



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

VARIACIÓN DE RASGOS DE HISTORIA DE VIDA  
DE *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* (A. Gray)  
A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE ARIDEZ

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO EN:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A :

**BIOL. CÉSAR ENRIQUE ROMERO HIGAREDA**

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSÉ ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO

MÉXICO D. F.

AGOSTO 2007



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

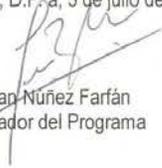
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de marzo del 2007, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **Romero Higareda César Enrique** con número de cuenta **501048611** con la tesis titulada: "**Variación de rasgos de historia de vida de *Jacquinia macrocarpa ssp. pungens* a lo largo de un gradiente de aridez**" bajo la dirección del Dr. **Alberto Búrquez Montijo**.

Presidente:	Dr. Juan Núñez Farfán
Vocal:	Dr. Mauricio Quesada Avendaño
Secretario:	Dr. Alberto Búrquez Montijo
Suplente:	Dr. Eduardo Morales Guillaumin
Suplente:	Dr. Víctor Luis Barradas Miranda

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 5 de julio del 2007

  
Dr. Juan Núñez Farfán  
Coordinador del Programa

Deseo expresar el más profundo agradecimiento al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad de llevar a cabo estudios de Posgrado, en particular al Instituto de Ecología y a la Estación Regional Noroeste de la UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología cuyo apoyo económico de la beca 167296 hizo posible el llevar a cabo los estudios de Posgrado.

A la Dirección General de Estudio de Posgrado por el apoyo económico mediante la beca complementaria.

## DEDICATORIA

A mi Madre Juana María, quien siempre ha sido guía y la fuerza que por siempre me ha impulsado...

Para mi Padre César, cuyo apoyo en todos sentidos me ayudó a entender de mejor manera la Vida...

Para mis tíos Antonio y Estela, cuyo apoyo y cariño siempre han estado presentes e incondicionales...

Para mi hermana Marcela y mi primo Gerardo por confrontar la adversidad con gran tesón...

Para Yamell y Ximena por su presencia...

Gracias a Dios por darme Fé en la Razón....

## AGRADECIMIENTOS

Por siempre estaré profundamente agradecido por el excelso apoyo, tutoría, consejos y amistad de los Dres. Alberto Búrquez, Angelina Martínez y de sus hijos Berti y Emilio. Sin ellos, nada de este proyecto hubiese sido posible, para ellos mi más profundo respeto y agradecimiento.

Para los Dres. Héctor Godínez y Víctor Barradas, de quienes aún en la distancia, siempre tuve presente sus aportaciones.

Muchas Gracias a mis maestros: Alfonso Valiente, Julio Campo, Meli Mandujano, Lalo Morales, Juan Núñez, Rodolfo Dirzo, Pilar Huante, Víctor Barradas, Alma Orozco, cuyo conocimiento impartido siempre lo habré de llevar presente.

Para mis compañeros de Posgrado del ERNO, con quienes tuve grandes momentos de aprendizaje en el trabajo de campo, de laboratorio y de anécdotas, Quena Bustamante, Martha Sapiens, Baruk Maldonado, Arturo Romero, Edgar Beltrán, Nohelia, Carmen, Ramsés, Chalío, Michelle, Rita, Liz siempre estaré en deuda con todos ellos.

Para mis compañeros del Instituto de Ecología: Carlos-Perú-, Enrique, Christopher, Lugi, Javier, Irene, Yayeé, Elizabeth...

Para el personal del ERNO, cuyo apoyo siempre ha estado ahí, María Jesús y Marielos

Para mis maestros, compañeros y amigos de la Escuela de Biología quienes me motivaron y ayudaron a emprender esta larga travesía: Gilberto Márquez, Roberto Fong y José Díaz.

Para los maestros Baldomero Corona y Artemio Ortiz, quienes en los momentos más difíciles fueron un apoyo extraordinario para la conclusión de este proyecto.

# ÍNDICE

## CAPÍTULO I

### *HISTORIAS DE VIDA*

1.1 Historias de vida	1
1.2 Antecedentes	2
1.3 Justificación	3
1.4 Descripción de <i>Jacquinia macrocarpa</i> ssp. <i>pungens</i>	4
1.5 Objetivo General	5
1.5.1 Objetivos Específicos	5
1.6 Hipótesis	6
Bibliografía	7

## CAPÍTULO II

### *SITIOS DE ESTUDIO Y MÉTODOS*

2.1 Descripción de los Sitios de Estudio	10
2.2 Correlaciones entre factores geográficos y ambientales	15
Bibliografía	18

## CAPÍTULO III

### *ESTRUCTURA DE TAMAÑOS, FORMA Y ALOMETRÍA*

3.1 Introducción	19
3.1.1 Variabilidad de Tamaño y Forma	20
3.1.1.1 Tamaño	20
3.1.1.2 Forma	20
3.1.2 Individuos con Troncos Múltiples	20
3.2 Métodos de Muestreo	21
3.3 Resultados	23

3.3.1 Estructura de Tamaños	23
3.3.1.1 Correlaciones de Rasgos de Tamaño - Ambiente	28
3.3.2 Forma	34
3.3.2.1 Correlaciones de Forma - Ambiente	38
3.3.3 Alometría	42
3.3.4 Individuos con Troncos Múltiples	44
3.3 Discusión	48
Bibliografía	58

## **CAPÍTULO IV**

### *CARACTERÍSTICAS FOLIARES*

4.1 Introducción	66
4.2 Métodos de Muestreo	69
4.3 Resultados	70
4.3.1 Correlaciones de Variables Foliareas - Ambiente	73
4.3.2 Alometría de Variables Foliareas	77
4.4 Discusión	80
Bibliografía	87

## **CAPÍTULO V**

### *FRUTOS Y SEMILLAS*

5.1 Introducción	92
5.1.1 Descripción de frutos de <i>Jacquinia macrocarpa</i> ssp. <i>pungens</i>	93
5.2 Métodos de Muestreo	94
5.3 Resultados	95
5.3.1 Resultados de frutos	95
5.3.1.1 Correlaciones de Rasgos de Frutos - Ambiente	98
5.3.1.2 Alometría de Frutos	100

5.3.2 Resultados de Semillas	101
5.3.2.1 Correlaciones de Rasgos de Semillas - Ambiente	104
5.3.2.2 Alometría de Semillas	105
5.3.3 Relación alométrica Fruto - Semilla	107
5.3.4 Distribución intra - poblacional de la Masa de la Semilla	109
5.4 Discusión	111
Bibliografía	117
Conclusiones	122
Bibliografía	124

## RESUMEN

### VARIACIÓN DE RASGOS DE HISTORIA DE VIDA DE *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* (THEOPHRASTACEAE) A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE ARIDEZ

- 1.- Se analizaron quince rasgos de historia de vida, cuatro de tamaño y forma, cuatro rasgos foliares y siete rasgos de frutos y semillas, de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete poblaciones de la costa del Pacífico en el noroeste de México que cubren un gradiente de 1600 km de longitud. Los promedios y variabilidad de los rasgos de historia de vida están correlacionados con los elementos ambientales en cada población.
- 2.- Los árboles son más altos en los sitios mésicos, pero considerablemente más grandes en los áridos. La variable que presenta mayor magnitud de cambio es el área basal, la cual crece veintiún veces entre los sitios mésicos y los xéricos. La variabilidad tiende a ser mayor en sitios húmedos tanto en área basal como en altura. Los valores extremos de variabilidad de cobertura, se hallan en sitios húmedos. Esta es una indicación de la afinidad primaria de este taxón con zonas áridas y secundaria con regiones más mésicas.
- 3.- Los árboles son más altos y esbeltos en los sitios húmedos, mientras que en las zonas áridas la forma tiende a ser baja y hemisférica, una clara indicación de limitantes competitivas en las zonas húmedas.
4. - Las hojas son más pequeñas, y más gruesas, pesadas y densas en los sitios áridos: características típicamente asociadas a economía hídrica. El área foliar es el rasgo que presenta la mayor tasa de cambio. La variabilidad de los rasgos foliares es en general más alta en los sitios húmedos.
5. - Los frutos son notablemente mayores en los sitios húmedos. La masa y la pulpa del fruto presentan el mayor cambio en el gradiente. La variabilidad de los frutos es similar entre sitios. La masa total de semillas y el número de semillas por fruto disminuyen conforme se incrementa la aridez, mientras que la masa no difiere entre poblaciones, por lo que el porcentaje de la masa total de semillas con respecto del peso del fruto aumenta latitudinalmente.
- 6 - Los factores ambientales asociados con el agua son los que con mayor frecuencia presentan mayor valor y significancia en los productos de correlación. Los factores asociados a la irradiación también juegan un papel significativo, aunque es difícil separar los efectos de precipitación e irradiación.
7. - La amplia variabilidad y el patrón de cambio de los rasgos de historia de vida analizados, indican una marcada respuesta a los cambios en los factores ambientales. Estos resultados, sugieren que existen

procesos adaptativos a lo largo del gradiente, particulares a las condiciones ambientales de cada población que están mediados principalmente por la economía de agua en el norte árido y por competencia por luz en las selvas bajas del occidente de México.

## ABSTRACT

### LIFE-HISTORY TRAIT VARIATION OF *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* (THEOPHRASTACEAE) ALONG AN ARIDITY GRADIENT

- 1.- Fifteen life history traits of *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* that included four traits of size and form, four leaf traits and seven fruit and seed traits, from seven sites along 1600 km on the northwest Pacific coast of Mexico were analyzed. The averages and variability of these traits are correlated with the environmental factors at every site.
- 2.- The trees are taller at the southern mesic sites, but considerably bigger at the northern xeric sites. The basal area was the trait which showed the highest rate of increase (twenty fold) between the driest and the wettest sites. Basal area and height variability tends to be more pronounced at the humid sites. Extreme values of tree cover variability were also found at the humid sites. These findings are a clear indication of the primary affinity of this taxon to arid sites and secondary to more mesic sites.
- 3.- Trees are taller and thinner at the humid sites, whilst at the arid sites the form is low and hemispherical, a clear indication of the competitive constraints at the humid sites.
- 4.- Leaves are smaller, thicker, heavier and denser at the dry sites: traits typically linked to water economy. Leaf trait variability tends to be higher at the humid sites.
- 5.- Fruits are notoriously bigger at the humid sites. Fruit mass and fruit pulp show the greatest rate of change along the gradient. Fruit trait variability is similar among sites. Seed total mass and number of seeds per fruit decrease as aridity increases, while seed mass does not change significantly, therefore the percentage of seed mass with respect to fruit mass increases with aridity.
- 6.- Environmental factors associated with water availability are more frequently and significantly correlated with the life history traits analyzed. Factors associated with irradiance also have an important role, though it is difficult to separate the effects of precipitation and irradiance.
- 7.- The wide variation and the pattern of change of the analyzed life history traits, indicate a clear answer to the environmental change. These results, suggests that there are adaptive processes along the gradient, particular to the environmental conditions at each site, driven mainly by the economy in the water use at the arid northern sites and the light competition at the tropical dry forests in the southern sites.

# CAPÍTULO I

## 1.1 Historias de Vida.

Las características de historia de vida son resultado de la interacción entre el genotipo y el ambiente (Stearns, 1992; Briggs & Walters, 1997; Niklas, 1997; Schlichting & Pigliucci, 1998). Estas características de carácter fenotípico, influyen directamente en la sobrevivencia y la reproducción de los organismos, pues los cambios en la densidad poblacional representan eventos de reproducción diferencial. Por esta razón, las características de historia de vida pueden estudiarse observando los cambios numéricos en las poblaciones, y tienen por lo tanto, una relación directa con los eventos demográficos (Ricklefs, 1973; Stearns, 1992). En este marco conceptual, la comparación a nivel intra e inter-específico de un cierto rasgo de historia de vida, representa una oportunidad única para el estudio de la ecología y la evolución. A nivel inter - específico, se revelan grandes patrones de carácter adaptativo, que pueden agruparse en grupos funcionales y estrategias de ciclo de vida. La variación intra - específica puede ser interpretada como un componente de la adecuación, que permite darle seguimiento a la dinámica del cambio en un contexto ecológico que cambia en tiempo y en espacio (Venable, 1984).

Una de las formas de estudiar la evolución de las características de historia de vida, consiste en el análisis de los patrones de correlación entre los rasgos fenotípicos y la variabilidad ambiental (Franco & Silvertown, 1996). De igual forma, se puede estudiar la estructura de la covarianza entre rasgos de historia de vida que evolucionan de manera sinérgica cuando están correlacionados positivamente, pero que alcanzan un límite sub-óptimo cuando sus correlaciones son negativas (Venable & Búrquez, 1990).

El estudio de los rasgos de historia de vida permite abordar la comprensión de los fenómenos adaptativos (Partridge & Harvey, 1988). Su análisis brinda una herramienta para medir la adecuación poblacional (Stearns, 1992; Silvertown & Doust, 1993). Gran parte de estos rasgos pueden estudiarse analizando la demografía, la genética cuantitativa y las normas de reacción, los *trade - offs* y las limitantes del diseño filogenético (Stearns, 1992). Se ha demostrado que las poblaciones de plantas que ocupan ambientes muy distintos, están generalmente diferenciadas con respecto a los rasgos de sus historias de vida, tanto en términos morfológicos como fisiológicos y conductuales (Venable & Búrquez, 1989; Daehler *et al.*, 1999; Volis *et al.*, 2002), así como en diferentes escalas espaciales (Linhart & Grant, 1996).

## 1.2 Antecedentes.

El estudio de la variación fenotípica tiene una larga historia en la biología evolutiva. Los primeros trabajos sobre la variación fenotípica en las poblaciones de una especie datan de la época de Linneo (Briggs & Walters, 1997). Göte Turesson en 1922, fue pionero en la definición de los ecotipos como poblaciones o grupos de poblaciones distinguibles por sus rasgos morfológicos y/o fisiológicos, productos al menos parcialmente, de una respuesta genética a un ambiente particular. Posteriormente, en la década de los cuarenta, Clausen, Keck & Hiesey plantean que la mayoría de las especies son un conglomerado de ecotipos, que conforme más grande sea su distribución o el ámbito de condiciones ambientales que ocupan, mayor será el número de ecotipos que la componen, siempre y cuando se cumplan las condiciones de variabilidad genética y flujo genético limitado (Núñez - Farfán & Schlichting, 2001). La escala en la que este proceso de diferenciación puede ocurrir, puede ser de cientos de kilómetros, a unos cuantos metros (Daehler *et al.*, 1999). Otros estudios sobresalientes incluyen a EB Ford y su trabajo en la variabilidad de lepidópteros. David Lack y su estudio con los pinzones, HB Kettlewell y su clásico estudio de las polillas del género *Biston* entre otros (Ridley, 2003)

Dado que en los gradientes de latitud y altitud se conjuntan muchas escalas de variación ambiental, una de las principales preguntas que el estudio de la variación geográfica aborda es: ¿Cuales son los patrones y causas de la variación a lo largo de gradientes de latitud y altitud?. Se ha encontrado que en muchos casos, los patrones de variación a lo largo de estos gradientes, indican patrones adaptativos que pueden ser explorados formalmente. Este proceso de variación puede ser muy complejo y multidimensional (Gould & Johnston, 1972). Sin embargo, el significado adaptativo se hace más convincente cuando existe covariación entre las características fenotípicas y el gradiente ambiental, biótico o abiótico (Jonas & Geber, 1999).

Los factores del ambiente físico más importantes a lo largo de los gradientes maestros, incluyen la precipitación, la temperatura y la irradiación, otros elementos incluyen rasgos edáficos, de disponibilidad de agua y relieve. En general, estos elementos abióticos conforman las respuestas de variabilidad fenotípica en un sentido amplio de la población. Los elementos bióticos conforman un tipo de respuesta más fina a nivel poblacional y en muchos casos son los elementos fundamentales que controlan el tamaño de la población y la dirección evolutiva. (Shorrocks, 1978).

El grado de cambio en la calidad e intensidad de los factores ambientales tiende a producir patrones ambientales de respuestas funcionales morfológicas y fisiológicas. De este modo, el tamaño y la forma de los individuos puede variar en función de la heterogeneidad ambiental. (Enquist & Niklas, 2001), lo

que ha de proveerle a los individuos ventajas competitivas. En especies perennes, los rasgos foliares tienden a presentar un mayor ahorro de agua y nutrientes conforme se incrementa la aridez y disminuye la disponibilidad de nutrientes (Westoby *et al.*, 2002). Del mismo modo, Volis *et al.* (2002), señalan que las plantas tienden a destinar un mayor presupuesto de sus recursos a la biomasa reproductiva al incrementarse la precipitación.

En la síntesis de estudios empíricos y teóricos, Farris & Lechowicz (1990) describen tres categorías amplias de rasgos funcionales y morfológicos que son determinantes en las historias de vida y por tanto en la adecuación de las plantas: 1) rasgos de crecimiento y arquitectura, 2) rasgos fisiológicos relacionados a la adquisición de recursos y 3) características de las semillas, los dos últimos Primack & Hyesoon (1989) destacan el área foliar y el número y peso de las semillas respectivamente.

### 1.3 Justificación.

El presente trabajo tiene como propósito explorar las respuestas morfológicas y funcionales de los individuos, los rasgos foliares y la morfología de frutos y semillas que se presentan en diferentes poblaciones de *Bonellia macrocarpa ssp pungens* (A. Gray) Ståhl (= *Jacquinia macrocarpa ssp. pungens* A. Gray). Estas poblaciones crecen a lo largo de un gradiente latitudinal con condiciones místicas y elevada cobertura del dosel en el sur y sequía y elevada insolación en el norte. En este sentido *Jacquinia macrocarpa ssp. pungens* es un caso de estudio conveniente para explorar las estrategias de la historia de vida en términos de adaptaciones a la escasez de agua y competencia por luz.

La distribución geográfica de esta especie incluye poblaciones en zonas muy secas del Desierto Sonorense y poblaciones en sitios con bosques tropicales caducifolios y sub - caducifolios, en la costa del Pacífico Mexicano (ver Ståhl, 1989). El extremo más árido del gradiente, el Desierto Sonorense, puede considerarse como una extensión de los bosques tropicales secos, pues comparte muchas de las características florísticas y estructurales de los ecosistemas tropicales con marcada estacionalidad, sin embargo, el Desierto Sonorense resulta estructuralmente más simple y con una menor biodiversidad (Búrquez *et al.*, 1999; Martínez - Yrizar *et al.*, 2000).

#### 1.4 Descripción de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens*.

Recientemente, Källersjö & Ståhl (2003), y Ståhl & Källersjö (2004), mediante el estudio de rasgos morfológicos y el uso de marcadores moleculares en estudios filogenéticos, han propuesto una nueva clasificación dentro del género *Jacquinia*. De este modo, se retoma el nombre de *Bonellia*, para asignárselo a todas las especies mesoamericanas del género *Jacquinia*, incluyendo a *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*. De este modo, el nuevo nombre para la especie de este estudio, viene a ser: *Bonellia macrocarpa* ssp. *pungens*. Siendo un sinónimo *Jacquinia pungens*. Para este estudio, considerando su fecha de inicio, se considera la antigua denominación.

*Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* llamada San Juan en Sinaloa, San Juanico en Sonora, *tásiro* por los indios mayo y *cof* por la etnia Seri, es una especie morfológicamente muy variable (Turner *et al.*, 1995). En el Desierto Sonorense crece a lo largo de riberas de arroyos, sobre planicies pedregosas y en pendientes áridas; mientras que en las selvas secas del sur de México es común encontrarla en sitios con pendientes pronunciadas. Su ámbito de distribución alcanza los casi 30°N en la localidad más septentrional. Hacia el sur, se distribuye ampliamente a lo largo de la Costa del Pacífico, hasta unirse con la sub - especie *macrocarpa*, probablemente en los estados de Jalisco o Michoacán. Ésta última sub - especie se distribuye tanto en la costa del Golfo de México como en la del Pacífico, extendiéndose hasta Centroamérica (Ståhl, 1989).

Probablemente, factores del medio físico como la irradiación, temperatura, disponibilidad de agua y la incidencia de heladas invernales, limitan su distribución septentrional (Turner *et al.*, 1995), mientras que en la región sur de su distribución, factores asociados a la disponibilidad de luz (claros dentro del dosel) y defensa contra herbívoros, son probablemente elementos más importantes.

En el Desierto Sonorense, *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* se comporta como una especie perennifolia (Shreve, 1965; Felger & Moser, 1985 en Turner *et al.*, 1995). Más al sur, en el bosque tropical seco, los individuos de esta especie pierden sus hojas por lo menos cuatro semanas luego del inicio de la época lluviosa. Después, conforme el dosel superior pierde sus hojas *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens*, produce nuevo follaje (Janzen, 1970).

## 1.5 Objetivo General.

Determinar los patrones de variación fenotípica y su correlación con la variación ambiental en algunos rasgos de historia de vida en poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* que se distribuyen a lo largo de un gradiente latitudinal de aridez.

### 1.5.1 Objetivos específicos.

\* Evaluar la estructura de tamaños medida como área basal, altura y cobertura, en las diferentes poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* y su covariación ambiental.

\* Determinar las relaciones alométricas de las variables estructurales que determinan el tamaño y forma de los árboles, así como su variabilidad y estructura de correlación dentro y entre las poblaciones a lo largo del gradiente.

\* Examinar la variabilidad y la correlación con el ambiente de características foliares asociadas con la economía del agua y la fotosíntesis como: área foliar, masa foliar por área (MFA), grosor y densidad foliar.

\* Analizar la variabilidad de las características de los frutos y las semillas, dentro y entre poblaciones, así como sus relaciones alométricas.

## 1.6 Hipótesis.

A lo largo de la costa del Pacífico, las diferentes poblaciones de *Jacquinia macrocarpa ssp pungens*, están expuestas a una marcada variabilidad ambiental en términos de disponibilidad de agua y luz principalmente. Las condiciones de aridez se incrementan conforme aumenta la latitud. No sólo disminuye la disponibilidad de agua a lo largo del gradiente, sino que se incrementa la insolación y por la creciente sequedad se reduce la accesibilidad temporal y espacial a los nutrientes, originando una condición que se puede equiparar a los ambientes pobres en recursos (Chapin *et al.* 1993, Cunningham *et al.* 1999). En este sentido, *Jacquinia macrocarpa ssp pungens*, representa un caso de estudio que permite explorar hipótesis relacionadas con la evolución de historias de vida, especialmente de aquellos atributos que están relacionados con la eficiencia del uso del agua y la luz. En este contexto, podemos plantear que las diferentes poblaciones de *Jacquinia macrocarpa ssp pungens* se han diferenciado dentro del ámbito de su distribución en respuesta a factores del ambiente físico.

Dentro de este marco de referencia se plantean las siguientes hipótesis:

\* En sitios más húmedos, se espera encontrar una distribución de tamaños más estable, mientras que en sitios más xéricos, se espera encontrar una distribución multimodal de tamaños, en respuesta a una mayor variación temporal en los eventos de reclutamiento.

\* Debido a que en los sitios con mayor disponibilidad de agua se experimentan potenciales hídricos menos negativos que en los sitios secos, se espera encontrar individuos de mayor altura en promedio que en sitios xéricos.

\* En ambientes xéricos con escasa presencia arbórea se espera encontrar individuos con una forma más esférica, en sitios más húmedos se espera hallar individuos altos y delgados, en respuesta a una mayor presencia de elementos arbóreos.

\* Los atributos foliares asociados a la eficiencia en el uso del agua, al proceso fotosintético y al uso de nutrientes, tienden a ser mayormente conservativos en sitios xéricos, con una tendencia opuesta en sitios más húmedos.

\* Dada la gran diferencia en la disponibilidad de recursos a lo largo del gradiente, los frutos y semillas presentan diferencias significativas entre sitios. Produciéndose frutos y semillas de mayor tamaño en sitios húmedos y presentándose una tendencia inversa al incrementarse la aridez.

## BIBLIOGRAFÍA

Briggs, D. & Walters, S.M. 1997 PLANT VARIATION AND EVOLUTION. 3rd. ed. Cambridge University Press.

Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A. & Núñez, S. 1999 SONORAN DESERT PRODUCTIVITY AND THE EFFECT OF TRAP SIZE ON LITTERFALL ESTIMATES IN DRYLAND VEGETATION. *Journal of Arid Environments* 43: 459 - 465.

Chapin, III F.S., Autumn, K. & Pugnaire, F. 1993 EVOLUTION OF SUITES IN RESPONSE TO NATURAL STRESS. *American Naturalist* 142: S78 - S92.

Cunningham, S.A., Summerhayes, B. & Westoby, M. 1999 EVOLUTIONARY DIVERGENCE IN LEAF STRUCTURE AND CHEMISTRY: COMPARING RAINFALL AND NUTRIENT GRADIENTS. *Ecology* 69 (4): 569 - 588.

Daehler, C.C., Anttila, C.K., Ayres, D.R., Strong, D.R. & Bailey, J.P. 1999 EVOLUTION OF A NEW ECOTYPE OF *Spartina alterniflora* (POACEAE) IN SAN FRANCISCO BAY CALIFORNIA, USA. *American Journal of Botany* 86 (4): 543 -546.

Enquist, B.J. & Niklas, K.J. 2001 INVARIATE SCALING RELATIONS ACROSS TREE - DOMINATED COMMUNITIES. *Nature* 410: 655 -660.

Farris, M.A. & Lechowicz, M.J. 1990 FUNCTIONAL INTERACTIONS AMONG TRAITS THAT DETERMINE REPRODUCTIVE SUCCESS IN A NATIVE ANNUAL PLANT. *Ecology* 71 (2): 548 - 557.

Franco, M. & Silvertown, J. 1996 LIFE HISTORY VARIATION IN PLANTS, AN EXPLORATION OF THE FAST - SLOW *CONTINUUM* HYPOTHESES. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London B* 351: 1341 - 1348.

Gould, S.J. & Johnston, R.F. 1972 GEOGRAPHIC VARIATION. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 457 - 497.

Janzen, D. 1970 *Jacquinia pungens* A HELIOPHILE FROM THE UNDERSTOREY OF TROPICAL DECIDUOUS FOREST. *Biotropica* 2 (2): 112 - 119.

Jonas, C.S. & Geber, M.A. 1999 VARIATION AMONG POPULATIONS OF *Clarkia unguiculata* (ONAGRACEAE) ALONG AN ALTITUDINAL AND LATITUDINAL GRADIENTS. *American Journal of Botany* 86 (3): 333 - 343.

Källersjö, M. & Ståhl, B. 2003 PHYLOGENY OF THEOPHRASTACEAE (ERICALES S. LAT)

International Journal of Plant Sciences 164 (4): 579 - 591.

Linhart, Y.B. & Grant, M.C. 1996 EVOLUTIONARY SIGNIFICANCE OF LOCAL DIFFERENTIATION IN PLANTS. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 237 - 277.

Martínez-Yrizar, A. Búrquez. A. & Maass, M. 2000 STRUCTURE AND FUNCTIONING OF ATROPICAL DECIDUOUS FOREST IN WESTERN MEXICO. En *The Tropical Deciduous Forest of Álamos. Biodiversity of A Threatened Ecosystem in Mexico*. Robichaux, R & Yetman, D. A. The University of Arizona Press.

Niklas K. J. 1997 THE EVOLUTIONARY BIOLOGY OF PLANTS. The University of Chicago Press. Chicago Illinois.

Núñez-Farfán, J. & Schlichting, C.D. 2002 EVOLUTION IN CHANGING ENVIRONMENTS. THE SYNTHETIC WORK OF CLAUSEN, KECK AND HIESEY. *Quarterly Review of Biology* 76 (4): 433-457.

Partridge, L. & Harvey, P.H. 1988 THE ECOLOGICAL CONTEXT OF LIFE HISTORY EVOLUTION. *Science* 241: 1449 - 1455.

Primack, R. B. & Hyesoon, K. 1989 MEASURING FITNESS AND NATURAL SELECTION IN WILD PLANT POPULATIONS. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 367 - 376.

Ricklefs, R.E. 1973 ECOLOGY. Chiron Press, Newton Massachusets.

Ridley, M. EVOLUTION. 3rd Edition Blackwell Publishing.

Schlichting, C. D. & Pigliucci M. 1998 PHENOTYPIC EVOLUTION: A REACTION NORM PERSPECTIVE. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.

Shorrocks, B. 1978 THE GENESIS OF DIVERSITY. Hodder & Stoughton England.

Silvertown, J. & Lovett-Doust, J. 1993 INTRODUCTION TO PLANT POPULATION BIOLOGY. Blackwell Science, Oxford.

