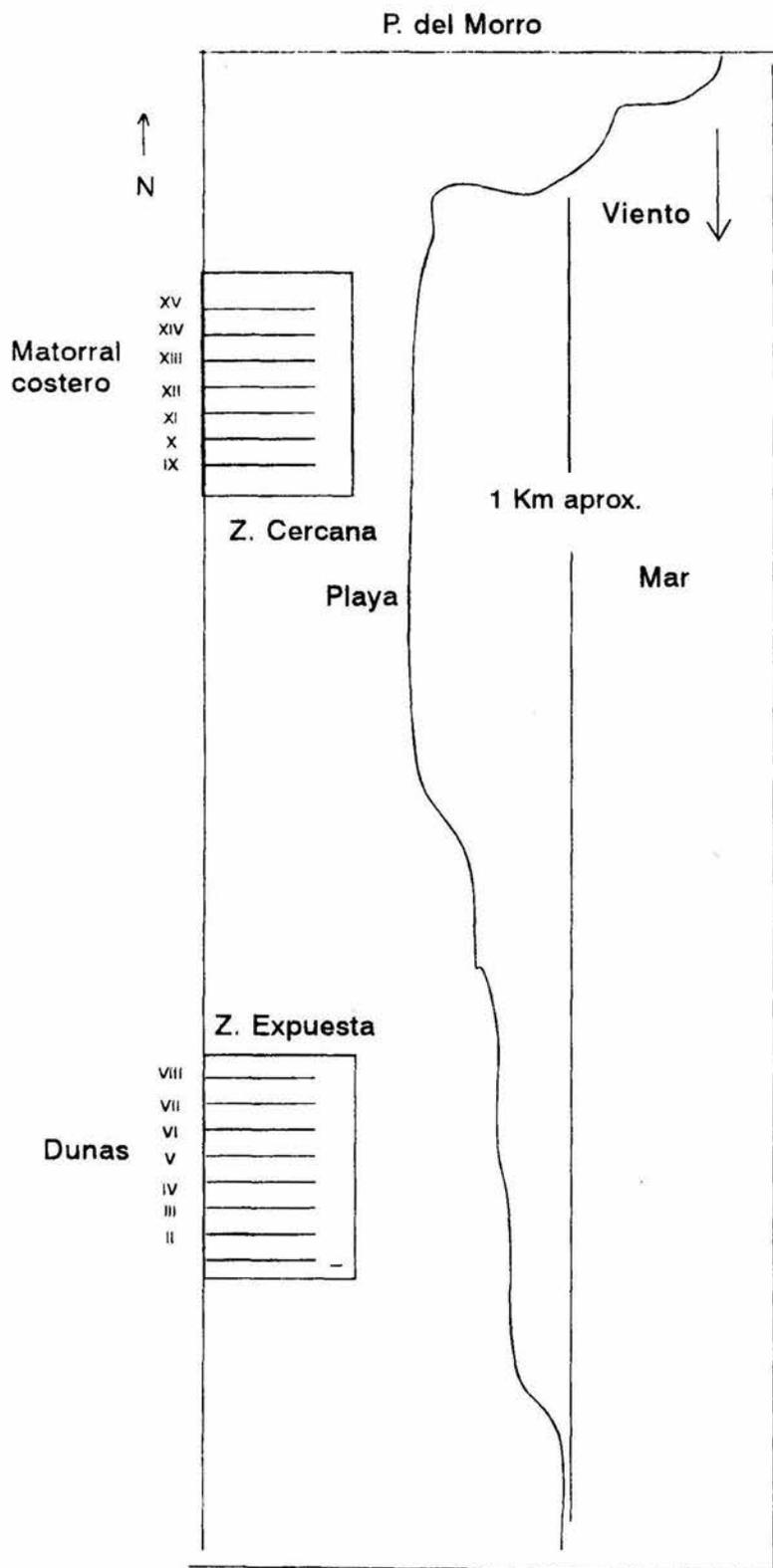


Figura 3.- Esquema de la zona de estudio y de los transectos en cada sitio.

relación con el gradiente ambiental que se presenta del mar hacia tierra adentro (Moreno-Casasola *et al.*, 1982). Se caracteriza por la presencia de especies con formas de vida rastrera herbácea y arbustiva (Moreno-Casasola *et al.*, 1982). En esta zona encontramos especies típicas de playa como Canavalia rosea y Sesuvium portulacastrum y de otros tipos de vegetación como Chamaecrista chamaecristoides y Bidens pilosa. Actualmente, la estabilización del sistema ha propiciado que la comunidad vegetal de la playa quede en contacto con comunidades de herbáceas y matorrales que son más estructuradas y ricas en especies. En este sentido, la playa está bordeada por un primer cordón litoral cubierto con vegetación herbácea característica de zonas protegidas (*sensu* Doing, 1985; Moreno-Casasola y Espejel, 1986) y matorral costero, y en la parte norte por vegetación de selva.

## **Variación de las condiciones físicas**

### **a) Movimiento de arena**

En el Morro de la Mancha durante los meses de noviembre a febrero (época de "nortes") se pueden llegar a presentar vientos con velocidades de hasta 10.8 m/s con una dirección Norte-Sur (Moreno-Casasola *et al.*, 1982; Moreno-Casasola, 1986). Durante la época de nortes, la Punta del Morro actúa como una barrera al paso del viento y presumiblemente el movimiento de arena es bajo en la zona de la playa cercana a ella (Fig. 3). A medida que uno se aleja del Morro, el movimiento del viento es mayor y los resultados de una descripción realizada durante un año por Valverde (inédito) demuestran que la suposición de que el movimiento de arena también aumente es correcta. La

cobertura vegetal en la zona cercana al mar es menor que la que se encuentra hacia tierra adentro en donde se ha registrado un menor movimiento de arena (Valverde, inédito). Por otro lado, el movimiento de arena es muy bajo durante la época de lluvias (Moreno-Casasola, 1982; Valverde, inédito; Martínez, 1994) ya que la humedad repercute en la cohesión y en el peso de los granos de arena. La intensidad del viento es mayor durante la época de nortes. Consecuentemente, en estas fechas el movimiento de arena se incrementa ya que además, la arena se encuentra seca porque en estos meses las lluvias suelen ser escasas (Martínez, 1994) (Fig. 2). Durante el resto del año, las velocidades del viento son menores (Moreno-Casasola, 1982; Castillo y Carabias, 1982; Martínez, 1994) y el movimiento de arena es menor, de tal forma que es posible considerar este fenómeno como un evento discreto a lo largo del año.

## **b) Inundaciones**

A diferencia del movimiento de arena, no existen datos sobre el régimen de inundaciones por la subida de mareas en la playa del Morro de la Mancha. Sin embargo, se sabe que este tipo de inundaciones ocurren con mayor frecuencia cercanos a la época de los equinoccios de primavera (marzo) y de otoño (septiembre).

Las inundaciones por agua dulce han sido observadas en el Morro de la Mancha (Moreno-Casasola y Vázquez, inédito) en algunas zonas aledañas a la playa, por ejemplo, en las hondonadas del sistema de dunas. Para estas zonas se reporta que una precipitación mínima de 500 mm sobre la media mensual es suficiente para que aflore el manto freático. Otra característica importante de considerar es que en la zona de la playa

el manto freático tiende a estar relativamente más cercano que en otras partes del sistema (e.g. cima de las dunas). Por tal razón las inundaciones por lluvia probablemente se den con mayor facilidad en esta zona.

### **c) Salinidad aérea y edáfica**

La playa del Morro de la Mancha presenta suelos salinos, con valores de pH entre 8.7 y 8.85 (Moreno-Casasola *et al.*, 1982) debido a la proximidad con la línea de mareas y a la relativa exposición del sustrato al oleaje. Por otro lado, se ha observado que el nivel de la salinidad aérea en la zona es extremadamente bajo y las mediciones que se han hecho de este factor indican que la aspersion salina es nula (Moreno-Casasola, *com pers.*).

### **Trabajo de Campo**

En la playa se establecieron dos zonas de acuerdo con su ubicación a la Punta del Morro. La primera de ellas que se encontraba aproximadamente a 50m del Morro se denominó Zona Cercana. La segunda se ubicó aproximadamente a 300 metros de la primera en dirección sur y se le nombró Zona Expuesta (Figs. 1 y 3). En la Zona Expuesta se trazaron 8 transectos fijos de 42 m de longitud y en la Zona Cercana se colocaron 7 transectos de 34 m cada uno (Fig. 3). Los transectos se colocaron con una orientación este-oeste (perpendiculares a la línea de mareas) y estaban separados de manera sistemática por una distancia de 16 m. La diferencia en el número de transectos y en su longitud entre las dos zonas se debe principalmente a que la franja de cobertura vegetal

era más extensa en la Zona Expuesta. Dentro de los transectos se utilizaron cuadros de 2 X 2m para estimar la cobertura vegetal y se midieron las siguientes variables: distancia al mar, movimiento de arena, relieve, porcentaje de humedad, salinidad y presencia de cuadros inundados (Tabla 1). A continuación se explica como se medieron cada una de estas variables

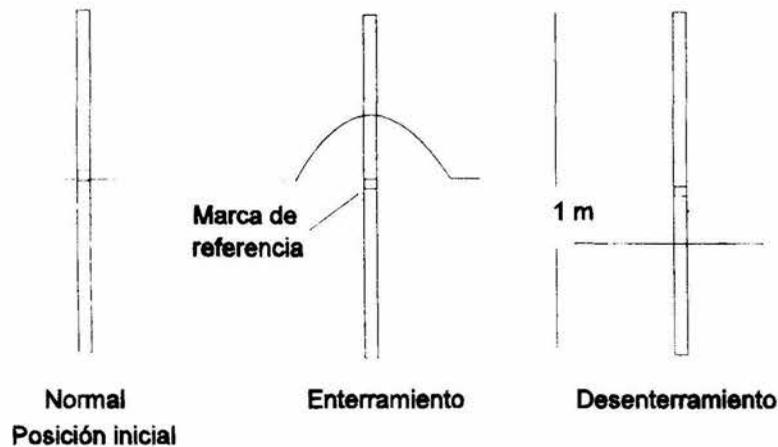
**Tabla 1.- Parámetros medidos en cada uno de los meses que duró el presente estudio en la playa del Morro de la Mancha, Veracruz.**

| Mes       | Cobertura vegetal | Movimiento de arena | Relieve | Porcentaje de humedad | Salinidad edáfica | Inundación |
|-----------|-------------------|---------------------|---------|-----------------------|-------------------|------------|
| enero     | X                 | X                   | X       | X                     | X                 | X          |
| marzo     | X                 | X                   | X       | X                     | X                 | X          |
| julio     | X                 | X                   | X       | X                     | X                 | X          |
| diciembre | X                 | X                   | X       |                       | X                 | X          |

## Condiciones físicas

### a) Movimiento de arena

En todos los transectos se colocó cada 4m cuadros una estaca permanente de 1 m de largo. Las estacas fueron enterradas 50 cm (posición inicial) y a esta altura se dibujó una marca como punto de referencia para medir los centímetros de enterramiento o desenterramiento (Fig. 4). Una vez realizada la medición la estaca se colocaba en su posición inicial (Moreno-Casasola, 1982; Moreno-Casasola, 1986).



**Figura 4.- Esquema que representa la disposición de las estacas para medir el enterramiento y desenterramiento.**

### **b) Relieve**

A partir de la línea de mareas (punto 0) se dibujó el perfil topográfico mediante un paralelogramo (Johnson, 1977). Con este método se cuantificaron los cambios en el relieve cada metro. Los perfiles se realizaron a lo largo de los transectos I, III, V y VII para la Zona Expuesta y IX, XI, XIII y XV para la Zona Cercana (Fig. 3).

### c) Porcentaje de humedad de la arena

El porcentaje de humedad en la arena se registró en muestras de arena superficial de aproximadamente 100 g obtenidas cada 8 metros en todos los transectos de cada zona (Fig 3). Las muestras se pesaron inmediatamente y después de secarse en un horno durante 48 horas a 80° C se pesaron por segunda vez. El porcentaje de humedad en el suelo se determinó de acuerdo con la siguiente expresión.

$$\text{Porcentaje de humedad} = \frac{\text{Peso Húmedo} - \text{Peso Seco}}{\text{Peso Seco}} \times 100$$

### d) Salinidad del suelo

Las muestras de suelo para determinar la salinidad se tomaron en los mismos cuadros usados para medir el porcentaje de humedad. De cada muestra se obtuvieron 10 g de arena superficial y se saturaron con 10 ml de agua destilada durante 48 horas, al cabo de las cuales la salinidad se registró por medio de un refractómetro para salinidad (ATAGO CO., LTD). En los meses en los que la playa estaba inundada, se midió directamente la cantidad de sal en el agua.

Cuando en los datos de humedad y salinidad, la distancia entre los cuadros muestreados y la línea de mar donde se tomaban los datos era la misma, se calculaba un promedio. En el caso contrario (cuando no coincidían) los valores de salinidad o de humedad en cada metro corresponden a un solo valor.

## **e) Inundaciones**

En cada mes de registro, cada uno de los cuadros de los 15 transectos estudiados se ubicaron en las siguientes categorías cualitativas de humedad del suelo: (1) seco, (2) húmedo, e (3) inundado. En el caso de un aumento en el nivel de mareas se registró por cuadro si había ocurrido arrastre de la vegetación o si simplemente la cobertura vegetal se encontraba sumergida. En cada fecha de registro se realizaban observaciones de campo que dieran indicios de una inundación reciente (por ejemplo, presencia de algas marinas y marcas del oleaje en el sustrato)

## **Cobertura Vegetal**

El porcentaje de cobertura vegetal de cada especie en cada cuadro se estimó mediante levantamientos, utilizando una escala ordinal según Westhoff y van der Maarel (1978). La escala va de 1 a 9 y estos valores se definen así: **1** = menos del 5% de cobertura y presencia de 1 a 2 individuos, **2** = menos del 5% de cobertura y presencia de 3 a 10 individuos, **3** = menos del 5% de cobertura y presencia de más de 10 individuos, **4** = cobertura menor al 5%, **5** = cobertura entre el 5 y el 12.5%, **6** = cobertura entre el 12.5 y el 25%, **7** = cobertura entre el 25 y el 50%, **8** = cobertura entre el 50 y el 75%, **9** = cobertura entre el 75 y el 100%. Aunque esta escala puede no ser muy precisa en la estimación de la cobertura, es un método que tiene la ventaja de permitir la realización de muestreos rápidos de un gran número de cuadros.

## **Análisis de los datos**

### **a) Importancia Relativa**

Con el fin de realizar un análisis comparativo de la vegetación de cada una de las zonas y de la playa en general, se calculó un valor de importancia relativa para cada especies de acuerdo con la siguiente expresión.

$$\mathbf{V.I.R. = FR + CR}$$

en donde FR es la frecuencia relativa y CR la cobertura relativa de cada especie.

La cobertura relativa de cada especie se obtuvo a partir de los valores estimados con los levantamientos. Al respecto, es necesario hacer la siguiente aclaración. En la escala de Westhoff y van der Maarel (1978), los primeros valores (1, 2 , 3 y 4) "cuantifican" el número de individuos por cuadro; mientras que los valores de 5 a 9 denotan el porcentaje de cobertura. Debido a que la cobertura relativa estuvo evaluada en valores porcentuales, fue necesario que aquellas especies a las que se les asignó valores de 1, 2, 3 y 4 se les diera un valor de 5 que corresponde a menos del 5 % de cobertura. Los otros valores de cobertura permanecieron según la escala de Westhoff y van der Maarel (1978).

### **b) Métodos multivariados**

Con los datos del mes de enero se realizó una ordenación DCA (Detrended Correspondence Analysis) con el programa DECORANA de Hill (1973) para analizar la variación espacial se las dos zonas y detectar si diferían en la distribución de la

vegetación. Con los datos de los levantamientos de vegetación y de las variables físicas de enero, marzo y diciembre se realizó para cada zona un Análisis Canónico de Correspondencia, empleando el programa CANOCO (ter Braack, 1986). En este análisis se utilizaron estos meses con el fin de tener representada la variación temporal que existe en la época de nortes (enero y diciembre) y la de lluvias (julio). Se trató de encontrar que variables explican en mayor grado la distribución de la vegetación en cada una de las zonas. Este análisis detecta los patrones de variación en la composición de la comunidad y trata de explicarlos de acuerdo con las variables ambientales medidas a través de regresiones lineales por mínimos cuadrados. En estas regresiones las variables ambientales son las variables independientes y los sitios son las variables dependientes. Los resultados de un CANOCO se pueden representar gráficamente en donde los sitios y las especies están expresados por puntos y las variables ambientales por flechas. La longitud de la flecha indica la importancia de la variable ambiental; la dirección correlaciona la composición de especies con las variables ambientales; el ángulo entre flechas da la correlación entre variables; la localización de los sitios con relación a las flechas indica las características ambientales de los sitios y la localización de los puntos de las especies señala las "preferencias" ambientales de éstas (Palmer, 1993). Para una información más detallada sobre este método de análisis se puede consultar el trabajo de ter Braak (1987). En el presente estudio cada cuadro estuvo asociado a las variables de distancia al mar, movimiento de arena, porcentaje de humedad, salinidad y grado de inundación de los cuadros (Tabla 2).

**Tabla 2.- Descripción de las variables ambientales y categorías usadas en el análisis canónico de correspondencia.**

| <b>Variables ambientales</b> | <b>Abreviatura</b> | <b>Categoría o unidades</b>            |
|------------------------------|--------------------|--|
| Distancia al mar             | D. AL MAR          | metros                                 |
| Movimiento de arena          | M. DE ARENA        | centímetros                            |
| Porcentaje de humedad        | HUMEDAD            | porcentaje                             |
| Salinidad en el suelo        | SALINIDAD          | partes por mil                         |
| Cuadros inundados            | INUNDACIÓN         | seco (1)<br>húmedo (2)<br>inundado (3) |

## RESULTADOS

En la Figura 5 se muestra la ordenación (DCA) para la Zona Cercana al Morro y la Zona Expuesta que se realizó con los datos de enero de 1993. El eje 1 se interpretó como un gradiente de vegetación en el cual los cuadros próximos a la línea de mareas quedaron ubicados en el extremo izquierdo de la gráfica, quedando Incluso varios de ellos representados en un mismo punto. Por su parte la zona más distante del mar quedó representada en el extremo derecho de la gráfica y estuvo caracterizada por un gran número de cuadros correspondientes a la Zona Expuesta. El eje 2 se interpretó como la variación espacial a lo largo de la playa en el cual hay una separación entre la Zona Expuesta y la Zona Cercana. La primera quedó ubicada en la parte superior de la gráfica y la segunda en la parte inferior.

Las diferencias obtenidas con el DCA entre las dos Zonas también fueron detectadas en las condiciones físicas y en la vegetación como veremos a continuación.

### Relieve

En la toma de datos del relieve se hicieron mediciones sobre cuatro transectos en cada zona. Sin embargo, para una visualización más clara en las gráficas (5a) solamente se presentan los datos de un transecto en cada zona. Los transectos no representados gráficamente siguieron la misma tendencia que los que se describen a continuación. Estas gráficas muestran la altura en metros y su variación metro a metro desde la línea de mareas hasta el final de los transectos. La Zona Expuesta fue más variable topográficamente que la Zona Cercana (Fig. 6a). En la Zona Expuesta la altura con

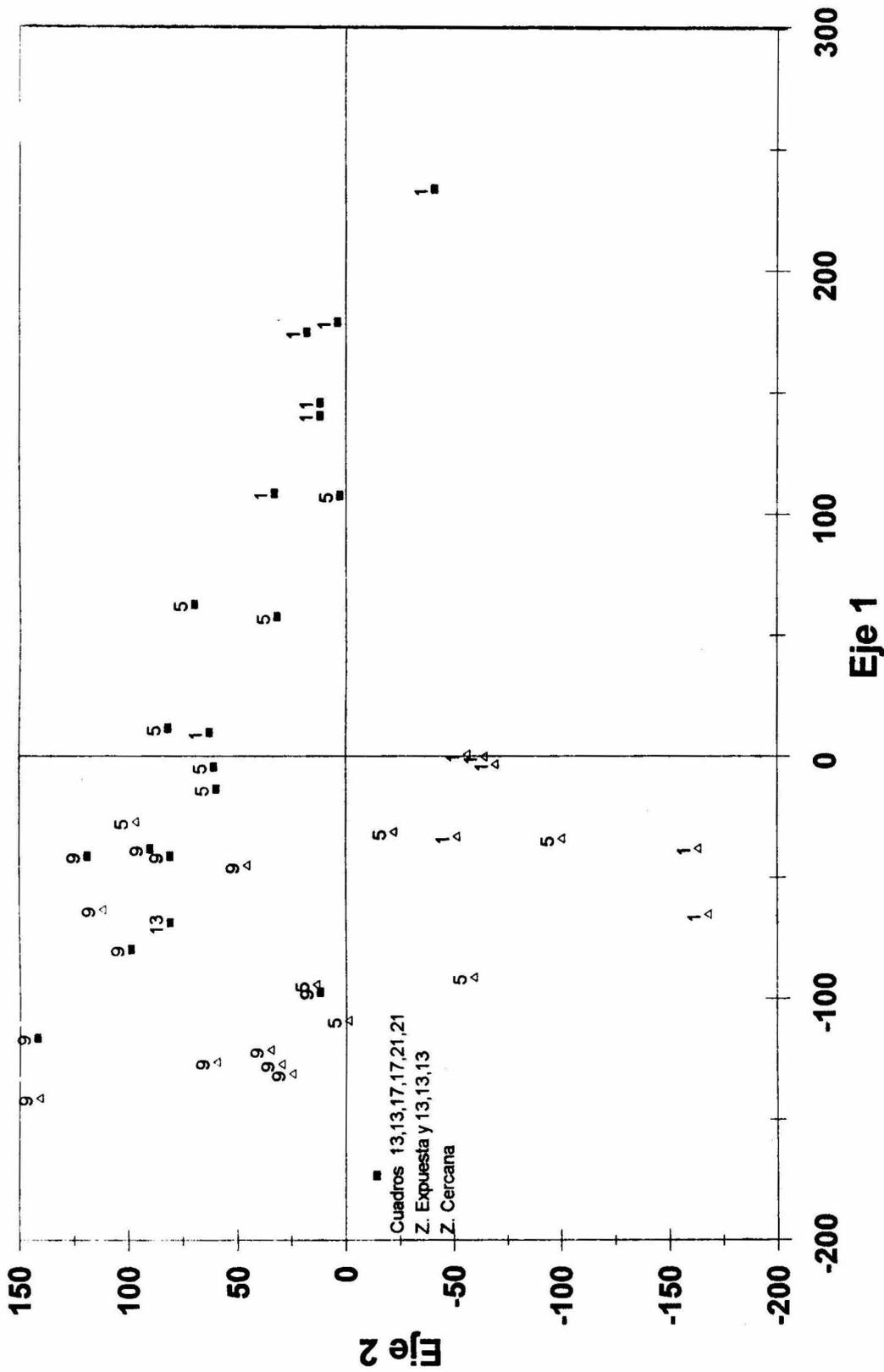


Figura 5.- Resultados obtenidos con el DECORANA para la Zona Expuesta (■) y la Zona Cercana (▲) en el mes de enero. El eje 1 se interpreta como un gradiente ambiental en donde la parte izquierda de la gráfica representa la zona más cercana al mar. El eje 2 se interpreta como la variación de la vegetación a lo largo de la playa (i.e. diferencias entre zonas)

respecto a la línea de mareas durante marzo y julio fue menor que en los otros meses debido a la subida del nivel del mar. Durante marzo y julio además se registraron dos inundaciones en la Zona Expuesta. La primera de ellas fue producto de la subida de mareas hasta la zona con vegetación y la segunda se produjo después de las fuertes lluvias presentes. Estas inundaciones erosionaron parte de la playa sobre todo entre los metros 25 y 50 (Fig. 6a). En diciembre también hubo cambios en el relieve por el efecto del oleaje. En esta ocasión se erosionaron los primeros metros en la Zona Expuesta y en la Zona Cercana a la punta del Morro el mar se llevó parte de la vegetación (Fig. 6).

### **Movimiento de arena**

De manera general, se registró mayor movimiento de arena en la Zona Expuesta que en la Cercana al Morro y se encontraron diferencias significativas en los meses de enero y marzo (Mann-Whitney,  $p \leq 0.05$ ). Aunque para todos los meses el movimiento de arena fue bajo, durante julio la movilidad del sustrato fue aún menor. Al parecer el desenterramiento fue más intenso que el enterramiento sobre todo en el mes de marzo (Fig. 6). A lo largo del periodo de estudio, existió un gradiente de movimiento de arena en donde la zona próxima a la línea de mareas presenta mayor intensidad de movimiento que la parte alejada a la misma (Fig.6).

### **Humedad y Salinidad**

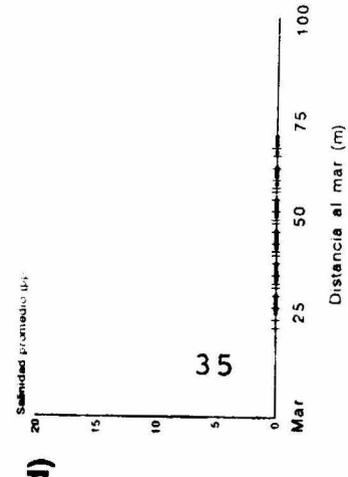
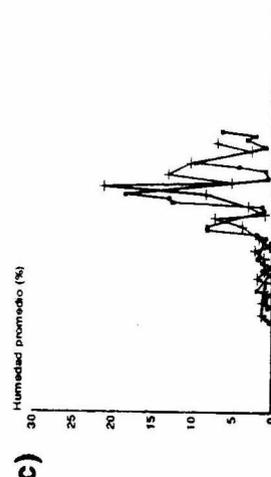
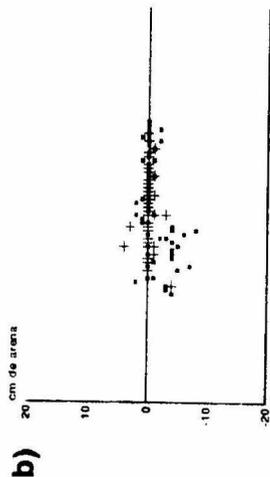
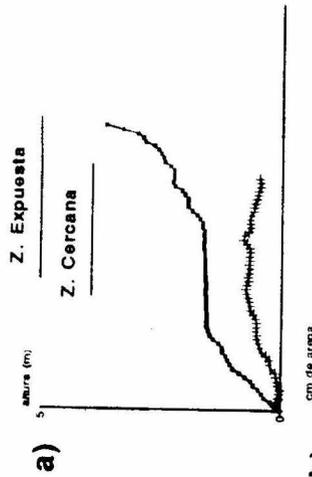
Los valores promedio de humedad y salinidad medidos a lo ancho de la playa en cada una de las zona se muestran en la Figura 6c de cada mes. La humedad del suelo

es un factor que puede variar en lapsos pequeños de tiempo como consecuencia de la permeabilidad del sustrato o por la presencia de precipitaciones momentos antes de realizarse las mediciones. Debido a esto, los datos obtenidos no representan el porcentaje de humedad mensual y sólo son aplicables para el momento en que se hizo la medición. No obstante, los porcentajes son comparables entre zonas ya que en cada mes las muestras de humedad fueron tomadas durante un mismo día. En julio la playa en la Zona Expuesta se encontraba inundada en varios de los cuadros. En este caso, además de tomar muestras de humedad del suelo que pudieran ser comparadas con las de la Zona Cercana, se registró cuáles cuadros estaban inundados. Cuatro días antes de realizarse las mediciones de humedad del mes de julio se registró un total de 252 mm de lluvia, lo que repercutió en el afloramiento del manto freático. Por otro lado, durante marzo y julio (Fig.6) se registraron valores de humedad significativamente mayores en la Zona Expuesta que en la Cercana. Un patrón que se encontró durante todo el año fue que la humedad del suelo aumentó con la distancia al mar, alcanzando los valores más altos en la parte media de los transectos, y posteriormente bajó hacia la parte más retirada de la línea de mareas (Fig 6c).

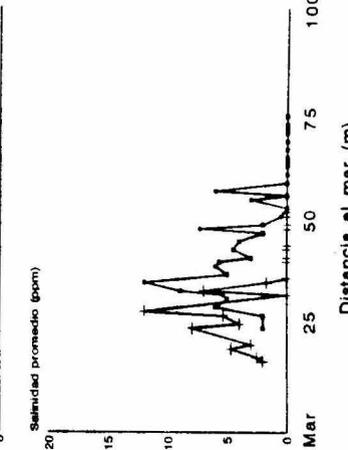
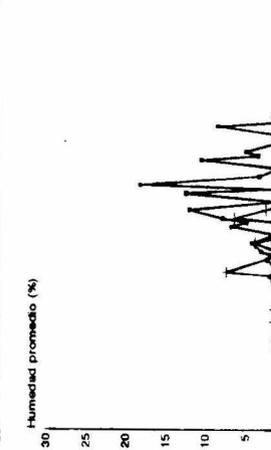
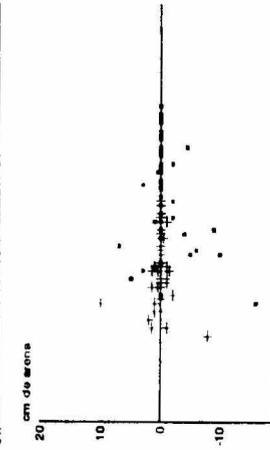
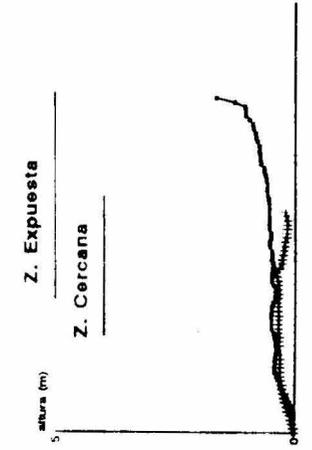
Con relación a la salinidad, los valores altos para marzo y diciembre probablemente se debieron a la subida de mareas que se registró en estos meses. Para estos meses no se encontraron diferencias significativas entre las dos zonas. En el mes de julio la inundación por agua dulce probablemente eliminó la salinidad del sustrato. Además, para este mes no se registró la llegada de mareas y la salinidad fue nula en las dos zonas.

**Figura 6.- Variación espacial en el a) relieve, b) el movimiento de arena, c) la humedad y d) la salinidad durante los meses de enero julio y diciembre en la Zona Expuesta (•) y en la Zona Cercana (†) a la Punta del Morro. En la parte superior de las gráficas del relieve se indica la posición de los transectos del mar hacia tierra adentro. Para los datos de movimiento de arena, los valores positivos indican enterramiento y los negativos desenterramiento. En la gráfica de humedad del mes de julio se indica la región de la Zona Expuesta que estuvo inundada (ver texto).**

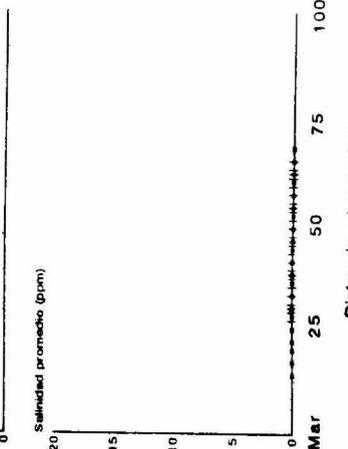
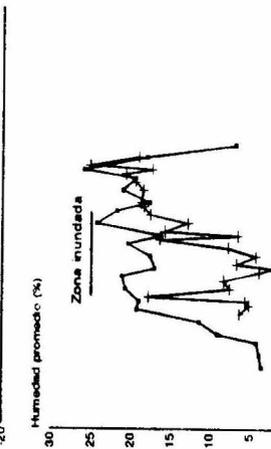
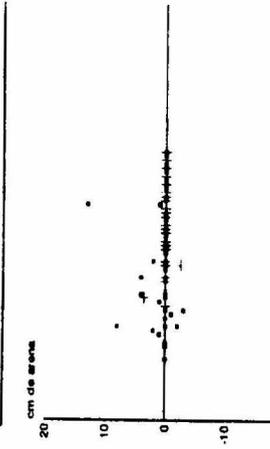
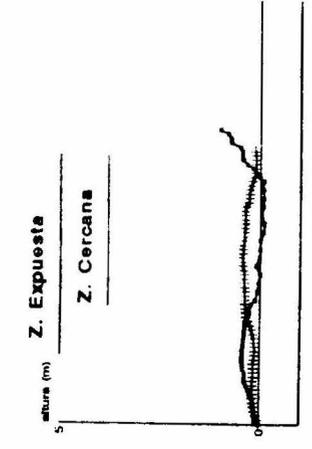
enero 1993



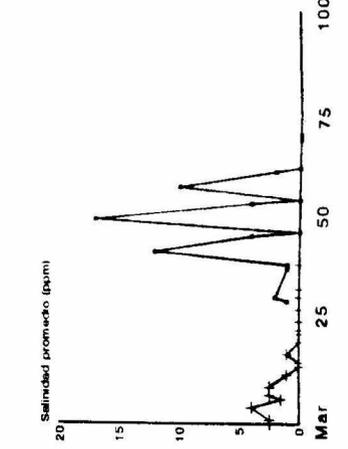
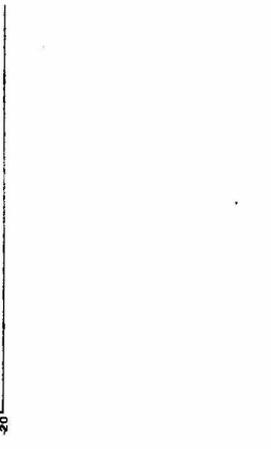
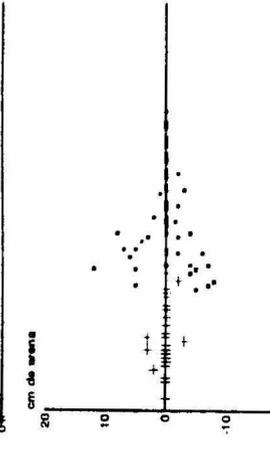
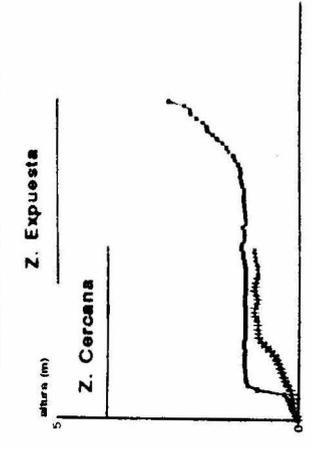
marzo 1993



julio 1993



diciembre 1993



## Vegetación

El número relativo de cuadros con vegetación en la Zona Expuesta fue significativamente menor que el de la Zona Cercana (prueba de  $\chi^2$   $p = 0.040$ ) (Fig. 7a). Para la Zona Expuesta el número de cuadros con vegetación permaneció relativamente constante a través del periodo de estudio, aunque disminuyó levemente durante las inundaciones de marzo y julio. En la zona Cercana durante la llegada de mareas altas en octubre y diciembre se erosionó parte de la playa; en este caso el número de cuadros con vegetación disminuyó notablemente con el tiempo. El número de especies de todos los transectos de esta zona (Fig. 7b) no disminuyó tan drásticamente porque en la parte cercana al mar solamente algunas especies como Ipomoea pes-caprae y Sporobolus virginicus están presentes. En esta misma Figura es notorio que aunque el número relativo de cuadros de la Zona Cercana es mayor, se presenta una riqueza de especies similar (prueba de  $\chi^2$   $p=0.97$ ).

## Análisis Canónico de Correspondencia

En la figura 8 y 9 se muestran los resultados obtenidos con el análisis canónico de correspondencia (CANOCO) para la Zona Expuesta y la Zona Cercana respectivamente durante enero, julio y diciembre. En general se puede ver que para las dos zonas la variable distancia al mar fue la que durante todo el año explicó en gran parte la distribución de las especies (flechas más largas). Para los tres meses y para las dos zonas se encontró que el mayor número de especies se localizó lejos de la línea de mareas. La variable movimiento de arena también presentó flechas largas pero solamente

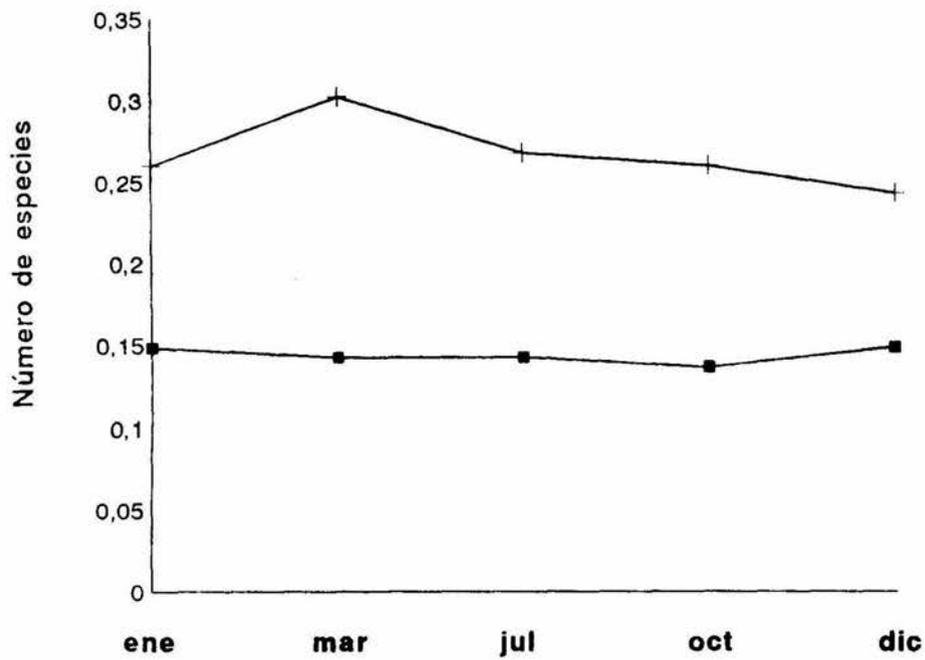
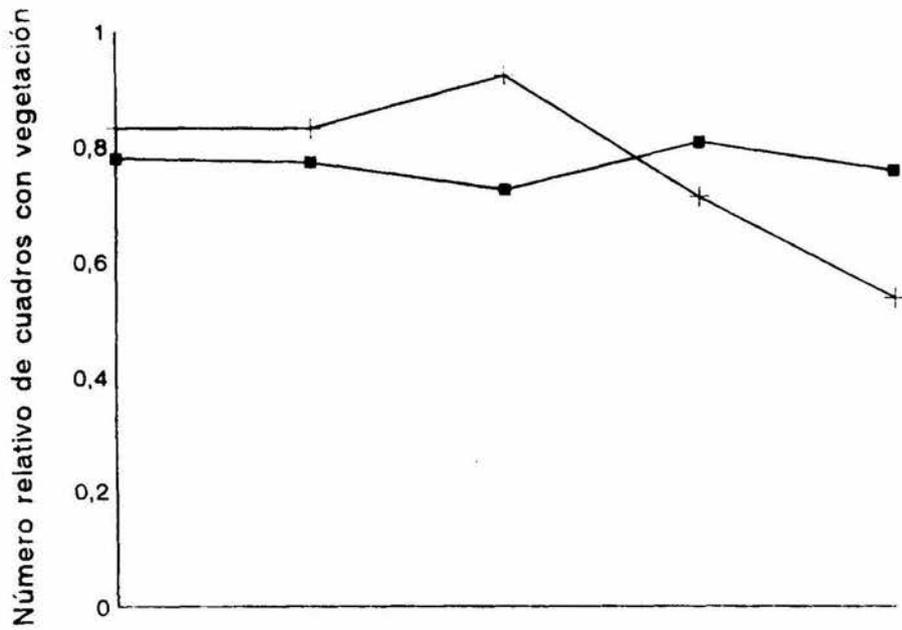


Figura 7.- Número relativo de cuadros con vegetación a) y número de especies (estandarizado por el número de cuadros censados) para la Zona Expuesta (■) y la Zona Cercana (+) durante 1993.

para la Zona Expuesta en los meses con mayor movimiento de arena (enero y diciembre) (Fig. 8) Por su parte en la Zona Cercana (Fig. 9) se encontró que el movimiento de arena explicó relativamente poco la distribución de la vegetación, excepto en enero en donde también se presentó una flecha larga para esta variable. Durante la época de lluvias y para ambas zonas, las variables humedad e inundación explicaron la distribución de las especies en mayor grado que el movimiento de arena. A diferencia de los otros meses en diciembre se encontró que la salinidad del suelo fue mas alta (para enero y julio se tuvieron valores de 0). Para esta variable, la longitud de las flechas en las dos zonas nos muestra que la distribución de las especies puede ser explicada en gran medida por la salinidad.