Ståhl, B. 1989 A SYNOPSIS OF CENTRAL AMERICA THEOPHRASTACEAE. *Nordic Journal of Botany* 9 (1): 15 - 30.

Ståhl, B. & Källersjö, M. 2004 REINSTATEMENT OF *BONELLIA* (THEOPHRASTACEAE). *Novon* 14: 115- 118.

Stearns, S.C. 1992 THE EVOLUTION OF LIFE HISTORIES. Oxford University Press.

Turner, R.M., Bowers, J. E. & Burgess, T. L. 1995 SONORAN DESERT PLANTS: AN ECOLOGICAL ATLAS. The University of Arizona Press Tucson Az.

Venable, D.L. 1984 USING INTRASPECIFIC VARIATION TO STUDY THE ECOLOGICAL

SIGNIFICANCE AND EVOLUTION OF PLANT LIFE HISTORIES. En *Perspectives on Plant Population Ecology*. Dirzo, R. & Sarukhán J. Eds. Sinauer Associates Inc. Publishers.

Venable, D.L. & Búrquez, A. 1989 QUANTITATIVE GENETICS OF SIZE, SHAPE, LIFE HISTORY AND FRUIT CHARACTERISTICS OF THE SEED HETEROMORPHIC COMPOSITE *Heterosperma pinnatum* I. VARIATION WITHIN AND AMONG POPULATIONS. *Evolution* 43 (1): 113 - 124.

Venable, D.L. & Búrquez, A. 1990 QUANTITATIVE GENETICS OF SIZE, SHAPE, LIFE HISTORY AND FRUIT CHARACTERISTICS OF THE SEED HETEROMORPHIC COMPOSITE *Heterosperma pinnatum* II. CORRELATION STRUCTURE. *Evolution* 44 (7): 1748 - 1763.

Volis, M., Mendlinger, S. & Ward, D. 2002 DIFFERENTIATION IN POPULATIONS OF *Hordeum spontaneum* ALONG A GRADIENT OF PRODUCTIVITY AND PREDICTABILITY: LIFE HISTORY AND LOCAL ADAPTATION. *Biological Journal of The Linnean Society* 77: 479 - 490.

Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. 2002 PLANT ECOLOGICAL STRATEGIES: SOME LEADING DIMENSIONS OF VARIATION AMONG SPECIES. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125 - 159.

## CAPÍTULO II

### SITIOS DE ESTUDIO

#### 2.1 Descripción de los sitios de estudio.

Se eligieron siete sitios para el estudio de la ecología de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*. Los sitios se distribuyen a lo largo de la costa de Pacífico Mexicano y el pie de monte de la Sierra Madre Occidental, que limitan su distribución en el occidente y oriente respectivamente. Como consecuencia, el ámbito de distribución de esta especie es muy angosto y alargado. La ubicación de los sitios de muestreo dentro del ámbito de distribución de esta subespecie cubren 1600 km en el eje NW y no más de 150 en el eje E - W (Fig 2.1). Debido a la gran extensión latitudinal, los sitios de muestreo exhiben una notable variación ambiental que destaca por el gradiente de precipitación, temperatura, irradiación y la marcada variabilidad promedio mensual y anual de estos factores.

Los sitios se ubican en el bosque tropical caducifolio (BTC) de la costa jalisciense en la Estación de Biología del IBUNAM, en Chamela Jalisco; en el bosque tropical sub-caducifolio del Mineral de Nuestra Señora, en Cosalá Sinaloa; en los matorrales subtropicales aledaños a la ciudad de Culiacán Sinaloa; en el matorral costero del sur de Sonora en la comunidad de Coteco; y en las planicies costeras que conforman el delta del río Sonora, dentro de la subdivisión del Desierto Sonorense: Costa Central del Golfo (Tabla 2.1, Fig. 2.1).

**Tabla 2.1.** Ubicación geográfica de los sitios de estudio.

	Chamela	Cosalá	Culiacán	Coteco	Chaparral	Tastiota	Kino
Latitud N	19°30′	24°02′	24°25′	26°30′	28°18′	28°24′	28°46′
Longitud W	105°03′	104°42′	107°22′	109°30′	111°15′	111°36′	111°54′
Altitud (m)	40	600	85	15	67	10	12

La ubicación de los sitios se determinó con un dispositivo GPS Garmin 12. Los valores de precipitación anual y temperatura fueron obtenidos en las estaciones meteorológicas más cercanas a los sitios de estudio desde el sitio en red de la CNA. La irradiación y fotoperiodo fueron calculados con base en los datos aportados por los valores de tablas disponibles en el sitio de la red: <http://aom.giss.nasa.gov>. Con base en estos datos fue posible calcular el índice de evapotranspiración



Fig. 2.1 Ubicación geográfica de los sitios de estudio. El área sombreada en verde indica la distribución de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens*, el área en rojo la de *Jacquinia macrocarpa* ssp *macrocarpa* de acuerdo a Stahl (1989).

potencial (EVPT), mediante la fórmula de Blaney - Criddle, disponible en el sitio en red de la FAO: [www.fao.org](http://www.fao.org). El índice de aridez se calculó con base en la fórmula del índice De Martonne.

$$\text{Índice de Aridez de Martonne} = \text{Precipitación Anual Total} / (\text{Temperatura Anual Promedio} + 10)$$

La clasificación climática de acuerdo a Köppen se determinó a partir de los mapas disponibles en al página de INEGI: <http://mapaserver.inegi.gob.mx/> (Tabla 2.2).

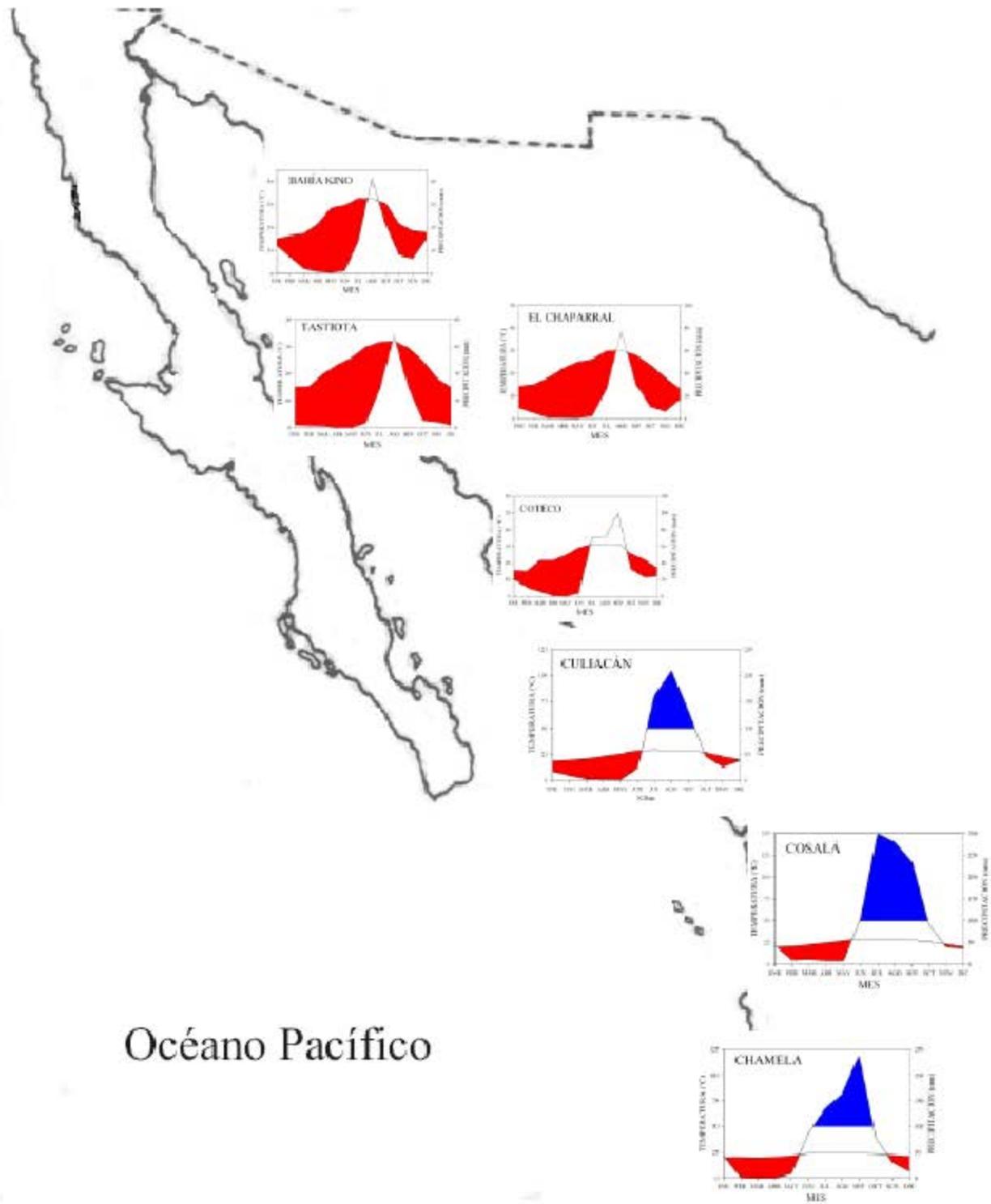
El factor climático con mayor variación es la precipitación, ya que presenta un rango de casi 900 mm de diferencia entre Cosalá, el sitio más húmedo, con valores sobre un metro en precipitación total anual promedio, hasta poco más de 100 mm de precipitación en los sitios más áridos. La temperatura promedio varía poco, pero el gradiente latitudinal de estudio incluye sitios casi isotermales con clima “A”, en el sur, hasta los climas extremos esteparios desérticos del norte. La variabilidad climática produce condiciones muy variadas a lo largo del gradiente, que se expresan principalmente en la disponibilidad de agua entre otros factores (Tabla 2.2).

**Tabla 2.2.** Valores promedio de las variables ambientales de los sitios de estudio. La irradiación y el fotoperiodo son valores del año 2002.

	Chamela	Cosalá	Culiacán	Coteco	Chaparral	Tastiota	Kino
Precipitación (mm)	797.98	1168.25	669.85	364.43	185.40	146.62	134.81
Temperatura (°C)	22.18	24.85	24.28	23.82	22.00	23.14	23.30
Irradiación ( $W\ m^{-2}\cdot d^{-1}$ )	395.58	383.41	383.12	377.48	372.07	371.81	370.40
Irradiación Jun 21	456.51	466.88	467.65	471.60	474.57	474.71	475.34
Irradiación Dic 21	299.71	269.44	263.81	252.50	239.98	239.28	236.37
Fotoperiodo (h) Jun 21	13.30	13.62	13.65	13.82	13.95	13.96	13.98
Fotoperiodo (h) Dic 21	10.95	10.65	10.62	10.47	10.34	10.33	10.30
EVPT ( $mm\ mes^{-1}$ )	5.02	5.38	5.31	5.30	5.07	5.25	5.27
Fórmula de clima	$Aw_0(x')i$	$Aw_1$	$BS1(h')w$	$BW(h')hw$	$Bw(h')hw$	$Bw(h')hw$	$BWhw(x')$
Índice de Aridez	24.79	33.52	19.54	10.77	5.79	4.42	4.04

La marcada variabilidad de los factores climáticos, sobre todo en agua y luz origina un marcado gradiente en condiciones ambientales, que se refleja en buena medida en los climogramas ombrotérmicos que ilustran la disponibilidad de agua a lo largo del año (Fig. 2.2).

La variabilidad de los factores climáticos fue calculada con base en el coeficiente de variación. La variabilidad de la precipitación fue calculada mediante el procedimiento descrito por Davidovitz (2002), en el que estima la prueba de Levene para datos de precipitación transformados en escala logarítmica, para minimizar el sesgo de la distribución de frecuencias en la precipitación, que en zonas áridas tiende a ser muy marcada hacia los valores de menor precipitación.



**Fig. 2.2.** Climogramas ombrotérmicos de siete poblaciones de muestreo de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* sobre la costa del Pacífico en México.

La variabilidad de los factores climáticos en los sitios secos es siempre mayor y disminuye hacia los sitios húmedos (Tabla 2.3).

**Tabla 2.3** Variabilidad de los factores climáticos de los sitios de estudio. La variabilidad de la precipitación se expresa de acuerdo a Davidovitz (2002). La temperatura y EVPT se expresan como el coeficiente de variación de los promedios anuales. El fotoperiodo y la irradiancia se indican como la diferencia entre los valores registrados entre los solsticios de verano e invierno.

	Chamela	Cosalá	Culiacán	Coteco	Chaparral	Tastiota	Kino
Precipitación	2.179	1.999	2.010	2.221	2.730	3.168	3.170
Temperatura	7.67	13.75	16.92	25.15	27.75	28.24	28.45
Irradiancia	156.80	197.44	203.84	219.10	234.59	235.43	238.94
Fotoperiodo	2.35	3.00	3.03	3.35	3.61	3.63	3.68
EVPT	9.78	16.19	17.23	22.33	24.38	25.26	25.76

En gran medida, como consecuencia del comportamiento de las variables ambientales y su grado de cambio a lo largo del gradiente, las características de suelo y vegetación en las diferentes poblaciones también presentan un cambio notable en sus características. La caracterización física del suelo y de la vegetación, se realizó mediante la elaboración de una escala ordinal (Tablas 2.4, 2.5 y 2.6).

**Tabla 2.4.** Características edáficas y de vegetación de los sitios de estudio. BTC: Bosque Tropical Caducifolio; BTSC: Bosque Tropical Sub-Caducifolio; BE: Bosque Espinoso; MC: Matorral Costero; MX: Matorral Xerófito; según Rzedowski (1998). MO %: Porcentaje de materia orgánica edáfica, calculado por método de Walkey - Black, (EBUAS 1994).

	Chamela	Cosalá	Culiacán	Coteco	Chaparral	Tastiota	Bahía Kino
MO %	5.80	6.71	5.67	3.51	2.49	2.04	1.28
Vegetación	BTC	BTSC	BE/BTC	MC	MX	MX	MX

**Tabla 2.5.** Caracterización ordinal de las características edáficas físicas de los sitios de estudio. Los números representan una escala ordinal, donde 1 = la casi total ausencia a 5 = la predominancia de esta característica.

	Chamela	Cosalá	Culiacán	Coteco	Chaparral	Tastiota	B Kino
Pedregosidad	4	5	5	2	3	1	1
Arcillas	1	1	2	4	3	5	5
Profundidad	1	1	3	4	3	5	5

**Tabla 2.6.** Caracterización ordinal de las características físicas de la vegetación de los sitios de estudio. Los números representan una escala ordinal, donde 0 = complejidad nula a 5 = complejidad > al 100 %. Est Vertical: Estructura Vertical; Est Horizontal. Estructura horizontal.

	Chamela	Cosalá	Culiacán	Coteco	Chaparral	Tastiota	B Kino
Diversidad	5	5	4	3	2	1	1
Est Vertical	5	5	3	3	3	1	1
Est. Horizontal	5	5	4	4	3	1	1

## 2.2 Correlaciones entre factores geográficos y ambientales.

Siendo el principal factor ambiental a lo largo del gradiente, la precipitación presenta un alto grado de correlación tanto a los valores de latitud como con la mayoría de los factores ambientales considerados. La irradiación y el fotoperiodo al estar estrechamente ligados a aspectos geográficos, presentan coeficientes de correlación muy altos con la latitud, además de presentar correlaciones significativas con variables como la aridez y el porcentaje de materia orgánica del suelo.

La temperatura no muestra correlación significativa alguna con excepción de los promedios de EVPT, lo anterior se debe en gran parte a que los valores promedio de estas variables permanecen casi constantes a lo largo del gradiente latitudinal, en contraste con el resto de las variables, cuyo promedios llegan a tener una considerable variación.

Destacan las correlaciones que guardan las variables ambientales de aridez y porcentaje de materia orgánica edáfica, que presentan correlaciones altamente significativas con casi todas las variables involucradas en el análisis. (Tabla 2.7).

**Tabla 2.7.** Matriz de correlaciones entre los valores geográficos y valores promedio de factores ambientales de los sitios de estudio. Prec: Precipitación; Temp: Temperatura; Irrad: Irradiación; Ver: Verano; Inv: Invierno; Foto: Fotoperiodo; %MO: porcentaje de materia orgánica edáfica. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , ns: no significativo.

	Altitud	Prec.	Temp.	Irrad.	Irr Ver.	Irr Inv.	Foto Ver	Foto Inv	EVPT	Aridez	MO%
Latitud	-0.238 ns	-0.767*	0.004 ns	-0.999**	0.999**	-0.998**	0.999**	-0.999**	0.295 ns	-0.7991**	-0.828**
Altitud	1	0.786*	0.617 ns	0.250 ns	-0.211 ns	0.270 ns	-0.277 ns	0.278 ns	0.473 ns	0.759*	0.636 ns
Prec		1	0.509 ns	0.779*	-0.819*	0.849*	-0.863*	0.864*	0.224 ns	0.999**	0.895**
Temp			1	0.021 ns	0.050 ns	-0.005 ns	-0.026 ns	0.028 ns	0.949**	0.468 ns	0.434 ns
Irrad				1	-0.996**	0.997**	-0.999**	0.999**	-0.274 ns	0.810*	0.848**
Irr. Ver					1	-0.996**	0.996**	-0.995**	0.338 ns	-0.852*	-0.806*
Irr. Inv						1	-0.998**	0.998**	-0.296 ns	0.879**	0.834*
Foto Ver							1	-0.999**	0.270 ns	-0.892**	-0.851**
Foto Inv								1	-0.268 ns	0.892**	0.855**
EVPT									1	0.176 ns	0.132 ns
Aridez										1	0.982**

En contraste con el análisis anterior, la variabilidad de la precipitación no presenta correlación significativa alguna con las variables geográficas. En sentido opuesto, la variabilidad de la temperatura presenta altos grados de correlación con la latitud, la aridez y el porcentaje de materia orgánica. La variabilidad de la EVPT presenta un comportamiento similar, y al igual que la variabilidad del resto de los factores, no presenta correlación alguna con la altitud de los sitios.

**Tabla 2.5** Matriz de correlación entre los valores geográficos y ambientales y la variabilidad de los factores ambientales de los sitios de estudio. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , ns: no significativo.

	Precipitación	Temperatura	Irradiación	EVPT	Fotoperiodo
Latitud	0.730 ns	<b>0.972**</b>	<b>0.999**</b>	<b>0.991**</b>	<b>0.999**</b>
Altitud	-0.488 ns	-0.435 ns	-0.258 ns	-0.340 ns	-0.256 ns
Aridez	<b>-0.837*</b>	<b>-0.905**</b>	<b>-0.795*</b>	<b>-0.858*</b>	<b>-0.812*</b>
MO %	<b>-0.894**</b>	<b>-0.912**</b>	<b>-0.826*</b>	<b>-0.884**</b>	<b>-0.844*</b>

## BIBLIOGRAFÍA

Davidowitz, G. 2002 DOES PRECIPITATION VARIABILITY INCREASES FROM MESIC TO XERIC BIOMES? *Global Ecology & Biogeography* 11: 143 - 154.

<http://aom.giss.nasa.gov>

<http://mapaserver.inegi.gob.mx>

Manual de Prácticas de Edafología 1994 Escuela de Biología. Universidad Autónoma de Sinaloa

Rzedowski, J. 1998. VEGETACIÓN DE MÉXICO. 7ma Edición. LIMUSA. Editores. México.

[www.fao.org](http://www.fao.org).

## **CAPÍTULO III**

### **ESTRUCTURA DE TAMAÑO, FORMA Y ALOMETRÍA**

#### **3.1 Introducción**

Este capítulo aborda la estructura poblacional de los diferentes sitios de estudio, desde el punto de vista de la estructura de tamaños, la forma de los individuos y sus relaciones alométricas, analizando la variabilidad de éstos rasgos en cada población y su proporción de cambio a lo largo del gradiente.

La estructura poblacional con base en el tamaño de los individuos, es una herramienta que nos permite inferir entre otros elementos y con mayor o menor certidumbre, la tendencia en el crecimiento, su periodicidad reproductiva, y patrones generales de historia de vida. Cada población tiene una dinámica particular de crecimiento y ésta refleja en buena medida las condiciones ambientales en las que se desarrolla. El análisis de la distribución del tamaño de los individuos puede aportar elementos de interpretación del desarrollo particular de una población (Rickleffs, 1973). Por ejemplo, Hutchings (1997), plantea que una población se puede considerar estable o madura cuando existe una mayor cantidad de individuos de escaso tamaño, reflejando un proceso de reclutamiento continuo, éstos individuos a su vez, son quienes presentan un mayor índice de mortalidad, que desciende en individuos de mayor tamaño o edad. En algunos casos, la distribución no presenta una distribución estable de edades, sino que algunos grupos en diferentes clases de edad están sobre-representados en la muestra, lo que señala periodos de reclutamiento esporádico o irregular. En un marco geográfico amplio, la forma que adquiere la distribución de frecuencias de tamaño de una población, esencialmente a través de los eventos de reclutamiento, puede reflejar las condiciones ambientales que han experimentado los individuos de tal población (Turner, 1990; Parker, 1993; Bowers, 1994; Swetnam & Betancourt 1998).

Por lo general, en especies arborescentes es fácil asociar la distribución de tamaños con la sobrevivencia o la edad de los individuos. En este tipo de especies, el área basal, el diámetro a la altura de pecho, la altura y cobertura, son atributos morfológicos fácilmente mensurables que nos permiten determinar la estructura de tamaños de una población. Silvertown & Lovett-Doust (1993) plantean que se puede vincular la estructura de tamaños con la edad, siempre y cuando la población presente una estructura estable, con eventos de reclutamiento y remplazo continuos, ya que puede ocurrir la presencia de individuos de escaso tamaño con una avanzada edad, en función de su ubicación dentro de la población.

### 3.1.1 Variabilidad de tamaño y forma.

3.1.1.1 *Tamaño*. Independientemente de la distribución de tamaños de los individuos de una población, las dimensiones y formas que éstos adoptan representan una respuesta a diferentes condiciones ambientales. Naturalmente, el tamaño de un individuo influye en su contribución a la dinámica poblacional. El tamaño de una planta depende de su composición genética y de su interacción con el ambiente. Una mayor disponibilidad de recursos y un genotipo apropiado pueden conducir a un mayor tamaño, y en algunos casos como en ambientes escasos de luz, a una mayor capacidad competitiva (Friend, 1993). Sin embargo, en especies arbóreas, el tamaño puede estar limitado por los costos metabólicos asociados con el mantenimiento de los tejidos de soporte, estos costos pueden variar en función del clima (Ryan, 1990), así como de principios mecánicos de soporte (Farnsworth & Niklas, 1995). En un gradiente de aridez, la altura de los individuos, el área de cobertura y la proporción de forma entre arbusto y árbol, son características que cambian gradualmente conforme cambia la disponibilidad de recursos, principalmente el agua (Medina, 1995).

3.1.1.2 *Forma*. En general, la forma de los árboles es el resultado de procesos adaptativos que están determinados por un balance entre diversos rasgos de historia de vida, como la capacidad de capturar recursos, su estabilidad mecánica, la defensa contra la herbivoría, la reproducción, entre otros (Jefferies, 1984; Caldwell, 1987; Tomlinson, 1987). Esto resulta en una gran diversidad de formas, que les permiten capturar recursos, la forma resultante representa un *compromiso de diseño* en función de sus necesidades para un ambiente particular (Farnsworth & Niklas, 1995). La arquitectura de un árbol, no sólo es resultado de las condiciones ambientales actuales, sino el resultado de los factores genéticos y ambientales que han operado durante su desarrollo ontogenético y filogenético (Archibald & Bond, 2003).

### 3.1.2 Troncos múltiples.

El retoñamiento o rebrotamiento, es un fenómeno común en muchas especies (Paciorek *et al.*, 2000), ocurre en ambientes muy diferentes y ha sido documentado para diversos géneros, desde los climas templados: *Fagus*, Cao & Peters, (1998), hasta en climas áridos: *Acacia*, *Prosopis*; Whitford, (2002); *Larrea*; De Soyza *et al.*, (1997); *Olneya*; Búrquez & Quintana, (1994). Este proceso se presenta entre otras causas en respuesta a un daño físico (Aide, 1987; Clark & Clark, 1991), por efecto de huracanes (Bellingham *et al.*, 1994, 1995; Zimmerman *et al.*, 1994), por actividades antropogénicas (Pinard & Putz, 1996; Miller & Kauffman, 1998). También este tipo de ramificación se establece en muchas especies leñosas durante el desarrollo de la plántula cuando retoños vegetativos latentes en los nodos

foliares se activan y resultan en troncos múltiples. Los meristemos se activan en respuesta a la sequía (Whitford, 2002).

Este proceso tiene relevancia ecológica, ya que le permite a los individuos permanecer dentro de una comunidad luego de un disturbio o cuando las condiciones para la germinación de las semillas son adversas (Vesk & Westoby, 1994), este proceso permite que conserven su nicho ecológico (Bond & Midgley, 2001).

Los individuos que rebrotan, tienden a formar individuos con troncos múltiples (multi-tronco = MT) Kruger *et al.*, (1997) y esto puede repercutir en su arquitectura (Búrquez & Quintana, 1994; Aikawa & Hori, 2006), incidiendo por tanto en sus rasgos de historia de vida.

La forma de los individuos puede influir en las características físicas del parche en el que se ubican. Por ejemplo, al desarrollar troncos múltiples, los individuos pueden adquirir una forma hemisférica que les permite protegerse de la desecación, por lo que el interior del parche también resulta más protegido, al formarse condiciones ligeramente más húmedas; así también, se incrementa la concentración de nutrientes en la hojarasca, originando una mayor acumulación de materia orgánica, e incluso se llega a modificar la riqueza del sitio (Búrquez & Quintana, 1994; De Soyza *et al.*, 1997; Whitford, 2002).

### 3.2 Métodos de Muestreo

Aunque se realizaron muestreos en siete poblaciones, para el análisis de estructura de tamaños no se consideró a la población de Tastiota, ya que sólo tiene nueve individuos. Considerando que la distribución de los individuos de *Jacquinia macrocarpa ssp. pungens* es claramente agrupada en todas las poblaciones, los sitios de muestreo se seleccionaron arbitrariamente. En cada sitio se incluyen todos los individuos que se encontraron para tener la mejor caracterización posible de la estructura de tamaños de la población. En cada individuo se midió el área basal, la altura y la cobertura.

Para la determinación del área basal se utilizó una cinta métrica flexible, midiendo el perímetro de cada tronco con una precisión de 1 cm. Para calcular el área basal, primero se determinó el radio para cada individuo mediante la fórmula:

$$r = (P/\pi)/2$$

Donde: r = radio; P = perímetro.

Posteriormente el valor del radio fue sustituido en la fórmula:

$$A = \pi * r^2$$

Donde: A = área basal; r = radio.

La altura se midió con cinta métrica cuando alcanzaba hasta dos metros. Para altura mayores a 2 m, se utilizó una vara de carrizo marcada con cinta roja cada 50 cm y con marcador negro cada 10 cm. La precisión en mediciones mayores a 2 m fue de 5 cm.

La cobertura se estimó midiendo los dos diámetros de la copa que se intersectan diagonalmente a 90°, posteriormente, se calculó el área mediante la fórmula de un elipsoide:

$$A = \{ (d1 + d2)/4 \}^2 \times \pi$$

Donde A = área de cobertura; d1 = diámetro 1; d2 = diámetro 2.

Los análisis estadísticos fueron ejecutados en el programa SPSS 10.0. (1999, Chicago, Illinois USA).