En enero para la zona Expuesta los cuadros más cercanos a la línea de mareas fueron los que tuvieron un mayor movimiento de arena e Ipomoea pes-caprae fue la única especie con una distribución preferencial en ellos. Para esta Zona Expuesta (Fig 8) se observó que la parte intermedia de la playa (cuadros 9) tendió a ser más húmeda, y probablemente esta condición favoreció la distribución de Sesuvium portulacastrum, Sporobolus virginicus y Fimbristylis sp1 (Fig 8). En el otro extremo de la flecha de humedad se encontraron Macroptilium atropurpureum, Cyperus articulatus, Cynodon dactilon, Schyzachirium scoparius y Chamaecrista chamaecristoides entre otras. Contrario a lo anterior, en La Zona Cercana a la Punta del Morro Cynodon dactilon y Schyzachirium scoparius se encontraron en los primeros cuadros con humedad alta y Sesuvium portulacastrum y Sporobolus virginicus en cuadros donde la humedad era baja.

En julio para la Zona Expuesta Ambrosia artemisiifolia y Bidens pilosa se encontraron más alejadas al mar e Ipomoea pes-caprae se situó en la zona cercana a la línea de mareas. Sesuvium portulacastrum y Solidago sp fueron las especies que se situaron preferentemente en cuadros con mayor humedad . Por el contrario, Euphorbia sp y Canavalia rosea se distribuyeron en sitios donde esta variable tenía valores bajos. La variable inundación coincidió con el patron de distribución explicado por la humedad. Para la Zona Cercana Phyla nodiflora y Cynodon dactilon se encontraron en los sitios con mayor humedad y Chamaecrista chamecristoides, Graminea sp1, las dos especies de Fimbristylis y Schizachyrum scoparium en sitios donde la humedad tuvo valores muy bajos.

En diciembre y para la Zona Expuesta Ipomoea pes-caprae se encontró en sitios con movimiento de arena alto y valores de salinidad relativamente más altos. Fimbristylis sp1 también tuvo una distribución preferencial en lugares con salinidad elevada pero con menor movimiento de arena. Por su parte Solidago sp, Sporobolus virginicus y Cynodon dactilon estaban en sitios donde se registró una mayor inundación. Palafoxia lindenii, Cyperus articulatus y Macroptilium atropurpureum estuvieron lejos de la línea de mareas donde los niveles de las variable medidas fueron bajos. En este mes para la Zona Cercana a la Punta del Morro, la distribución de Ipomoea pes-caprae a diferencias de otros meses se presentó en una zona relativamente más alejada a la línea de la mareas. En este sentido, es importante recordar que durante este mes se registró el arrastre de plantas por parte del oleaje. A pesar de lo anterior, Sesuvium portulacastrum mantuvo una distribución preferencial en la zona con menor distancia al mar.

## Enero (Zona Expuesta)

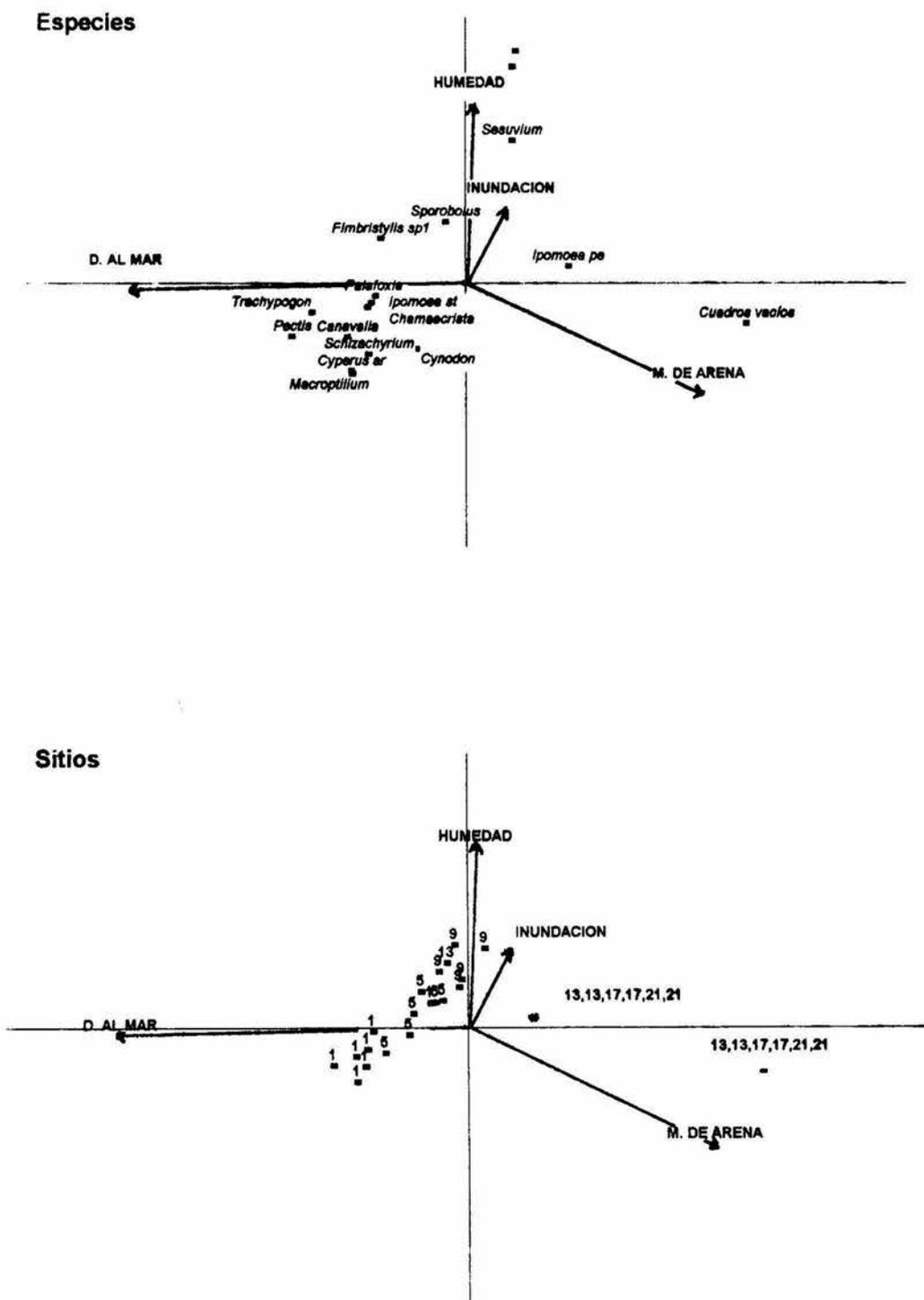
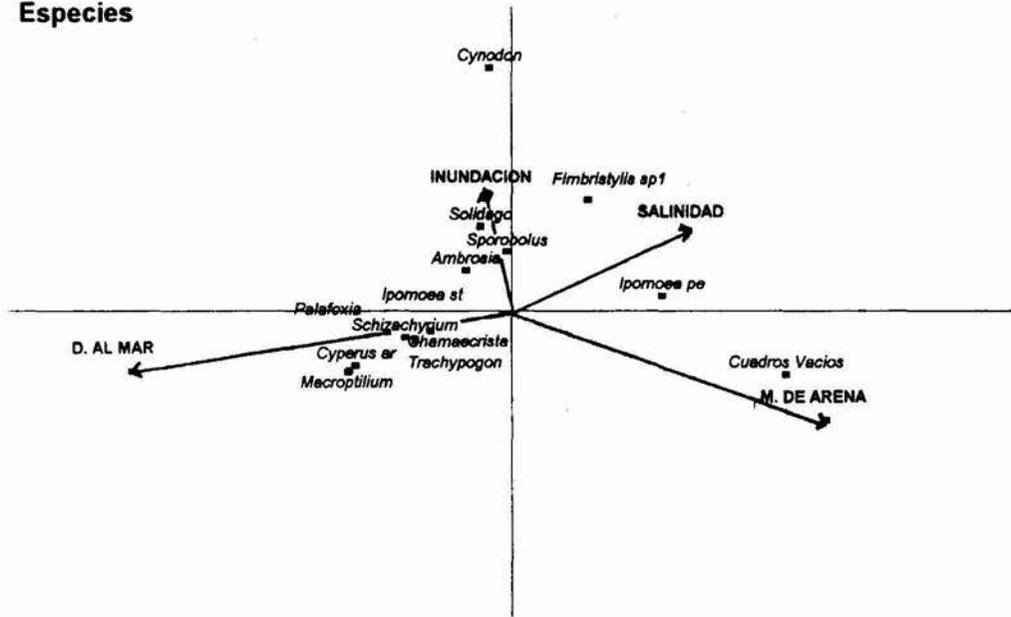


Figura 8.- Análisis canónico de correspondencia para la Zona Expuesta durante los meses de enero, julio y diciembre. Las variables ambientales están representadas por flechas en donde los valores bajos de la variable se ubican en la parte cercana al origen y en la punta los valores altos. Los puntos representan las distribuciones de las especies (especies) y de los cuadros (sitios) con relación a las variables ambientales.

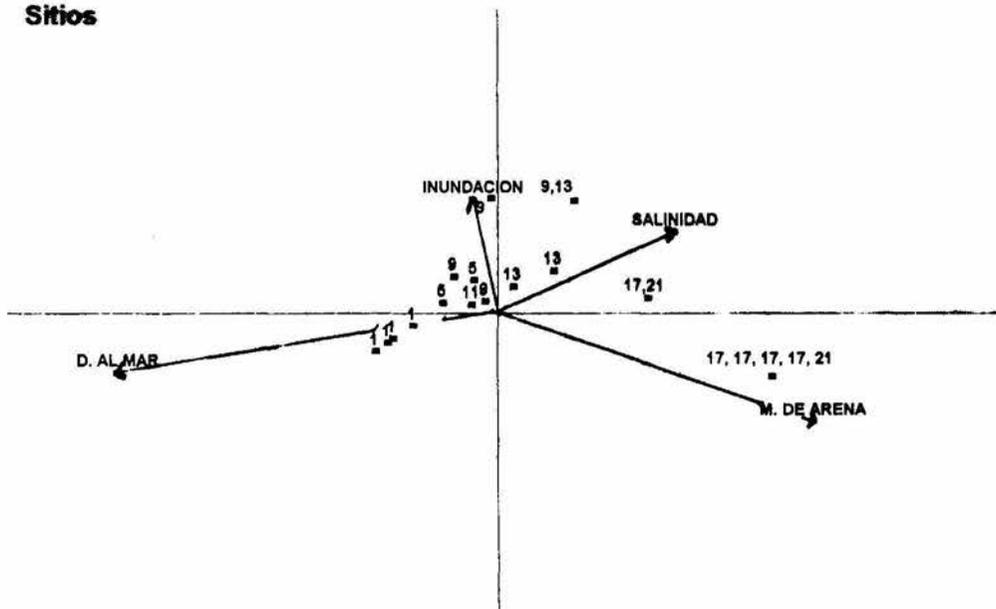


# Diciembre (Zona Expuesta)

## Especies



## Sitios



## Enero (Zona Cercana)

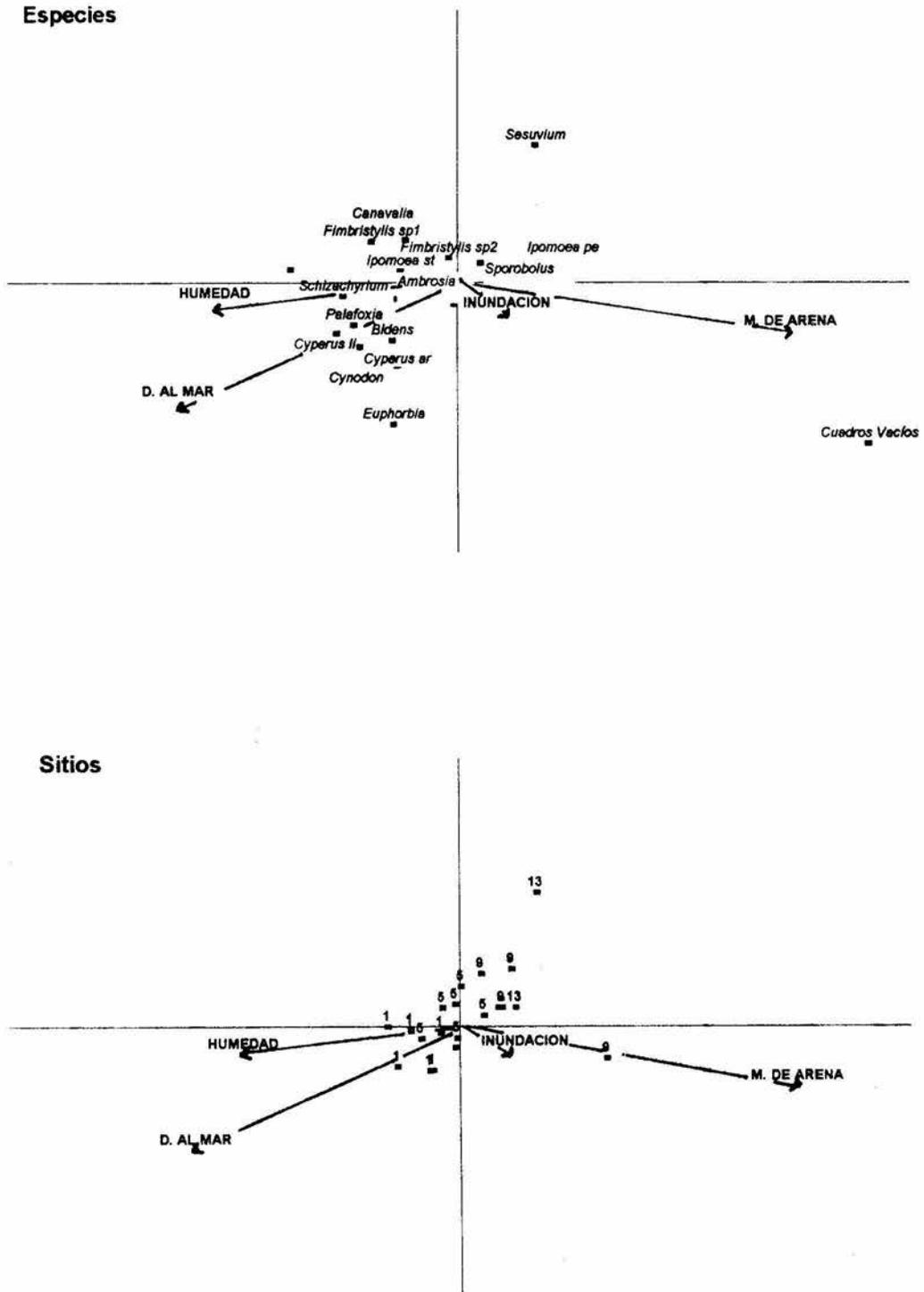
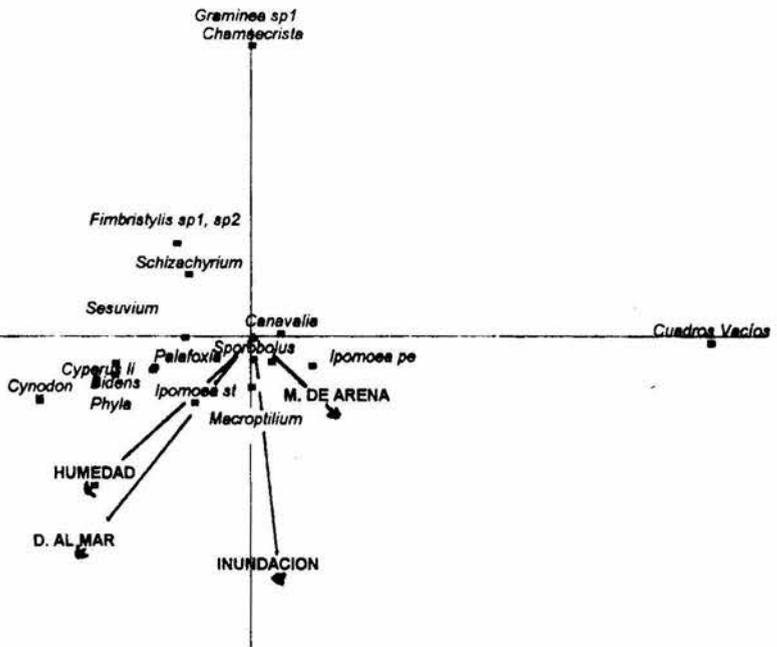


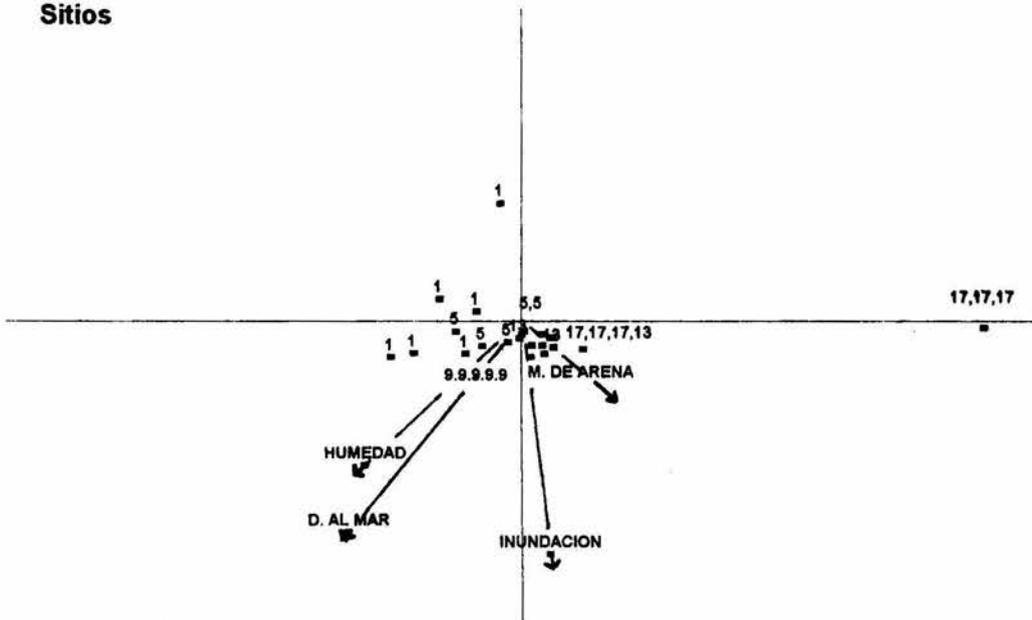
Figura 9.- Análisis canónico de correspondencia para la Zona Cercana durante los meses de enero, julio y diciembre. Las variables ambientales están representadas por flechas en donde los valores bajos de la variable se ubican en la parte cercana al origen y en la punta los valores altos. Los puntos representan las distribuciones de las especies (especies) y de los cuadros (sitios) con relación a las variables ambientales.