### 3.3 Resultados

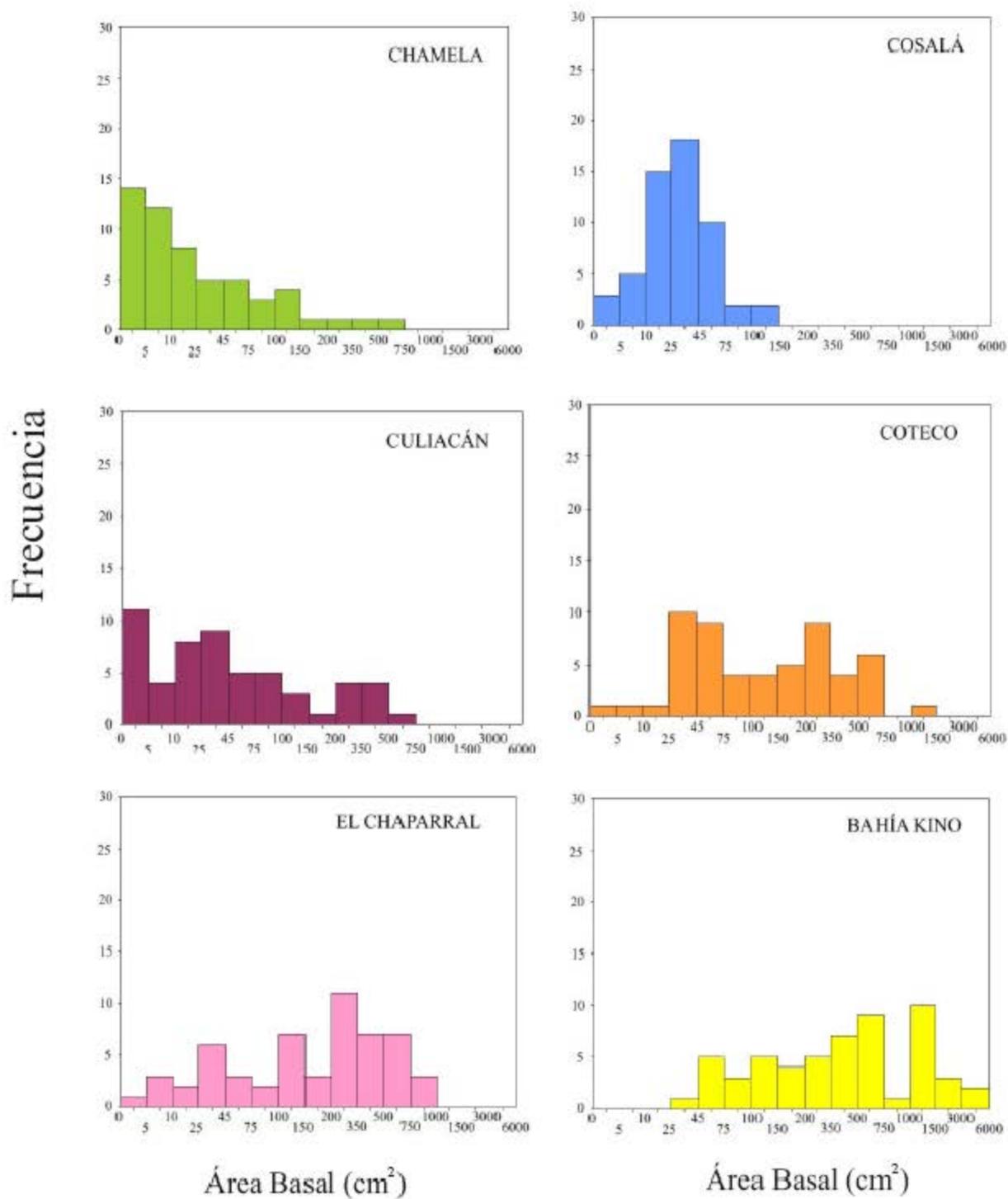
#### 3.3.1 Estructura de Tamaños.

Existe una gran variación en la distribución de frecuencias de tamaños entre poblaciones, desde localidades que se aproximan a una estructura estable de tamaños, hasta poblaciones con una estructura que reflejan un reclutamiento claramente episódico. Este fenómeno es claro cuando se analiza la distribución de áreas basales (Fig. 3.1). Sin embargo, no se evidencia patrón aparente con la distribución de alturas (Fig. 3.2). Finalmente, en términos de cobertura, Chamela, Cosalá y Culiacán forman un grupo donde predominan las clases pequeñas, mientras que en las poblaciones restantes predominan clases de cobertura más grandes (Fig. 3.3).

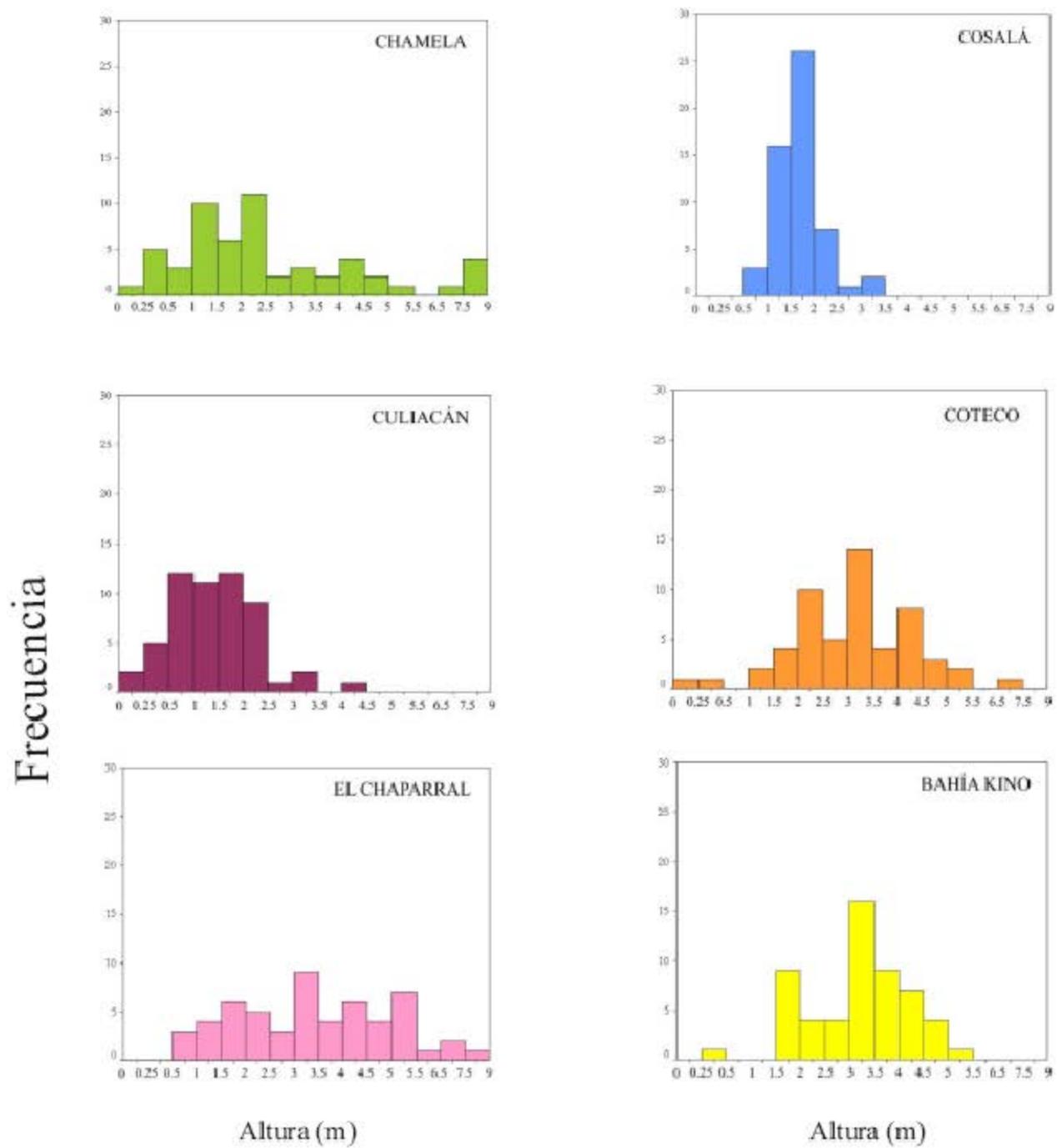
Asimismo, existen diferencias significativas entre poblaciones en los rasgos del área basal, área de cobertura de la copa y altura de los individuos (Tabla 3.1).

**Tabla 3.1.** Análisis de varianza para los rasgos de tamaño promedio de individuos  $n = 55$ , de *Jacquinia macrocarpa ssp pungens* en seis poblaciones de la costa del Pacífico de México. Para el área basal y cobertura se utilizaron valores transformados log (logaritmo base 10).  $P < 0.05$ .

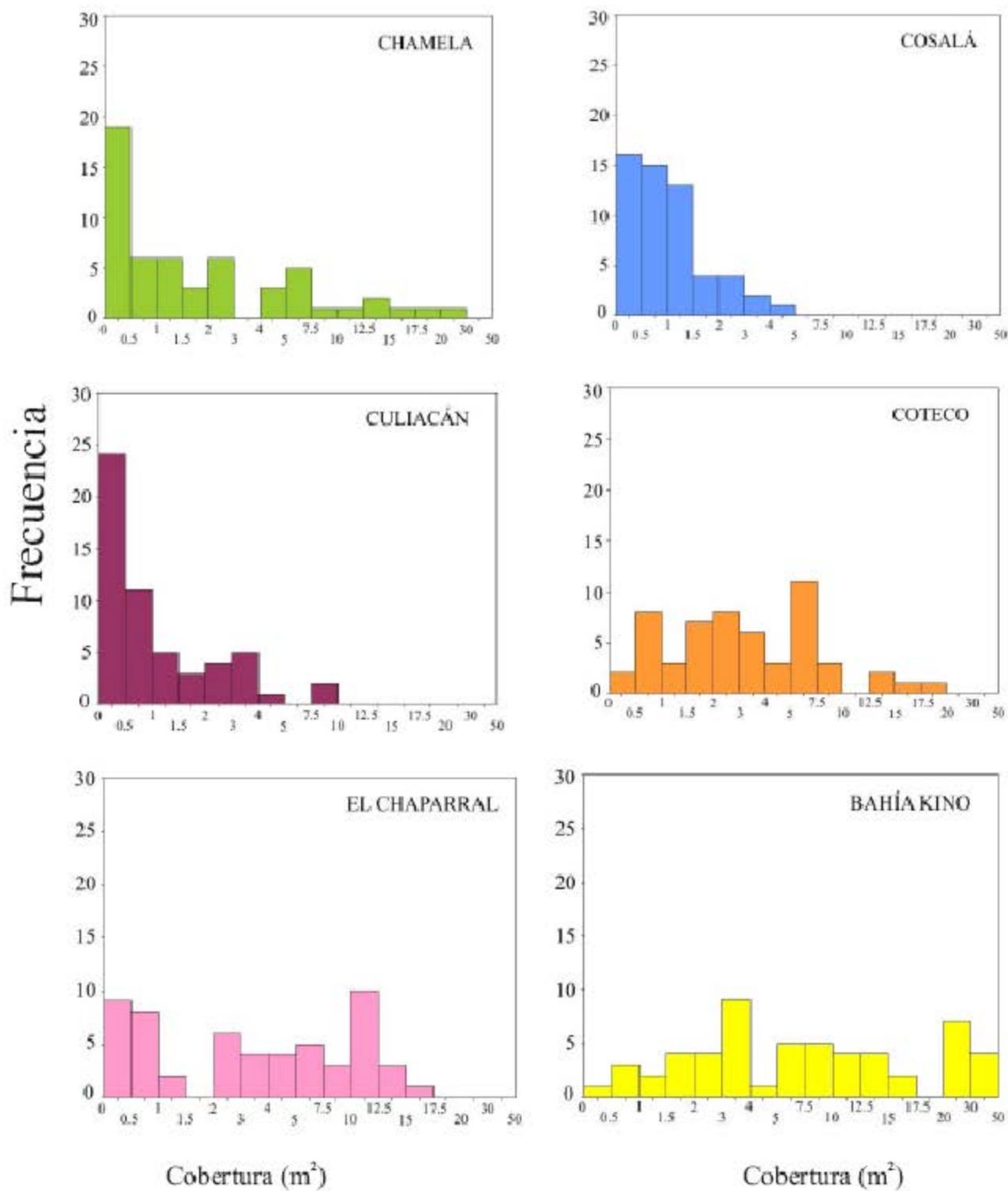
	Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	g l	Cuadrados medios	<i>F</i>	Sig.
Área Basal	Entre Gpo.	83.076	5	16.615	45.709	
	Dentro Gpo	117.775	324	0.374		0.000
	Total	200.852	329			
Altura	Entre Gpo.	219.063	5	43.813	24.493	
	Dentro Gpo.	579.561	324	1.789		0.000
	Total	798.624	329			
Cobertura	Entre Gpo.	40.202	5	8.040	22.466	
	Dentro Gpo.	115.956	324	0.358		0.000
	Total	156.158	329			



**Fig 3.1.** Distribución de frecuencias de áreas basales de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en seis sitios de la costa del Pacífico mexicano.



**Fig 3.2.** Distribución de frecuencias de alturas de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en seis sitios de la costa del Pacífico mexicano.



**Fig. 3.3.** Distribución de frecuencias de coberturas de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en seis sitios en la costa del Pacífico mexicano.

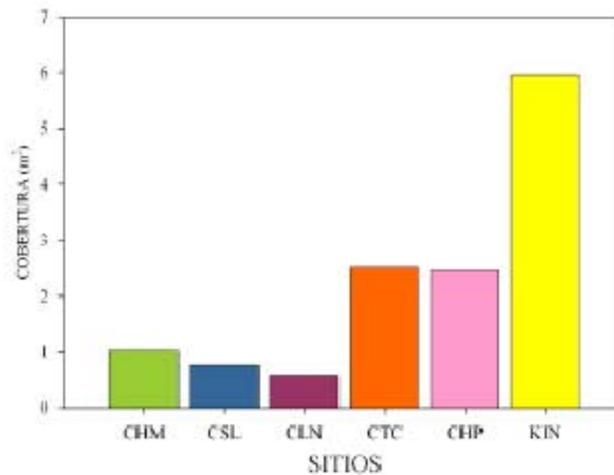
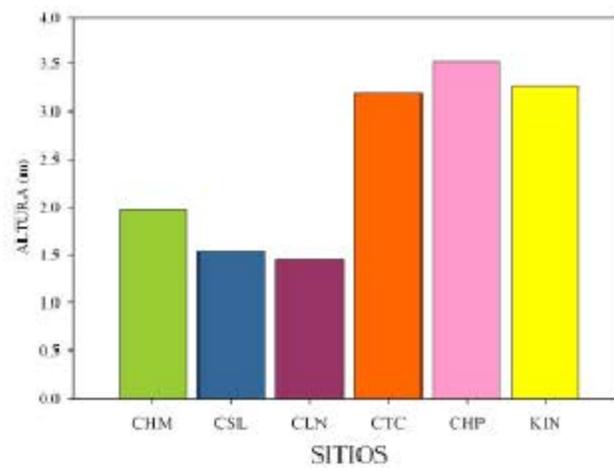
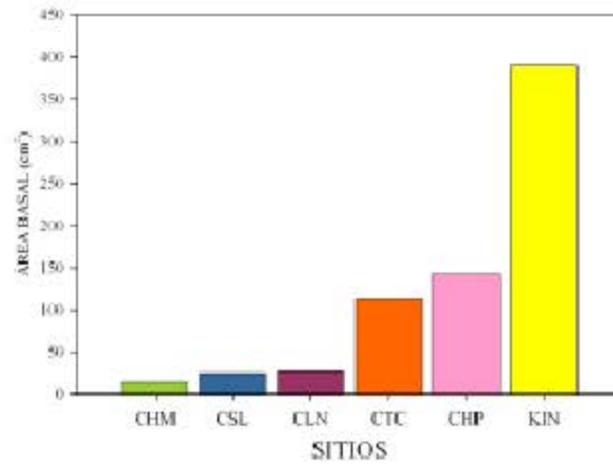
Existe una amplia diferencia entre los promedios de área basal, distinguiéndose claramente los sitios meridionales, con promedios pequeños, en tanto que los sitios septentrionales tienen promedios mucho mas grandes. Los promedios de la altura de los individuos no muestran tanta variación entre poblaciones como el área basal, siendo Cosalá y Culiacán los sitios con promedios más bajos. La cobertura muestra grandes diferencias en promedios, Cosalá y Culiacán son los sitios con los promedios más bajos, siendo Bahía Kino diez veces mayor en su promedio (Tabla 3.2 y Fig. 3.4)

**Tabla 3.2.** Promedios de las variables de tamaño en individuos de *Jacquinia macrocarpa ssp pungens* en seis poblaciones de la costa del Pacífico de México  $\pm$  EE. n = 55. Los superíndices señalan la agrupación de poblaciones con base en un análisis SNK.

Sitios	Área Basal (cm <sup>2</sup> )	Altura (m)	Cobertura (m <sup>2</sup> )
Chamela	14.63 <sup>a</sup> $\pm$ 1.257	1.97 <sup>b</sup> $\pm$ 1.124	1.03 <sup>a</sup> $\pm$ 1.147
Cosalá	25.14 <sup>a</sup> $\pm$ 1.127	1.54 <sup>a</sup> $\pm$ 1.038	0.77 <sup>a</sup> $\pm$ 1.114
Culiacán	27.06 <sup>ab</sup> $\pm$ 1.270	1.45 <sup>a</sup> $\pm$ 0.112	0.57 <sup>a</sup> $\pm$ 1.216
Coteco	112.74 <sup>ab</sup> $\pm$ 1.177	3.20 <sup>bc</sup> $\pm$ 0.172	2.51 <sup>b</sup> $\pm$ 1.186
Chaparral	142.36 <sup>b</sup> $\pm$ 1.201	3.52 <sup>c</sup> $\pm$ 0.224	2.46 <sup>b</sup> $\pm$ 1.229
B Kino	389.22 <sup>c</sup> $\pm$ 124.31	3.26 <sup>bc</sup> $\pm$ 0.135	5.95 <sup>c</sup> $\pm$ 1.179

La variabilidad en los rasgos de tamaño indica que el área basal presenta los registros de variación más bajos dentro de cada una de las poblaciones, seguida de la altura y la cobertura, que viene a ser el rasgo más variable dentro de cada una de las poblaciones.

Tanto la altura como la cobertura, son las variables que presentan mayores diferencias entre poblaciones en su variabilidad, la variabilidad de la altura de Chamela es 3.5 veces mayor que en Bahía Kino. En tanto que la variabilidad de la cobertura en Cosalá es 4.6 mayor que en Bahía Kino. Esto indica que en la población Bahía Kino muestran la dominancia de las clases de tamaño grande en la muestra, considerando los promedios (Tabla 3.3).



**Fig. 3.4.** Promedios de variables de tamaño de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en seis sitios de la costa del Pacífico mexicano. CHM: Chamela, CSL: Cosalá, CLN: Culiacán, CTC: Coteco, CHP: El Chaparral, KIN: Bahía Kino.

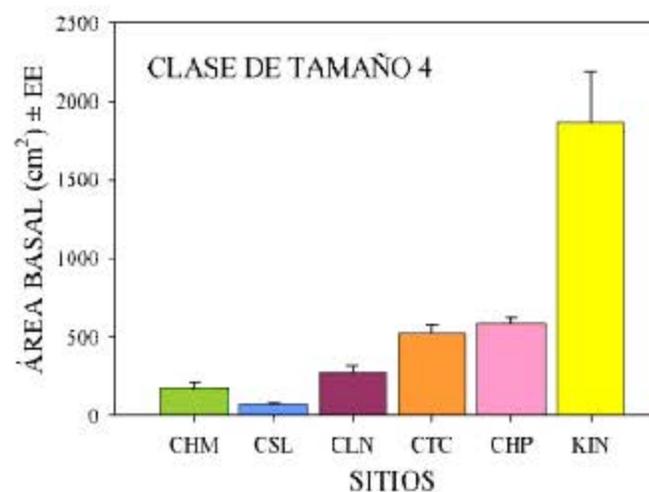
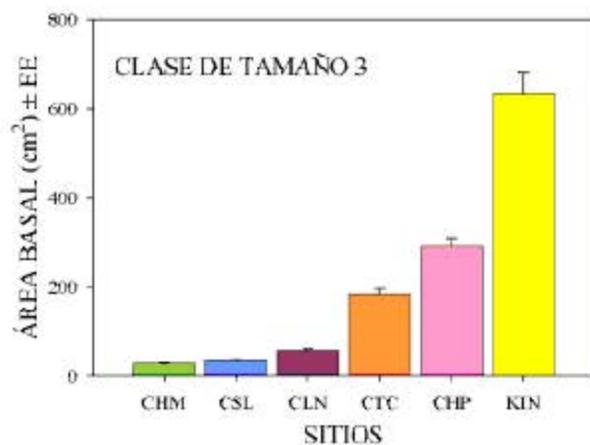
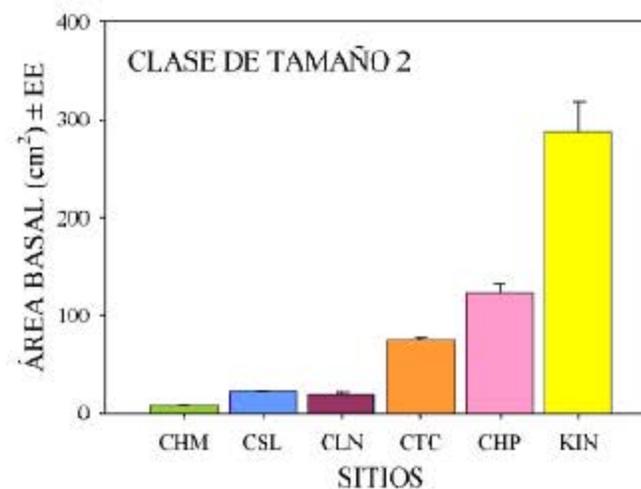
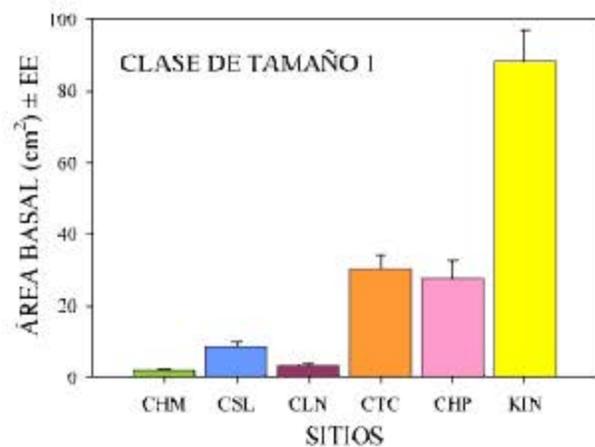
**Tabla 3.3.** Variabilidad (coeficiente de variación) en los rasgos de tamaño de individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* en seis poblaciones de la costa del Pacífico de México.

	Área Basal (CV)	Altura (CV)	Cobertura (CV)
Chamela	63.39	128.53	153.96
Cosalá	27.61	65.27	317.89
Culiacán	53.90	57.44	264.91
Coteco	25.65	39.84	137.21
Chaparral	27.49	47.25	169.73
B Kino	19.81	30.81	68.61

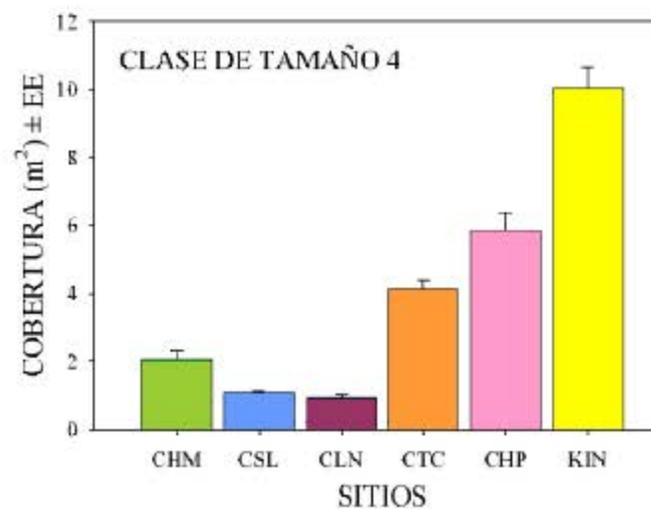
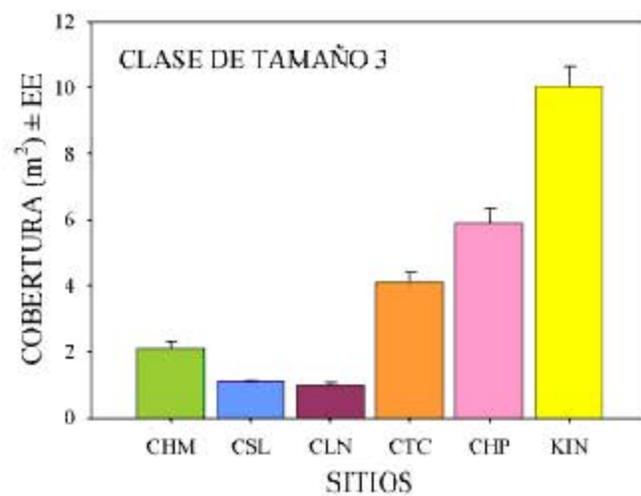
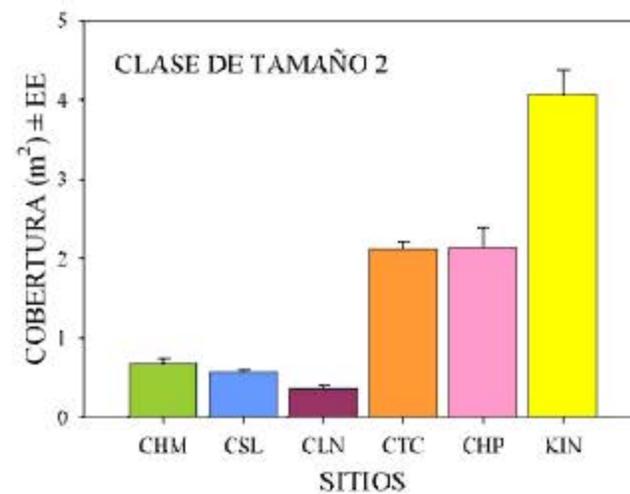
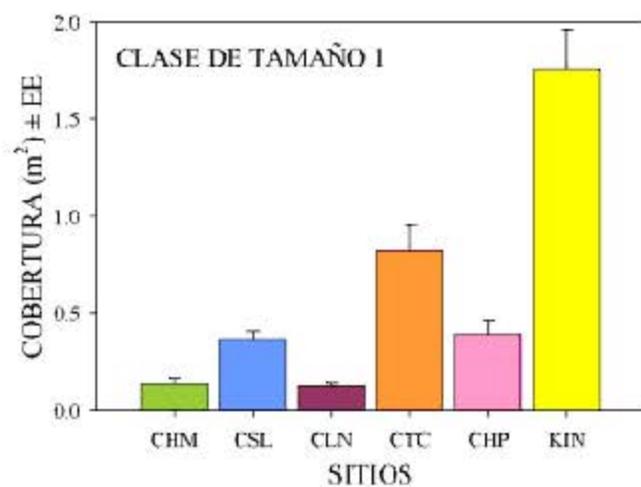
Adicionalmente, se separaron los valores de los individuos en cuartiles para conformar clases de tamaño en cada una de las poblaciones estudiadas.

En el rasgo de área basal, las diferencias entre los promedios del primer y cuarto cuartil, se hacen más grandes conforme se incrementa la aridez de los sitios, lo mismo ocurre en la variable de cobertura. En altura, no hay un patrón definido en este aspecto a lo largo del gradiente. Cabe destacar Cosalá, cuyas diferencias entre clases de tamaño son muy estrechas, evidenciando la similitud en tamaño de gran parte de los individuos. En Bahía Kino destacan las enormes diferencias entre el promedios del primer y cuarto cuartil en área basal y cobertura. En Chamela y El Chaparral se encuentran las mayores diferencias en promedios de altura entre primer y último cuartiles.

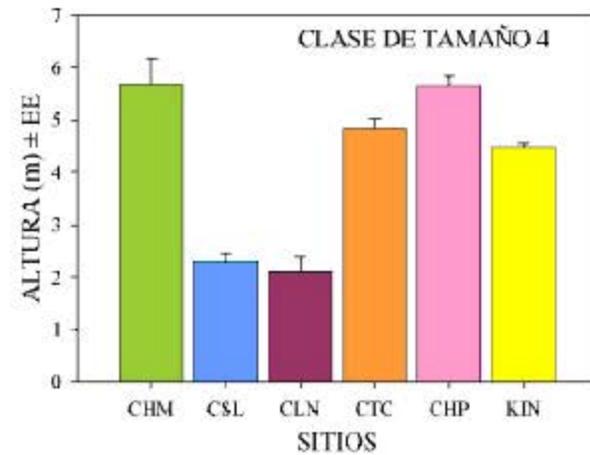
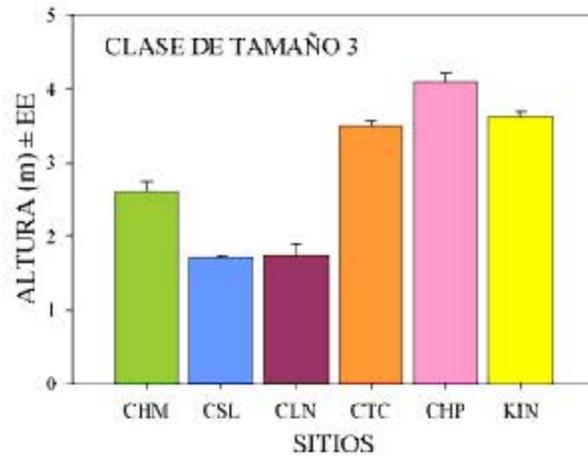
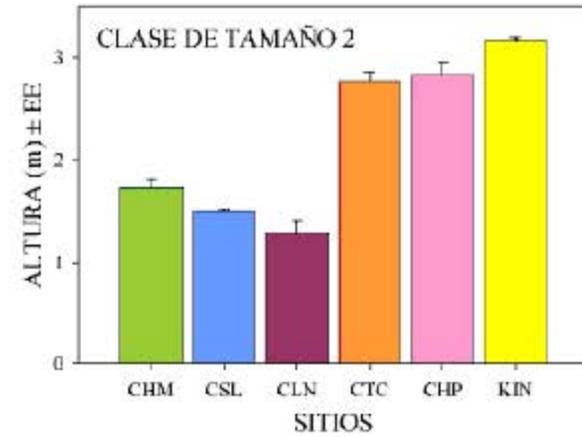
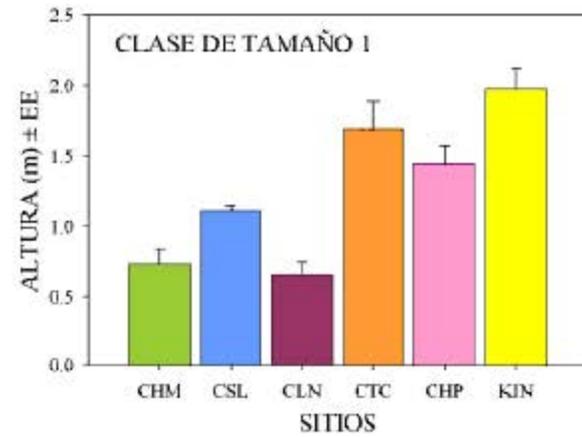
Al analizar solamente los individuos del cuartil superior, aquellos que son adultos reproductivos, surgen interesantes observaciones: 1) Las poblaciones con menores áreas basales son tropicales y las de mayor área basal promedio son desérticas, y 2) tanto la altura promedio, como el área de cobertura promedio de los individuos adultos es extremadamente variable (Tabla 3.4, Figuras 3.5, 3.6 y 3.7 ).



**Fig. 3.5.** Promedios de clases de tamaño de los cuartiles de área basal (cm<sup>2</sup>) de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en seis sitios de estudio en la costa del Pacífico en México. CHM: Chamela, CSL: Cosalá, CLN: Culiacán, CTC: Coteco, CHP: El Chaparral, KIN: Bahía Kino.



**Fig. 3. 7.** Promedios de las clases de tamaño de los cuartiles de cobertura (m<sup>2</sup>) de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en seis sitios de estudio en la costa del Pacífico en México. CHM: Chamela, CSL: Cosalá, CLN: Culiacán, CTC: Coteco, CHP: El Chaparral, KIN: Bahía Kino



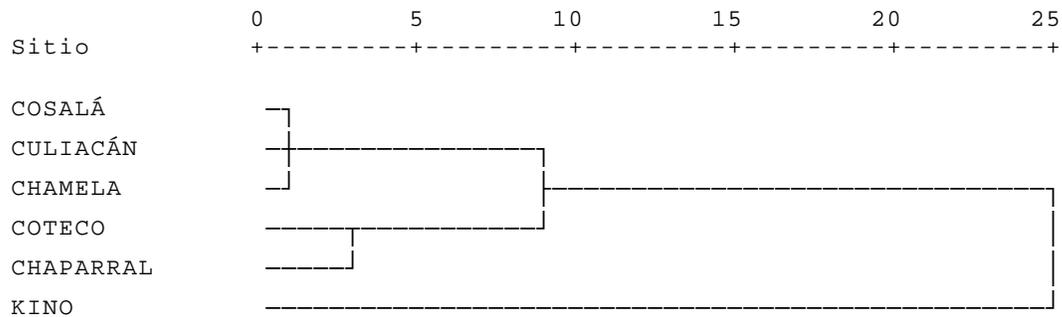
**Fig. 3.6.** Promedios de las clases de tamaño de los cuartiles de altura (m) de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en seis sitios sobre la costa del Pacífico en México. CHM: Chamela, CSL: Cosalá, CLN: Culiacán, CTC: Coteco, CHP: El Chaparral, KIN: Bahía Kino.

**Tabla 3.4.** Promedios y variabilidad (coeficiente de variación) por cuartiles de los rasgos de tamaño de individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* en seis poblaciones de la costa del Pacífico de México  $\pm$  error estándar de la media; CV = coeficiente de variación; primer, segundo y cuarto cuartiles n = 14; segundo cuartil n = 13. Área Basal (cm<sup>2</sup>), Altura (m), Cobertura (m<sup>2</sup>).

Sitio	Cuartil	Área Basal	CV	Altura	CV	Cobertura	CV
Chamela	1	2.08 $\pm$ 0.301	54.21	0.73 $\pm$ 0.106	54.15	0.14 $\pm$ 0.026	71.13
	2	7.58 $\pm$ 0.559	26.59	1.75 $\pm$ 0.078	16.37	0.65 $\pm$ 0.079	43.49
	3	27.70 $\pm$ 3.019	40.78	2.60 $\pm$ 0.139	20.06	1.97 $\pm$ 0.176	33.44
	4	174.66 $\pm$ 40.15	86.01	5.68 $\pm$ 0.485	31.19	10.59 $\pm$ 1.638	58.03
Cosalá	1	8.70 $\pm$ 1.158	49.81	1.10 $\pm$ 0.045	15.43	0.32 $\pm$ 0.022	25.9
	2	21.62 $\pm$ 1.264	21.08	1.49 $\pm$ 0.025	6.13	0.59 $\pm$ 0.028	16.94
	3	37.14 $\pm$ 1.189	12.11	1.69 $\pm$ 0.018	4.14	1.09 $\pm$ 0.036	12.59
	4	70.77 $\pm$ 7.334	38.77	2.29 $\pm$ 0.141	22.94	2.20 $\pm$ 0.237	40.31
Culiacán	1	3.13 $\pm$ 0.571	68.13	0.51 $\pm$ 0.058	42.8	0.12 $\pm$ 0.018	55.99
	2	18.98 $\pm$ 2.099	39.86	1.11 $\pm$ 0.057	18.75	0.37 $\pm$ 0.037	36.26
	3	56.46 $\pm$ 5.332	35.33	1.64 $\pm$ 0.039	8.94	0.95 $\pm$ 0.073	28.81
	4	273.33 $\pm$ 44.23	60.45	2.52 $\pm$ 0.179	26.61	3.73 $\pm$ 0.638	63.9
Coteco	1	30.44 $\pm$ 3.812	46.85	1.69 $\pm$ 0.193	42.65	0.82 $\pm$ 0.127	57.57
	2	74.08 $\pm$ 4.137	20.13	2.76 $\pm$ 0.081	10.67	2.11 $\pm$ 0.108	18.53
	3	184.26 $\pm$ 12.38	25.14	3.50 $\pm$ 0.057	6.09	4.11 $\pm$ 0.257	23.4
	4	525.35 $\pm$ 61.40	43.73	4.82 $\pm$ 0.202	15.67	9.57 $\pm$ 1.190	46.5
Chaparral	1	27.63 $\pm$ 4.897	66.32	1.44 $\pm$ 0.128	33.22	0.39 $\pm$ 0.068	64.97
	2	122.77 $\pm$ 9.751	28.63	2.82 $\pm$ 0.122	15.7	2.13 $\pm$ 0.261	44.19
	3	239.10 $\pm$ 16.09	20.54	4.10 $\pm$ 0.120	10.98	5.85 $\pm$ 0.501	32.03
	4	592.73 $\pm$ 32.88	20.75	5.66 $\pm$ 0.192	12.72	12.01 $\pm$ 0.386	12.02
Bahía Kino	1	88.13 $\pm$ 9.113	38.68	1.97 $\pm$ 0.149	28.29	1.75 $\pm$ 0.211	44.98
	2	288.11 $\pm$ 29.57	37.01	3.15 $\pm$ 0.041	4.74	4.05 $\pm$ 0.299	26.61
	3	633.04 $\pm$ 47.98	28.36	3.63 $\pm$ 0.054	5.62	10.05 $\pm$ 0.580	21.62
	4	1863.49 $\pm$ 322.3	64.71	4.46 $\pm$ 0.102	8.55	26.58 $\pm$ 2.268	31.92

Con el propósito de explorar la similitud entre poblaciones con base en los rasgos de tamaño, se ejecuto un análisis de agrupación jerárquica aglomerativa. Previo al análisis se estandarizaron los datos para minimizar el efecto de las diferencias numéricas para este tipo de análisis (Gotelli & Ellison, 2004).

El análisis separa claramente a Bahía Kino del resto de las poblaciones. Distingue también a las poblaciones intermedias -Coteco y El Chaparral y finalmente asocia de manera muy cercana a las poblaciones meridionales más húmedas (Fig. 3.8).



**Fig. 3.8.** Dendrograma de individuos de seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa ssp pungens* en de la costa del Pacífico de México, basado en los rasgos de tamaño -área basal, altura y cobertura. El dendrograma se calculó con base en el método de asociación entre grupos para distancias euclidianas.

### 3.3.1.1 Correlaciones de Rasgos de Tamaño.

Para analizar el comportamiento de los rasgos de tamaño a lo largo del gradiente, se efectuaron análisis de correlación entre los promedios de los rasgos de tamaño y su variabilidad con los valores geográficos y los promedios de los factores ambientales y su variabilidad.

La correlación entre los promedios de los rasgos de tamaño y los factores geográficos y ambientales indica que el área basal sólo se correlaciona significativamente con el porcentaje de materia orgánica. La cobertura se correlaciona significativamente con el índice de aridez y el contenido de materia orgánica del suelo. La altura se correlacionó significativamente con la precipitación anual, el índice de aridez y el porcentaje de materia orgánica en el suelo (Tabla 3.5).

**Tabla 3.5.** Matriz de correlación de Pearson entre los promedios de los rasgos geográficos y ambientales (ver Capítulo II) y los promedios de los rasgos poblacionales en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa ssp pungens* de la costa del Pacífico de México. \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo.

	Área Basal	Altura	Cobertura
Latitud	0.727 ns	0.723 ns	0.689 ns
Altitud	-0.387 ns	-0.549 ns	-0.429 ns
Irradiación	-0.759 ns	-0.738 ns	-0.722 ns
Fotoperiodo	-0.672 ns	-0.367 ns	-0.640 ns
Precipitación	-0.802 ns	<b>-0.920**</b>	-0.810 ns
Temperatura	-0.187 ns	-0.537 ns	-0.234 ns
EVPT	0.069 ns	-0.295 ns	-0.021 ns
Aridez	-0.810 ns	<b>-0.912**</b>	<b>-0.813*</b>
MO %	<b>-0.898**</b>	<b>-0.880*</b>	<b>-0.892*</b>

Los productos de correlación entre los promedios de los factores ambientales y valores geográficos con la variabilidad de los rasgos de tamaño, arrojan resultados significativos entre la latitud y la variabilidad del área basal ( $r = -0.854$ ,  $P < 0.05$ ), la variabilidad de la altura ( $r = -0.945$ ,  $P < 0.01$ ). De la irradiación con la variabilidad del área basal ( $r = 0.856$ ,  $P < 0.05$ ) y la irradiación y la variabilidad de

la altura ( $r = 0.933$ ,  $P < 0.01$ ).

Los productos de correlación entre los promedios de los rasgos de tamaño y la variabilidad ambiental (ver capítulo II), indican que sólo se producen dos correlaciones significativas entre la variabilidad de la precipitación anual con los promedios de área basal ( $r = 0.940$ ,  $P < 0.01$ ), y con los promedios de la cobertura ( $r = 0.931$ ,  $P < 0.01$ ). Además entre la variabilidad de la temperatura y la altura ( $r = 0.847$ ,  $P < 0.05$ ).

Las correlaciones entre la variabilidad de rasgos de tamaño y variabilidad ambiental, arrojan productos significativos entre la variabilidad de la irradiación y el fotoperiodo con la variabilidad del área basal y la altura. También se producen correlaciones significativas entre la variabilidad de la EVPT y la variabilidad del área basal y la altura. La variabilidad de la precipitación no se correlaciona de forma significativa con la variabilidad de los rasgos de tamaño (Tabla 3.6).

**Tabla 3.6.** Matriz de correlación de Pearson entre la variabilidad de los rasgos de tamaño y la variabilidad de los factores ambientales (ver Capítulo II) en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México. \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo. CV: coeficiente de variación.

	Área Basal (CV)	Altura (CV)	Cobertura (CV)
Irradiación	<b>-0.854*</b>	<b>-0.944**</b>	-0.346 ns
Fotoperiodo	<b>-0.856*</b>	<b>-0.939**</b>	-0.373 ns
Precipitación	-0.555 ns	-0.479 ns	-0.772 ns
Temperatura	-0.792 ns	<b>-0.889*</b>	0.532 ns
EVPT	<b>-0.842*</b>	<b>-0.927**</b>	-0.461 ns

Para los factores ambientales categorizados de manera ordinal, se procedió a realizar un análisis de correlación de Spearman, destacando que el área basal presenta correlaciones significativas con la mayoría de los rasgos ordinales. La cobertura presenta un comportamiento similar. La altura no presenta correlación significativa alguna con los rasgos ordinales (Tabla 3.7).

**Tabla 3.7.** Matriz de correlación de Spearman entre los promedios de los rasgos de tamaño de las poblaciones y los rasgos ambientales categorizados en una escala ordinal en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México. (Ver Capítulo II).

\*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo.

	Área Basal	Altura	Cobertura
Pedregosidad	-0.754 ns	<b>-0.812*</b>	<b>-0.986**</b>
Arcillas	<b>0.928**</b>	0.638 ns	<b>0.812*</b>
Profundidad	<b>0.883*</b>	0.500 ns	<b>0.736*</b>
Diversidad	<b>-0.986**</b>	-0.754 ns	-0.754 ns
Estructura Vertical	<b>-0.926**</b>	-0.494 ns	-0.617 ns
Estructura Horizontal	<b>-0.971**</b>	-0.667 ns	-0.647 ns

Los productos de correlación Spearman entre los coeficientes de variación de los rasgos de tamaño y los rasgos ambientales categorizados ordinalmente se indican en la Tabla 3.9.

**Tabla 3.8.** Matriz de correlación de Spearman entre la variabilidad de los rasgos de tamaño de las poblaciones y los rasgos ambientales categorizados en una escala ordinal en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México. (Ver Capítulo II).

\*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo. CV: Coeficiente de Variación.

	Área Basal CV	Altura CV	Cobertura CV
Pedregosidad	<b>0.812*</b>	<b>0.812*</b>	0.406 ns
Arcillas	<b>-0.899**</b>	<b>-0.986**</b>	-0.500 ns
Profundidad	<b>-0.853*</b>	<b>-0.971**</b>	-0.500 ns
Diversidad	<b>0.841*</b>	<b>0.928**</b>	0.551 ns
Estructura Vertical	0.772 ns	<b>0.926**</b>	0.463 ns
Estructura Horizontal	0.765 ns	<b>0.883*</b>	0.530 ns

Los diferentes cuartiles de las variables producen resultados diversos en las correlaciones con los factores ambientales y los valores geográficos. Se indican a continuación las correlaciones significativas entre los diferentes cuartiles del área basal y las variables ambientales (Tabla 3.10).

**Tabla 3.9.** Matriz de correlación Pearson entre los promedios de los cuartiles de área basal y los promedios y variabilidad de los factores ambientales en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México (ver Capítulo II). \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo. AB: Área Basal. (Var.): Variabilidad.

	AB 1	AB 2	AB 3	AB 4
Precipitación	-0.774 ns	<b>-0.815*</b>	<b>-0.811*</b>	-0.779 ns
MO %	<b>-0.889*</b>	<b>-0.913*</b>	<b>-0.900*</b>	<b>-0.853*</b>
Aridez	-0.785 ns	<b>-0.824*</b>	<b>-0.818*</b>	-0.783 ns
Precipitación (Var.)	<b>0.905**</b>	<b>0.958**</b>	<b>0.942**</b>	<b>0.919**</b>

**Tabla 3.10.** Matriz de correlación de Spearman entre promedios de los cuartiles del área basal y los valores ambientales categorizados ordinalmente en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México (ver Capítulo II). \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo. AB: Área Basal. Est.: Estructura.

	AB 1	AB 2	AB 3	AB 4
Pedregosidad	<b>-0.812*</b>	-0.647 ns	-0.647 ns	<b>-0.841*</b>
Arcillas	<b>0.899*</b>	<b>0.841*</b>	<b>0.928**</b>	<b>0.928**</b>
Profundidad	<b>0.889*</b>	<b>0.841*</b>	<b>0.928**</b>	<b>0.928**</b>
Diversidad	<b>-0.841*</b>	<b>-0.899*</b>	<b>-0.986**</b>	<b>-0.986**</b>
Est. Vertical	-0.618 ns	-0.706 ns	<b>-0.883*</b>	<b>-0.883*</b>
Est. Horizontal	-0.765 ns	<b>-0.853*</b>	<b>-0.971*</b>	<b>-0.971*</b>

Las correlaciones entre los cuartiles de altura y los factores ambientales se resumen en las tablas 3.11 y 3.12, señalando sólo donde se produce al menos una correlación significativa.

**Tabla 3.11.** Matriz de correlación Pearson entre los promedios de los cuartiles de altura y los promedios y variabilidad de los factores ambientales en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México (ver Capítulo II) \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo. Alt.: Altura. (Var.): Variabilidad. CV: coeficiente de variación.

	Alt 1	Alt 2	Alt 3	Alt 4
Precipitación	-0.760 ns	<b>-0.886*</b>	<b>-0.889*</b>	-0.539 ns
Temperatura	-0.120 ns	-0.454 ns	-0.670 ns	<b>-0.919**</b>
EVPT	0.138 ns	-0.201 ns	-0.451 ns	<b>-0.838*</b>
MO %	<b>-0.889*</b>	<b>-0.903*</b>	<b>-0.815*</b>	-0.343 ns
Aridez	-0.774 ns	<b>-0.881*</b>	<b>-0.871*</b>	-0.487 ns
Precipitación (Var.)	0.759 ns	<b>0.841*</b>	0.773 ns	0.476 ns
Temperatura (CV.)	<b>0.815*</b>	<b>0.821*</b>	0.761 ns	0.245 ns
EVPT (CV)	<b>0.819*</b>	0.784 ns	0.694 ns	0.140 ns

**Tabla 3.12.** Matriz de correlación de Spearman entre promedios de los cuartiles de la altura y los valores ambientales categorizados ordinalmente en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México (ver Capítulo II). \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo. Alt.: Altura.

	Alt 1	Alt 2	Alt 3	Alt 4
Pedregosidad	<b>-0.899**</b>	<b>-0.928**</b>	<b>-0.812*</b>	-0.406 ns
Arcillas	<b>0.856*</b>	<b>0.854*</b>	0.733 ns	0.307 ns
Profundidad	<b>0.856*</b>	<b>0.854*</b>	-0.804 ns	-0.376 ns
Diversidad	-0.802 ns	<b>-0.863*</b>	-0.804 ns	-0.376 ns

Las correlaciones entre los cuartiles de cobertura y los factores ambientales se resumen en las tablas 3.13 y 3.14, señalando donde se produce al menos una correlación significativa.

**Tabla 3.13.** Matriz de correlación Pearson entre los promedios de los cuartiles de cobertura y los promedios y variabilidad de los factores ambientales en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México (ver Capítulo II) \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo. Cob.: Cobertura (Var.): Variabilidad. CV: coeficiente de variación.

	Cob 1	Cob 2	Cob 3	Cob 4
Precipitación	-0.688 ns	<b>-0.870*</b>	<b>-0.879*</b>	-0.786 ns
MO %	<b>-0.819*</b>	<b>-0.942**</b>	<b>-0.933**</b>	-0.775 ns
Aridez	-0.701 ns	<b>-0.875*</b>	<b>-0.878*</b>	-0.774 ns
Precipitación (Var.)	0.809 ns	<b>0.930**</b>	<b>0.978**</b>	<b>0.938**</b>
Temperatura (Var.)	0.688 ns	<b>0.824*</b>	0.796 ns	0.584 ns
EVPT (CV)	0.709 ns	<b>0.819*</b>	0.788 ns	0.566 ns

**Tabla 3.14.** Matriz de correlación de Spearman entre promedios de los cuartiles de la cobertura y los valores ambientales categorizados ordinalmente en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México (ver Capítulo II). \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo. Cob.: Cobertura. Est.: Estructura.

	Cob 1	Cob 2	Cob 3	Cob 4
Pedregosidad	<b>-0.899**</b>	<b>-0.928**</b>	<b>-0.928**</b>	<b>-0.812*</b>
Arcilla	<b>0.812*</b>	0.754 ns	0.754 ns	0.638 ns
Profundidad	<b>0.812*</b>	0.754 ns	0.754 ns	0.638 ns
Diversidad	-0.754 ns	<b>-0.812*</b>	<b>-0.812*</b>	-0.754 ns
Est. Horizontal	-0.647 ns	-0.736 ns	-0.736 ns	-0.736 ns

### 3.3.2 Forma.

Para determinar la forma de los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*, se calculó un cociente entre la altura y la cobertura (Alt/Cob) en cada uno de los individuos en los diferentes sitios de estudio. Un cociente numéricamente alto señala un individuo que gana masa en altura en vez de cobertura, confiriéndole un aspecto *alto y delgado*, ocurriendo lo opuesto con cocientes Alt/Cob numéricamente bajos. Cabe esperar que ocurran individuos altos y delgados en zonas donde existe una mayor competencia por luz y que ocurran individuos *bajos y gruesos* en sitios donde no haya competencia por luz. La figura 3.9 señala que conforme los sitios se tornan más áridos, disminuye la frecuencia de individuos altos y delgados.

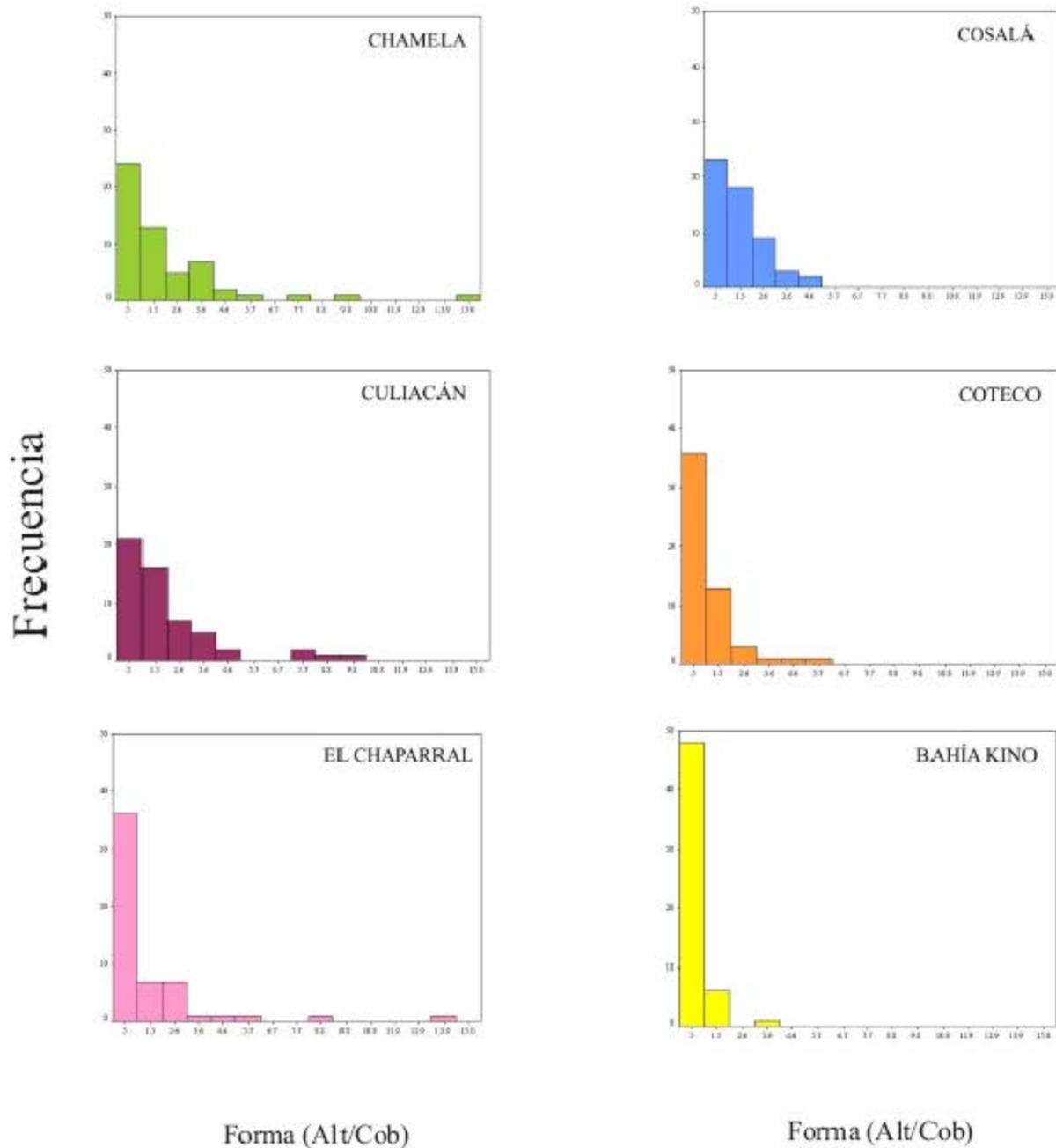
La forma de los individuos resulta ser significativamente diferente entre poblaciones como lo indica el análisis de varianza (Tabla 3.15).

**Tabla 3.15.** Análisis de varianza de la forma (Alt/Cob) de los individuos (n = 55) en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* de la costa del Pacífico de México, se utilizaron datos transformados log (logaritmo base 10).  $P < 0.05$ .

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	gl	Medios Cuadrados	F	Sig.
Dentro Grupos	15.887	5	3.175	20.147	0.000
Entre Grupos	50.389	324	0.15		
Total	66.662	329			

Los promedios de forma indican que Coteco es el sitio con los individuos más altos y delgados en promedio, Bahía Kino tiene los individuos más bajos y gruesos, este sitio en particular, junto a Tastiota, presentan individuos marcadamente hemisféricos. Aunque los sitios extremos, Chamela y Bahía Kino tienen valores de forma muy contrastantes, el cambio en el valor de los promedios a lo largo del gradiente, no coincide con el cambio gradual en las condiciones ambientales, destacando que sitios ambientalmente muy diferentes presenten promedios de forma semejantes, al margen de las dimensiones de los individuos.

La variabilidad medida con base en el coeficiente de variación refleja una enorme heterogeneidad en los valores de la forma en todas las poblaciones, siendo el sitio más heterogéneo Coteco y el más



**Fig 3.9** Distribución de frecuencias de forma de los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en seis poblaciones de la costa del Pacífico. La forma (Alt/Cob) es calculada como el cociente entre la altura sobre la cobertura.

homogéneo Cosalá (Tabla 3.16).

**Tabla 3.16.** Promedios y variabilidad (coeficiente de variación) de la forma (cociente Alt/Cob) de los individuos en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México.  $\pm$  EE. CV: coeficiente de variación. Los superíndices señalan la agrupación de las poblaciones con base en un análisis SNK.

	Promedio	CV
Chamela	1.914 <sup>a</sup> $\pm$ 1.147	157.30
Cosalá	2.034 <sup>a</sup> $\pm$ 1.094	94.35
Culiacán	2.059 <sup>a</sup> $\pm$ 1.130	125.72
Coteco	1.119 <sup>b</sup> $\pm$ 1.113	704.93
Chaparral	1.242 <sup>b</sup> $\pm$ 1.1149	473.94
B Kino	0.513 <sup>c</sup> $\pm$ 1.148	154.35

Al igual que con los rasgos de tamaño, los valores de la forma también fueron categorizados en cuartiles para examinar su proceso de cambio en cada población. La categorización se realizó con base en los valores de área basal, de este modo, podemos inferir el comportamiento de la forma de los individuos conforme ganan tamaño. Así la categorización agrupa a los individuos de menor talla y de forma más esbelta en el primer cuartil, Los individuos de mayor talla vinculados generalmente con formas más hemisféricas, se ubican entonces en el último cuartil (Tabla 3.17).