# Julio (Zona Cercana)

## Especies

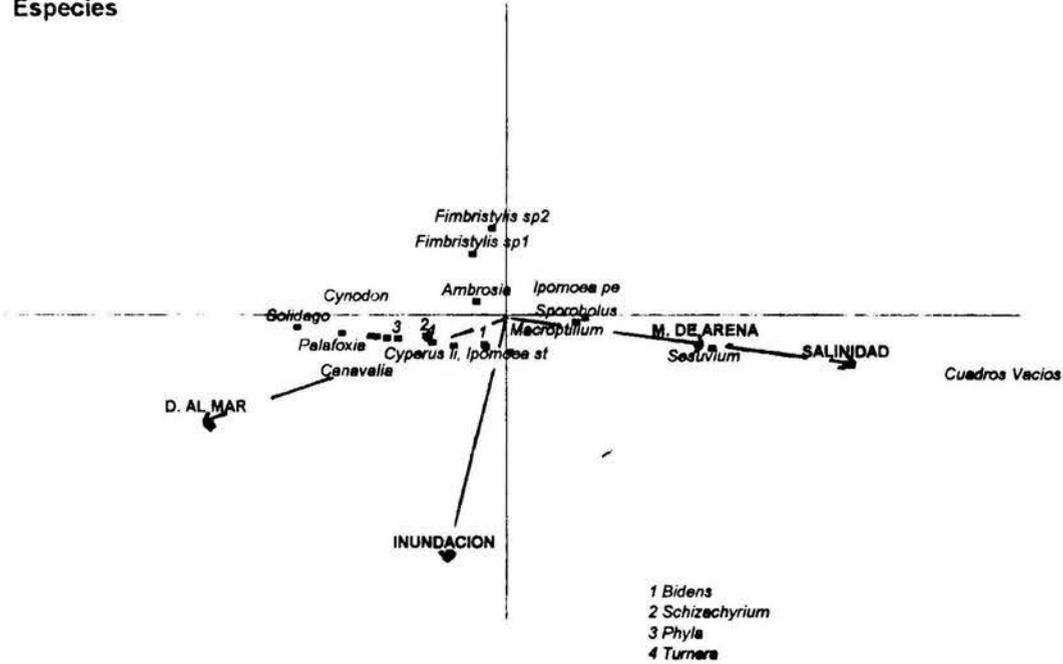


## Sitios

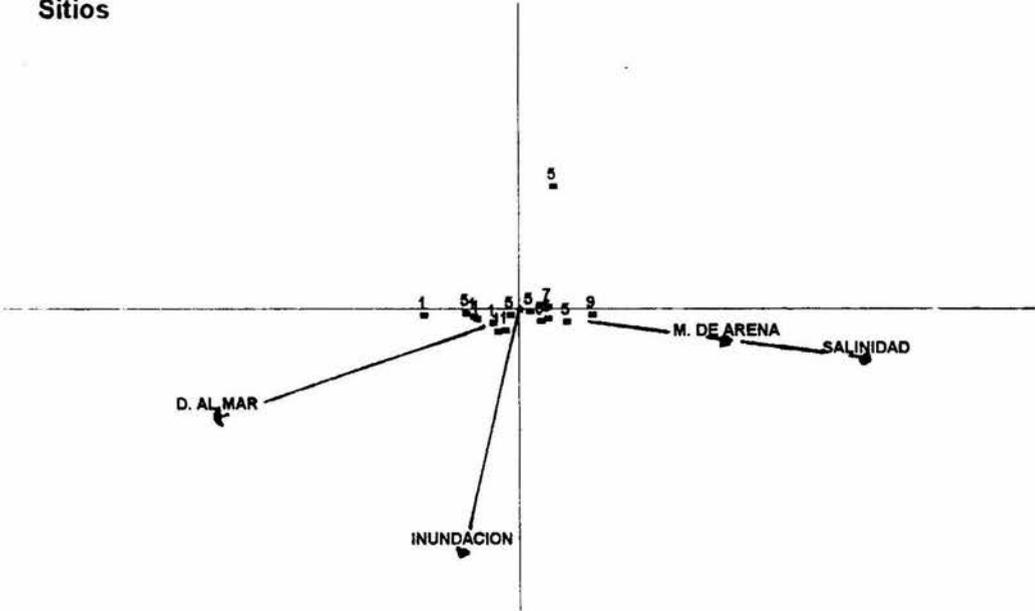


# Diciembre (Zona Cercana)

Especies



Sitios

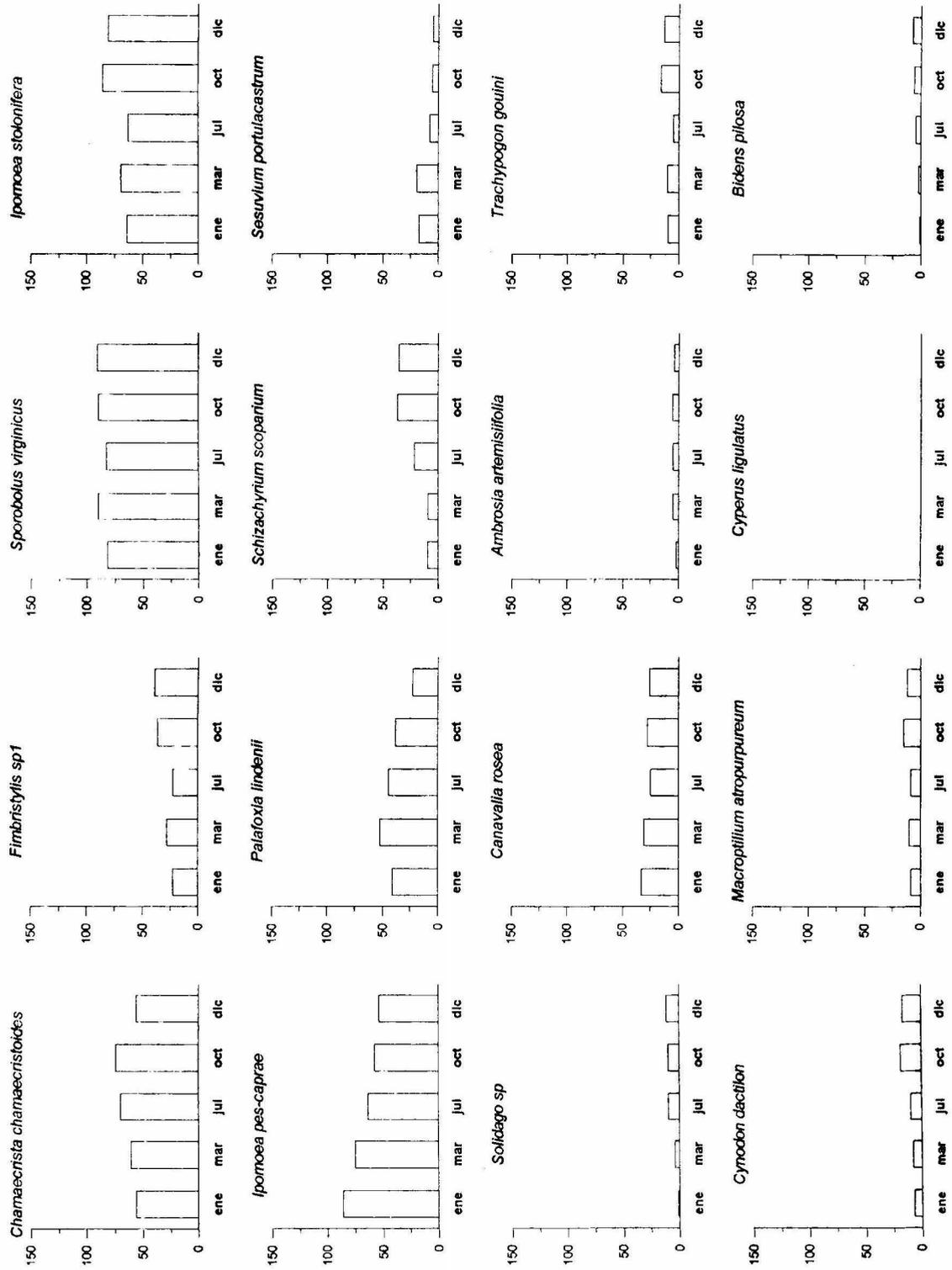


## Importancia Relativa

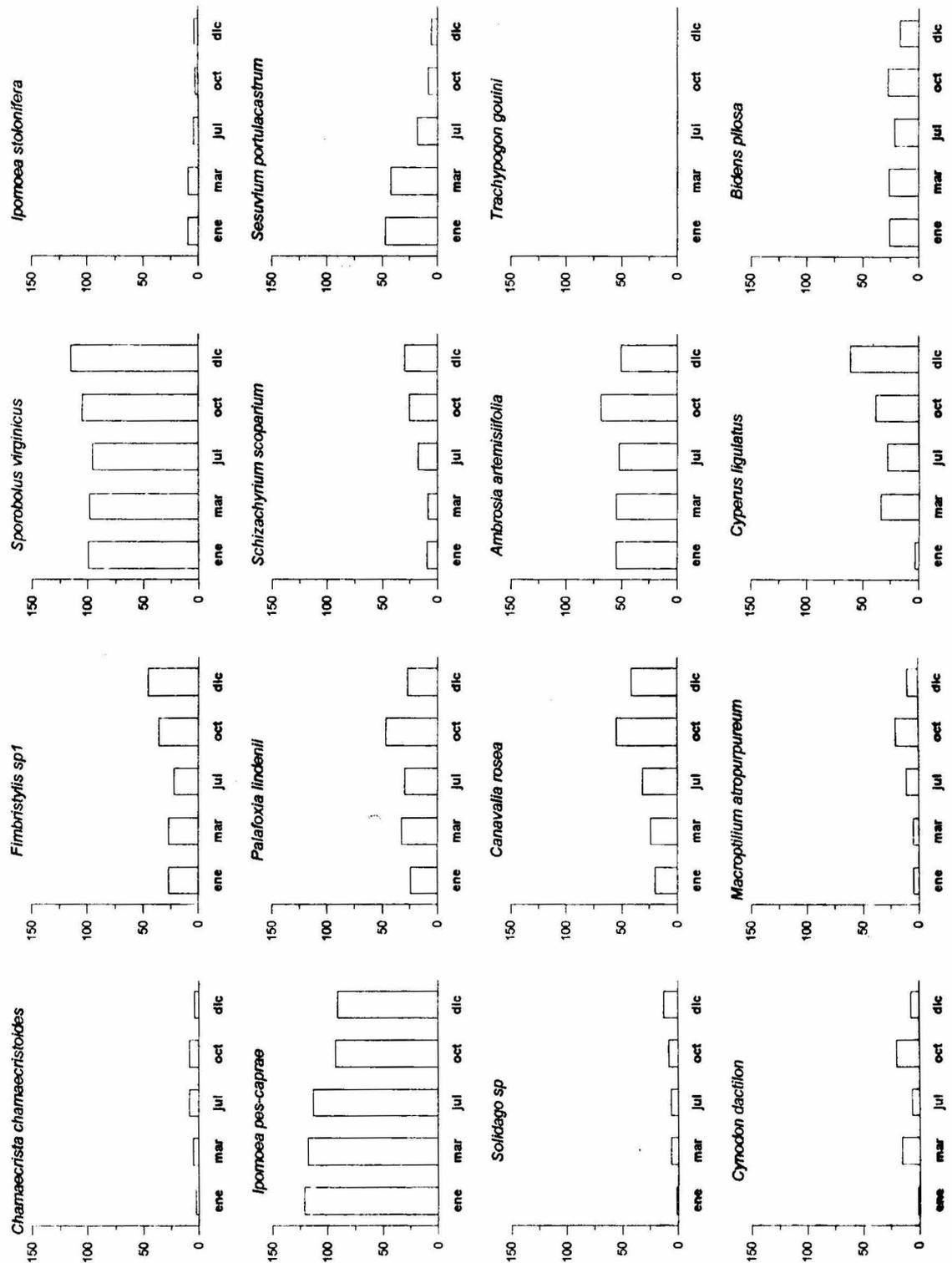
En la Figura 10 se muestra los valores de importancia relativa (V.I.R.) de algunas de las especies durante 1993 en la Zona Expuesta (a) y en la Zona Cercana al Morro (b). Aunque en estas gráficas no es posible evaluar si los cambios en importancia relativa son consecuencia de los factores físicos, constituyen una descripción más o menos clara de la dominancia de cada especie y por lo tanto de la dinámica de la vegetación en la playa. Se puede ver que las especies con valores de importancia relativa mayor permanecen relativamente constantes cuando no se presentaron disturbios (enero, marzo y julio para la Zona Cercana). Por el contrario, las especies con valores bajos de I.R. presentan fluctuaciones en el tiempo (Fig 10b). En general, la importancia relativa de especies como Sporobolus virginicus, Ipomoea pes-caprae, Palafoxia lindenii y Fimbristylis sp1 fue alta en ambas zonas. Para Ipomoea stolonifera, Chamaecrista chamaecristoides y Trachypogon gouini la importancia relativa fue notablemente superior en la Zona Expuesta en comparación con la Cercana. En sentido opuesto Ambrosia artemisiifolia, Cyperus ligulatus y Bidens pilosa presentaron valores más altos en la Zona Cercana que en la Zona Expuesta.

En la Zona Expuesta, los dos eventos de inundación que se presentaron durante el periodo de estudio tuvieron diferente respuesta por parte de la vegetación. El primero de ellos, que aconteció en el mes marzo y que fue causado por la subida de mareas, solamente provocó que una de las especies que se ubican en la zona más cercana a la línea de marea (Ipomoea pes-caprae) tuviera un descenso en su importancia relativa. En el resto de las especies de la Zona Expuesta la importancia relativa permanece

**Fig.10a .- Cambio temporal en la importancia relativa de las especies de la Zona Expuesta durante 1993**



**Fig. 10b .- Cambio temporal en la importancia relativa de las especies de la Zona Cercana al Morro durante 1993**



relativamente constante o inclusive se incrementa, como en el caso de Sporobolus virginicus y Palafoxia lindenii. Durante la inundación de julio (con agua dulce), la importancia relativa de la mayoría de las especies disminuyó mientras que aumentó la de Schizachyrium scoparium, Chamaecrista chamaecristoides y Solidago sp. En la época de nortes (octubre y diciembre) se observó que en Ipomoea stolonifera, Schizachyrium scoparium y Chamaecrista chamaecristoides (sólo en octubre) los valores de importancia relativa aumentaron. Por otra parte, en la Zona Cercana durante ésta época se presentó la inundación con agua de mar que arrastró parte de la vegetación y disminuyó la importancia de Ipomoea pes-caprae y aumentó la de Sporobolus virginicus, Schizachyrium scoparium, Cyperus ligulatus, y Fimbristylis sp1.

## DISCUSION

Los resultados de este trabajo muestran que las condiciones bióticas y abióticas en la playa del Morro de la Mancha presentan un gran dinamismo temporal y espacial.

### Gradiente ambiental

En el presente estudio se encontró que, al igual que otros trabajos realizados en otras costas, las especies y las condiciones abióticas se distribuyen de acuerdo con un gradiente mar tierra-adentro. En trabajos anteriores (Oosting and Billings 1942; van der Valk 1974) se ha enfatizado sobre la distribución a manera de gradiente que se presenta en los sistemas de playa, tanto para la parte vegetal como para las condiciones abióticas. En la presente descripción hecha para el Morro de la Mancha durante un año, la

presencia de un gradiente ambiental relacionado con la distribución de las especies concuerda con lo propuesto en esos trabajos. Según el análisis del comportamiento de las condiciones abióticas (Fig, 6) la zona más cercana a la línea de mareas se caracteriza por presentar valores elevados de movimiento de arena y de salinidad y una humedad baja cuando no se presentaron inundaciones. Conforme aumentaba la distancia al mar se encontró que los dos primeros factores mostraban una disminución en su intensidad y la humedad se acrecentaba. Consistentemente, con el análisis canónico de correspondencia (Figs 8 y 9) se encontró que los sitios más cercanos a la línea de mareas estaban relacionados con niveles altos de movimiento de arena y de salinidad y porcentajes de humedad relativamente bajos. Los bajos porcentajes de humedad en la zona alejada a la línea de mareas probablemente sean consecuencia de que en estos sitios el manto freático se encuentre a una distancia menor. La presencia de especies como Ipomoea pes-caprae y Sesuvium portulacastrum, en estos sitio también ha sido observada en otras zonas por diferentes autores. Sauer (1975) señala que Ipomoea pes-caprae es la especie más expuesta en Playa Grande en el noroeste de Costa Rica. Por su parte Poogie (1963) encontró la misma zonación en México para la playa de Cabo Rojo (Golfo de México). En el caso de Sesuvium portulacastrum, Barbour et al. (1987) indican que su ubicación se da en las zonas más expuestas de las playas del norte del Golfo de México. Con los resultados de este estudio se puede generalizar que la composición de especies en la zona cercana a la línea de mareas es muy similar a lo largo de toda la playa. Lo anterior lo podemos suponer ya que las especies cercanas a la línea de mareas (Figs 8y 9) tuvieron una importancia relativa alta en ambas zonas (Fig. 10). Sin embargo,

para la parte posterior de los transectos (hacia tierra adentro) se encontró que la zonación de especies varió en función no sólo del gradiente mar-tierra adentro sino que hubo un efecto importante del grado de exposición al viento y al oleaje. Para la zona Expuesta encontramos que las especies características (especies que tuvieron una importancia relativa alta para esta zona (Fig. 10)) como Chamaecrista chamaecristoides y Trachypogon gouini se situaron en la zona más alejada de la línea de mareas (Fig. 8). Para la Zona Cercana, en la parte más retirada de la línea de mareas estuvo representada por especies demandantes de niveles altos de humedad (Fig. 8) como algunas cyperáceas (Fimbristylis y Cyperus).

### **Diferencias entre zonas**

Al comparar las dos zonas, se pudo establecer que el gradiente puede verse modificado dentro de una misma playa dependiendo del grado de exposición a eventos de disturbio. La Zona Cercana se caracterizó por presentar un menor movimiento de arena que la Zona Expuesta (Fig. 6). Además difirieron en el impacto de los disturbios por inundación. En este sentido, en la Zona Expuesta se registraron dos eventos de inundación de diferente naturaleza. El primero de ellos por agua salada y el segundo por agua dulce. Estos dos eventos no fueron tan severos como el que se presentó en la Zona Cercana por agua salada, ya que en este el oleaje arrastró parte de la vegetación. Consecuentemente se detectaron diferencias en la cobertura de las especies como se esperaba al inicio del trabajo.

Las diferencias entre zonas que se presentaron en la parte vegetal probablemente sean consecuencia del impacto diferencial de las condiciones abióticas. Con relación al grado de exposición, la suposición de que la Punta del Morro puede ser una barrera al paso del viento y conformar zonas con movimiento de arena diferencial resultó ser correcta. En este sentido, el enterramiento y el desenterramiento fueron mayores en la Zona Expuesta que en la Cercana. El análisis de correspondencia mostró una separación clara entre las dos zonas aún y cuando permanecía el gradiente ambiental mar-tierra adentro. En el CANOCO se encontró que en la Zona Expuesta las especies estaban más relacionadas con la variable movimiento de arena que en la Zona Cercana.

En cada una de las zonas, la variación temporal del ambiente abiótico también fue determinante en el comportamiento y en la dinámica de las especies. La figura 10 sugiere que la importancia relativa de las especies dominantes probablemente disminuya con la ocurrencia de los disturbios. En la ausencia de disturbios se observa un patrón más o menos constante en los valores de las especies dominantes (Fig 10b en los meses de enero, marzo y julio). Por el contrario, en la Zona Expuesta (Fig 10a) a raíz de las inundaciones con agua salada (marzo) y sobre todo con agua dulce (julio) se registraron fluctuaciones en la importancia relativa de las especies dominantes. La inundación con agua salada durante el mes de marzo no tuvo efectos aparentes de arrastre de plantas, aunque se detectó cierta erosión (Fig. 6c) en la parte cercana a la línea de mareas. De esta manera, este disturbio solamente expuso a las plantas a niveles de salinidad elevados (Fig 6) y a una reducción en el oxígeno debido a la inundación. Este disturbio solamente afectó negativamente a Ipomoea pes-caprae, que es la especie más cercana

a la línea de mareas y por lo tanto la más expuesta a este fenómeno. No obstante el efecto fue apenas notorio e inclusive en algunas especies se produce un incremento en su importancia relativa. El incremento en la importancia relativa de especies como Sesuvium portulacastrum y Sporobolus virginicus puede explicarse ya que se ha observado que experimentalmente estas especies tienen una tolerancia ante condiciones de inundación (Naidoo y Mundree, 1993). Un poco más difícil de explicar es el aumento de la importancia relativa de Palafoxia lindenii y Ambrosia artemisiifolia. Según observaciones hechas en marzo, estas dos especies se localizaban en cuadros a los cuales la marea alta no llegó. Por lo tanto no estuvieron expuestas directamente a esta condición y no fueron afectadas negativamente. Posiblemente, el incremento en su importancia relativa se debió a que al haber una reducción de la especie dominante, hubiera una mayor disponibilidad de recursos en el sistema. Al respecto es importante señalar que el tipo de crecimiento rastrero y la capacidad de producir raíces adventicias que tiene Ipomoea pes-caprae le permite capturar recursos del suelo abarcando una porción considerable de la playa. Otra posible explicación a este incremento es que las mareas no traen simplemente efectos adversos a los individuos de la playa. En algunos casos el aporte de nutrientes que contiene el agua de mar puede ser favorable para las especies más demandantes. El disturbio por agua dulce durante el mes de julio al parecer afectó a un mayor número de especies (Fig 10a), ya que la gran mayoría de ellas tuvo valores de importancia relativa más bajos con relación al mes anterior, exceptuando a Chamaecrista chamaecristoides, Schizachyrium scoparium, Solidago sp. y Cynodon dactylon las cuales crecen en sitios donde no ocurrió la inundación .