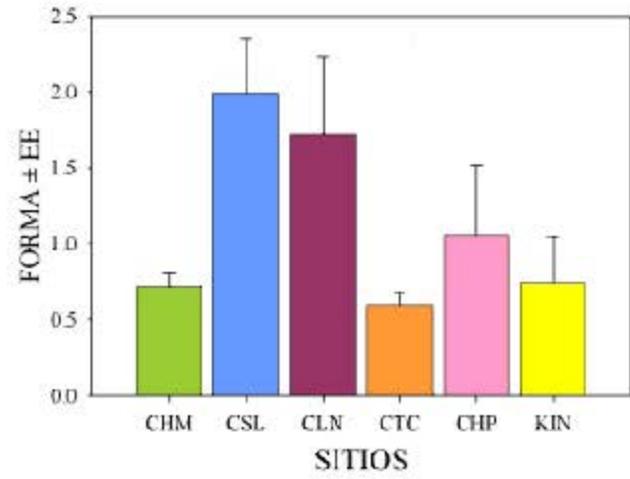
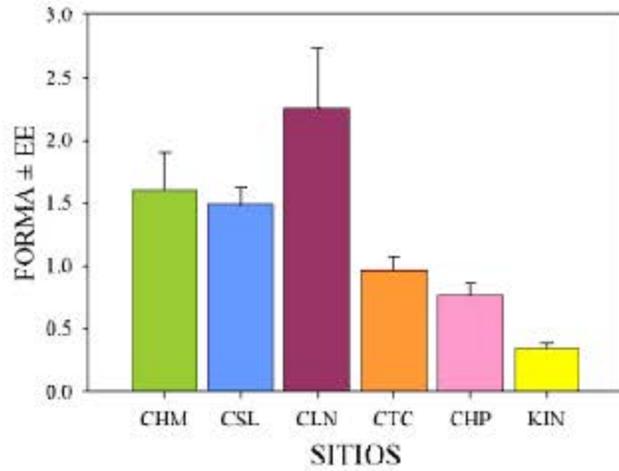
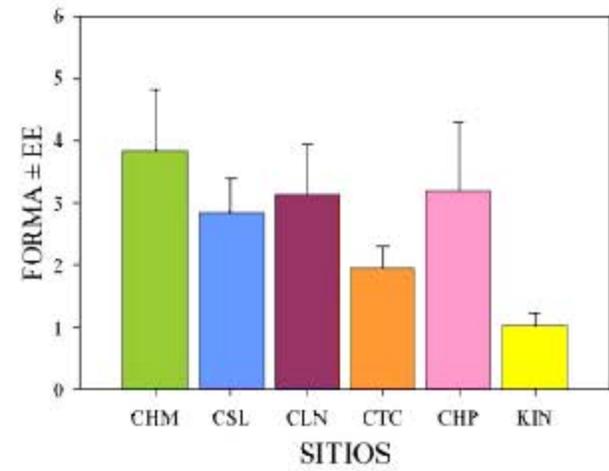
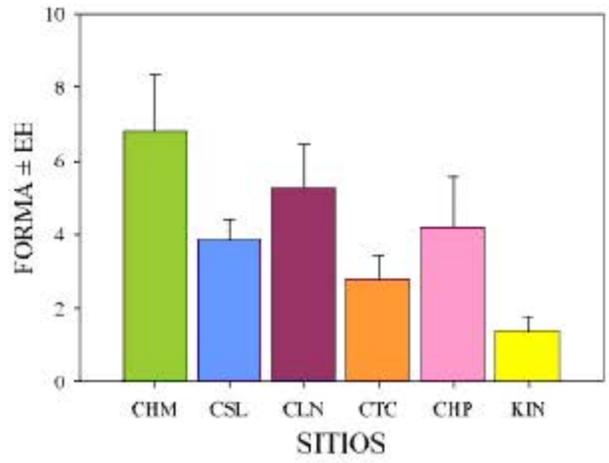
El resultado del análisis indica que la mayor diferencia entre los promedios del primero y último cuartil, ocurre en Chamela, donde los individuos más pequeños son 9.5 veces más esbeltos que los individuos de máxima talla. En sentido opuesto, Bahía Kino es el sitio donde existe la menor diferencia en forma entre grupos de tamaño.

Comparando las respectivas clases de tamaño, los individuos más esbeltos de la primer clase, ocurren en Chamela, los más hemisféricos en Bahía Kino. En la cuarta clase de tamaño, los individuos menos hemisféricos ocurren en Cosalá, mientras que los más hemisféricos se presentan en Coteco. En los sitios de El Chaparral y Bahía Kino ocurre un proceso interesante, los individuos del último cuartil, presentan en promedio formas más esbeltas que los individuos del tercer cuartil.

La figura 3.10 indica la gran variabilidad en el cambio de forma en las diferentes categorías. Las dos primeras clases de tamaño tienen un comportamiento muy similar al del promedio general, en la tercer clase de tamaño, los individuos más esbeltos ocurren en los sitios más húmedos. Finalmente, la forma promedio de los individuos de mayor talla, se comporta de un modo singular, ya que sitios como Chamela y Coteco, presentan formas muy similares, en Cosalá y Culiacán ocurren los más esbeltos.

**Tabla 3.17.** Promedios y variabilidad de forma (Alt/Cob) de cada cuartil en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México. Promedio de los cuartiles,  $\pm$  error estándar de la media, CV: Coeficiente de variación.

	Cuartil	Promedio	CV
Chamela	1	6.807 $\pm$ 1.532	84.21
	2	3.832 $\pm$ 0.995	93.62
	3	1.605 $\pm$ 0.305	71.18
	4	0.711 $\pm$ 0.098	52.06
Cosalá	1	3.834 $\pm$ 0.574	56.06
	2	2.835 $\pm$ 0.557	70.88
	3	1.493 $\pm$ 0.134	33.74
	4	1.992 $\pm$ 0.358	67.25
Culiacán	1	5.295 $\pm$ 1.180	83.44
	2	3.144 $\pm$ 0.808	92.67
	3	2.254 $\pm$ 0.484	80.45
	4	1.713 $\pm$ 0.511	111.78
Coteco	1	2.789 $\pm$ 0.633	84.95
	2	1.951 $\pm$ 0.361	66.86
	3	0.972 $\pm$ 0.107	41.41
	4	0.593 $\pm$ 0.085	54.06
Chaparral	1	4.222 $\pm$ 1.332	118.06
	2	3.193 $\pm$ 1.094	123.56
	3	0.760 $\pm$ 0.106	52.39
	4	1.058 $\pm$ 0.459	162.33
B Kino	1	1.373 $\pm$ 0.380	103.5
	2	1.012 $\pm$ 0.209	74.66
	3	0.335 $\pm$ 0.051	57.51
	4	0.742 $\pm$ 0.303	152.62



**Fig. 3.10.** Promedios de forma de los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en seis poblaciones del Pacífico en México. Las clases de forma se categorizaron con base en los cuartiles de área basal de cada sitio. CHM: Chamela, CSL: Cosalá, CLN: Culiacán, CTC: Coteco, CHP: El Chaparral, KIN: Bahía Kino. ± error estándar de la media.

### 3.3.2.1 Correlaciones de Forma.

Los productos de correlación entre los promedios de forma y los promedios de los factores ambientales y valores geográficos, indican correlaciones significativas con los promedio de precipitación anuales ( $r = 0.902$ ,  $P < 0.05$ ); con el porcentaje de materia orgánica edáfica ( $r = 0.942$ ,  $P < 0.01$ ) y con el índice de aridez ( $r = 0.904$ ,  $P < 0.05$ ).

Entre la variabilidad de la forma y los promedios de los factores ambientales y valores geográficos, no se producen correlaciones significativas.

Los promedios de forma y la variabilidad de los factores ambientales producen tres correlaciones significativas en sentido negativo, con la variabilidad de la precipitación ( $r = -0.891$ ,  $P < 0.05$ ), con la variabilidad de la temperatura ( $r = -0.849$ ,  $P < 0.05$ ) y con la variabilidad de la EVPT ( $r = -0.829$ ,  $P < 0.05$ ).

Las correlaciones entre la variabilidad de la forma y la variabilidad de los factores ambientales no arrojan ninguna correlación significativa.

Los productos de correlación de Spearman entre los promedios y los promedios de la forma sólo indican dos correlaciones significativas entre los promedios de forma con la pedregosidad ( $\rho = -0.986$ ,  $P < 0.01$ ) y con las arcillas ( $\rho = 0.812$ ,  $P < 0.05$ ). Con respecto de la variabilidad de la forma y las variables ambientales ordinales, no se producen productos de correlación significativos.

Los promedios de forma de los cuartiles fueron analizados con respecto de las variables ambientales y valores geográficos (Tabla 3.18).

**Tabla 3.18.** Matriz de correlación Pearson entre los promedios de forma de los cuartiles y los promedios y variabilidad de los factores ambientales en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México. \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo. CV: coeficiente de variación, (Var): Variación.

	Cuartil 1	Cuartil 2	Cuartil 3	Cuartil 4
Latitud	<b>-0.832*</b>	-0.706 ns	-0.696 ns	-0.119 ns
Irradiación	<b>0.841*</b>	0.721 ns	0.725 ns	0.144 ns
MO %	<b>0.827*</b>	0.767 ns	<b>0.881*</b>	0.450 ns
Irradiación (CV)	<b>-0.838*</b>	-0.715 ns	-0.699 ns	-0.113 ns
Fotoperiodo (CV)	<b>-0.840*</b>	-0.719 ns	-0.716 ns	-0.147 ns
Precipitación (Var)	-0.628 ns	-0.626 ns	<b>-0.864*</b>	-0.517 ns
EVPT (CV)	<b>-0.847*</b>	-0.746 ns	-0.749 ns	-0.250 ns

La relación entre los promedios de forma en sus diferentes cuartiles y los rasgos categorizados ordinalmente sólo arrojan dos correlaciones significativas entre el tercer cuartil y la pedregosidad ( $\rho = 0.841$ ,  $P < 0.05$ ) y con el índice de diversidad ( $\rho = 0.812$ ,  $P < 0.05$ ).

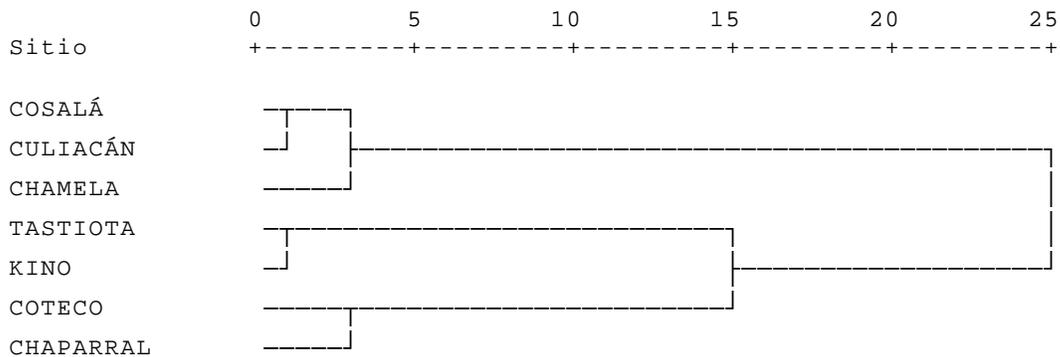
Para explorar la relación entre los rasgos de área basal, altura y cobertura con respecto de la forma de manera conjunta, se realizaron regresiones múltiples en cada sitio de estudio, considerando a la forma como la variable dependiente y al área basal, altura y cobertura como variables independientes. De estos análisis se obtuvieron los coeficientes estandarizados  $\beta$  para inferir cual variable tiene mayor influencia en su interacción conjunta con la forma. Los resultados indican que existen altos niveles de correlación en cada uno de los sitios. Los coeficientes estandarizados indican que la altura es el rasgo que tiene una mayor influencia en la interacción conjunta en todos los sitios de estudio, al tiempo que el área basal no muestra relevancia alguna en su interacción con la forma (Tabla 3.19).

**Tabla 3.19.** Coeficientes de determinación ( $r^2$ ) y correlación parcial ( $\beta$ ) entre forma (variable dependiente) y área basal, altura y cobertura (variables independientes) en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa ssp pungens* de la costa del Pacífico de México. \*\*  $P < 0.01$ ; ns: no significativo.

	$r^2$	Rasgo	$\beta$	Sig.
Chamela	0.926**	Área Basal	-0.023	ns
		Altura	<b>0.296</b>	**
		Cobertura	-1.179	**
Cosalá	0.950**	Área Basal	0.055	**
		Altura	<b>0.407</b>	**
		Cobertura	-1.205	**
Culiacán	0.916**	Área Basal	0.085	ns
		Altura	<b>0.435</b>	**
		Cobertura	-1.345	**
Coteco	0.902**	Área Basal	-0.103	ns
		Altura	<b>0.443</b>	**
		Cobertura	-1.138	**
Chaparral	0.984**	Área Basal	-0.016	ns
		Altura	<b>0.370</b>	**
		Cobertura	-1.271	**
B Kino	0.991**	Área Basal	-0.064	**
		Altura	<b>0.345</b>	**
		Cobertura	-1.105	**

Para asociar las poblaciones con respecto de sus valores de forma, se elaboró un dendrograma (Fig. 11). Para este análisis se consideró el promedio de forma de Tastiota, dado que los individuos de ese sitio muestran una marcada respuesta en su forma a las condiciones extremadamente áridas.

El resultado distingue dos grupos de poblaciones con respecto de la forma. Un grupo asocia directamente a Cosalá y Culiacán, poblaciones geográficamente muy cercanas, además de vincularlo a Chamela, conformando un grupo de poblaciones *tropicales*. El otro grupo distingue a las poblaciones áridas y las divide en las poblaciones claramente xéricas -Tastiota y Bahía Kino- y poblaciones medianamente áridas como Coteco y El Chaparral, destacando éste último sitio, ya que geográficamente se ubica mucho más cerca de Tastiota y Bahía Kino que de Coteco (Fig 3.11).



**Fig. 3.11.** Dendrograma con base en los promedios de forma de los distintos sitios de muestreo en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa ssp. pungens* de la costa del Pacífico de México. El dendrograma se elaboró con base en el método de agrupación entre grupos para distancias euclidianas.

### 3.3.3 Alometría

Para determinar las relaciones alométricas entre los rasgos de tamaño en los diferentes sitios de estudio, se ajustaron los datos a una ecuación de la forma:  $y = mx + b$ , que cuando está expresada en términos log-log adquiere la forma:  $\log(y) = \log(b) + m [\log(x)]$ , y en su expresión potencial:  $y = b x^m$  la cual en la notación común de las relaciones alométricas se expresa como:  $y = bx^a$ ; una función potencial de dos parámetros, donde  $b$  = ordenada al origen, y  $a$  = pendiente de la curva = coeficiente alométrico. Para este estudio, se realizaron los análisis considerando el crecimiento de la altura, la cobertura y la forma en función del crecimiento del valor del área basal en cada población.

La relación entre el área basal y la altura indica que Chamela es el sitio con el valor de pendiente más alto, en tanto que en Bahía Kino se produce el valor más bajo. La relación entre el área basal y la cobertura produce valores de pendiente más altos que con respecto del área basal, siendo Chamela y Coteco los sitios con valores más altos y Bahía Kino el sitio con el menor valor. El análisis entre el área basal y la forma, produce valores de pendiente negativos, cuyo valor no es muy diferente entre poblaciones, siendo El Chaparral el valor más alto y Culiacán y Bahía Kino los más bajos. (Tabla 3.20, Fig. 3.12).

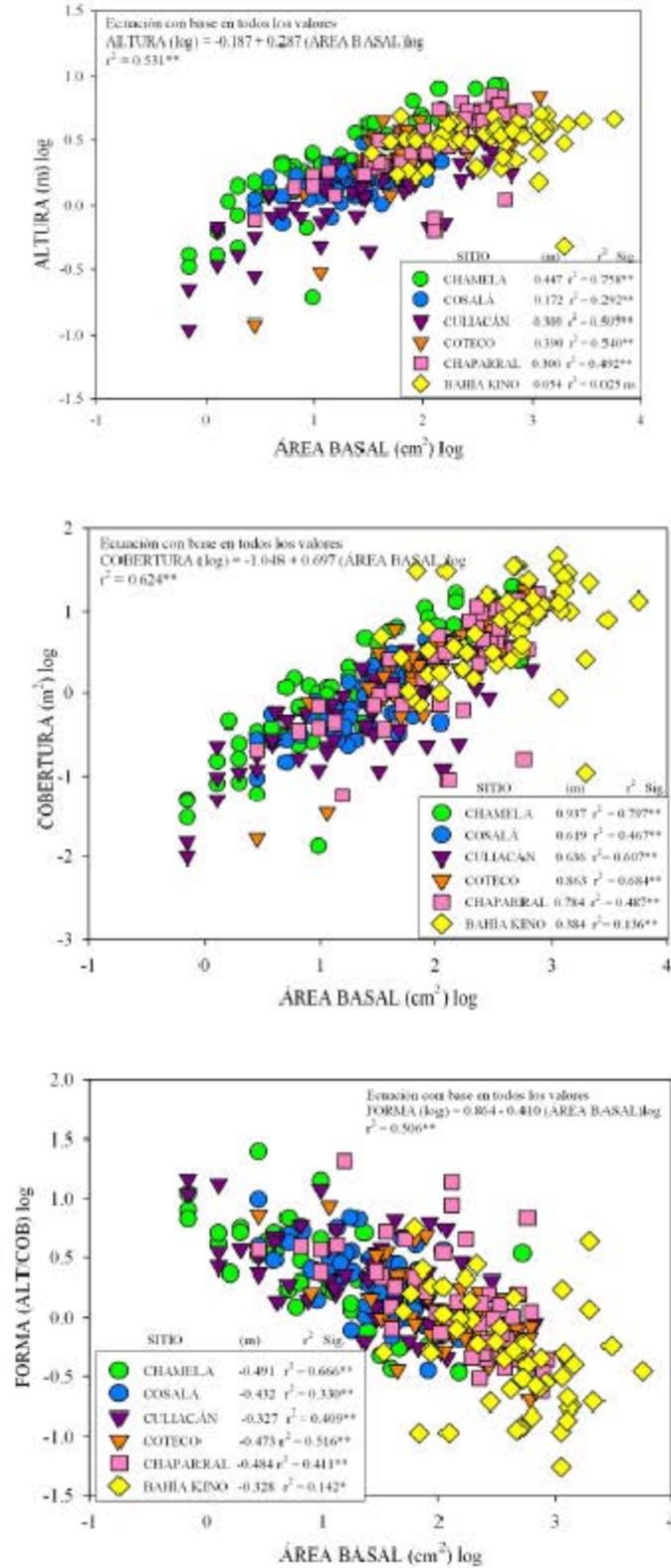


Fig. 3.12. Análisis alométrico entre las variables de tamaño y forma con base en la ecuación  $y = a + m(x)$  para los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* en seis poblaciones de la costa del Pacífico en México. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , ns: no significativo. (m): valor de la pendiente de la recta

**Tabla 3.20.** Ecuaciones alométricas [ $\log(y) = b + m(\log)x$ ] entre el área basal (como variable independiente en el eje de las abscisas) y la altura, cobertura y forma (como dependientes en el eje de las ordenadas) en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México.

Sitio	Variable	Ecuación	r <sup>2</sup>	Sig.
Chamela	Altura	$y = -0.266 + 0.447(x)$	0.758	$P < 0.01$
	Cobertura	$y = -1.079 + 0.937(x)$	0.797	$P < 0.01$
	Forma	$y = 0.853 - 0.490(x)$	0.665	$P < 0.01$
Cosalá	Altura	$y = -0.052 + 0.172(x)$	0.291	$P < 0.01$
	Cobertura	$y = -0.976 + 0.618(x)$	0.467	$P < 0.01$
	Forma	$y = 0.914 - 0.432(x)$	0.33	$P < 0.01$
Culiacán	Altura	$y = -3.675 + 0.309(x)$	0.596	$P < 0.01$
	Cobertura	$y = -1.114 + 0.636(x)$	0.606	$P < 0.01$
	Forma	$y = 0.781 - 0.327(x)$	0.409	$P < 0.01$
Coteco	Altura	$y = -0.350 + 0.390(x)$	0.539	$P < 0.01$
	Cobertura	$y = -1.371 + 0.863(x)$	0.683	$P < 0.01$
	Forma	$y = 1.020 - 0.473(x)$	0.515	$P < 0.01$
Chaparral	Altura	$y = -0.518 + 0.299(x)$	0.492	$P < 0.01$
	Cobertura	$y = -1.296 + 0.784(x)$	0.486	$P < 0.01$
	Forma	$y = 1.137 - 0.484(x)$	0.41	$P < 0.01$
B. Kino	Altura	$y = 0.345 + 0.054(x)$	0.025	$P < 0.05$
	Cobertura	$y = -0.215 + 0.383(x)$	0.135	$P < 0.05$
	Forma	$y = 0.561 - 0.328(x)$	0.142	ns

### 3.3.4 Individuos con Troncos Múltiples.

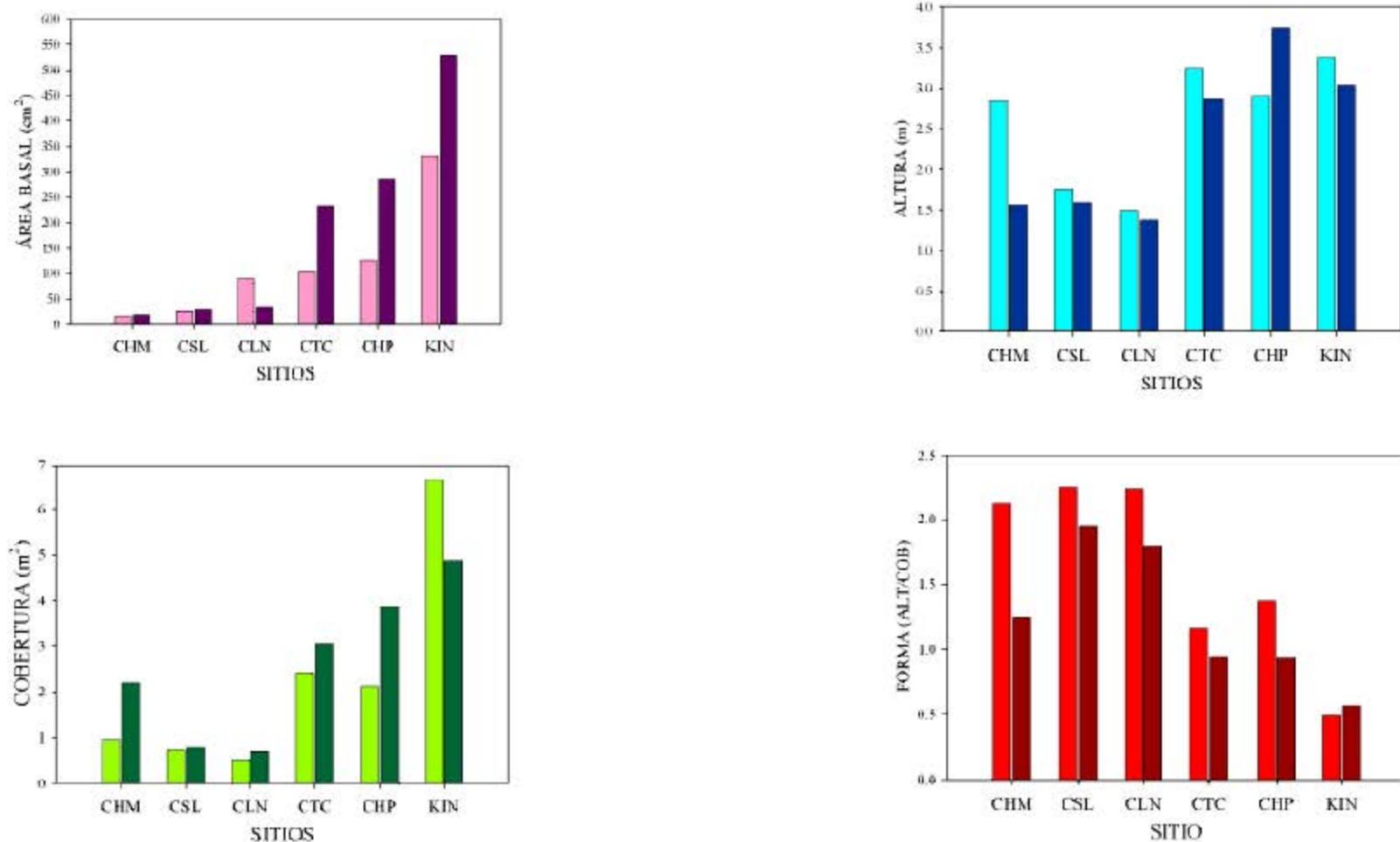
Los individuos con troncos múltiples -MT- aparecen en todos los sitios de estudio, en algunos en mayor proporción que en otros, la arquitectura de éstos individuos influye en los rasgos estructurales de tamaño y forma en diferentes proporciones a lo largo del gradiente (Fig 3.13). Dadas las condiciones que pueden motivar su origen, se cuidó en la medida de lo posible, que al medirse un individuo con esta característica, no fuese producto de la tala.

**Tabla 3.21.** Porcentaje de individuos con troncos múltiples (% MT) en los sitios de estudio y su participación en el área basal en cada población en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México. AB = área basal promedio de individuos con un tronco, entre paréntesis el número de individuos de 1 tronco. ABMT = área basal promedio de los individuos con troncos múltiples, el número de individuos con troncos múltiples se indica en paréntesis, ABMT:AB = proporción del área basal de individuos de troncos múltiples respecto al promedio de individuos con un tronco, % MT = porcentaje de individuos con troncos múltiples, % ABMT = porcentaje del área basal total de los individuos MT con respecto al área basal total de la población.

	AB (cm <sup>2</sup> )	ABMT (cm <sup>2</sup> )	ABMT:AB	% MT	% ABMT
Chamela	15.09 (49)	17.35 (6)	1.14	10.90	3.50
Cosalá	25.18 (20)	30.29 (35)	1.20	63.63	73.16
Culiacán	24.18 (38)	33.91 (17)	1.40	30.90	16.16
Coteco	103.82 (45)	234.17 (10)	2.25	18.18	20.67
Chaparral	125.60 (41)	283.93 (14)	2.26	25.45	27.69
B Kino	331.05 (36)	528.81 (19)	1.59	34.54	50.75

El porcentaje de individuos MT varía entre el 10% y el 35 % entre las poblaciones, excepto en Cosalá, donde más de la mitad de los individuos muestreados tienen forma MT.

El efecto del área basal debida a individuos MT en el área basal total de la población es marcado en los diferentes sitios, el porcentaje de la superficie del área basal total de individuos MT. En Chamela este porcentaje es apenas el 3.5%, mientras que representa más del 50% en Cosalá y Bahía Kino. Destaca la relación entre el porcentaje de individuos MT y el porcentaje del área basal de individuos MT con respecto del área basal total muestreada, Bahía Kino con 35 % de individuos MT, representan la



**Fig 3.13.** Comparación entre valores de los promedios de las variables de tamaño y forma de individuos de un tronco e individuos con troncos múltiples. Las columnas de la izquierda, señalan los promedios de los individuos de un tronco, las columnas de la derecha señalan los promedios de los individuos con troncos múltiples. CHM: Chamela, CSL: Cosalá, CLN: Culiacán, CTC: Coteco, CHP: El Chaparral, KIN: Bahía Kino. (Alt/Cob): Cociente entre el valor de la altura y la cobertura.

mitad del área basal total, mientras que Culiacán con el 30 %, de individuos MT, sólo representan el 16 % del área basal total. Cosalá es el sitio donde tiene mayor porcentaje el área basal de individuos MT con respecto del área basal total. Coteco y El Chaparral son los sitios donde las diferencias entre los promedios de individuos MT e individuos con un tronco son más grandes, en tanto que en Chamela y Cosalá son lo sitios donde estas diferencias son menores (Tabla 3.21).

La estatura de los individuos MT es por lo general más baja que la de los individuos con un tronco. Chamela es el sitio donde esta diferencia es más notoria; la excepción es El Chaparral, donde los individuos MT son casi un metro más altos en promedio que los individuos de un tronco (Tabla 3.22).

**Tabla 3.22.** Relación entre la altura promedio de los individuos de un tronco y la altura de los individuos con troncos múltiples (MT) en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México. AltMT:Alt = Cociente de altura de los individuos con troncos múltiples/altura de individuos con un tronco. % AltMT = Porcentaje de la altura total de individuos MT con respecto de la altura total de los individuos muestreados.