Durante la inundación de la Zona Cercana (diciembre) se presentó una variación en la importancia relativa de las especies al final del año. Los valores de importancia relativa disminuyeron notablemente en Ipomoea pes-caprae, Canavalia rosea, y Sesuvium portulacastrum y aumentaron en las especies alejadas a la línea de mareas como Cyperus ligulatus (Fig. 10). Aunque las primeras especies son consideradas como tolerantes al agua de mar, el daño físico producido por el oleaje repercutió en la disminución de su cobertura. Estas tres especies presentan propagación vegetativa que probablemente facilita su reestablecimiento después de un disturbio de esta intensidad.

Si se retoma la comparación entre zonas es notorio que la composición y la cobertura de las especies difirió entre ellas. Al comparar nuestros resultados con los de otros trabajos (Poogie, 1963; Barbour et al. 1987) se observa que algunos patrones son similares. Por ejemplo, Poogie (1963) en una descripción de dos zonas en las playas de Cabo Rojo, encontró que la parte más expuesta presentaba una riqueza de especies menor (12) que la zona norte (25) que estaba menos expuesta. Sus resultados son semejantes a los de este estudio exceptuando que en el caso de la Mancha se reportó (Fig. 7b) una riqueza mayor: alrededor de 30 para la Zona Cercana y 25 para la Zona Expuesta en promedio durante todo el año, aunque no hubo diferencias significativas. Barbour et al. (1987) reportan una correlación negativa entre el número de especies y la severidad de los disturbios. En este estudio, la zona donde se presentaron inundaciones por agua dulce y agua salada, así como mayor enterramiento (Zona Expuesta) fue la que tuvo un menor número de especies. Al hacer estas comparaciones es importante considerar que la riqueza y la composición de una zona está determinada por una serie

de características como son la historia de la zona, la posibilidad de invasión de especies de zonas aledañas y las condiciones físicas entre otras. En este trabajo solamente se hizo énfasis en el efecto que tiene el ambiente abiótico sobre la dinámica espacio-temporal de la vegetación y por consiguiente no es posible explicar todos los mecanismos que conllevan a una riqueza mayor en la Zona Cercana a la Morro. Finalmente en esta comparación entre las dos zonas hay que señalar que aunque se pensó que la Zona Cercana a la Punta del Morro estaba más protegida, no está carente de disturbios y sobre todo las inundaciones de agua salada fueron de mayor impacto que en la Zona Expuesta. Sin embargo, ésta fue la única fuente de disturbio durante el año descrito, ya que ni el movimiento, ni la inundación con agua dulce se presentaron.

Por otro lado y considerando la importancia relativa de las especies durante todo el año podemos identificar que en la Zona Expuesta la presencia de Trachypogon gouini y Chamaecrista chamaecristoides indican una invasión de especies de sistemas aledaños (dunas) y que toleran el movimiento de arena. Al contrario, la Zona Cercana se caracteriza por una cobertura y frecuencia mayor de especies ruderales (Bidens pilosa, Ambrosia artemisiifolia). Las especies ruderales son típicas de zonas perturbadas como las orillas de caminos, sitios abandonados o lugares con crecimiento secundario. Aunque son especies resistentes, las condiciones físicas en la playa son extremas y más limitantes que en otros sitios perturbados, por lo que restringen su establecimiento en zonas muy expuestas. Su presencia en la Zona Cercana al Morro es comprensible ya que según los resultados del ambiente físico, reflejan que dentro de esta zona la parte más alejada a la línea de mareas puede ser un lugar con características no tan limitantes. Las diferencias

del ambiente físico entre las zonas se tradujeron en una dinámica muy particular para cada una, ya que encontramos que la variación temporal obtenida con los valores de importancia relativa fueron diferentes entre las dos zonas.

La invasión de especies del sistema de dunas móviles en la Zona Expuesta y de especies ruderales en la Zona Cercana puede explicarse parcialmente de la siguiente manera. En general, podemos considerar que la playa del Morro de la Mancha es una zona con poca exposición a disturbios de mayor intensidad como los que se dan en otras zonas dentro de la misma región. Su ubicación paralela a la dirección de los vientos más intensos (nortes) le confiere que el intercambio con el ambiente marino sólo se da en algunas épocas del año y que éste no sea muy severo. De esta manera, el avance de esta playa (playa progresiva) y el proceso de estabilización se refleja no sólo en la parte expuesta a la línea de mareas sino en las comunidades de dunas y matorrales que se ubican en la parte posterior.

Finalmente, desde hace tiempo diferentes autores han tratado de explicar la zonación de la vegetación de playa con base en variaciones del ambiente físico. Oosting y Billings (1942) después de describir gradientes de humedad, salinidad del suelo, temperatura, evaporación, salinidad del suelo y aérea, etc, atribuyen la zonación de especies principalmente a la salinidad aérea. Por otro lado, Martin (1959) y Van der Valk (1974) encontraron que la distribución tiene correlación más estrecha con el movimiento de arena. A partir de los resultados de este estudio con los análisis canónicos de correspondencia se obtuvo que el movimiento de arena explica en gran medida la distribución de las especies en los meses de enero y diciembre (época de nortes). Por su

parte, la salinidad edáfica en el mes de diciembre también explica el gradiente vegetacional en la Zona Expuesta. Con relación a la salinidad, en este trabajo no se siguió durante todo el año la salinidad aérea. Sin embargo, mediciones realizadas al inicio del estudio y en otras ocasiones (Moreno-Casasola, com pers.) muestran que la aspersión salina es casi nula en la playa del Morro.

## CONCLUSIONES

Con los datos obtenidos en este trabajo se refleja que la intensidad de los factores abióticos puede fluctuar a lo largo del año y que la distribución de las especies no está determinada por la acción de un solo factor; aún cuando el gradiente vegetacional fue más o menos constante a lo largo del año. Además, las características fisiográficas a nivel local que determinan la exposición de las playas son una fuente importante de variación en las condiciones ambientales de las mismas. Ante estas condiciones, las respuestas fisiológicas o los atributos de historia de vida de las especies son sumamente importantes, ya que son los mecanismos mediante los cuales es posible la colonización de estos sistemas. En la discusión final de este trabajo retomaré lo anterior y se verá que existen algunos patrones funcionales que pueden ser atribuidos a las especies de playa d diferentes latitudes.

## REFERENCIAS

- Barbour, M. G., de Jong, T. M., y Pavlik, B. M. 1985. Marine, beach and dune plant communities pp 296-322. En: Chabot B.F. y Mooney H.A. (eds.). *Physiological Plant Ecology of North American Plant Communities*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Barbour, M.G., Rejmánek, M., Johnson, A.F. y Pavlik, B.M. 1987. Beach vegetation and plant distribution patterns along the northern Gulf of Mexico. *Phytocoenologia*, 15: 201-233.
- Castillo, S. y Carabias, J. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: fenología. *Biotica*, 7: 551-568.
- Doing, H. 1985. Coastal fore-dune zonation and succession in various parts of the world. *Vegetatio*, 61-62: 65-75.
- Ehrenfeld, J.G. 1990. Dynamics and processes of barrier island vegetation. *Aquatic Sciences*, 2: 437-480.
- Hill, M.O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method or ordination. *Journal of Ecology*, 61: 237-249.
- Johnson, A.F. 1977. A survey of the strand and dune vegetation along the Pacific and Southern Gulf coast of Baja California, México. *Journal of Biogeography*, 7: 83-99.
- Martin, W.E. 1959. The vegetation of Island Beach State Park,. *Ecological Monographs*, 21: 1-46.
- Martínez, M.L. 1994. Sobrevivencia y establecimiento de plántulas de una especie

colonizadora de dunas costeras: Chamaecrista chamaecristoides. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biotica*, 7: 577-602.

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

Moreno-Casasola, P. y Espejel, I. 1986. Classification and ordination of coastal sand dune vegetation along the Gulf and Caribbean Sea of Mexico. *Vegetatio*, 66: 147-182.

Moreno-Casasola, P. y Vázquez, G. inédito. Dune slack inundation as a periodic agent of disturbance

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

Naidoo, G. y Mundree, S.G. 1993. Relationship between morphological and physiological responses to waterlogging and salinity in Sporobolus virginicus (L.) Kunth. *Oecologia*, 93: 360-366.

Novelo, P.A. 1978. La vegetación de la Estación Biológica El Morro de la Mancha, Veracruz. *Biotica*, 3: 9-23.

Oosting, H.J. y Billings W.B. 1942. Factors affecting vegetational zonation on coastal dunes. *Ecology*, 23: 131-42.

Palmer, M. W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of Canonical Correspondence Analysis. *Ecology*, 74: 2215-2230.

Poogie, J.J. 1963. Coastal pioneer plants and habitat in the Tampico region, Mexico. Louisiana State Univ. Coastal Stud. Ser. No. 6.

Sauer, J.D. 1967. Geographic Reconnaissance of Seashore Vegetation Along the Mexican Gulf Coast. Louisiana State University Press. Coastal Studies Series. No 21. Baton Rouge.

Sauer, J.D. 1975. Remnant seashore vegetation of northwest Costa Rica. *Madroño*, 23:174- 181.

ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167- 1179.

ter Braak C.J.F. 1987. CANOCO- A FORTRAN program for community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis. Version 2.1 ITI-TNO, Wageningen, The Netherlands.

Valverde, M.T. inédito. Informe anual del laboratorio de ecología de 1988. Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Van der Valk, A.G. 1974. Environmental factors controlling the distribution of forbs on coastal foredunes in Cape Hatteras National Seashore. *Canadian Journal of Botany* 52: 1057-1073.

Westhoff, V. y van der Maarel, E. 1978. The Braun-Blanquet approach. In: Whittaker, R (ed.) . *Classification of Plant Communities*. Dr. W. Junk Publishers. La Haya: 287-399.

## Capítulo 3

### **Effects of salt and fresh water inundation on plant growth of three beach species and on their vesicular-arbuscular mycorrhizal associations**

Octavio Pérez-Maqueo, Reinaldo García, Patricia Moreno-Casasola and  
Ricardo Herrera.

#### **INTRODUCTION**

Beach communities are notably heterogenous in time and space. They are subjected to cyclic disturbances that alter plant cover, open sites and modify conditions thus allowing the colonization by different species. Seawater inundation is one of the most important factors constraining beach vegetation along sea coasts (Barbour *et al.*, 197; Rozema and Blom, 1977; Ignaciuk and Lee, 1980; Pérez Maqueo, 1995). Many studies report on the tolerance of beach plants to salt water inundation during periods of high wave action in both temperate (Oosting and Billings, 1942; Wagner, 1964; Barbour and Rodman, 1970; Barbour and De Jong, 1977; Sykes and Wilson, 1989; among others), and tropical plant species (Boughey, 1957; Devall, 1992; Naidoo and Mundree, 1993; among others). Another inundation episode (fresh water) occurs in slacks of dune systems. The rise in phreatic level during the rainy season also inundates the low lying areas of the beach for a few days to several months (Studer-Ehrensberger *et al.*, 1993). Consequently, beach plants are frequently exposed to both salt and fresh water inundation.

Beach plants also have to contend with low levels of nutrients especially phosphorus (Koske and Polson, 1984). Thus, it is not surprising that vesicular-arbuscular

mycorrhizal fungi (VAM) play an important role in the establishment of dune vegetation (Koske and Gemma, 1990). Recent research suggests that VAM fungi improve the phosphate uptake of beach plants and receive carbohydrates from the plant (Koske and Polson, 1984; Gange *et al.* 1990). However, it is suspected that VAM fungi may not only sequester phosphorus but all other nutrients and water uptake (Herrera *et al.*, 1984; Allen *et al.* 1981; Stahl and Smith, 1984). In general nutrient availability in beaches is low. Nutrient gradients can be found depending on sea influence. Read (1984) states that in general the areas closer to the drift line have higher levels of nutrients than the backshore area. Mycorrhizal associations are closely related to these gradients. Disturbances produced by waves decrease the associations in the part of the gradients closer to the sea. Thus it is expected that plants living near the drift line are less dependent on mycorrhizae.

During inundation, plant roots and mycorrhizal fungi are subjected to periods of anoxia and the symbiotic relationship may be inhibited. Some studies have been aimed at trying to understand the dynamics of mycorrhizal association and the impact of growth-limiting environmental conditions on plants (Sylvia and Williams, 1992; among others). Despite the important contributions of these studies to mycorrhizae knowledge, the effects of waterlogging and salt water inundation on the functioning of mycorrhizal fungi on the beach strand have not been studied. In this study we grew three tropical beach pioneer species in trays with or without mycorrhizal fungi. The object of the experiment was to analyze the effect and possibility of recovery of the beach plants and their mycorrhizal associations after a disturbance by inundation. Here, recovery is understood as similar

colonization levels of endophyte and comparable growth rates with respect to non-flooded plants (control).

We expect a stronger impact on both plants and mycorrhizal fungi populations from the salt water inundation treatments and a longer recovery time for both plants and fungi. We also expect a slower recovery from plants with a strong mycorrhizal dependency because inundation renders fungi populations nonfunctional, therefore it will take more effort to reestablish initial growing conditions. We also want to test Read's (1984) hypothesis on the different degrees of association along the beach in tropical beaches.

The three species chosen vary in life form, seed characteristics and habitat. The first two (Canavalia rosea) and Ipomoea pes-caprae ) are pantropical creepers with 20-30 meter stolons and the latter (Palafoxia lindenii) is a small endemic shrub. The creepers have hard-coated seeds and the shrub small ones. Seed weight average is 609, 152.2 and 2.1 mg respectively. Ipomoea pes-caprae is the one that comes closer to the drift line, while Palafoxia lindenii is found farthest back and in mobile dunes behind the beach. Canavalia rosea occupies an intermediate position; it shares Ipomoea pes-caprae habitat but does not come as close to the sea and can penetrate behind the foredune.

## METHODS

### Study Site

The experiment was conducted in the field installations at the "Centro de Investigaciones Costeras La Mancha " (CICOLMA, Instituto de Ecología, A.C.) in the central coast of the state of Veracruz on the Gulf of Mexico (19° 36' N, 96° 22' W).

Description of the reserve, including climate, rainfall pattern, floristic composition and structure can be found in Moreno-Casasola (1982) and Moreno-Casasola *et al.* (1982). The greenhouse had plastic screen walls to allow greater air flow and to prevent drastic temperature increases.

Seeds of Canavalia rosea (Sw.) D.C. (Leguminosae), Ipomoea pes-caprae (L.) Roth (Convolvulaceae) and Palafoxia lindenii Gray (Compositae) were collected from at least five different plants occurring on the beach and on the sand dunes of the reserve. Hard coated seeds were disinfected by immersion in 25% Chlorox solution for 15 minutes and then scarified with a knife. Seeds of Palafoxia lindenii did not receive any pregermination treatment. Seeds were placed in trays filled with a layer of sterilized sand (autoclave, 60 minutes, 1 atm.) from the beach and watered with distilled water every third day. When the radicles had emerged (3-4 days), individual seedlings were transplanted to black plastic bags containing 3 kg of sterilized sand from the beach. A mixture of sterilized sand and mycorrhizal rootlets collected at the studied area from the rhizosphere of Chamaecrista chamaecristoides, Palafoxia lindenii, Canavalia rosea and Ipomoea pes-caprae was used for inoculating the seedlings during transplanting to guarantee the occurrence of native mycorrhizal fungi. Previous experiments had shown the presence of mycorrhizal fungi associated with these species (R. García, personal communication). Approximately 10 g of the inoculum mixture was placed directly under the seedling. Non-inoculated seedlings received a leachate from the same sand-rootlets mixture after washing it with distilled water during 1 hr and filtering it through filter paper (Whatman no.42, high retention) in order to inoculate the associated non-mycorrhizal microflora. For

each treatment 75 replicate-bags were mounted.

In order to ensure that inundation treatments were applied on plants with an established mycorrhizae association, we followed the dynamics of endophyte colonization. From the inoculated set of plants, three individuals from each species were harvested every ten days. Visual density was estimated (Herrera et al, 1994). After 60 days the density curve reached a plateau. At this moment treatments were applied to both mycorrhizal and non-mycorrhizal plants. Simulation of natural conditions was attained by saturating each tray with distilled (freshwater treatment) or sea (saltwater treatment) water allowing it to stay in this condition for 4 days. Subsequently, trays were washed (washing the trays diminished salt concentrations, simulating the effect of rainfall in natural conditions) with distilled water, drained and left to recover for 2 days. Later, a second inundation was conducted (day 66) and after washing the trays, they were left to recover for one month (day 95). The number of days under flooding conditions and the time given for recovery were based on field observations (O.Pérez-Maqueo, personal communication).

### **Plant Growth Analysis**

Eight seedlings of each species per treatment per species were harvested. Harvesting was done before inundation treatment (day 60), at the end of the treatments (day 66) and after the recovery time (day 95). At each harvest, plants were randomly chosen and divided into leaves, shoots and roots. Leaf area was measured with a Delta-T Image Analysis System and all plant components were dried at 70°C for 72 hours before

weighing. Results were analyzed according to the principles of Classical Growth Analysis in which relative growth rate (RGR), Root-shoot ratio (R/S) and specific leaf area (SLA) were measured and compared (Evans, 1972; Hunt, 1982).

It has been reported (Allen and Allen 1988; Mc Gonigle and Fitter 1988) that VA endophytes may produce a negative response. In order to compare a positive, a null, or even a negative response in plant growth, plant mycorrhizal dependency was calculated with a new index. This index evaluates positive or negative VAM dependencies along a comparable range from +100 to -100%.

**VAM Dependency = (Average Total Dry Weight of Inoculated Plants - Average Total Dry Weight of Non- inoculated Plants) / Average Total Dry Weight of the Plants with the Largest Dry Weight) \* 100.**

### **Measurement of mycorrhizal colonization**

All rootlets from five individuals of each species per treatment were dried at 65°C for 48 hours and stained according to Phillips and Hayman (1970). Endophyte Visual Density (%) was estimated according to the technique described by Herrera *et al.*(1994).

### **Data Analysis**

Comparasion between treatments was done by one-way analysis of variance (ANOVA). Growth (Total dry biomass, RGR, R/S and SLA) and visual density data were log and arcsine transformed respectively before statistical analysis. When significant

differences were detected, a Scheffe's test was used ( $p < 0.05$ ) (Zar, 1974).

## RESULTS

Sea water inundation had drastic effects in Canavalia rosea and Palafoxia lindenii causing their death. Thus, no growth data are shown in Tables 1 and 2 for inoculated plants of Canavalia rosea at day 95 and for Palafoxia lindenii at day 68 (inoculated) and at day 95 for both inoculated and non-inoculated.

### Effects of VA inoculation on plant growth

A comparison of inoculated and non inoculated plants within flooded treatments in each harvest revealed significant differences in dry weight, root/shoot ratio and specific leaf area of Palafoxia lindenii, while no differences were found in Canavalia rosea and Ipomoea pes-caprae (see underlined values in the Tables)

Total dry biomass was significantly higher in Palafoxia lindenii when plants were inoculated. This biomass increment was reflected on higher RGR values, except at day 68 in non-flooded plants. Root-shoot ratio showed significant lower values for inoculated plants, except for non-flooded plants at the end of the experiment. A greater biomass allocation to roots (values  $> 1$ ) was found in non-inoculated plants at day 60 and day 95 (Table 1). Specific leaf area (SLA) was significantly greater for inoculated plants, except for the freshwater treatment at day 95.