	Altura (m)	Altura MT (m)	AltMT:Alt	% AltMT
Chamela	2.04	1.56	0.76	63.00
Cosalá	1.75	1.59	0.90	61.32
Culiacán	1.49	1.37	0.91	29.63
Coteco	3.24	2.87	0.88	16.76
Chaparral	2.90	3.74	1.28	27.04
B Kino	3.38	3.03	0.89	33.22

En términos de cobertura, los promedios de los individuos MT son mayores en la mayoría de los sitios, siendo Chamela el sitio donde la diferencia es más marcada, en tanto que en Cosalá, prácticamente no existen diferencias entre las coberturas de individuos MT e individuos de un tronco. Bahía Kino es el sitio donde los individuos MT desarrollan coberturas menores que las de los individuos de un tronco.

Aún cuando en Chamela las diferencias entre individuos MT e individuos de un tronco son amplias, la cobertura de individuos MT con respecto de la cobertura total muestreada es la más baja del gradiente, sólo 1.19% (Tabla 3.23).

**Tabla 3.23.** Proporción del área de cobertura promedio de los individuos con troncos múltiples (MT) en la cobertura promedio total en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México. La segunda columna indica el valor promedio de la cobertura de individuos con un tronco de cada sitio, la tercera columna indica el valor promedio en cobertura de los individuos MT, la cuarta columna señala el porcentaje de la cobertura de los individuos MT con respecto de la cobertura total muestreada.

	Cobertura (m <sup>2</sup> )	Cobertura MT (m <sup>2</sup> )	Cob MT: Cob	% CobMT
Chamela	0.96	2.20	2.29	1.19
Cosalá	0.73	0.79	1.08	65.87
Culiacán	0.52	0.69	1.32	22.39
Coteco	2.42	3.05	1.26	20.04
Chaparral	2.11	3.86	1.82	28.01
B Kino	6.65	4.83	0.72	33.75

La forma de los individuos MT tiende a ser más baja y esférica en casi todo el gradiente, la excepción es la población de Bahía Kino. Chamela es el sitio donde la diferencia entre individuos MT e individuos de un tronco es más pronunciada.

**Tabla 3.24.** Comparación de forma (Alt/Cob) de los individuos con troncos múltiples (MT) e individuos con un tronco en seis poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* de la costa del Pacífico de México. La segunda columna señala el promedio de forma de individuos con un tronco de cada población, la tercera columna señala el promedio de forma de los individuos MT, la cuarta columna señala la proporción entre el promedio de los individuos MT con respecto del promedio general de cada población.

	Forma	Forma (MT)	Forma MT:Forma
Chamela	2.115	1.239	0.58
Cosalá	2.243	1.944	0.86
Culiacán	2.232	1.793	0.80
Coteco	1.156	0.939	0.81
Chaparral	1.370	0.932	0.67
B Kino	0.489	0.562	1.14

### 3.4 Discusión.

#### *Estructura de Tamaños.*

La evidencia encontrada en este estudio, nos permite corroborar la hipótesis de que existen distribuciones más estables en los sitios más húmedos en el sur del gradiente, ocurriendo lo opuesto hacia los sitios más áridos. Lo anterior, se puede vincular a diversos factores ambientales. En diversos estudios en zonas áridas, se ha encontrado evidencia de la importancia de dichos factores en la determinación de la estructura de tamaños de una población de plantas; en tales estudios, se remarca la incidencia de condiciones pluviales intensas que generen condiciones de germinación de semillas y posterior establecimiento de las plántulas. La intensidad de cada evento y su persistencia en años consecutivos influye de modo importante en la determinación de los procesos de reclutamiento (Jordan & Nobel, 1979, 1981; Turner, 1990; Parker, 1993; Bowers & Turner, 2002; Villalba, 2003; Bowers, 1994; Lloret *et al.*, 2004; Bowers, 2005). En este marco ambiental con base en el gradiente de humedad, se ha demostrado que hacia los sitios más húmedos, las distribuciones de tamaños son muy próximas hacia una distribución estable, ocurriendo lo opuesto hacia sitios más áridos, donde las estructuras reflejan procesos de reclutamiento marcadamente episódicos (García *et al.*, 1999; Baker *et al.* 2003; Wang *et al.*, 2004; Lloret *et al.*, 2004, 2005; Petru *et al.*, 2006).

Existen otros factores que inciden en la determinación de una estructura de tamaños, un factor primario es el espacio disponible, que en el entorno de un gradiente de recursos, es menos importante en zonas áridas. (Silvertown & Lovett-Doust, 1993). Baker *et al.* (2003) señalan que la complejidad y variabilidad con la que interactúan los recursos en función del ambiente, inciden en procesos de reclutamiento; además señalan que el agua es el factor más importante en sitios donde la estacionalidad es más marcada. En sitios donde la luz es el factor limitante, la competencia tiende a ser asimétrica, originando distribuciones de tamaño con forma de J invertida, (Silvertown & Lovett-Doust, 1993; Hutchings, 1997). En el gradiente aquí evaluado, la variabilidad ambiental y por lo tanto la variabilidad en la disponibilidad de recursos en general, aumenta conforme crece la latitud.

En el presente estudio, los sitios meridionales más húmedos y menos variables ambientalmente, así como con mayor complejidad estructural tanto vertical como horizontal, con mayor competencia por luz, tienden a presentar distribuciones de tamaño que reflejan una mayor estabilidad, específicamente Chamela y Culiacán. Conforme los sitios se tornan más áridos, se muestra un proceso de reclutamiento con un sesgo más episódico, siendo más evidente en las distribuciones de tamaños de áreas basales y coberturas. Las distribuciones de alturas tienden a producir distribuciones un tanto más cercanas a una

distribución normal; con excepción de Cosalá y Chamela, el resto de los sitios tiene individuos presentes en casi todas las clases de tamaño de las alturas, este tipo de comportamiento ha sido anteriormente documentado por Ogden (1970) y Hutchings (1997).

Cabe destacar que en Cosalá, el sitio más húmedo, los individuos no varían mucho en su talla, las distribuciones de tamaños de área basal y altura están amontonadas, en área basal, de las quince clases de tamaño, sólo se encontraron individuos en la siete primeras y alrededor del 75 % de sus individuos ocurren entre la tercera y quinta clase de tamaño, con una mínima presencia en las clases más pequeñas. En altura, sólo se encontraron individuos en seis de las quince clases de tamaño y más o menos un 70% de los individuos ocurren en las clases de tamaño 4 y 5, entre los 1 y 2 metros de altura. Este comportamiento singulariza a Cosalá, cuyas frecuencias de áreas basales y alturas la aproximan más a una población árida y cuyos promedios de tamaños la asemejan a sitios húmedos como Chamela y Culiacán.

En contraste, Bahía Kino refleja serios problemas de reclutamiento, no sólo por la naturaleza xérica del ambiente y sus limitantes inherentes. En este sitio en particular, es muy probable que se presenten severos problemas de degradación ambiental, siendo una de las principales causas el cierre del flujo del río Sonora desde hace unas décadas, debido a la construcción de represas a lo largo de su curso (A. Búrquez, com. personal, 2002), por lo que es muy probable que se haya reducido el manto freático de manera importante, lo que en particular para esta especie de carácter freatófítico resulta clave, sobre todo para las plantas jóvenes ya que de no alcanzar este substrato, dependerían exclusivamente de las lluvias que son escasas e irregulares, añadiendo a lo anterior graves perturbaciones de origen antropogénico.

Otras posibles causas que generen este comportamiento de distribución de tamaños a lo largo del gradiente incluyen: la importancia de la herbivoría en el proceso de reclutamiento (Weiner, 1993; García *et al.*, 1999; y Bowers & Turner, 2002), la eficiencia de polinizadores, la eficiencia de los dispersores de frutos y semillas, y la depredación de estructuras reproductivas (Silvertown & Lovett-Doust, 1993; Crawley, 1996).

#### *Promedios de Tamaño:*

Esencialmente, las diferencias en los promedios de tamaño de las diferentes poblaciones, se deben a la disparidad en la frecuencia de individuos en las diferentes clases de tamaño. Hacia sitios más húmedos, la mayoría de los individuos se agrupa hacia las clases de tamaño más pequeñas, reduciendo el promedio, ocurriendo lo opuesto conforme se incrementa la aridez de los sitios.

De manera similar, los promedios de las diferentes clases de tamaño de área basal y cobertura siguen el mismo patrón de cambio, los promedios de los sitios húmedos tienden a ser más pequeños que en los sitios áridos. Al separar los individuos de cada población en cuartiles, las diferencias entre las clases de tamaño entre sitios son considerables. El segundo y tercer cuartil de tamaño de los sitios áridos desde Coteco a Bahía Kino, son más grandes que el cuartil superior de los sitios húmedos, es decir, un individuo grande de los sitios tropicales sólo sería un individuo de tamaño mediano en los sitios desérticos. Chamela y Culiacán fueron los únicos sitios donde se cuantificaron individuos de tallas muy bajas en área basal ( $\leq 5 \text{ cm}^2$ ) -plántulas- lo que sugiere que en estos sitios, en años recientes, han ocurrido eventos de reclutamiento, estabilizando en cierta medida a éstas poblaciones.

El incremento de los promedios tanto a nivel de población como en cada una de las clases de tamaño, además de las diferencias en estructura de tamaños, se puede explicar en buena medida con base en las condiciones ambientales en cada sitio, específicamente a la complejidad de la estructura y a rasgos inherentes de esta especie. En el marco de un gradiente de aridez, se ha descrito que hacia sitios húmedos existe una mayor complejidad así como una mayor densidad de individuos (Rüdiger *et al.*, 2001; Otter *et al.*, 2002; White & Hood, 2004; Scholes *et al.*, 2002). En estos sitios, la competencia por espacio tiende a influir en el tamaño de los individuos, básicamente en función de su capacidad de hacerse de recursos (Grubb, 1977; Smith & Reukema, 1986; Silvertown & Lovett-Doust, 1993, Harrington, 1996; Crawley, 1997; Hutchings, 1997; Stoll *et al.*, 2002; Long *et al.*, 2004; Berger *et al.*, 2004).

*Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*, ha sido descrita como una especie conservadora en la adquisición de recursos, con bajas tasas de crecimiento relativo, en comparación con otras especies leñosas con las que compite (Rincón, E. & Huante, P. 1994; Huante, *et al.*, 1995). Específicamente en Chamela, esta característica conservadora en la adquisición de recursos coloca a los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en una desventaja competitiva notoria. A este respecto Janzen (1970) ha planteado la hipótesis de que esta especie tiene su origen en sitios muy xéricos donde evolucionaron tales rasgos, para posteriormente extenderse a sitios más húmedos al sur. De este modo, conforme las poblaciones comienzan a ser más áridas, este rasgo conservador comienza a ser un atributo favorable, hasta convertirse en una ventaja competitiva sobre otras especies en estos sitios; aunada a la decreciente presión por espacio, entonces los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* están en condiciones de competir mejor y desarrollar más talla. En sitios como Coteco y El Chaparral, los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*, son de los de mayor tamaño en las comunidades

donde se midieron, en Bahía Kino son los que mayor talla tienen de entre todas las especies leñosas del lugar.

De acuerdo a estudios que han medido la variabilidad de la altura en un gradiente de aridez, se ha encontrado que en general, la altura promedio de los individuos de diferentes especies crece conforme aumenta la disponibilidad de recursos, en especial el agua (Fisher *et al.*, 1991; O'Brien, 1993; O'Brien *et al.*, 1995; Scholes, *et al.*, 2002; Wang & Gao, 2004; Petru *et al.*, 2006); lo anterior ocurre principalmente porque existen costos en la adquisición de altura, que se tornan más restrictivos conforme se incrementa la aridez (Ryan, 1990; Ryan & Yoder, 1997; Midgley, 2003). Otro factor que influye en la altura de los individuos es la densidad, en sitios donde la densidad es alta y la luz es el factor limitante, los individuos jóvenes tienden a permanecer suprimidos en su talla hasta que se abre un espacio que les permite desarrollar biomasa en altura (Silvertown & Lovett-Doust, 1993; Harrington, 1996), hacia sitios áridos, menos densos, es la carencia del agua el elemento limitante de mayor importancia.

En este caso la hipótesis planteada originalmente con respecto de la altura se ha corroborado sólo parcialmente. Las diferencias de las alturas de las poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* a lo largo del gradiente resultan significativas, aún cuando no varían ni en el orden ni en la magnitud del área basal y la cobertura. A nivel inter - población, este comportamiento se puede atribuir principalmente a las diferencias en las distribuciones de frecuencias de tamaños. A nivel intra - poblacional, al examinar las diferencias en clases de tamaño correspondientes, la cuarta clase de tamaño en Chamela y El Chaparral son prácticamente idénticas, lo que es llamativo teniendo en cuenta la disparidad ambiental que hay en esos sitios. Una manera de explicar este comportamiento, es que en Chamela existen una mayor disponibilidad de agua y una gran competencia por luz, recursos que pueden ser aprovechados con mayor eficiencia por los individuos una vez que se abre un espacio en el dosel y pueden alcanzar alturas grandes, en este sitio se registraron los individuos más altos de todo el gradiente (> 8 m). En El Chaparral y en general en los sitios áridos, los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*, alcanzan tallas grandes en altura ya que sus raíces les permiten acceder al manto freático - capacidad descrita por Janzen (1970)-, mitigando la carencia de agua, lo que puede favorecer que los individuos de esta clase de tamaño alcancen tallas mayores. Específicamente las poblaciones de Coteco y El Chaparral se ubican a las orillas de arroyos temporales, facilitando el proceso descrito. Lo anterior también se puede aplicar a las restantes clases de tamaño, con excepción de Cosalá y Culiacán.

Los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en Cosalá y Culiacán tienen un

comportamiento peculiar en cuanto a la altura, las diferencias que existen entre el promedio de el primer y último cuartil de tamaño son las menores que existen en todo el gradiente, la explicación a esto se puede atribuir a que casi la totalidad de los individuos estén restringidos en espacio por individuos más grandes, lo que les impide ganar altura, éstos individuos envejecen pero no crecen, este proceso es descrito por Canham (1985). Otra causa plausible, es que éstos dos sitios en particular son bastante rocosos, lo que puede inhibir el crecimiento de raíces que les permitan acceder al manto freático e incrementar su capacidad competitiva desarrollando una mayor altura. La posible restricción en el tamaño de las raíces también puede limitar el desarrollo de tamaño de estos individuos por restricciones mecánicas de sostenimiento. La cobertura en estos sitios sigue un patrón similar a la altura. Cabe considerar sin embargo que esta conclusión es meramente especulativa, ya que caben considerar factores que no fueron analizados en este estudio como la concentración de nutriente disponibles en la roca madre, la posible presencia y efecto de micorrizas, el nivel del manto freático.

#### *Correlaciones.*

Tres de los factores ambientales -precipitación, irradiación y materia orgánica edáfica- cambian sustancialmente a lo largo del gradiente; en los análisis de correlación entre estos factores y los promedios de los rasgos de tamaño, los productos resultan negativos; indicando que con una mayor disponibilidad de recursos, el tamaño promedio de los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* es menor a lo largo del gradiente.

Este resultado sugiere que con una mayor disponibilidad de recursos se pueden facilitar las condiciones de germinación, incidiendo así en los eventos de reclutamiento, posteriormente estas mismas condiciones favorecen la permanencia de individuos jóvenes, incidiendo en la distribución de tamaños y finalmente influyendo en los promedios de los sitios más húmedos principalmente. Las correlaciones entre los promedios ambientales y la variabilidad de los rasgos de tamaño señalan la misma tendencia, donde existe mayor disponibilidad de irradiación, existe una mayor variabilidad de área basal y altura. El sentido positivo de las correlaciones entre la variabilidad de la precipitación y los promedios del área basal y la cobertura, sugiere un diferente enfoque del mismo proceso, donde las lluvias son más irregulares y escasas, el tamaño de las áreas basales y alturas es mayor, reflejando que la estructura de tamaños tiene pocos individuos pequeños, muy probablemente resultado de condiciones muy adversas de germinación y permanencia de plántulas.

El sentido positivo de los productos de correlación entre la variabilidad de los factores ambientales

y los rasgos de tamaño, reafirma el comportamiento antes citado, conforme las condiciones ambientales son más variables, mayor es la homogeneidad de tamaños en una población.

De entre los factores categorizados ordinalmente, los factores ligados a características del suelo - profundidad, arcillas y pedregosidad- se pueden asociar con requerimientos radiculares que se vinculan con requerimientos fisiológicos (Chapin, 1980; Schulze & Hall, 1982; Vitousek, 1982; Vogt *et al.*, 1996; Lambers *et al.*, 1998) hasta requerimiento de soporte mecánico (Niklas, 1994; Niklas & Farnsworth, 1995). Los resultados señalan que en sitios áridos con suelos profundos y más arcillosos, los promedios de las áreas basales, alturas y coberturas tienden a desarrollar mayores tallas. *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* ha sido descrita como una especie freatofítica cuyas raíces laterales no abren sino hasta por debajo de los 20 cm a 50 cm, en donde se hallan las raíces de otras especies, en tanto que la raíz principal llega al manto freático (Janzen, 1970). Sin embargo, el no desarrollar raíces laterales en el estrato superficial, le coloca en una desventaja en la adquisición de nutrientes ya que la mayor concentración de nutrientes ocurre allí y las raíces superficiales están mejor adaptadas para su absorción (Dawson, 1993; Caldwell, 1994) este hecho puede explicar el porqué esta especie es tan conservadora en la fijación de nutrientes, aún cuando exista una disponibilidad relativamente alta (Rincón & Huante, 1994; Huante *et al.*, 1995).

Los rasgos asociados con la estructura de la comunidad - diversidad, estructura vertical y estructura horizontal- nos señalan esencialmente el cambio en la complejidad estructural de los sitios, hacia sitios más áridos la complejidad tiende a ser mayor (Crawley, 1997; White & Hood, 2004). Una manera de cuantificar el desempeño e interacciones de una especie en una comunidad es a través de su eficiencia en la adquisición de recursos (Tilman, 1988, 1990), que en buena medida está definida por las condiciones ambientales (Pugnaire & Luque, 2001; Maestre *et al.*, 2005). Los resultados señalan que hacia sitios más diversos y complejos estructuralmente, los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* son de menor talla, lo que sugiere que su capacidad competitiva es menor y más conservadora, que sin embargo, hacia los sitios más áridos se torna en una estrategia más efectiva, reflejado en una mayor talla.

### *Forma*

La forma (o arquitectura) y la alometría de las plantas tienen una gran significancia ecológica, ya que influye en la capacidad de captar luz, estabilidad mecánica, defensa, reproducción, influyendo por tanto en gran parte de sus rasgos de historia de vida (Tomlison, 1987; Kohyama & Hotta, 1990; King, 1990;

Schmid & Bazzaz, 1990, 1994; Coomes & Grubb, 1998).

La forma de las plantas generalmente refleja las características del ambiente donde se desarrollan los individuos. Estos, pueden responder adaptativamente modificando la forma bajo diferentes condiciones ambientales, definiendo en gran medida la arquitectura final de la planta (Ackerly & Donoghue, 1998). Esta variabilidad ambiental puede ocurrir en una pequeña escala espacial (Kohyama, 1987; King, 1990) o en un marco geográfico amplio (Yabe & Uemura, 2001; Archibald & Bond, 2003; Wang & Gao, 2004).

En sitios con mayor densidad de individuos, donde la luz es el factor ambiental limitante se ha encontrado evidencia de que existe un compromiso - *trade-off*, entre la ganancia en altura para explotar la luz o la de ganar cobertura para ganar espacio (Kohyama & Hotta, 1990; King, 1990). La tendencia hacia una u otra opción está en función del espacio ecológico de la especie y de su etapa de desarrollo (Grubb, 1977; King, 1990; Kohyama, 1991). Hacia sitios donde el agua es un factor limitante de mayor importancia, las características topográficas (De Soyza *et al.* 1997) y edáficas (Yamada *et al.* 2000) son importantes en la conformación de la arquitectura de las plantas manifestándose en la retención de materia orgánica y agua (De Soyza *et al.* 1997; Whitford, 2002).

En este estudio, los resultados permiten ratificar la hipótesis planteada originalmente, de manera general en este gradiente, existen individuos más esbeltos en los sitios húmedos y su presencia disminuye notoriamente hacia los sitios áridos, coincidiendo con el resultado de Kohyama (1987), De Soyza *et al.* (1997), Archibald & Bond (2003); así, los promedios más altos -individuos más esbeltos- se ubican hacia los sitios más húmedos y en sentido opuesto los individuos más hemisféricos se ubican en los sitios más áridos del gradiente.

Los promedios de forma sólo se correlacionan de manera significativa con el porcentaje de materia orgánica del suelo, coincidiendo con el planteamiento de De Soyza *et al.* (1997), en el sentido de que en sitios con mayor disponibilidad de nutrientes los individuos son más delgados, ocurriendo lo opuesto hacia sitios más secos, donde la forma hemisférica y la tendencia a crecer amontonados, induce la formación de *islas* de fertilidad, donde la acumulación de hojarasca debajo de los individuos llega a ser enorme (obs. personal). Las correlaciones negativas con la variabilidad de temperatura y EVPT sugieren una estrategia conservadora en el uso del agua por medio del follaje, ya que individuos de mayor cobertura, con mayor exposición tiende a tener mayores índices de transpiración, coincidiendo con los resultados de Ackerly & Donoghue (1998), y King (1991). Esto se explica ya que una forma hemisférica en sitios áridos ayuda a disminuir las altas tasas de EVPT al desviar por encima y hacia los lados el

viento caliente y seco (De Soyza *et al.*, 1997; Yabe & Uemura, 2001; Whitford, 2002).

Con respecto de la forma, las diferentes clases de tamaño responden a una mayor variedad de factores ambientales. Las fases de mayor importancia resultan ser las dos primeras, -las plantas más jóvenes- donde se define en buena medida la arquitectura de un individuo adulto (Ackerly & Donoghue, 1998), destacan las correlaciones con los factores asociados con la luz y la variabilidad en su disponibilidad.

La clasificación de los promedios de forma es semejante a la de los promedios de las variables de tamaño. Este resultado sugiere un posible valor adaptativo a las combinaciones de factores ambientales particulares a cada sitio.

En todas las poblaciones, de las tres variables de tamaño consideradas, la altura es la variable que tiene mayor importancia en la interacción con la forma. Este resultado explica la coincidencia del comportamiento de los promedios de altura y forma a lo largo del gradiente, de este modo, se infiere que las condiciones ambientales de cada sitio que determinan la altura, influyen por tanto en la conformación de la forma promedio de los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*.

#### *Alometría.*

El análisis alométrico entre el área basal y la cobertura, indica que los valores de las pendientes de las rectas (m), son bajos y tienden a ser similares entre las diferentes poblaciones, destacando Cosalá y Bahía Kino con valores muy bajos, denotando un comportamiento extremadamente alométrico. Esta tendencia, señala que la relación entre estas variables ocurre en gran medida al margen de las condiciones ambientales aquí consideradas. Cabría esperar un comportamiento relativamente isométrico, donde la restricción en agua principalmente, sería el factor que limitaría el orden en esta relación (Friend, 1993). Pero en este caso, al parecer son otros factores, quizá de orden ontogenético particulares a cada sitio, los que delimitan las relaciones alométricas entre éstas variables a lo largo del gradiente.

Entre el área basal y la cobertura, cabe esperar una mayor área basal para una mayor cobertura, por lo tanto la principal restricción viene a ser mecánica (Niklas, 1994). En el caso de las poblaciones analizadas, los valores más isométricos se presentan en Chamela, Coteco y El Chaparral. Los valores de Cosalá y Culiacán son muy parecidos entre sí y ligeramente menores que los anteriores. La excepción a este comportamiento es Bahía Kino que tiene un comportamiento marcadamente alométrico. Este comportamiento se puede deber muy probablemente a la ausencia de individuos jóvenes.

Finalmente, el comportamiento de los valores de las pendientes (m) entre el área basal y la forma, señala que tienen dirección negativa en todos los sitios, esto es conforme los individuos son más viejos,

tienden a presentar una forma más esférica. Los valores de (m) son similares en todos los sitios, siendo las excepciones Culiacán y Bahía Kino cuyos valores son más bajos e idénticos entre sí. Estos resultados indican que la relación entre éstas variables no está determinada en buena medida por el ambiente.

### *Individuos MT*

La capacidad de rebrotar confiere a los individuos una ventaja en caso de disturbio, ya que les permite competir mejor que las plántulas nacidas de semillas, sobre todo si tienen su estructura radicular bien desarrollada (Vesk & Westoby, 2004), que en el caso de los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* es factible, dado que llegan a desarrollar una estructura radicular importante (Janzen, 1970).

En este caso de estudio, la frecuencia de individuos MT a lo largo del gradiente sólo se correlacionó significativamente con la altitud sobre el nivel del mar ( $r = 0.887$ ,  $P < 0.05$ ). Muy probablemente este resultado se debe a que los sitios de muestreo de Cosalá y Culiacán, los sitios con mayor elevación sobre el gradiente, se ubiquen en terrenos marcadamente rocosos, lo que puede influir en los procesos de desarrollo de las plántulas e incidir en el proceso de formación de troncos múltiples.

Con respecto del área basal, aunque las diferencias entre individuos MT e individuos de un tronco llegan a ser numéricamente notorias, los lugares donde las diferencias son estadísticamente significativas son Coteco y Bahía Kino, ( $F 9.447$ ,  $P < 0.05$  y  $F 4.199$ ,  $P < 0.05$ ; respectivamente).

Kruger *et al.* (1997) y Midgley (1996) señalan que en bosques altos y estructuralmente complejos, los individuos MT están en desventaja competitiva, ya que deben de distribuir sus recursos entre una mayor cantidad de ápices de crecimiento, limitando la adquisición de biomasa en altura. Por esta razón, la capacidad de rebrotar como estrategia competitiva, debe más importante en comunidades donde la estructura es menos compleja. Los individuos MT son notoriamente más bajos sólo en Chamela, en el resto de los sitios la diferencia es escasa. En El Chaparral ocurre la tendencia opuesta, donde los individuos MT son más altos, este resultado sugiere que en este sitio, los individuos de esta especie deben de ser altamente competitivos o bien individuos longevos, lo que le ha permitido hacerse de gran cantidad de biomasa, considerando además de la aridez del sitio, la baja tasa de crecimiento planteada por Rincón & Huante, (1994) y Huante *et al.*, (1995).

Se puede hipotetizar que un individuo MT puede desarrollar una cobertura más amplia, dado que al desarrollar más troncos y no ganar biomasa en altura, pueden desarrollar una mayor ramificación lateral dando más soporte a una mayor cobertura. Los resultados, señalan que lo anterior ocurre en todos los sitios, a excepción de Bahía Kino. La mayor diferencia ocurre en Chamela, y en sentido opuesto la

menor diferencia ocurre en Cosalá.

El efecto de troncos múltiples en la forma, se puede plantear en el sentido de que un individuo de este tipo tendería a ser más hemisférico, dado que estaría en condiciones de desarrollar una mayor ramificación lateral y desarrollar mayor cobertura. Lo anterior ocurre con mayor notoriedad en Chamela, y El Chaparral. La tendencia opuesta, donde los individuos MT son más esbeltos que los individuos de un tronco ocurre en Bahía Kino y Cosalá, lo que señala que la adquisición de forma con respecto de la cantidad de troncos, ocurre de manera independiente a las condiciones ambientales.

## BIBLIOGRAFÍA

Ackerly, D.D. & Donoghue, M.J. 1998 LEAF SIZE, SAPLING ALLOMETRY AND CORNER'S RULES: PHYLOGENY AND CORRELATED EVOLUTION IN MAPLES (*Acer*). *American Naturalist* 152: 767 - 791.

Aide, T. M. 1987 LIMBFALLS: A MAJOR CAUSE OF SAPLING MORTALITY FOR TROPICAL FOREST PLANTS. *Biotropica* 19: 284 - 285.

Aikawa, S.I. & Hori, Y. 2006 EFFECT OF A MULTI-STEMMED GROWTH FORM ON MATTER PRODUCTION OF AN UNDERSTOREY SHRUB, *Stephanandra incisa*. *Plant Species Biology* 21: 31 - 39.

Archibald, S. & Bond, W.J. 2003 GROWING TALL vs GROWING WIDE: TREE ARCHITECTURE AND ALLOMETRY OF *Acacia karro* IN FOREST, SAVANNA AND ARID ENVIRONMENTS. *Oikos* 102: 3 - 14.