VAM caused that total dry biomass was significantly higher in Canavalia rosea at day 60 and day 95 in the control and freshwater treatments (also reflected in higher RGR

values). Biomass allocation to shoots was always greater than to roots and significant differences among treatments were not detected throughout the experiment (Table 2). Specific leaf area presented significant higher values in inoculated plants exposed to salt water treatment (day 68) and to fresh water at the end of the experiment.

VAM inoculation in Ipomoea pes-caprae did not cause significant differences for any variable measured (Table 3), except for an increment in SLA values for inoculated plants in freshwater treatment at the end of the experiment. Root-shoot values showed the same trend as Canavalia rosea ( $R/S < 1$ ).

### **Effects of flooding on plant growth**

By day 68, non-inoculated plants of Palafoxia lindenii exposed to salt water were dead (Table 1). Also, inoculated plants in this saltwater treatment did not recover by the end of the experiment, and all plants died. RGR values were significantly greater in freshwater than in saltwater treatment for infected plants, calculated at day 68. Salt water inundation caused inoculated plants to show significant lower values in R/S and SLA at day 68. Non-inoculated plants did not show significant differences in any growth variable measured throughout the experiment.

As in Palafoxia lindenii, saltwater treatment caused a high mortality in Canavalia rosea (Table 2). In this species it is interesting to notice that only inoculated plants died when exposed to salinity. At day 68 RGR values were statistically different between flooded and non flooded treatments for inoculated plants. Freshwater produced significant higher RGR values in inoculated plants at the end of the experiment. A decrease in weight

Table 1.- Mean (S.E.) results from Classical Growth Analysis for inoculated (I) and non-inoculated (NI) plants of *Palafoxia lindeni* exposed to three flooded treatments: control, freshwater and saltwater. Values in rows followed by the same letters do not differ significantly according to Scheffe's test ( $p < 0.05$ ).

|   | Control           |                  |   | Freshwater       |                  |   | Flooded |                   |   |
|---|-------------------|------------------|---|------------------|------------------|---|---------|-------------------|---|
|   | NI                | I                | n | NI               | I                | n | NI      | I                 | n |
|   |                   |                  |   |                  |                  |   |         |                   |   |
| <b>60 DAYS AFTER GERMINATION</b>                            | n=8               | n=8              |   | n=8              | n=8              |   | n=1     | n=8               |   |
| Total Dry Biomass (g)                                       | 0.017 (0.001) a   | 0.107 (0.016) b  |   | 0.020 (0.003) a  | 0.175 (0.029) b  |   | No data | 0.108 (0.018) b   |   |
| Root-Shoot Ratio  | 1.037 (0.077) a   | 0.479 (0.061) b  |   | 0.949 (0.049) a  | 0.338 (0.050) b  |   | No data | 0.183 (0.031) c   |   |
| Specific Leaf Area (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )       | 195.3 (21.81) a   | 328.8 (12.99) b  |   | 193.9 (16.82) a  | 328.6 (14.75) b  |   |         | 156.7 (8.791) a   |   |
| <b>68 DAYS AFTER GERMINATION</b>                            | n=8               | n=8              |   | n=8              | n=8              |   | n=1     | n=8               |   |
| Total Dry Biomass (g)                                       | 0.021 (0.001) a   | 0.163 (0.016) b  |   | 0.011 (0.009) a  | 0.064 (0.013) b  |   |         | -0.0002 (0.009) a |   |
| Root-Shoot Ratio  | 0.922 (0.078) a   | 0.450 (0.059) b  |   | 0.949 (0.049) a  | 0.338 (0.050) b  |   |         |                   |   |
| Specific Leaf Area (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )       | 197.3 (16.30) a   | 309.6 (11.95) b  |   | 193.9 (16.82) a  | 328.6 (14.75) b  |   |         |                   |   |
| Relative Growth Rate (g g <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup> ) | 0.026 (0.0039) ab | 0.048 (0.006) ab |   | 0.011 (0.009) a  | 0.064 (0.013) b  |   |         |                   |   |
| <b>95 DAYS AFTER GERMINATION</b>                            | n=5               | n=7              |   | n=8              | n=8              |   | n=0     | n=8               |   |
| Total Dry Biomass (g)                                       | 0.019 (0.003) a   | 0.558 (0.072) b  |   | 0.028 (0.002) a  | 0.571 (0.077) b  |   |         |                   |   |
| Root-Shoot Ratio  | 1.021 (0.0979) ab | 0.792 (0.093) a  |   | 1.314 (0.157) b  | 0.549 (0.057) a  |   | No data | No data           |   |
| Specific Leaf Area (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )       | 148.7 (12.91) a   | 242.1 (7.826) c  |   | 184.7 (17.49) ab | 227.6 (8.932) bc |   |         |                   |   |
| Relative Growth Rate (g g <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup> ) | -0.008 (0.005) a  | 0.045 (0.002) b  |   | 0.013 (0.002) a  | 0.044 (0.003) b  |   |         |                   |   |

Table 2.- Mean (S.E.) results from Classical Growth Analysis for inoculated (I) and non-inoculated (NI) plants of *Canavalia rosea* exposed to three flooded treatments: control, freshwater and saltwater. Values in rows followed by the same letters do not differ significantly according to Scheffe's test ( $p < 0.05$ ).

|  | Control          |                  |       | Flooded          |                  |                   |
|--|------------------|------------------|-------|------------------|------------------|-------------------|
|  | Freshwater       |                  |       | Saltwater        |                  |                   |
|  | NI               | I                | n     | NI               | I                | n                 |
| <b>60 DAYS AFTER GERMINATION</b>                           |                  |                  | n = 8 |                  |                  | n = 8             |
| Total Dry Biomass (g)                                      | 1.733 (0.195) a  | 2.581 (0.188) b  |       | 1.999 (0.178) ab | 1.965 (0.226) ab | 1.627 (0.154) a   |
| Root-Shoot Ratio   | 0.366 (0.054) a  | 0.423 (0.018) a  |       | 0.289 (0.027) a  | 0.316 (0.032) a  | 0.347 (0.019) a   |
| Specific Leaf Area ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ )         | 114.1 (5.279) a  | 144.5 (4.539) b  |       | 123.6 (4.540) ab | 147.8 (7.708) b  | 117.3 (5.523) a   |
| <b>68 DAYS AFTER GERMINATION</b>                           |                  |                  | n = 8 |                  |                  | n = 8             |
| Total Dry Biomass (g)                                      | 1.833 (0.255) ab | 2.772 (0.208) b  |       | 1.999 (0.178) ab | 1.965 (0.226) ab | 1.627 (0.154) a   |
| Root-Shoot Ratio   | 0.352 (0.033) a  | 0.427 (0.043) a  |       | 0.289 (0.027) a  | 0.316 (0.032) a  | 0.347 (0.019) a   |
| Specific Leaf Area ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ )         | 122.6 (3.283) ab | 149.5 (6.585) b  |       | 123.6 (4.540) ab | 147.8 (7.708) b  | 117.3 (5.523) a   |
| Relative Growth Rate ( $\text{g g}^{-1} \text{day}^{-1}$ ) | 0.005 (0.005) a  | 0.003 (0.005) a  |       | 0.021 (0.006) a  | -0.043 (0.009) c | -0.005 (0.006) ab |
| <b>95 DAYS AFTER GERMINATION</b>                           |                  |                  | n = 8 |                  |                  | n = 8             |
| Total Dry Biomass (g)                                      | 2.011 (0.175) a  | 4.100 (0.333) b  |       | 1.698 (0.097) a  | 4.471 (0.424) b  | 0.938 (0.110) c   |
| Root-Shoot Ratio   | 0.408 (0.043) a  | 0.454 (0.019) a  |       | 0.331 (0.034) a  | 0.441 (0.035) a  | 0.390 (0.039) a   |
| Specific Leaf Area ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ )         | 105.8 (4.815) a  | 125.0 (3.235) ab |       | 104.5 (6.453) a  | 139.6 (5.392) b  | 117.4 (7.313) ab  |
| Relative Growth Rate ( $\text{g g}^{-1} \text{day}^{-1}$ ) | 0.005 (0.002) a  | 0.016 (0.001) b  |       | -0.005 (0.002) a | 0.033 (0.001) c  | -0.025 (0.004) d  |

Table 3.- Mean (S.E.) results from Classical Growth Analysis for inoculated (I) and non-inoculated (NI) plants of *Ipomoea pes-caprae* exposed to three flooded treatments: control, freshwater and saltwater. Values in rows followed by the same letters do not differ significantly according to Scheffe's test ( $p < 0.05$ ).

|  | Control          |                  |                  | Flooded                |                        |                        | Saltwater        |                  |                  |
|--|------------------|------------------|------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------|------------------|------------------|
|  | Freshwater       |                  |                  | Freshwater             |                        |                        | Saltwater        |                  |                  |
|  | NI               | I                | n                | NI                     | I                      | n                      | NI               | I                | n                |
| 60 DAYS AFTER GERMINATION                                  | n=8              | n=8              | n=8              | n=8                    | n=8                    | n=8                    | n=8              | n=8              | n=8              |
| Total Dry Biomass (g)                                      | 0.244 (0.027) a  | 0.259 (0.018) a  | 0.259 (0.018) a  | 0.296 (0.0298) a       | 0.296 (0.0298) a       | 0.296 (0.0298) a       | 0.294 (0.051) a  | 0.294 (0.051) a  | 0.271 (0.011) a  |
| Root-Shoot Ratio   | 0.556 (0.030) a  | 0.534 (0.057) a  | 0.534 (0.057) a  | 0.569 (0.061) a        | 0.569 (0.061) a        | 0.569 (0.061) a        | 0.686 (0.092) a  | 0.686 (0.092) a  | 0.585 (0.066) a  |
| Specific Leaf Area ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ )         | 217.8 (10.01) a  | 238.5 (12.84) a  | 238.5 (12.84) a  | 255.2 (9.583) ab       | 255.2 (9.583) ab       | 255.2 (9.583) ab       | 244.1 (13.29) ab | 244.1 (13.29) ab | 251.1 (6.717) ab |
| 68 DAYS AFTER GERMINATION                                  | n=8              | n=8              | n=8              | n=8                    | n=8                    | n=8                    | n=8              | n=8              | n=8              |
| Total Dry Biomass (g)                                      | 0.374 (0.056) a  | 0.215 (0.047) a  | 0.215 (0.047) a  | 0.377 (0.039) a        | 0.377 (0.039) a        | 0.377 (0.039) a        | 0.298 (0.051) a  | 0.298 (0.051) a  | 0.271 (0.011) a  |
| Root-Shoot Ratio   | 0.913 (0.152) a  | 0.532 (0.037) a  | 0.532 (0.037) a  | 0.633 (0.052) a        | 0.633 (0.052) a        | 0.633 (0.052) a        | 0.686 (0.092) a  | 0.686 (0.092) a  | 0.585 (0.066) a  |
| Specific Leaf Area ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ )         | 218.1 (17.13) ab | 272.3 (7.175) b  | 272.3 (7.175) b  | 209.1 (8.628) a        | 209.1 (8.628) a        | 209.1 (8.628) a        | 244.1 (13.29) ab | 244.1 (13.29) ab | 251.1 (6.717) ab |
| Relative Growth Rate ( $\text{g g}^{-1} \text{day}^{-1}$ ) | 0.038 (0.011) a  | -0.041 (0.019) a | -0.041 (0.019) a | 0.055 (0.005) a        | 0.055 (0.005) a        | 0.055 (0.005) a        | 0.015 (0.006) a  | 0.015 (0.006) a  | 0.008 (0.007) a  |
| 95 DAYS AFTER GERMINATION                                  | n=8              | n=8              | n=8              | n=8                    | n=8                    | n=8                    | n=8              | n=8              | n=8              |
| Total Dry Biomass (g)                                      | 0.628 (0.075) a  | 0.651 (0.067) a  | 0.651 (0.067) a  | 0.640 (0.050) a        | 0.640 (0.050) a        | 0.640 (0.050) a        | 0.382 (0.054) a  | 0.382 (0.054) a  | 0.409 (0.039) a  |
| Root-Shoot Ratio   | 0.868 (0.056) a  | 0.865 (0.058) a  | 0.865 (0.058) a  | 0.823 (0.054) a        | 0.823 (0.054) a        | 0.823 (0.054) a        | 0.586 (0.050) ab | 0.586 (0.050) ab | 0.498 (0.058) b  |
| Specific Leaf Area ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ )         | 140.3 (8.473) ab | 166.2 (6.206) bc | 166.2 (6.206) bc | <u>126.0 (2.159) a</u> | <u>126.0 (2.159) a</u> | <u>126.0 (2.159) a</u> | 172.7 (8.665) bc | 172.7 (8.665) bc | 207.1 (8.979) c  |
| Relative Growth Rate ( $\text{g g}^{-1} \text{day}^{-1}$ ) | 0.024 (0.002) ab | 0.046 (0.004) b  | 0.046 (0.004) b  | 0.020 (0.002) ac       | 0.020 (0.002) ac       | 0.020 (0.002) ac       | 0.011 (0.002) c  | 0.011 (0.002) c  | 0.014 (0.002) ac |

and RGR values of non-inoculated plants was detected for saltwater treatment at day 68.

In *Ipomoea pes-caprae* (Table 3) saltwater produced a smaller in R/S values of inoculated plants. Non-inoculated plants showed an increase in SLA of non-flooded and saltwater flooded plants (compared with fresh water) at the end of the experiment. RGR decreased in inoculated plants when flooded in non-inoculated plants a decrease was detected with salt water treatment (compared with the non-flooded ones).

### **VAM Dependency**

*Palafoxia lindenii* was the species with a greater VAM dependency (Fig. 1 This dependency increased with time in both control and freshwater treatments. When *Canavalia rosea* plants were flooded VAM dependency decreased. Plants in freshwater treatment increased their dependency at the end of the experiment. VAM dependency was negative in *Ipomoea pes-caprae* at day 68 and the largest negative values were found in plants that were not flooded. This tendency remained in the freshwater treatment until day 95.

### **Endophyte functioning**

Non-inoculated plants were not infected during all the experiment. In inoculated plants and throughout all the experiment endophyte visual density values (Fig. 2) were highest in *Palafoxia lindenii*. Salt water treatments in this species produced significant lower values compared with the other two treatments, until the recovery day (day 95).

Endophyte in *Canavalia rosea* presented its higher colonization values at day 50

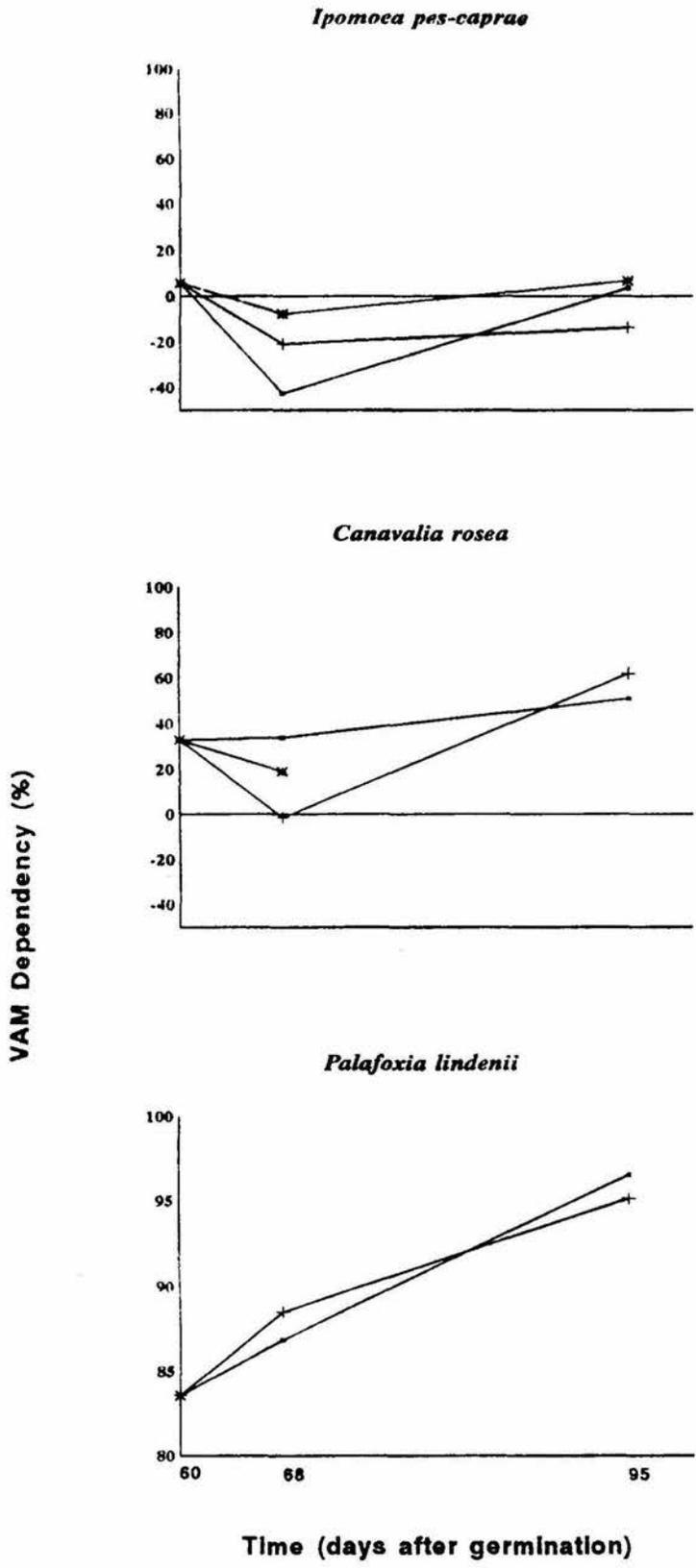
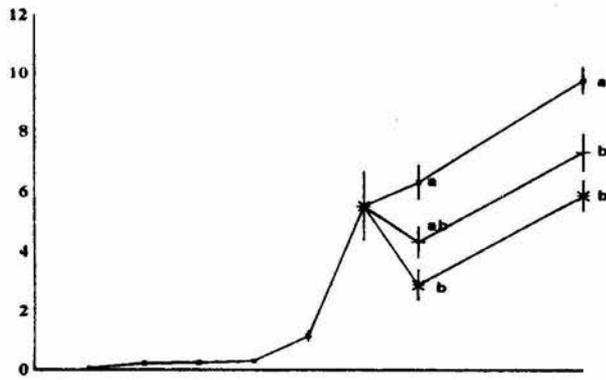
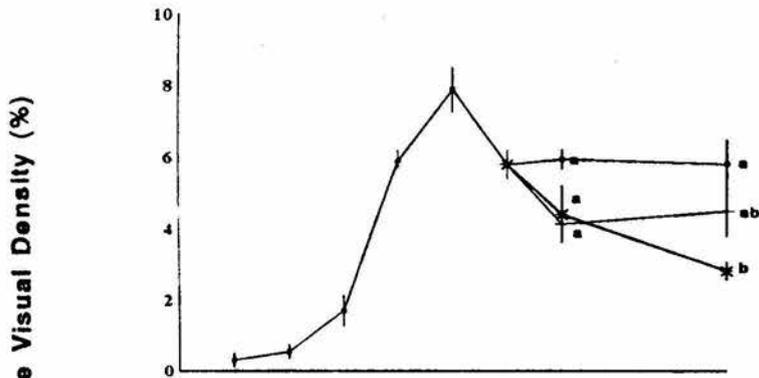


Figure 1.- VAM dependency (%) for Palafoxia lindenii, Canavalia rosea and Ipomoea pes-caprae under inundation treatments: Control ( ● ), Freshwater ( + ) and Salt Water ( \* ). Treatments were applied on day 60. VAM dependency was calculated on day 68 and day 95.

*Ipomoea pes-caprae*



*Canavalia rosea*



*Palafoxia lindenii*

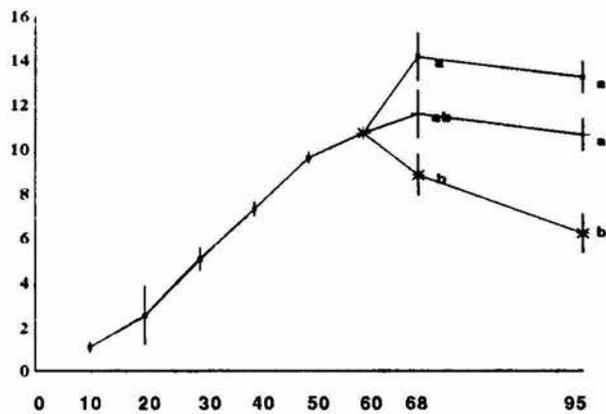


Figure 2.- Endophyte visual density (%) and dynamic functioning ( $\pm$  S.E) for *Palafoxia lindenii*, *Canavalia rosea* and *Ipomoea pes-caprae* under control (■), flooding with fresh water (+) and flooding with salt water (⊗). Treatments were applied at day 60. Endophyte visual density was recorded 68 and 95 days after germination. Values in each date followed by the same letters do not differ significantly according to Scheffe's test ( $p < 0.05$ ).

(Fig 2, control). Nevertheless, ten days later, visual density decreased and remained low until day 95. During inundation no significant differences in visual density were found, but at the end of the experiment endophyte colonization in saltwater treatment showed significant by lower values.

Figure 2 showed that colonization during the first 40 days was very low in *I. pes-caprae*. After this time visual density increased, but values did not reach the plateau phase at all during the experiment. Inundation with saltwater caused significant low values of visual density at day 68 and at the end of the experiment.

## DISCUSSION

Results from this study show that species differ in their tolerance to inundation and in their response to VA mycorrhizae. *Ipomoea pes-caprae* seedlings have the greatest tolerance to inundation, while *Canavalia rosea* and *Palafoxia lindenii* were deteriorously affected in their survival under the salt water treatment. Mycorrhizae in *Palafoxia lindenii* produced a significant higher value in plant weight, while the endophytes caused either no or even a negative effect on the growth of *Canavalia rosea* and *Ipomoea pes-caprae*.

A reduction in biomass allocation to roots has been reported as a mechanism that allows a plant to tolerate partial lack of oxygen under flooded conditions. Root-shoot values did not differ statistically between flooded and non-flooded plants, thus the three species did not show a morphological adjustment under flooded conditions. Nevertheless, the two species with the greatest tolerance to inundation (*Ipomoea pes-caprae* and *Canavalia rosea*), always showed less biomass allocation to roots. It is possible that this

root growth response reduces the oxygen demand to roots and enhances its transport from shoots (Naidoo & Mundree, 1993).

On the other hand, the greatest plastic responses (in terms of R/S ) were a consequence of the application of mycorrhizal treatments in Palafoxia lindenii, while Canavalia rosea and Ipomoea pes-caprae did not show differences in morphology between inoculated and non-inoculated plants. The reduction of R/S ratio in Palafoxia lindenii may be related to an improvement of nutrients or partial substitution of rootlet functions by external VAM hyphae (Sieverding, 1991).

VAM dependency was evaluated in terms of a new index. This index evaluates in a comparative way the benefit or loss to plant growth due to VAM association between a range of +100 and -100 percent. Classical equations for measuring VAM dependencies magnifiers from 0 to infinite positive values while the negative ones reach a minimum of -100%. Therefore we suggest that such equation (i.e.  $((\text{Inoculated} - \text{Non-inoculated}) / \text{non inoculated}) * 100$ ) should be useful to asses net increments due to plant mycorrhizal response and not plant VAM dependency.

From our results and those from Herrera et al. (1994) we can suppose that VAM dependencies correlates with cotyledon reserves . Herrera et al. demonstrated that the largest the seed cotyledons the smallest mycorrhizal dependencies obtained for 24 forests tree species (seedlings). This same tendency was found in Palafoxia lindenii, which showed the smallest cotyledons, and in the experiment the largest VAM dependencies; while both Canavalia rosea and Ipomoea pes-caprae show large cotyledon seeds and lesser VAM dependency.

Figure 1 shows that *L. pes-caprae* had a negative VAM dependency under the control and inundation treatments. Also the highest negative responses were found for the control treatment. It is possible that VAM fungi represent a cost in terms of nutritional benefits for the plant and probably reserves in such big seeds were enough to support plant demand of nutrients. Consequently, flooding treatments for *Ipomoea pes-caprae* probably became more stressful for fungi than for plants. Read (1984) pointed that since VA mycorrhizae occurs in salt marsh systems, there is no reason to believe that salinity has an inhibitory effect on mycorrhizal infection. Besides, Koske and Gemma (1990) found that VAM fungi survive immersion in sea water for at least a week. In others studies (Bagyaraj et al., 1979; Clayton and Bagyaraj, 1984) VA mycorrhizae have been found on aquatic plants. Unfortunately, few data about mycorrhizae functioning are available in these studies, but it is likely that anoxia produces an inhibitory effect on this association. Results from this study show that VA mycorrhizal infection was highest when plants were not flooded. Nevertheless, plant roots were infected under salt and fresh water inundation, and colonization recovered mainly when plants were flooded with freshwater .

A gradient from high to low tolerance to sea water and from low to high VAM dependency can be established as shown in Figure 3. At the study area, these three species generally show a gradient on their distribution along the beach (Fig 3) . Tolerance to seawater and VAM dependency is associated with plant distribution. A negative relation between sea water tolerance and VAM dependency seems to exist in these species. In relation to tolerance of plants to seawater, Barbour and De Jong (1977) reported that at least some tolerant beach species from California showed a distribution nearest to the tide



line.

On the other hand, Read (1984) pointed out that disturbance and organic nutrient enrichment at the drift line habitat could prevent the development of VA mycorrhizae. Our results showed that the two species closest to the drift line can be infected under experimental conditions. Also, field observations obtained before this experiment demonstrated that Ipomoea pes-caprae and Canavalia rosea present similar infection levels (9.02 and 7.1 respectively) to those of the experiment. Further studies are needed to examine photosynthetic rates and mycorrhizal functioning of drift line inhabiting adult species during freshwater or saltwater flooding.

#### REFERENCES

- Allen, E. B. and Allen, M. F. 1988. Facilitation of succession by the nonmycotrophic colonizer Salsola kali (Chenopodiaceae) on a harsh site: effects of mycorrhizal fungi. American Journal of Botany, 75: 257-266
- Allen, M.F., Smith, W.K. Moore, T.S., Jr, and Christensen, M. 1981. Comparative water relations and photosynthesis of mycorrhizal and non-mycorrhizal Bouteloua gracilis H.B.K. ex Steud. New Phytologist, 88: 683-693.
- Bagyaraj, D.J., Manjunath, A. and Patil, R.B. 1979. Occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas in some tropical aquatic plants. Transaction of the British Mycological Society, 72:164-167.

Barbour, M.G. and De Jong, T.M. 1977. Response of West Coast beach taxa to salt spray, seawater inundation, and soil salinity. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 104: 29-34.

Barbour, M.G., Graig, R.B., Drysdale, F.R. and Ghiselin, M.T. 1973. *Coastal ecology: Bodega Head*. Univ. Calif. Press. Berkeley.

Barbour, M.G. and Rodman, J.E. 1970. Saga of the west coast sea-rockets: Cakile edentula ssp. californica and C. maritima *Rhodora*, 72: 370-386.

Boughey, A.S. 1957. Ecological studies of tropical coastlines. *Journal of Ecology*, 45, 665-687.

Clayton, J.S. and Bagyaraj, D.J. 1984. Vesicular-arbuscular mycorrhizas in submerged aquatic plants of New Zealand. *Aquatic Botany* 19: 251-262.

Devall, M.S. 1992. The Biological Flora of Coastal Dunes and Wetlands. 2. Ipomoea pes-caprae (L.) Roth. *Journal of Coastal Research*, 8: 442-456.

Evans, G.C. 1972. *The Quantitative Analysis of Plant Growth*. Blackwell, Oxford London.

Gange, A.C., Brown, V.K. and Farmer, L.M. 1990. A test of mycorrhizal benefit in an early successional plant community. *New Phytologist*, 115: 85-91.

Herrera, R.A., Ferrer, R.L. and Prikryl, Z. 1984. Determinación colorimétrica de la densidad de infección en micorrizas VA por extracción del azul de tripán. II. Comparación con otros métodos. Acta Botánica Cubana, No. 20, Especial, ACC. 159-175.

Herrera, R.A., Furrázola, E., Valdés, A.R., Torres, Y., González, L., Ferrer, R.L., Fernández, F. and Hernández, L. 1994. Strategies of VA Mycorrhizae for Tropical Forest Functioning, Succession and Competition. Reporte Final enviado a la Fundación Internacional para la Ciencia, IFS, Grant D/0251-3: Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae (VAM) as an aid to afforestation.

Hunt, R. 1982. Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold. London.

Ignaciuk, R. and Lee, J.A. 1980. The germination of four annual strand-line species. New Phytologist, 84: 581-591.

Koske, R.E. and Gemma, J.N. 1990. VA Mycorrhizae in strand vegetation of Hawaii: evidence for long-distance codispersal of plants and fungi. American Journal of Botany, 77: 466-474.

Koske, R.E. and Polson, W.R. 1984. Are VA mycorrhizae required for sand dune stabilization?. BioScience, 34: 420-424.

Mc Gonigle, T.P. and Fitter, A.H. 1988. Growth and phosphorus inflows of Trifolium repens L. with a range of indigenous vesicular-arbuscular mycorrhizal infection levels under field conditions. *New Phytologist*, 108: 59-66.

Moreno- Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biotica*, 7: 577-602.

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

Naidoo, G. and Mundree, S.G. 1993. Relationship between morphological and physiological responses to waterlogging and salinity in Sporobolus virginicus (L.) Kunth. *Oecologia*, 93: 360-366.

Oosting, H.J. and Billings, W.D. 1942. Factors affecting vegetational zonation on coastal dunes. *Ecology*, 23: 131-142.

Pérez-Maqueo, O. 1995. Análisis del efecto de los disturbios en la dinámica de la playa del Morro de la Mancha, Veracruz. Master Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

Philips, J.M. and Hayman, D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transaction of the British Mycological Society*, 55: 158-161.

Read, D. J. 1984. The structure and function of the vegetative mycelium of mycorrhizal roots pp 215-220. En: Jennings, D. H. y Rayner, A.D.M. (eds) *The Ecology and Physiology of the Fungal Mycelium*. Cambridge University Press. Cambridge.

Rozema, J. and Blom, B. 1977. Effects of salinity and inundation on the growth of Agrostis stolonifera and Juncus gerardii. *Journal of Ecology*, 65: 213-222.

Sieverding, E. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhizal management in tropical agroecosystems. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit, Eschborn, Germany.

Stahl, P.O. and Smith, W.K. 1984. Effects of different geographic isolates of Glomus on the water relations of Agropyron smithii. *Mycologia*, 76: 261-267.

Studer-Ehrensberger, K. Studer, C. & Crawford, R.M.M. 1993. Competition at community boundaries: mechanisms of vegetation structure in a dune-slack complex. *Functional Ecology*, 7:156-168.

Sykes, M.T. and Wilson, J.B. 1989. The effect of salinity on the growth of some New Zealand sand dune species. *Acta Botanica Neerlandica*, 38: 173-182.

Sylvia, D.M. and Williams, S.E. 1992. Vesicular-Arbuscular Mycorrhizae and Environmental Stress. 101-124 In: *Mycorrhizae in Sustainable Agriculture*. ASA Special publication no. 54.

Wagner, R.H. 1964. Ecology of Uniola paniculata in the dune-strand habitat of North Carolina. *Ecological Monographs*, 34: 79-96.

Zar, J.H. 1974. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, London.

## **Capítulo 4**

### **Discusión General**

En la descripción de la variación espacio-temporal de la playa del Morro de la Mancha se pudo establecer una relación entre la distancia al mar, la abundancia y la distribución de la vegetación. Se encontró que existe una zonación de las especies de acuerdo principalmente a gradientes de movimiento de arena, salinidad edáfica y humedad. Además dentro de esta zonación las inundaciones por agua dulce y agua salada fueron factores importantes en la distribución de la vegetación. No obstante que la descripción se hizo solamente durante un año, fue posible detectar que las condiciones abióticas pueden tener variaciones de intensidad en intervalos temporales relativamente cortos. Por otro lado, los huracanes, tormentas y otros disturbios que tienen una frecuencia menor pero un grado de impacto mayor tienen que ser analizados a niveles de organización más amplios. Dentro de los programas de investigación en los sistemas de playa aún es necesario establecer su impacto y el efecto de otros factores como las interacciones con otras especies (competencia, depredación, asociaciones mutualistas) que posiblemente sean importantes sobre todo en las zonas más alejadas a la línea de mareas.

### **Respuestas Fisiológicas**

A partir de trabajos descriptivos similares al que se presentó en el Capítulo 1 de esta tesis se ha tratado de establecer patrones sobre la tolerancia de las especies en los ambientes de playa. Consecuentemente se ha acrecentado el trabajo experimental para

probar esta tolerancia y conocer las respuestas de las especies a los factores limitantes más comunes. Algunas recopilaciones de información sobre plantas adultas (Hesp, 1991) y plántulas (Maun, 1994) de zonas templadas han permitido encontrar una serie de mecanismos comunes por los cuales las plantas forman parte de la dinámica de estas comunidades. Por el contrario, en las zonas tropicales y particularmente en el área de estudio, aunque existe información, estas recopilaciones son escasas.

Los trabajos descriptivos (Moreno-Casasola *et al.*, 1982; Moreno-Casasola, 1986 entre otros) y experimentales (Tabla 1) realizados en el Morro de la Mancha permiten comenzar a integrar información a cerca de las respuestas de las especies de esta zona. En esta discusión general analizo algunas de éstas repuestas, basándome en trabajos hechos con anterioridad y en los resultados obtenidos en esta tesis. Estos trabajos se han realizado solamente para algunas especies y sin abarcar todas las condiciones limitantes en la playa. No obstante, las especies estudiadas son aquellas que en este trabajo tuvieron una importancia relativa alta durante todo el año (Capítulo 1) y los factores analizados experimentalmente parecen ser los que establecen las condiciones que más afectan la distribución de especies en la playa (Capítulo 1). Además, muchas de ellas son especies muy abundantes en otros sistemas de playa.

A manera de resumen se presentan en la Tablas 1 y 2 algunos de los resultados más importantes referentes a la tolerancia de las especies a las condiciones limitantes de la playa. A continuación se hará un descripción más detallada de algunos de estos factores, retomando el papel que desempeñan en la playa.

**Tabla 1.- Tolerancia y respuestas fisiológicas a diferentes factores de algunas de las especies distribuidas en la playa del Morro de la Mancha, Veracruz**

- 1 Tomado de Martínez y Moreno-Casasola, 1995  
 2 Tomado de Martínez y Rincón, 1993 y Valverde et al. (no publicado)  
 3 Tomado de Martínez et al., 1994  
 4 Tomado de Pérez-Maqueo et al. (no publicado)  
 5 Capítulo 2 de este trabajo y Naidoo y Mundree, 1993  
 6 Capítulo 2 de este trabajo y datos no publicados

- RGR.- Tasa relativa de Crecimiento (Evans, 1972; Hunt, 1982)  
 R/S.- Asignación Raíz/Parte aérea (Evans, 1972; Hunt, 1982)  
 SLA.- Área Foliar Específica (Evans, 1972; Hunt, 1982)

XXX No estudiado

| ESPECIES                             | ENTERRAMIENTO (1)   | POCA DISPONIBILIDAD DE NUTRIENTES (2)    | POCA DISPONIBILIDAD DE AGUA (3)                                      | CONDICIONES DE LUZ BAJA (4)   | INUNDACIÓN CON AGUA DE MAR (5)  | INUNDACIÓN CON AGUA DULCE (5)                   | MICORRIZAS (6)       |
|--------------------------------------|---|--|--|---|---|---|----------------------|
| <i>Chamaecrista chamaecristoides</i> | Incremento en vigor (peso, área foliar, RGR), Plasticidad ( R/S y SLA)                  | Tolerancia RGR bajas Asignación a raíces | Tolerancia Sobrevivencia alta Pérdida en biomasa Asignación a raíces | Poca tolerancia Alta mortalidad Pérdida de biomasa Asignación a parte aérea | XXX   | XXX   | Alta dependencia     |
| <i>Ipomoea pes-caprae</i>            | Incremento en vigor (área foliar) Plasticidad ( R/S y SLA)                              | Tolerancia RGR bajas Plasticidad ( R/S)  | XXX  | Tolerancia Baja mortalidad Pérdida de biomasa Plasticidad ( R/S)            | Tolerancia Asignación a parte aérea   | Tolerancia Asignación a parte aérea             | Dependencia negativa |
| <i>Canavalia rosea</i>               | Incremento en vigor (peso, área foliar, RGR), Plasticidad ( R/S y SLA)                  | Tolerancia RGR bajas Plasticidad ( R/S)  | XXX  | Tolerancia Baja mortalidad Pérdida de biomasa Plasticidad ( R/S)            | Poco tolerante Alta mortalidad, Pérdida de biomasa Asignación a parte aérea | Tolerancia Asignación a parte aérea             | Dependencia baja     |
| <i>Palafoxia lindenii</i>            | Incremento en vigor (peso, área foliar, RGR), Plasticidad ( R/S y SLA)                  | Tolerancia RGR bajas Plasticidad ( R/S)  | XXX  | Poca tolerancia Alta mortalidad Pérdida de biomasa Asignación a parte aérea | No tolerante Alta mortalidad, Pérdida de biomasa                            | No tolerante Alta mortalidad Pérdida de biomasa | Dependencia alta     |
| <i>Trachypogon gouini</i>            | Incremento en vigor 50 % de enterramiento (peso y área foliar) Plasticidad ( R/S y SLA) | Tolerancia RGR bajas                     | XXX  | Poca tolerancia Alta mortalidad Pérdida de biomasa Asignación a raíces      | XXX   | XXX   | XXX                  |
| <i>Sporobolus virginicus</i>         | XXX   | XXX                                      | XXX  | XXX   | Tolerante Menor asignación a parte aérea                                    | Crecimiento menor hacia la raíz                 | XXX                  |
| <i>Schizachyrium scoparium</i>       | Incremento en vigor (peso y área foliar) Plasticidad (R/S)                              | Tolerancia RGR bajas                     | XXX  | XXX   | XXX   | XXX   | XXX                  |

### a) Movimiento de arena

La acreción de arena puede ser particularmente importante en la germinación de las semillas. En la Tabla 2 se muestra que el enterramiento afecta notoriamente a Sporobolus virginicus, Sesuvium portulacastrum y Schizachyrium scoparium. Las primeras

Tabla 2.- Porcentajes de germinación de algunas de las especies de playa en condiciones de enterramiento (2 cm), inundación con agua de mar y su transferencia a agua dulce después de 30 días. XXX sin datos. Tomado de Martínez et al., 1992.

| Especies                       | Factor Experimental |                            |                            |
|--------------------------------|---------------------|----------------------------|----------------------------|
|                                | Enterramiento       | Inundación con agua de mar | Transferencia a agua dulce |
| <u>Palafoxia lindenii</u>      | 18                  | 0                          | 18                         |
| <u>Ipomoea stolonifera</u>     | 51                  | 3                          | XXX                        |
| <u>Sesuvium portulacastrum</u> | 0                   | 20                         | 70                         |
| <u>Schizachyrium scoparium</u> | 1                   | 0                          | 60                         |
| <u>Trachypogon gouini</u>      | 82                  | 5                          | 70                         |
| <u>Sporobolus virginicus</u>   | 0                   | 0                          | 75                         |

dos especies, según los resultados en el Capítulo 1, se distribuyen en la zona más cercana a la línea de mareas donde el movimiento de arena es alto (sin ser mayor que el de las dunas móviles). Aunque el enterramiento puede no ser tan severo como el que se presenta en las zonas móviles, su intensidad durante la época de nortes se hace mayor (Capítulo 1). La germinación bajo condiciones de enterramiento parece ser un filtro importante en la colonización de Sporobolus virginicus y Sesuvium portulacastrum (Tabla 2). Su establecimiento en las zonas de la playa con mayor movimiento de arena

probablemente se lleva a cabo mediante otros mecanismos como la clonalidad y el crecimiento de propágulos vegetativos. Por ejemplo en la playa del Morro de la Mancha se ha observado que el oleaje deposita pequeños fragmentos de plantas de Sesuvium portulacastrum y que posteriormente se establecen como individuos (Moreno-Casasola com pers). Por otro lado, las plantas de las dos especies producen semillas a finales de la época de lluvias. Si éstas germinan en las últimas lluvias de la temporada (julio y agosto), de cierta manera se evade la época de mayor movilidad (nortes). Al respecto, habría que analizar si las plántulas producidas en esta época son tolerantes al enterramiento que se produce en la época de nortes siguiente.