Baker, T.R., Swaine, M.D. & Burslem, D.F.R.P. 2003 VARIATION IN TROPICAL FOREST GROWTH RATES: COMBINED EFFECTS OF FUNCTIONAL GROUP COMPOSITION AND RESOURCE AVAILABILITY. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6/1, 2: 21 - 36.

Bellingham, P.J., Tanner, E.V.J. & Healey, J.R. 1994 SPROUTING OF TREES IN JAMAICAN MONTANE FOREST AFTER A HURRICANE. *Journal of Ecology* 82: 747 - 758.

Bellingham, P. J., Tanner, E.V.J. & Healey, J.R. 1995 DAMAGE AND RESPONSIVENESS OF JAMAICAN MONTANE TREE SPECIES AFTER DISTURBANCE BY A HURRICANE. *Ecology* 76: 2562 - 2580.

Berger, U., Hildenbrandt, H. & Grimm, V. 2004 AGE-RELATED DECLINE IN FOREST PRODUCTION: MODELLING THE EFFECTS OF GROWTH LIMITATION, NEIGHBOURHOOD COMPETITION AND SELF-THINNING. *Journal of Ecology* 92: 846 - 853.

Bond, W.J. & Midgley, J.J. 2001 ECOLOGY OF SPROUTING IN WOODY PLANTS: THE PERSISTENT NICHE. *Trends in Ecology and Evolution*. 16: 45 - 51.

Bowers, J.E. 1994 NATURAL CONDITIONS FOR SEEDLING EMERGENCE OF THREE WOODY SPECIES IN THE NORTHERN SONORAN DESERT. *Madroño* 47: 73 - 84.

Bowers, J. E. & Turner, R. M. 2002 THE INFLUENCE OF CLIMATIC VARIABILITY ON LOCAL POPULATIONS DYNAMICS OF *Cercidium microphyllum* (FOOTHILL PALOVERDE). *Oecologia*

130: 105 - 113.

Bowers, J.E. 2005 INFLUENCE OF CLIMATIC VARIABILITY ON LOCAL POPULATION DYNAMICS OF A SONORAN DESERT PLATYOPUNTIA. *Journal of Arid Environments* 61: 193 - 210.

Búrquez, A. & Quintana, M.A. 1994 ISLANDS OF BIODIVERSITY: IRONWOOD ECOLOGY AND RICHNESS OF PERENNIALS IN A SONORAN DESERT BIOLOGICAL RESERVE. En: *Ironwood: An Ecological and Cultural Keystone of The Sonoran Desert*. Nabhan G. P. & Carr, J. L. eds *Occasional Papers in Conservation Biology* 1: 9 - 28.

Caldwell, M.M. 1987 PLANT ARCHITECTURE AND RESOURCE COMPETITION. En: *Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis*. Schulze, E-D. & Zwölfer, H. eds. Springer Verlag.

Caldwell, M.M. 1994 EXPLOITING NUTRIENTS IN FERTILE SOIL MICROSITES. En: *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*. Caldwell, M.M., Pearcy, R.W. Academic Press San Diego.

Canham, C.D. 1985 SUPPRESSION AND RELEASE DURING CANOPY RECRUITMENT IN *Acer saccharum*. *Bulletin of The Torrey Botanical Club* 112: 134 - 145.

Cao, K - F. & Peters, R. 1998 STRUCTURE AND STEM GROWTH OF MULTI-STEMMED TREES OF *Fagus engleriana* IN CHINA. *Plant Ecology* 139: 211 - 220.

Chapin III, F.S. 1980 THE MINERAL NUTRITION OF WILD PLANTS. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 161-191.

Clark, D.B. & Clark, D.A. 1991 THE IMPACT OF PHYSICAL DAMAGE ON CANOPY TREE REGENERATION IN TROPICAL RAIN FOREST. *Journal of Ecology* 79: 447 - 457.

Crawley, M.J. 1997 LIFE HISTORY AND ENVIRONMENT. En: *Plant Ecology*. Crawley, M. J. ed. Blackwell Science.

Coomes, D.A. & Grubb, P.J. 1998 A COMPARISON OF 12 TREE SPECIES OF AMAZONIAN CAATINGA USING GROWTH RATES IN GAPS AND UNDERSTOREY AND ALLOMETRIC RELATIONSHIPS. *Functional Ecology* 12: 325 - 346.

Dawson, T.E. 1993 WATER SOURCES OF PLANTS AS DETERMINED FROM XYLEM - WATER ISOTOPIC COMPOSITION: PERSPECTIVES ON PLANT COMPETITION, DISTRIBUTION AND WATER RELATIONS. En: *Stable Isotopes and Plant Carbon - Water Relations*. Ehleringer, J.R., Hall, A.E. & Farquhar, G.D. eds Academic Press San Diego.

De Soyza, A.G., Whitford, W.G., Martínez-Meza, E. & van Zee, J.W. 1997 VARIATION IN

CREOSOTEBUSH (*Larrea tridentata*) MORPHOLOGY IN RELATION TO HABITAT, SOIL FERTILITY AND ASSOCIATED PLANT COMMUNITIES. *American Midland Naturalist* 137: 13 - 26.

Farnsworth, K. D. & Niklas, K. J. 1995 THEORIES OF OPTIMIZATION, FORM AND FUNCTION IN BRANCHING ARCHITECTURE IN PLANTS. *Functional Ecology* 6. 508 - 518.

Fisher, B.L., Howe, H.F. & Wright, S.J. 1991 SURVIVAL AND GROWTH OF *Virola surinamensis* YEARLINGS: WATER AUGMENTATION IN GAP AND UNDERSTORY. *Oecologia* 86: 292 - 297.

Friend, A.D. 1993 THE PREDICTION AND ECOLOGICAL SIGNIFICANCE OF TREE HEIGHT. En: *Vegetation Dynamics and Global Change*. Solomon, A. M. & Shugart, H. H. eds. Chapman & Hall New York.

García, D., Zamora, R., Hódar, J.A. & Gómez, J.M. 1999 AGE STRUCTURE OF *Juniperus communis* L. IN THE IBERIAN PENINSULA: CONSERVATION OF REMNANT POPULATIONS IN MEDITERRANEAN MOUNTAINS. *Biological Conservation* 87: 215 - 220.

Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. A PRIMER OF ECOLOGICAL STATISTICS. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts USA.

Grubb, P.J. 1977 THE MAINTENANCE OF SPECIES-RICHNESS IN PLANT COMMUNITIES: THE IMPORTANCE OF THE REGENERATION NICHE. *Biological Reviews* 52: 107 - 145.

Harrington, T.B. 1996 SILVICULTURAL BASIS FOR THINNING SOUTHERN PINES: CONCEPTS AND EXPECTED RESPONSES. School of Forest Resources, University of Georgia, Athens.

Huante, P., Rincón, E. & Chapin, F.S. III 1995 RESPONSES TO PHOSPHORUS OF CONTRASTING SUCCESSIONALS TREE-SEEDLING SPECIES FROM THE TROPICAL DECIDUOUS FOREST OF MEXICO. *Functional Ecology* 9: 760 - 766.

Hutchings, M.J. 1997 THE STRUCTURE OF PLANT POPULATIONS. En: *Plant Ecology* Crawley, M. J. ed. Blackwell Science.

Janzen, D. 1970 *Jacquinia pungens* A HELIOPHILE FROM THE UNDERSTOREY OF TROPICAL DECIDUOUS FOREST. *Biotropica* 2 (2): 112 - 119.

Jefferies, J.L. 1984 THE PHENOTYPE: ITS DEVELOPMENT PHYSIOLOGICAL CONSTRAINTS AND ENVIRONMENTAL SIGNALS. En: *Perspectives in Plant Population Ecology*. Dirzo, R. & Sarukhán, J. eds. Sinauer Associates Inc. Publishers.

Jordan, P.W. & Nobel, P.S. 1979 INFREQUENT ESTABLISHMENT OF SEEDLINGS OF *Agave*

*deserti* (AGAVACEAE) IN THE NORTHERN SONORAN DESERT. American Journal of Botany 66: 1079 - 1084.

Jordan, P. W. & Nobel, P.S. 1981 SEEDLING ESTABLISHMENT OF *Ferocactus acanthodes* IN RELATION TO DROUGHT. Ecology 62: 901 - 906.

Jordan, P.W. & Nobel, P.S. 1982 HEIGHT DISTRIBUTIONS OF TWO SPECIES OF CACTI IN RELATION TO RAINFALL, SEEDLING ESTABLISHMENT AND GROWTH. Botanical Gazette 143: 511 - 517.

King, D.A. 1990 THE ADAPTIVE SIGNIFICANCE OF TREE HEIGHT. American Naturalist 135 (6): 809 - 828.

King, D.A. 1991 TREE ALLOMETRY, LEAF SIZE AND ADULT TREE SIZE IN OLD-GROWTH FOREST OF WESTERN OREGON. Tree Physiology 9: 369 - 381.

Kohyama, T. 1987 SIGNIFICANCE OF ARCHITECTURE AND ALLOMETRY IN SAPLINGS. Functional Ecology 1: 399 - 404.

Kohyama, T. & Hotta, M. 1990 SIGNIFICANCE OF ALLOMETRY IN TROPICAL SPALINGS. Functional Ecology 4: 515 - 521.

Kruger, L.M., Midgley, J.J. & Cowling, R.M. 1997 RESPROUTERS VS RESEEDERS IN SOUTH AFRICAN FOREST TREES; A MODEL BASED ON FOREST CANOPY HEIGHT. Functional Ecology 11: 101 - 105.

Lambers, H., Chapin, F.S. III, & Pons T.L. 1998 PLANT PHYSIOLOGICAL ECOLOGY. Springer Verlag. New York

Lloret, F., Peñuelas, J. & Estiarte, M. 2004 EXPERIMENTAL EVIDENCE OF REDUCED DIVERSITY OF SEEDLINGS DUE TO CLIMATE MODIFICATION IN A MEDITERRANEAN-TYPE COMMUNITY. Global Change Ecology 10: 248 - 258.

Long, J.N., Dean, T.J. & Roberts, S.D. 2004 LINKAGES BETWEEN SILVICULTURE AND ECOLOGY: EXAMINATION OF SEVERAL IMPORTANT CONCEPTUAL MODELS. Forest Ecology and Management 200: 249 - 261.

Maestre, F.T., Valladares, F. & Reynolds, J.F. 2005 IS THE CHANGE OF PLANT-PLANT INTERACTIONS WITH ABIOTIC STRESS PREDICTABLE? A META-ANALYSIS OF FIELD RESULTS IN ARID ENVIRONMENTS. Journal of Ecology 93: 748-757.

Medina, E. 1995 DIVERSITY OF LIFE FORMS OF HIGHER PLANTS IN NEOTROPICAL DRY FORESTS. En: *Seasonally Dry Tropical Forests* Bullock, S. H., Mooney, H. A. & Medina, E. eds.

Cambridge University Press.

Midgley, J.J. 1996 WHY THE WORLD'S VEGETATION IS NOT TOTALLY DOMINATED BY RESPROUTING PLANTS; BECAUSE RESPROUTERS ARE SHORTER THAN RESEEDERS. *Ecography* 19: 92 - 95.

Midgley, J.M. 2003 IS BIGGER BETTER IN PLANTS? THE HYDRAULIC COSTS OF INCREASING SIZE IN TREES. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (1): 5 - 6.

Miller, P.M. & Kauffman, J.B. 1998 SEEDLING AND SPROUT RESPONSE TO SLASH-AND-BURN AGRICULTURE IN A TROPICAL DECIDUOUS FOREST. *Biotropica* 30: 538 - 546.

Niklas, K.J. 1994 PLANT ALLOMETRY: THE SCALING OF FORM AND PROCESS. Chicago University Press. Chicago.

Paciorek, C.J., Condit, R., Hubbell, P. & Foster, R.B. 2000 THE DEMOGRAPHICS OF RESPROUTING IN TREE AND SHRUB SPECIES OF A MOIST TROPICAL FOREST. *Journal of Ecology* 88: 765-777.

O'Brien, E.M. 1993 CLIMATIC GRADIENTS IN WOODY PLANT SPECIES RICHNESS: TOWARDS AN EXPLANATION BASED ON ANALYSIS OF SOUTHERN AFRICA'S WOODY FLORA. *Journal of Biogeography* 20: 181 - 198.

O'Brien, S.T., Hubbell, S.P., Spiro, P., Condit, R. & Foster, R.B. 1995 DIAMETER, HEIGHT, CROWN, AND AGE RELATIONSHIPS IN EIGHT NEOTROPICAL TREE SPECIES. *Ecology* 76: 1926 - 1939.

Ogden, J. 1970 PLANT POPULATION STRUCTURE AND PRODUCTIVITY. *Proceedings of The New Zealand Ecological Society* 17: 1 - 9.

Otter, L.B., Scholes, R.J., Dowty, P., Privette, J., Caylor, K., Ringrose, S., Mukelabai, M., Frost, P., Hanan, N., Totolo, O. & Veenendaal, E.M. 2002 THE SOUTHERN AFRICAN REGIONAL SCIENCE INITIATIVE (SAFARI 2000): WET SEASON CAMPAIGNS. *South African Journal of Science* 98: March/April 131 - 137.

Parker, K.C. 1993 CLIMATIC EFFECTS OF REGENERATION TRENDS OF TWO COLUMNAR CACTI IN THE NORTHERN SONORAN DESERT. *Annals of The Association of American Geographers* 83 (3): 452 - 474.

Petrů, M., Tielbörger, K., Belkin, R., Sternberg, M. & Jeltsch, F. 2006 LIFE HISTORY VARIATION IN AN ANNUAL PLANT UNDER TWO OPPOSING ENVIRONMENTAL CONSTRAINTS ALONG AN ARIDITY GRADIENT. *Ecography* 29: 66 - 74.

Pinard, M.A. & Putz, F.E. 1996 RETAINING FOREST BIOMASS BY REDUCING LOGGING DAMAGE. *Biotropica* 28: 278 - 295.

Pugnaire, F.I. & Luque, M.T. 2001 CHANGES IN PLANT INTERACTIONS ALONG A GRADIENT OF ENVIRONMENTAL STRESS. *Oikos* 93: 42 - 49.

Rae, J.G. & Ebert, T.A. 2002 DEMOGRAPHY OF THE ENDANGERED FRAGRANT PRICKLY APPLE CACTUS *Harrisia fragans*. *International Journal of Plant Sciences* 163 (4): 631 - 640.

Rincón, E. & Huante, P. 1994 INFLUENCE OF MINERAL NUTRIENT AVAILABILITY ON GROWTH OF TREE SEEDLINGS FROM THE TROPICAL DECIDUOUS FOREST. *Trees* 9; 93 - 97.

Rüdiger, O., Palacios-Fernández, J.M. & Bertil, K. 2001 VARIATION IN SPECIES COMPOSITION AND VEGETATION STRUCTURE OF SUCCULENT SCRUB ON TENERIFE IN RELATION TO ENVIRONMENTAL VARIATION. *Journal of Vegetation Science* 12: 237 - 248.

Ricklefs, R.E. 1973 *ECOLOGY* Chiron Press Inc Newton Massachussets.

Ryan, M.G. 1990 EFFECTS OF CLIMATE CHANGE ON PLANT RESPIRATION. *Ecological Applications* 1: 157 - 167.

Ryan M.G. & Yoder, B.J. 1997 HYDRAULIC LIMITS TO TREE HEIGHT AND GROWTH. *Bioscience* 47: 235 - 242.

Schmid, B. & Bazzaz, F.A. 1990 PLASTICITY IN PLANT SIZE AND ARCHITECTURE IN RHIZOME-DERIVED VS SEED-DERIVED *Solidago* AND *Aster*. *Ecology* 71: 523 -535.

Schmid, B. & Bazzaz, F.A. 1994 CROWN CONSTRUCTION, LEAF DYNAMICS, AND CARBON GAIN IN TWO PERENNIALS WITH CONTRASTING ARCHITECTURE. *Ecological Monographs* 64: 177 - 203.

Scholes, R.J., Dowty, P.R., Caylor, K., Parsons, D.A.B., Frost, P.G.H. & Shugart, H.H. 2002 TRENDS IN SAVANNA STRUCTURE AND COMPOSITION ALONG AN ARDITY GRADIENT IN THE KALAHARI. *Journal of Vegetation Science* 13: 419 - 428.

Schulze, E-D. & Hall, A.E. 1982 STOMATAL RESPONSES, WATER LOSS, AND CO<sub>2</sub> ASSIMILATION RATES OF PLANTS IN CONTRASTING ENVIRONMENTS. En: *Encyclopedia of Plant Physiology*, N.S. Vol. 12 B O. L. Lange, Nobel, P.S. Osmond, C.B. & Ziegler, H. eds. Springer-Verlag Berlin

Silvertown, J. & Doust, J.L. 1993 INTRODUCTION TO PLANT POPULATION BIOLOGY. 3<sup>er</sup> edition Blackwell Science Oxford.

Smith, J.H.G. & Reukema, D.L. 1986 EFFECTS OF PLANTATION AND JUVENILE SPACING ON TREE AND STAND DEVELOPMENT. En: Chadwick, D.O., Hanley, D.P., Johnson, J.A. eds. *Douglas-fir: stand management for the future*: Proceedings of a Symposium; 1985 Seattle Wa. USDA Forest Service.

Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995 BIOMETRY. 3<sup>rd</sup> Edition W. H. Freeman and Company New York.

Stoll, P., Weiner, J., Müller-Landau, H., Müller, E. & Hara, T. 2002 SIZE SYMMETRY OF COMPETITION ALTERS BIOMASS-DENSITY RELATIONSHIPS. Proceedings of The Royal Society London B 269: 2191 - 2195.

Swetnam, T.W. & Betancourt, J.L. 1998 MESOSCALE DISTURBANCE AND ECOLOGICAL RESPONSE TO DECADEAL CLIMATIC VARIABILITY IN THE AMERICAN SOUTHWEST. *Journal of Climate* 11 (12): 3128 - 3147.

Tilman, D. 1988 PLANT STRATEGIES AND THE DYNAMICS AND FUNCTION OF PLANT COMMUNITIES. Princeton University Press, Princeton.

Tilman, D. 1990 MECHANISMS OF PLANT COMPETITION FOR NUTRIENTS: THE ELEMENTS OF A PREDICTIVE THEORY OF COMPETITION en: *Perspective on Plant Competition*, Grace, J.B. & Tilman, D. eds. Academic Press, San Diego.

Tomlinson, P. B. 1987 ARCHITECTURE OF TROPICAL PLANTS. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 1 - 21.

Turner, R.M. 1990 LONG-TERM VEGETATION CHANGE AT A FULLY PROTECTED SONORAN DESERT SITE. *Ecology* 71 (2): 464 - 477.

Vesk, P.A. & Westoby, M. 2004 SPROUTING ABILITY ACROSS DIVERSE DISTURBANCES AND VEGETATION TYPES WORLDWIDE. *Journal of Ecology* 92: 310 - 320.

Villaba, R. 1995 CLIMATIC INFLUENCES ON FOREST DYNAMICS ALONG THE FOREST-STEPPE ECOTONE IN NORTHERN PATAGONIA. PhD. Dissertation Department of Geography University of Colorado.

Vitousek, P 1982 NUTRIENT CYCLING AND NUTRIENT USE EFFICIENCY. *American Naturalist* 119: 553-572.

Vogt, K.A., Vogt, D.A., Palmiotto, P.A., Boon, P., O'Hara, J. & Asbjornson, H. 1996 REVIEW OF ROOT DYNAMICS IN FORESTS ECOSYSTEMS GROUPED BY CLIMATE, CLIMATIC FORESTS TYPE AND SPECIES. *Plant and Soil* 187: 159-219.

Wang, R. & Gao, Q. 2004 MORPHOLOGICAL RESPONSES OF *Leymus chinensis* (POACEAE)

TO LARGE-SCALE CLIMATIC GRADIENT ALONG THE NORTH-EAST CHINA TRANSECT (NECT). *Biodiversity Research* 10: 65 - 73.

Wang, T., Liang, Y., Ren, H., Yu, D., Ni, J. & Ma, K. 2004 AGE STRUCTURE OF *Picea schrenkiana* FOREST ALONG AN ALTITUDINAL GRADIENT IN THE CENTRAL TIANSHAN MOUNTAINS NORTH-WESTERN CHINA. *Forest Ecology and Management* 196: 267 - 274.

Weiner, J. 1993 COMPETITION, HERBIVORY AND PLANT SIZE VARIABILITY: *Hypocharis raducata* GRAZED BY SNAILS (*Helix aspersa*). *Functional Ecology* 7: 47 - 53.

White, D. A. & Hood, C.S. 2004 VEGETATION PATTERNS AND ENVIRONMENTAL GRADIENTS IN TROPICAL DRY FOREST OF THE NORTHERN YUCATAN PENINSULA. *Journal of Vegetation Science* 15: 151 - 160.

Whitford, W. 2002 ECOLOGY OF DESERT ECOSYSTEMS. Elsevier Academic Press, San Diego California.

Yabe, K. & Uemura, S. 2001 VARIATION IN SIZE AND SHAPE OF *Sphangnum* HUMMOCKS IN RELATION TO CLIMATIC CONDITIONS IN HOKKAIDO ISLAND, NORTHERN JAPAN. *Canadian Journal of Botany* 79 (11): 1318 - 1326.

Yamada, T., Yakamura, T. & Lee, H.S. 2000 ARCHITECTURAL AND ALLOMETRIC DIFFERENCES AMONG *Scaphium* SPECIES ARE RELATED TO MICROHABITAT PREFERENCES. *Journal of Ecology* 14: 731 - 737.

Zimmerman, J.K., Everham, E.M. III, Waide, R.B., Lodge, D.J., Taylor, C.M. & Brokaw, N.L.V. 1994 RESPONSES OF TREE SPECIES TO HURRICANE WINDS IN SUBTROPICAL WET FOREST IN PUERTO RICO: IMPLICATIONS FOR TROPICAL TREE LIFEHISTORIES. *Journal of Ecology* 82: 911 - 922.

## CAPÍTULO IV

### CARACTERÍSTICAS FOLIARES

#### 4.1 Introducción.

Las hojas son los principales órganos que realizan el proceso fotosintético. Al igual que otras estructuras de las plantas, la temperatura, el fotoperiodo, la calidad de la luz, la disponibilidad de nutrientes y el *status* hídrico, entre otros factores, influyen en el tamaño, forma y función de las hojas (Dale, 1986). Los atributos foliares también están afectados por factores bióticos como la herbivoría y el parasitismo (Coley, 1983; Aide, 1992). Las características foliares también reflejan una historia filogenética particular (Givnish, 1979, 1987). Vistas de ese modo, las hojas reflejan fenómenos de adaptación a un determinado ambiente físico y biótico particular (Grime, 1977).

El proceso de maximización de la fotosíntesis origina la existencia de compromisos (*trade-offs*), entre la fijación del carbono y la economía en el uso del agua, especialmente en zonas áridas. De este modo, los rasgos foliares reflejan patrones adaptativos particulares entre los que destacan: la maximización del proceso fotosintético, la resistencia a la desecación y a altas temperaturas y la evasión a la depredación y parasitismo.

En ambientes áridos, la desecación y las altas temperaturas son dos de los factores determinantes en la conformación de las adaptaciones foliares. Algunas de las propiedades foliares que presentan cambios muy evidentes en respuesta a los factores físicos citados son el área foliar (AF), la masa foliar por área (MFA) y sus dos componentes: el grosor y la densidad foliar. Diversos estudios han demostrado que las hojas en sitios áridos tienden a ser más pequeñas, con mayor MFA, así como presentar un mayor grosor y densidad (Givnish, 1979; Dolph & Dilcher, 1980; Sobrado & Medina, 1980; Larcher, 1983; Witkowski & Lamont, 1991; Lambers *et al.* 1998; Cunningham *et al.* 1999) (Tabla 4.1).

**Tabla 4.1** Cambio en la magnitud del valor promedio de algunos rasgos foliares entre ambientes contrastantes en condiciones abióticas. Las flechas hacia arriba indican un crecimiento en el valor del promedio y viceversa. Ver texto para referencias. AF: área foliar; MFA: masa foliar por área.

Rasgo	Sitios Mésicos	Sitios Áridos
AF	↑	↓
MFA	↓	↑
Grosor	↓	↑
Densidad	↓	↑

Las hojas en sitios áridos tienden a presentar menor área foliar (Sobrado & Medina, 1980; Witkowski & Lamont, 1991). El decremento en el área foliar conforme se incrementa la aridez, se puede atribuir en buena medida al incremento en las temperaturas y a la disminución en la disponibilidad del agua (Dolph & Dilcher, 1980; Lambers *et al.*, 1998; Cunningham *et al.*, 1999). En sitios áridos, las altas temperaturas y la cantidad y calidad de luz, provocan que las hojas disminuyan sus tasas fotosintéticas debido al sobrecalentamiento, ya que su resistencia difusiva es alta; ante esto, las hojas requieren enfriarse para sostener su proceso fotosintético, lo que requiere de una mayor disponibilidad de agua. Por ello, bajo estas condiciones, el área foliar se desarrolla principalmente en función de la disponibilidad del agua y del ambiente térmico (Barbour *et al.*, 1987). Por esta razón, las hojas más grandes -megáfilas- de acuerdo a la clasificación Raunkiaer de 1934, se encuentran preferentemente en sitios donde existe una gran disponibilidad de agua y temperaturas no muy elevadas, mientras que en los sitios muy secos y cálidos, las plantas tienden a presentar hojas muy pequeñas -micrófilas y nanófilas- (Larcher, 1983). Otro elemento que influye en la determinación del área foliar es la disponibilidad de nutrientes; su escasez, induce la producción de hojas más pequeñas (Givnish, 1979).

La MFA es un producto de la densidad foliar y el grosor. El cambio en magnitud de la MFA está directamente vinculado con la disponibilidad de luz (Niinemets & Kull, 1994; Groom & Lambert, 1997); sin embargo, un valor de MFA alto, no es sinónimo de mayor eficiencia fotosintética. Aún sin limitaciones de luz, se han encontrado casos de una correlación negativa entre la MFA y la capacidad fotosintética por unidad de masa seca ( $A_{\text{masa}}$ ; Reich *et al.*, 1997, 1999). Altos valores de MFA disminuyen la cantidad de área foliar disponible para la captación de luz y por tanto de la fijación fotosintética del carbono (Lambers *et al.* 1998).

El incremento en la magnitud del grosor foliar se atribuye esencialmente a una creciente insolación y temperatura, a una disminución en la disponibilidad de agua (Groom & Lambert, 1997; Niinemets, 2001). Un elemento que también influye en el incremento del grosor es la disminución en la disponibilidad de nutrientes (Sobrado & Medina, 1980). Anatómicamente, el engrosamiento de las hojas se produce formando células más altas del tejido de palisada, y/o a un incremento en la exposición a la luz (Lambers *et al.*, 1998).

La densidad foliar se asocia a paredes celulares gruesas, al número de células del esclerénquima y a una elevada concentración de metabolitos secundarios (Lambers *et al.*, 1998). Además de los metabolitos secundarios, las inclusiones en la célula como el almidón y cristales entre otras, aumentan la densidad foliar (Rascio *et al.*, 1990). El crecimiento en los valores de la densidad también se atribuye a una creciente restricción en la disponibilidad del agua a nivel edáfico (Witkowski & Lamont, 1991; Groom & Lambert, 1997).

De acuerdo a Witkowski & Lamont (1991) y a Niinemets (1999), el MFA se asocia positivamente con el grosor y la densidad; sin embargo, por lo general, estas dos variables no se asocian significativamente entre sí, ya que éstas se ajustan de manera particular a cada ambiente.

El objetivo específico de este capítulo es el de examinar la variabilidad y la correlación con el ambiente de características foliares asociadas a la economía del agua y la fotosíntesis como: área foliar, masa foliar por área (MFA), grosor y densidad foliar, así como de las relaciones alométricas y geográficas entre estas variables.