También es factible que ocurran estos mecanismos en otras especies cercanas a la línea de mareas como Ipomoea pes-caprae o Ipomoea stolonifera. Esta última, además tiene porcentajes altos de germinación cuando sus semillas son enterradas. Para Ipomoea pes-caprae (datos no publicados) se registró que las plántulas pueden llegar a emerger después de enterrar las semillas por lo menos 10 centímetros. Las semillas de Ipomoea pes-caprae son relativamente grandes (155.2 mg en promedio) y posiblemente las reservas contenidas en ellas sean el suministro necesario para la sobrevivencia de las plántulas. En la Tabla 2 las especies con porcentajes de germinación altos (Trachypogon gouini y Palafoxia lindenii) son típicas de dunas semimóviles que tienen niveles de enterramiento más altos que los de la playa. Sin embargo, según lo obtenido en el Capítulo 1 su distribución en la playa se da en las partes lejanas a la línea de mareas donde la cobertura vegetal decreta la movilidad del sustrato. Es decir, el enterramiento no es un factor que determine la distribución de estas especies.

Probablemente su establecimiento dependa más de la influencia de otros factores como la salinidad.

Todas las especies estudiadas experimentalmente a la fecha han mostrado ser tolerantes al enterramiento con arena (Tabla 1). En general, las especies que crecen en la playa no están expuestas a condiciones muy severas de enterramiento. Sin embargo, en el Capítulo 1 se discutió que la playa del Morro de la Mancha se ha ido estabilizando en el transcurso de los años. En las etapas iniciales de la estabilización muy factiblemente la capacidad de tolerar el enterramiento fue una característica que les permitió colonizar estas zonas desprotegidas. En el caso de *Ipomoea pes-caprae* y *Canavalia rosea* la tolerancia al enterramiento de plántulas facilita su establecimiento en la zona expuesta donde generalmente habitan (Capítulo 1).

En las plántulas se ha encontrado que la tolerancia al enterramiento se debe en gran parte a cambios morfológicos y fisiológicos y que incluso incrementan su crecimiento cuando son enterradas (Martínez, 1994). En la Tabla 1 se puede ver que las especies al ser enterradas pueden modificar relativamente su asignación de recursos, estimulándose el crecimiento de la parte aérea (plasticidad en R/S) o aumentando la eficiencia del área foliar (plasticidad en SLA). El primer mecanismo permite que las plantas puedan exponer sus hojas a la luz, ya que en condiciones de enterramiento se ve reducida casi totalmente por la arena. De la misma manera cuando se incrementa el SLA se tienen hojas con mayor área y con peso relativamente bajo. Consecuentemente, la eficiencia en la captura de luz se hace mayor, ya que el costo en asignación de biomasa hacia las hojas se reduce. En condiciones de enterramiento además de la reducción en el ambiente lumínico,

las plantas están expuestas a temperaturas más bajas y menos aereación. Por otro lado, se incrementan la humedad, los nutrientes y la presencia de microorganismos (Maun, 1994). Uno de los mayores retos en la ecofisiología de plantas de dunas es estudiar el papel que pueden tener estos factores en el aumento del crecimiento cuando las plantas son enterradas parcialmente.

### **b) Disponibilidad de nutrimentos y de agua**

Al igual que el movimiento de arena, la poca disponibilidad de nutrimentos y de agua son factores más limitantes en las cimas de las dunas que en la playa. Moreno-Casasola (1982) reporta que la playa contiene valores más altos de nutrientes (principalmente cloro, sodio y potasio) en comparación con en el interior del sistema. Al parecer la aspersion salina es la causa de este incremento de nutrientes en la zona de pioneras (Epstein, 1972; Weast, 1977). Según estos autores, el agua de mar contiene todos los nutrientes necesarios para el crecimiento de las plantas. De la misma manera que con el movimiento de arena, todas las especies con las cuales se ha experimentado el déficit de nutrientes han sido tolerantes a éste. Por otro lado, aunque en la zona de la playa los niveles de humedad no son muy bajos y en ocasiones pueden presentarse inundaciones, durante los meses de marzo a junio existen temperaturas muy elevadas y la arena superficial generalmente está seca. Con relación a la baja disponibilidad de agua solamente se tienen datos para Chamaecrista chamaecristoides, y se conoce que tiene una tolerancia tan alta que incluso puede llegar a sobrevivir hasta 80 días sin ningún tipo de irrigación (Martínez et al, 1994). Ante estas circunstancias la alta tolerancia de

Chamaecrista chamaecristoides favorece su capacidad de establecimiento en comparación con otras especies posiblemente menos resistentes.

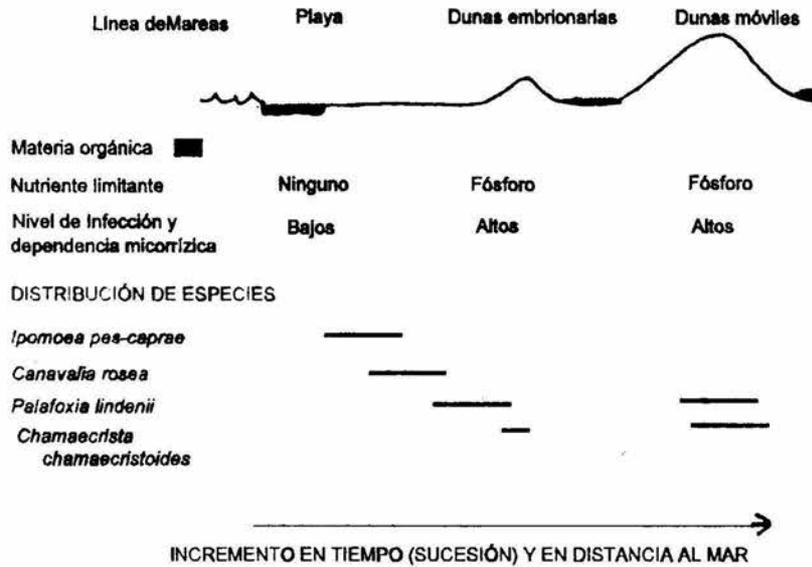
En ambientes con suelos infértiles, las plantas tienden a presentar tasas de crecimiento bajas (Chapin, 1980) y poca flexibilidad en la relación entre el peso de la raíz y de la parte aérea (R/S). Con relación a lo estudiado con especies tropicales de dunas, lo anterior puede generalizarse, aunque algunas de las especies presentan plasticidad en su relación raíz-tallo. Por otro lado, en estos ambientes, la asociación con microorganismos (bacterias, hongos) puede hacer más eficiente la captura de nutrimentos.

### **c) Asociación con hongos micorrizógenos**

En algunos trabajos se ha documentado que la asociación de las plantas de dunas costeras con micorrizas favorece el aporte de fósforo principalmente (Koske y Polson, 1984; Gange et al. 1990), de otros elementos y del agua (Herrera et al., 1984; Stahl y Smith, 1984; Allen, 1991). En nuestro país se ha empezado a estudiar el papel de esta asociación en los sistemas costeros. Como vemos en la Tabla 1 actualmente ya se tienen algunos datos sobre la dependencia de algunas especies y se ha empezado a conocer su papel ecológico en el sistema (L. Corkidi, en prep; R. García et al., en prep; Capítulo 2 de este trabajo). Al parecer, existe una relación entre el grado de infección, la dependencia micorrízica y el estado sucesional del sistema. Esta relación está asociada a la disponibilidad de nutrimentos en el suelo y a la capacidad competitiva de las especies en cada estadio sucesional (Read, 1984).

Para las plantas estudiadas en el Morro de la Mancha existe una relación entre la dependencia micorrízica, el grado de infección y el lugar que ocupan las especies en el proceso sucesional del sistema (Figura 1). En la zona próxima a la línea de mareas no existen limitaciones en la disponibilidad de nutrientes. En esta zona Ipomoea pes-caprae alcanza su mayor distribución y presenta valores de infección micorrízica relativamente bajos y no es dependiente a la asociación. Conforme nos alejamos de la línea de mareas en donde el proceso sucesional es más avanzado tanto la vegetación como los hongos vesículo arbusculares tienden a incrementar su riqueza y abundancia. las especies de estos sitios presentan alta dependencia micorrízica como es el caso de Chamaecrista chamaecristoides y Palafoxia lindenii.

**Figura 1.- Relación entre la distribución de la vegetación, la disponibilidad de nutrientes y la asociación con MVA.**



#### **d) Salinidad edáfica**

Los valores de salinidad encontrados en la playa del Morro de la Mancha son similares a los obtenidos para otras playas ( Davis, 1942; Johnson, 1977; Barbour *et al.*, 1985) y fluctúan entre el 2 y el 3 por ciento. En la Tabla 2 se muestra que *Sesuvium portulacastrum* presenta porcentajes de germinación más altos que otras especies en agua salada. Su distribución siempre fue cercana a la línea de mareas (Capítulo 1). Algunas semillas de esta especie pueden ser transportadas por el oleaje y ser depositadas cerca de la línea de mareas donde la salinidad es alta. Consecuentemente esta capacidad de germinar en suelos salinos es una característica adaptativa para el establecimiento de esta especie. Las otras especies pueden sobrevivir un tiempo bajo

condiciones de salinidad y tienen porcentajes altos de germinación después de transferirlas a charolas sin agua de mar (Tabla 2). Esto puede considerarse como una forma de evadir la salinidad a la que posteriormente pueden estar expuestas las plántulas; una vez que el potencial osmótico decrece, las semillas germinan y el establecimiento de plántulas puede ser más exitoso. También se ha reportado tolerancia de plántulas a condiciones de salinidad en las cuales inclusive llega a incrementarse la ganancia de biomasa (Barbour et al., 1985; Lee e Ignaciuk, 1985). Con relación a las especies en el Morro de la Mancha podemos ver que los resultados del Capítulo 2 hacen notable la tolerancia diferencial entre Ipomoea pes-caprae, Canavalia rosea y Palafoxia lindenii (Tabla 1). Se comprobó que Ipomoea pes-caprae es una especie con alta tolerancia a la inundación con agua de mar. Por otro lado, la salinidad produjo alta mortalidad en las plántulas de Palafoxia lindenii y Canavalia rosea. Algunas de las respuestas a la salinidad han sido reportados por Naidoo y Mundree (1993) para Sporobolus virginicus. En esta especie se ha reportado una reducción en la asignación de biomasa a la parte aérea y en la fotosíntesis debido al efecto de iones específicos. Para Ipomoea pes-caprae (Capítulo 2) no se encontró ningún tipo de respuesta morfológica (i.e. asignación raíz-tallo, área foliar específica) ni en la tasa de crecimiento. Probablemente los mecanismos que le permiten tolerar la salinidad están relacionados con respuestas funcionales como puede ser la tasa fotosintética de esta especie.

#### **e) Inundaciones con agua dulce**

Las inundaciones con agua dulce no habían sido consideradas dentro de la playa

como un factor importante en la dinámica y distribución de las especies. Sin embargo, con los resultados del Capítulo 1 pudimos constatar que cuando éstas se presentan la importancia relativa de las especies se altera notablemente. En la actualidad contamos con los datos experimentales para especies de playa como Palafoxia lindenii, Canavalia rosea, Ipomoea pes-caprae y Sesuvium portulacastrum. La respuesta de las especies tolerantes fue generar un crecimiento menor de la raíz que reduce la demanda de oxígeno en condiciones de anaerobiosis. Debido a la importancia que tuvo la inundación con agua de lluvia sería conveniente conocer cuales son las respuestas de especies consideradas como propias de zonas inundadas (principalmente ciperáceas) y que en playas protegidas como la del Morro de la Mancha forman parte importante en la composición de especies.

## Conclusiones

En resumen, los experimentos realizados a la fecha y el conocimiento que se tiene sobre la variación espacio-temporal de la playa nos permiten plantear una serie de hipótesis y conclusiones. Con relación a la zonación de las especies es muy probable que la distribución de Chamaecrista chamaecristoides, Trachypogon gouinii y Palafoxia lindenii lejos de la línea de mareas se deba a la salinidad de esta zona, ya que el movimiento de arena no parece ser un factor que afecte a estas especies. En el caso de Palafoxia lindenii, aunque tiene una distribución más cercana a la línea de mareas que Chamaecrista chamaecristoides, las plantas suelen estar en sitios donde la salinidad es baja (Capítulo 1). Además, para esta especie se demostró experimentalmente que su tolerancia al agua salada es reducida. Las especies más expuestas a la línea de mareas

(por ejemplo *Ipomoea pes-caprae* y *Canavalia rosea*) llegan a invadir zonas más adentro pero sólo parcialmente. Aunque se ha visto que tienen una alta tolerancia a condiciones bajas de nutrimentos (Tabla1) puede ser que competitivamente se vean superadas por otras especies con mayor tolerancia o asociadas a hongos micorrizógenos.

Por otro lado, parece ser que las respuestas plásticas están relacionadas con fenómenos que se presentan sólo en alguna época del año como el movimiento de arena. Por su parte, las condiciones más constantes temporalmente como la poca disponibilidad de nutrimentos y de agua han provocado que se seleccionen poblaciones con tasas de crecimiento bajas y una asignación de biomasa mayor a raíces (Chapin, 1980).

Aunadas a las respuestas fisiológicas de las plantas, otras características de historia de vida han permitido la presencia de estas especies en la playa. Particularmente la clonalidad y los patrones de germinación sincronizados para evadir la presencia de disturbios son favorables en estos sistemas. Todos estos patrones son semejantes a los encontrados para especies templadas aunque existen algunas diferencias. Por ejemplo, en zonas templadas se ha visto que una característica para colonizar las partes cercanas a la línea de mareas es el establecimiento de especies anuales que se sitúan cuando las condiciones no son tan adversas. Sin embargo, en zonas tropicales (al menos para el Morro de la Mancha) no hay presencia de especies anuales en la zona más expuesta.

Con relación a la asociación de las plantas con hongos micorrizógenos, recientemente se ha iniciado su estudio en estos sistemas que se caracterizan por la poca disponibilidad de nutrientes. En estudios posteriores es importante considerar que la asociación se presenta dentro de un ambiente muy dinámico. Por lo tanto es interesante

analizar cómo afecta esta variación ambiental las relaciones simbióticas que tienen las plantas con los hongos y el papel que desempeñan dentro de la comunidad. En este sentido, los resultados del Capítulo 2 permitieron conocer que la asociación con micorrizas puede verse afectada por la presencia de disturbios y que tener una alta dependencia puede ser un costo cuando las condiciones ambientales son adversas como en el caso de la inundación con agua de mar (*Palafoxia lindenii* y *Canavalia rosea*). Por otro lado, el estudio de las micorrizas en los sistemas de playa probablemente podrá esclarecer algunos patrones de zonación y explicar cuestiones como el incremento en vigor cuando las plantas son enterradas.

Finalmente, las playas son considerados como sistemas muy dinámicos. Sin embargo, en la mayoría de los trabajos que se han realizado, esta dinámica queda solamente referida y se hace una descripción estática de la playa. Con los resultados de esta tesis se puede concluir que la variación temporal trae consigo cambios importantes en la composición y la distribución de las especies que pueden ser entendidos en función de sus tolerancias. La cercanía con el mar ha permitido el desarrollo de sólo algunas especies tolerantes a condiciones de salinidad, movimiento de arena, etc. El conocimiento sobre las comunidades de playa será cada vez más claro si se conocen cuáles son las características físicas de cada playa que pueden restringir el establecimiento de poblaciones vegetales. Cada uno de estos factores pueden ser analizados experimentalmente y así establecer patrones sobre la tolerancia de las especies y conformar un marco compartivo entre las distintas comunidades de playa. En este marco comparativo deben considerarse las características físicas y la variación

temporal de cada comunidad que nos permita ir encontrando patrones tanto en la influencia de los disturbios como en las respuestas de las especies ante las condiciones limitantes de estos sistemas

## REFERENCIAS

Allen, M. F. 1991. *The Ecology of Mycorrhizae*. Cambridge University Press, Cambridge.

Barbour, M. G., de Jong, T. M., y Pavlik, B. M. 1985. Marine, beach and dune plant communities pp 296-322. En: Chabot B.F. y Mooney H.A. (eds.). *Physiological Plant Ecology of North American Plant Communities*. Chapman & Hall, Nueva York.

Chapin, F.S. III. 1980. *The mineral nutrition of wild plants*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:233-260.

Davis, J.H. Jr. 1942. *The ecology of the vegetation and topography of the Sand Keys of Florida*. *Papers from the Tortugas Laboratory*, 33: 113-195.

Epstein, E. 1972. *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*. Wiley, Nueva York.

Evans, G.C. 1972. *The Quantitative Analysis of Plant Growth*. Blackwell, Oxford Londres.

Gange, A.C., Brown, V.K. y Farmer, L.M. 1990. A test of mycorrhizal benefit in an early successional plant community. *New Phytologist*, 115: 85-91.

Herrera, R.A., Ferrer, R.L. y Prikryl, Z. 1984. Determinación colorimétrica de la densidad

de infección en micorrizas VA por extracción del azul de tripán. II. Comparación con otros métodos. *Acta Botánica Cubana*, No. 20, (Especial): 159-175.

Hesp, P.A. 1991. Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. *Journal of Arid Environments*, 21: 165-191.

Hunt, R. 1982. *Plant Growth Curves: The Functional Approach to Plant Growth Analysis*. Edward Arnold. Londres.

Johnson, A.F. 1977. A survey of the strand and dune vegetation along the Pacific and southern gulf coasts of Baja California, Mexico. *Journal of Biogeography*, 7:83-99.

Koske, R. E. y Polson, W. R. 1984. Are VA mycorrhizae required for sand dune stabilization?. *BioScience*, 34: 420-424.

Lee, J.A. e Ignaciuk, R. 1985. The physiological ecology of strandline plants. *Vegetatio*, 62: 319-326.

Martínez, M.L. 1994. Sobrevivencia y Establecimiento de Plántulas de una Especie Colonizadora de Dunas Costeras: Chamaecrista chamaecristoides. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Martínez, M. L. y Moreno-Casasola, P. (en prensa). Effects of burial by sand on seedling growth and survival in six tropical sand dune species from the Gulf of México. *Journal of Coastal Research*, 11

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

Martínez, M.L. y Rincón E. 1993. Growth analysis of Chamaecrista chamaecristoides (Leguminosae) under contrasting nutrient conditions. *Acta Oecologica*, 14: 521- 528.

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

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

Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biotica*, 7: 577-602.

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

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

Naidoo, G. y Mundree, S.G. 1993. Relationship between morphological and physiological responses to waterlogging and salinity in Sporobolus virginicus (L.) Kunth. *Oecologia*, 93: 360-366.

Pérez- Maqueo, O., Martínez, M.L. y Rincón, E. (en revisión). Plastic responses to light in five tropical sand dune plant species: a comparative study of growth and survival.

Read, D.J. 1984. The structure and function of the vegetative mycelium of mycorrhizal

roots pp215-220. En: Jennings, D.H. y Rayner, A.D.M. (eds.) *The Ecology and Physiology of the Fungal Mycelium*. Cambridge University Press. Cambridge.

Stahl, P.O. y Smith, W.K. 1984. Effects of different geographic isolates of Glomus on the water relations of Agropyron smithii. *Mycologia*, 76:261-267.

Weast, R.C. 1977. *Handbook of Chemistry and Physics*. 57th edn. Chemical Rubber Company Press. Chicago.