#### 4.2 Métodos de muestreo.

Para la determinación de los rasgos foliares se recolectaron arbitrariamente 10 hojas de 15 individuos en cada población, excepto Tastiota, donde se muestrearon los nueve individuos. Se observó que las hojas presentarían su máxima expansión foliar, que no mostrarían daño mecánico o herbivoría. Las hojas se conservaron dentro de bolsas herméticas, envueltas en toallas humedecidas con agua destilada para evitar su desecación y fueron trasladadas al laboratorio en hieleras para su procesamiento. Las hojas fueron hidratadas en agua destilada a 12° C durante 24 horas para obtener su máximo turgor en una balanza analítica con precisión de 0.00001 g (OHAUS GA 200 Florham Park, New Jersey USA). Posteriormente el grosor se midió con un micrómetro de resorte con precisión de 10 micras (DRAPER SM - 510 Japan), cada hoja se midió dos o tres veces en diferentes puntos evitando tocar alguna nervadura, el grosor se estimó como el promedio de tales mediciones. La determinación del área foliar se realizó con un medidor de áreas foliares Li - Cor 3000 con precisión de 0.001 mm<sup>2</sup> (Li Cor Nebraska USA). Cada hoja fue medida tres veces y con base en el promedio se registró el valor del área de cada hoja. Posteriormente las hojas se secaron en un horno a 80° C durante 24 horas para obtener su peso seco en balanza analítica. Con los valores del área foliar y el peso seco se determinó la masa foliar por área (MFA), mediante la fórmula:

$$\text{MFA} = \text{Masa seca} / \text{Área foliar}$$

Donde: MFA = Masa foliar por área

La densidad foliar se determinó como el cociente de la MFA entre el grosor, según Witkowski & Lamont (1991).

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS10.0 (Chicago Illinois, USA).

### 4.3 Resultados.

Existen diferencias altamente significativas entre poblaciones para todos los rasgos foliares (Tabla 4.2).

**Tabla 4.2.** Análisis de varianza de los rasgos foliares de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico de México. El análisis se realizó con base en los promedios de 15 individuos en cada sitio, Tastiota n = 9, midiendo 10 hojas por individuo.  $P < 0.05$ .

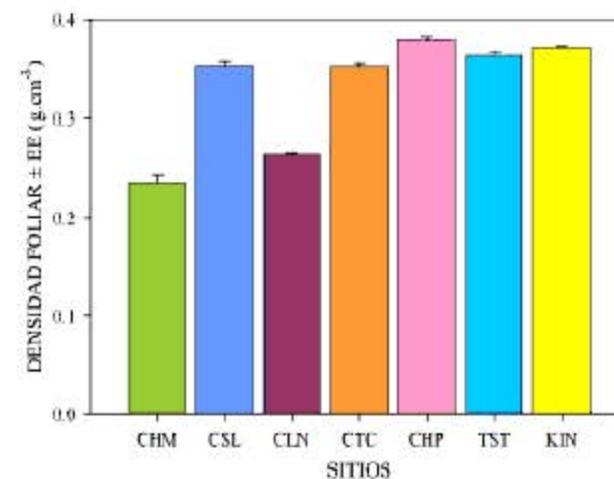
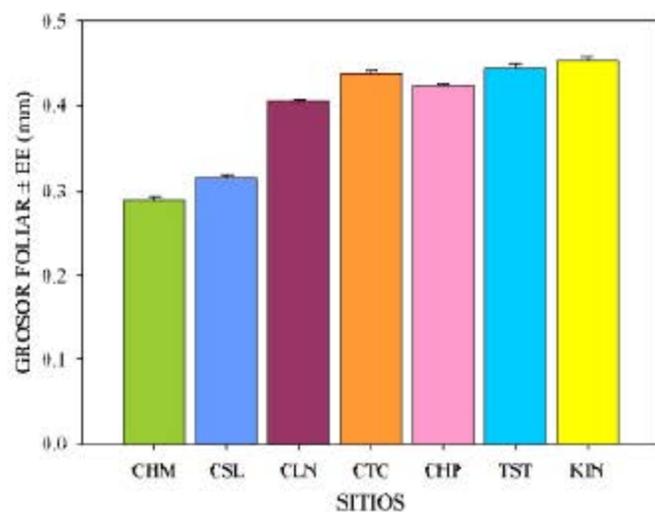
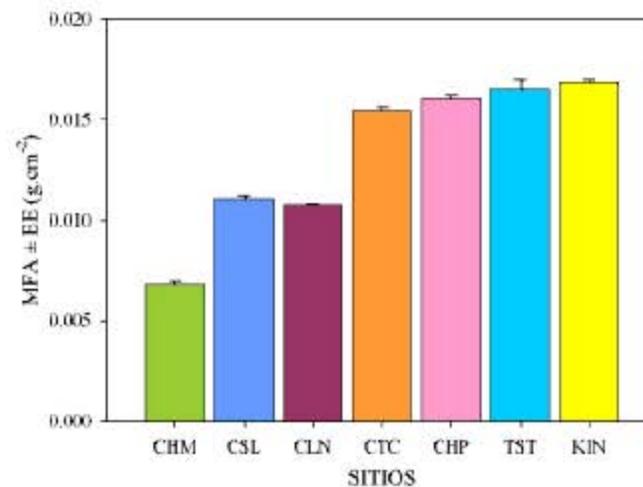
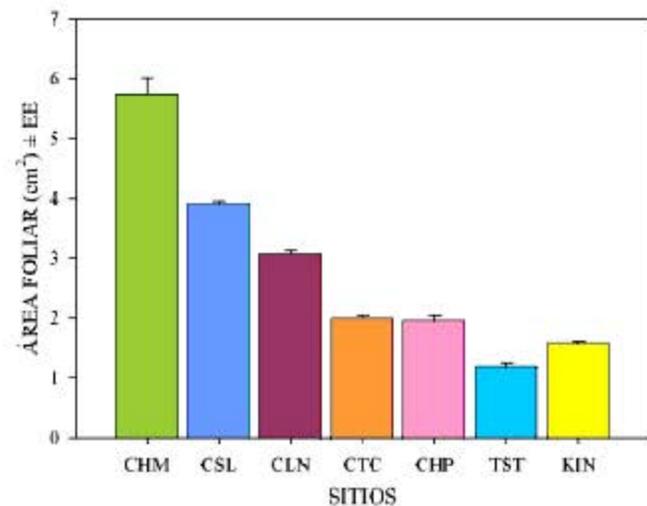
Variable	Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	Grados de Libertad	Cuadrados Medios	F	Sig.
Área Foliar	Entre grupos	214.915	6	35.819	205.506	0.000
	Dentro grupos	16.035	92	0.174		
	Total	230.950	98			
MFA	Entre grupos	0.001246	6	0.0002077	625.004	0.000
	Dentro grupos	0.00003058	92	3.324 <sup>-7</sup>		
	Total	0.001277	98			
Grosor	Entre grupos	0.003757	6	0.0006262	440.898	0.000
	Dentro grupos	0.0001307	92	1.420 <sup>-6</sup>		
	Total	0.003888	98			
Densidad	Entre grupos	0.284	6	0.04736	195.927	0.000
	Dentro grupos	0.022240	92	0.0002417		
	Total	0.306	98			

El área foliar es casi cinco veces más grande en el sitio más meridional -Chamela- con respecto a Tastiota, uno de los sitios más xéricos del gradiente. Ésta variable resulta ser la que presenta la mayor proporción de cambio entre los promedios. De acuerdo con la escala de Raunkiaer, los valores promedio agrupan como hojas micrófilas las poblaciones de Chamela, Cosalá y Culiacán, y como hojas nanófilas las de Coteco, El Chaparral, Tastiota y Bahía Kino.

Los promedios de MFA tienden a incrementarse al aumentar la aridez de los sitios, creciendo 2.47 veces entre la población más mésica y la más xérica. El promedio del grosor foliar se incrementa 1.56 veces entre la población de Bahía Kino y la población de Chamela. La densidad foliar promedio aumenta en una proporción de 1.60 veces entre el sitio de El Chaparral y el sitio de Chamela (Tabla 4.3, Fig. 4.1).

**Tabla 4.3** Promedios de rasgos foliares en siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico de México.  $\pm$  error estándar. n = promedio de 15 hojas de 10 individuos. Tastiota: n = 9 individuos. Los superíndices indican la agrupación de las poblaciones con base en un análisis SNK.

Sitio	Área Foliar (cm <sup>2</sup> )	MFA (g·cm <sup>-2</sup> )	Grosor (mm)	Densidad (g·cm <sup>-3</sup> )
Chamela	5.753 <sup>f</sup> $\pm$ 0.249	0.0068 <sup>a</sup> $\pm$ 1.449 <sup>-4</sup>	0.289 <sup>a</sup> $\pm$ 3.194 <sup>-3</sup>	0.2364 <sup>a</sup> $\pm$ 6.826 <sup>-3</sup>
Cosalá	3.898 <sup>e</sup> $\pm$ 0.064	0.0110 <sup>b</sup> $\pm$ 1.383 <sup>-4</sup>	0.315 <sup>b</sup> $\pm$ 2.953 <sup>-3</sup>	0.3526 <sup>c</sup> $\pm$ 5.509 <sup>-3</sup>
Culiacán	3.074 <sup>d</sup> $\pm$ 0.043	0.0107 <sup>b</sup> $\pm$ 9.240 <sup>-5</sup>	0.405 <sup>c</sup> $\pm$ 1.446 <sup>-3</sup>	0.2642 <sup>b</sup> $\pm$ 1.479 <sup>-3</sup>
Coteco	1.989 <sup>c</sup> $\pm$ 0.046	0.0154 <sup>c</sup> $\pm$ 1.468 <sup>-4</sup>	0.438 <sup>c</sup> $\pm$ 3.758 <sup>-3</sup>	0.3523 <sup>c</sup> $\pm$ 2.632 <sup>-3</sup>
Chaparral	1.966 <sup>c</sup> $\pm$ 0.066 <sup>c</sup>	0.0160 <sup>d</sup> $\pm$ 1.839 <sup>-4</sup>	0.422 <sup>d</sup> $\pm$ 2.317 <sup>-3</sup>	0.3794 <sup>e</sup> $\pm$ 3.396 <sup>-3</sup>
Tastiota	1.198 <sup>a</sup> $\pm$ 0.050	0.0161 <sup>d</sup> $\pm$ 2.468 <sup>-4</sup>	0.444 <sup>d</sup> $\pm$ 4.297 <sup>-3</sup>	0.3631 <sup>cd</sup> $\pm$ 4.136 <sup>-3</sup>
B Kino	1.587 <sup>b</sup> $\pm$ 0.023	0.0168 <sup>e</sup> $\pm$ 1.438 <sup>-4</sup>	0.453 <sup>e</sup> $\pm$ 3.923 <sup>-3</sup>	0.3718 <sup>de</sup> $\pm$ 1.567 <sup>-3</sup>



**Fig. 4.1.** Promedios de variables foliares ( $\pm$  error estándar), con base en los promedios de 10 hojas de 15 individuos por sitio, Tastiota  $n = 9$ , de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete sitios de la costa del Pacífico en México. CHM: Chamela, CSL: Cosalá, CLN: Culiacán, CTC: Coteco, CHP: El Chaparral, TST: Tastiota, KIN: Bahía Kino.

El área foliar es la variable que presenta mayor variabilidad, siendo Chamela el sitio más variable y Culiacán y Bahía Kino los sitios más homogéneos. El resto de los rasgos foliares presentan coeficientes de variación bajos. La variación de la MFA es más pronunciada en Chamela, siendo Bahía Kino y Culiacán los sitios menos variables. El grosor es más heterogéneo en Chamela y más uniforme en el sitio de Culiacán. Finalmente, Chamela es el sitio con mayor variabilidad de densidad foliar y el extremo opuesto es el sitio de Bahía Kino (Tabla 4.4).

**Tabla 4.4** Variabilidad de los rasgos foliares (coeficiente de variación) en siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico de México. n = promedio de 15 hojas de 10 individuos. Tastiota: n = 9 individuos.

	Área Foliar (cm <sup>2</sup> )	MFA (g·cm <sup>-2</sup> )	Grosor (mm)	Densidad (g·cm <sup>-3</sup> )
Chamela	16.81	8.25	4.27	11.18
Cosalá	6.35	4.84	3.62	6.05
Culiacán	5.52	3.33	1.38	2.16
Coteco	8.96	3.68	3.31	2.89
Chaparral	13.03	4.44	2.12	3.46
Tastiota	12.70	4.58	2.90	3.41
B Kino	5.72	3.30	3.35	1.63

#### 4.3.1 Correlaciones de Variables Foliaras - Ambiente.

Para examinar el comportamiento de los rasgos foliars y su variabilidad en las diferentes poblaciones con respecto a la variabilidad ambiental a lo largo del gradiente, se efectuó un análisis de correlación. Destacan la importancia de la irradiación, la precipitación, el porcentaje de materia orgánica y el índice de aridez en el comportamiento de las variables foliars, así como la carencia de correlaciones significativas de la densidad foliar con la mayoría de los factores ambientales (Tabla 4.5).

**Tabla 4.5.** Matriz de correlación de Pearson entre los promedios de los rasgos foliars de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico de México y los valores geográfico y promedios ambientales (ver capítulo II). \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , ns: no significativo.

	Área Foliar	MFA	Grosor	Densidad
Latitud	<b>-0.975**</b>	<b>0.979*</b>	<b>0.894**</b>	<b>0.876**</b>
Altitud	0.348 ns	-0.313 ns	-0.564 ns	0.104 ns
Irradiación	<b>0.969*</b>	<b>-0.980**</b>	<b>-0.890**</b>	<b>-0.878**</b>
Fotoperiodo	0.266 ns	-0.313 ns	-0.259 ns	-0.212 ns
Precipitación	<b>0.800*</b>	<b>-0.811*</b>	<b>-0.869*</b>	-0.514 ns
Temperatura	-0.041 ns	-0.066 ns	0.038 ns	-0.048 ns
EVPT	-0.344 ns	-0.244 ns	0.250 ns	-0.306 ns
MO %	<b>0.823*</b>	<b>-0.957**</b>	<b>-0.868*</b>	<b>-0.809*</b>
Aridez	<b>0.831*</b>	<b>-0.839*</b>	<b>-0.892**</b>	-0.548 ns

Los promedios de los rasgos foliars presentan altos productos de correlación con la variabilidad de los factores ambientales, de manera significativa con la variabilidad del fotoperiodo, la temperatura y la EVPT, en tanto que no hay correlaciones significativas con la variabilidad de la precipitación. Los sentidos de las correlaciones reafirman el patrón cada vez más conservador del agua, conforme se incrementa la aridez (Tabla 4.6).

**Tabla 4.6.** Matriz de correlación de Pearson entre los promedios de los rasgos foliares de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico de México y la variabilidad de los factores ambientales, (ver capítulo II). \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , ns: no significativo.

	Área Foliar	MFA	Grosor	Densidad
Irradiación (CV)	<b>-0.972**</b>	<b>0.977**</b>	<b>0.892**</b>	<b>0.875**</b>
Fotoperiodo(CV)	<b>-0.975**</b>	<b>0.983**</b>	<b>0.897**</b>	<b>0.876**</b>
Precipitación(Var)	-0.697 ns	0.741 ns	0.656 ns	0.598 ns
Temperatura(CV)	<b>-0.974*</b>	<b>0.987**</b>	<b>0.939**</b>	<b>0.818*</b>
EVPT (CV)	<b>-0.982**</b>	<b>0.992**</b>	<b>0.923**</b>	<b>0.856*</b>

Las correlaciones entre la variabilidad de los rasgos foliares y los promedios de los factores ambientales arrojan las siguientes correlaciones significativas entre la variabilidad de la MFA y la latitud ( $r = -0.776$ ,  $P < 0.05$ ); la irradiación ( $r = 0.758$ ,  $P < 0.05$ ); con los promedios de temperatura ( $r = 0.818$ ,  $P < 0.05$ ); y finalmente con los promedios de EVPT ( $r = -0.863$ ,  $P < 0.05$ ). Además de la variabilidad de la densidad foliar con los valores de latitud ( $r = -0.855$ ,  $P < 0.05$ ) y con los promedios de irradiancia ( $r = 0.850$ ,  $P < 0.05$ ).

Finalmente, las correlaciones entre la variabilidad foliar y la variabilidad ambiental, producen correlaciones significativas entre la variabilidad de la MFA y la variabilidad de la irradiación ( $r = 0.780$ ,  $P < 0.05$ ), y con la variabilidad del fotoperiodo ( $r = -0.766$ ,  $P < 0.05$ ). También la variabilidad de la densidad foliar se correlaciona significativamente con la variabilidad de la irradiación ( $r = -0.857$ ,  $P < 0.05$ ), con la variabilidad del fotoperiodo ( $r = -0.847$ ,  $P < 0.05$ ) con la variabilidad de la temperatura ( $r = -0.808$ ,  $P < 0.05$ ) y finalmente con la variabilidad de la EVPT ( $r = -0.833$ ,  $P < 0.05$ ).

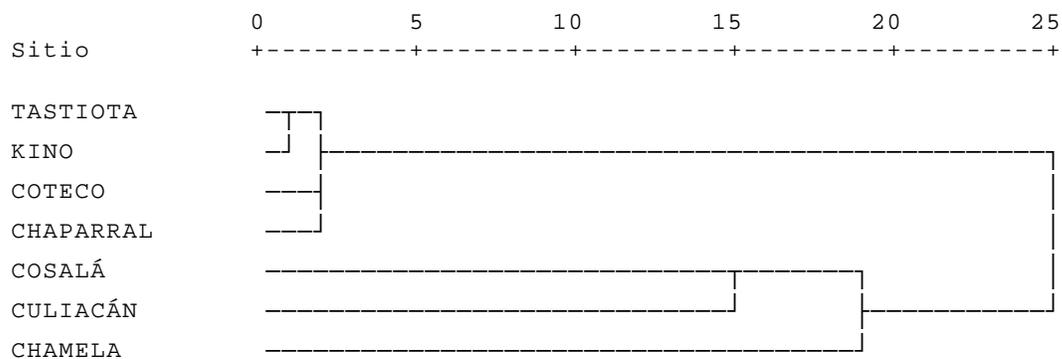
Las correlaciones entre los promedios de las variables foliares y los factores ambientales categorizados ordinalmente resultaron altamente significativas, resaltando que no existe correlación entre los factores ambientales y la densidad foliar (Tabla 4.7). Las hojas presentan mayor área foliar y menos MFA en terrenos someros y pedregosos, y en sitios más diversos y estructurados.

**Tabla 4.7.** Matriz de correlación de Spearman entre los promedios de las variables foliares de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico de México y los factores ambientales categorizados ordinalmente (ver Capítulo II) \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , ns: no significativo. Est.: Estructura.

	Área Foliar	MFA	Grosor	Densidad
Pedregosidad	<b>0.837*</b>	<b>-0.837*</b>	<b>-0.873*</b>	-0.527 ns
Arcillas	<b>-0.946**</b>	<b>0.891**</b>	<b>0.982**</b>	0.582 ns
Profundidad	<b>-0.918**</b>	<b>0.844*</b>	<b>0.973**</b>	0.496 ns
Diversidad	<b>0.982**</b>	<b>-0.927**</b>	<b>-0.946**</b>	-0.772 ns
Est. Vertical	<b>0.973**</b>	<b>-0.918**</b>	<b>-0.973**</b>	-0.661 ns
Est. Horizontal	<b>0.973**</b>	<b>-0.899**</b>	<b>-0.918**</b>	-0.716 ns

Finalmente, la variabilidad foliar no arroja ninguna correlación significativa con los rasgos ambientales categorizados ordinalmente.

Para determinar la afinidad entre poblaciones con base en los rasgos foliares, se realizó un análisis de agrupación jerárquica, con los valores estandarizados (Gotelli & Ellison, 2004). El resultado es un dendrograma que clasifica claramente dos grandes grupos bastante separados entre sí: las poblaciones meridionales más húmedas y las poblaciones septentrionales más áridas que se vinculan más estrechamente entre sí de manera general. En el grupo de poblaciones sureñas, Cosalá y Culiacán se vinculan más estrechamente, Chamela en términos foliares está marcadamente separada. Dentro del grupo de poblaciones áridas se distinguen dos subgrupos, el de poblaciones semi - áridas -Coteco y El Chaparral- y el de los sitios definitivamente áridos.



**Fig. 4.2.** Dendrograma de variables foliares utilizando asociación entre grupos y distancias euclidianas con base en los promedios de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico de México.

#### 4.3.2 Alometría de variables foliares.

Para determinar las relaciones entre variables, se efectuaron análisis en dos niveles: 1) a nivel del gradiente entre sitios, y 2) en cada sitio. En el primer caso, se utilizaron los promedios de los rasgos foliares y se efectuaron análisis de correlación. Dentro de cada población, se calcularon ecuaciones de regresión entre las diferentes variables. La regresión lineal  $y = m + b(x)$  permite verificar el comportamiento entre las variables en cada sitio a lo largo del gradiente.

A nivel del gradiente -entre poblaciones- se observa que existe una relación altamente significativa entre los promedios de las variables, que muestra que conforme crecen los promedios del AF, los promedios de MFA, grosor y densidad disminuyen. Los promedios de la MFA se asocian significativamente con los promedios del grosor y la densidad, ambos en modo positivo, finalmente el grosor no se asocia significativamente con la densidad a nivel del gradiente (Tabla 4.8).

---

**Tabla 4.8.** Matriz de correlación entre los promedios de los rasgos foliares de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico en México. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$  ns: no significativo..

---

	Área Foliar	MFA	Grosor	Densidad
Área Foliar	1	<b>-0.967**</b>	<b>-0.954**</b>	<b>-0.792*</b>
MFA		1	<b>0.911**</b>	<b>0.875**</b>
Grosor			1	0.613 ns
Densidad				1

---

El análisis de regresión de los rasgos foliares de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* a nivel de población, indica que en algunos casos existen resultados contradictorios entre poblaciones en la relación entre pares de variables.

En la relación área foliar - MFA, en Chamela la dirección de la relación es en sentido negativo, en tanto que en el resto de los sitios es positiva. Destaca también que el valor de la pendiente (m) tiende a ser mayor conforme los sitios son más áridos. Considerando los promedios de todos los individuos, la dirección de la relación es negativa, destacando entonces el sentido positivo de la mayoría de los sitios (Tabla 4.9, Fig. 4.3).

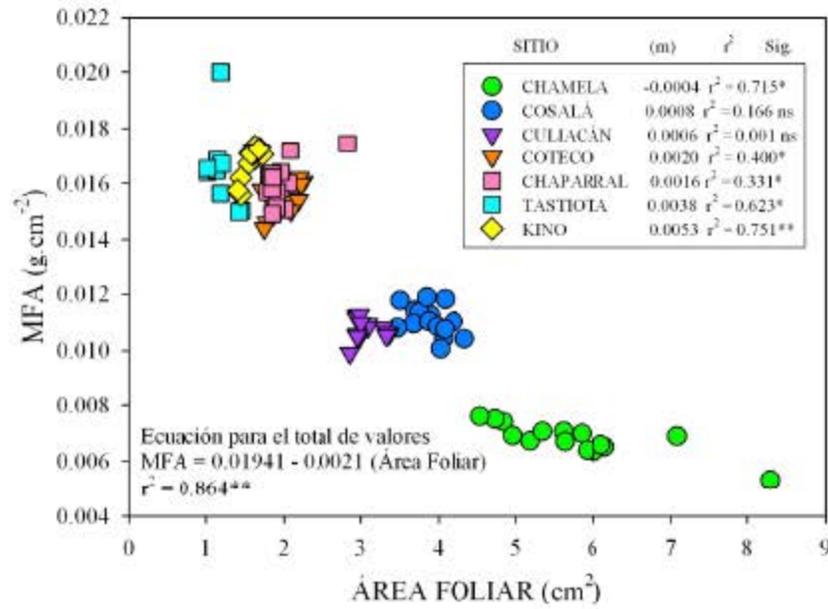
Entre el área foliar y el grosor, la relación es positiva en todos los sitios es positiva, con excepción de Tastiota. con marcadas diferencias en los valores de  $r^2$ , con el valor más alto en Bahía Kino ( $r^2 = 0.942$ ) y el más bajo en Culiacán ( $r^2 = 0.001$ ). El valor más alto de la pendiente (m) ocurre en Bahía Kino y el más bajo en Culiacán. Considerando los promedios de todos los individuos, la relación entre este par de variables resulta negativa, resaltando del mismo modo que la relación entre el área foliar y la MFA (Tabla 4.9, Fig. 4.4).

La relación entre el área foliar y la densidad varía notablemente a lo largo del gradiente, tanto en la dirección de la relación como en el valor de la pendiente. En Chamela, Cosalá y Bahía Kino la relación es negativa, en el resto de los sitios es positiva. Los valores de la pendiente (m) más contrastantes resultan los de Cosalá (-0.0612) y Tastiota (0.0566) por su cambio en dirección y alto valor. Con los datos agrupados de todos los individuos, la relación resulta negativa (Tabla 4.9, Fig. 4.5).

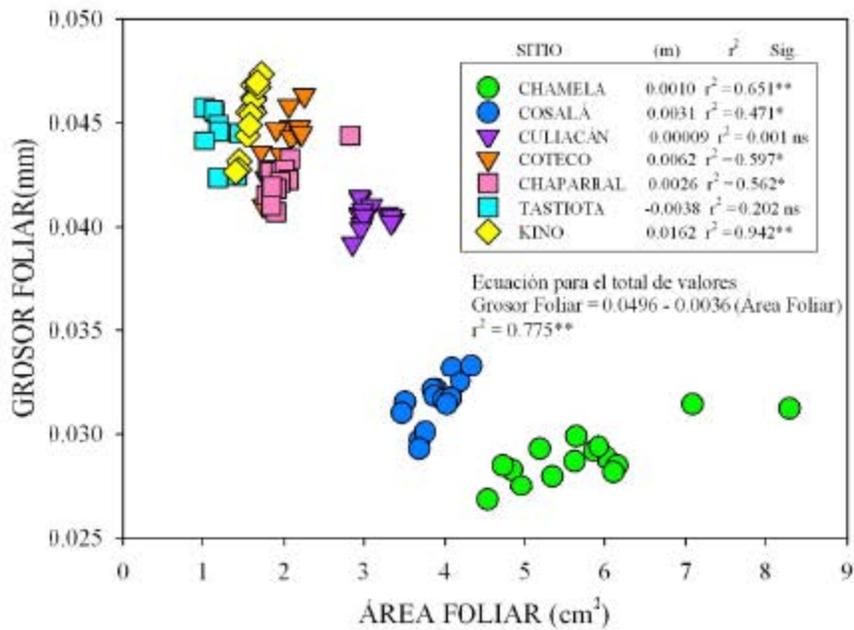
La relación entre la MFA y el grosor en los sitios húmedos como Chamela y Cosalá es negativa. En el resto de los sitios es positiva. Los valores más altos de  $r^2$  se obtuvieron en los sitios de Culiacán y Bahía Kino. El valor más alto de pendiente (m) se presenta en Bahía Kino. Al considerar todos los datos, la relación resulta positiva (Tabla 4.9, Fig. 4.6).

La relación entre el MFA y la densidad es positiva y significativa en todos los sitios con excepción de Bahía Kino. Los valores más altos de la pendiente ocurren en Chamela y Cosalá; en tanto que el más bajo se presenta en Bahía Kino. Un análisis con todos los promedios señala que la relación es positiva con un alto valor de (m) (Tabla 4.9, Figura 4.7).

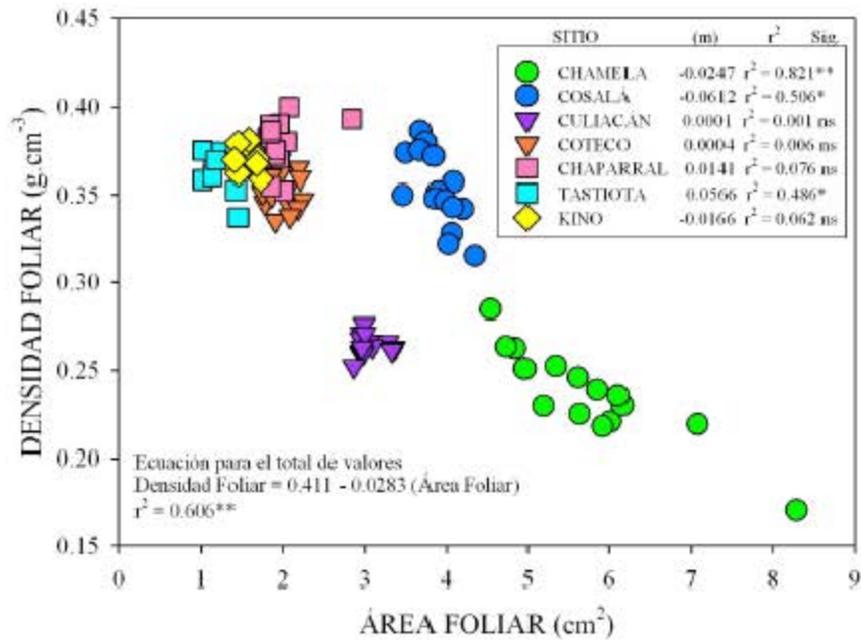
Las regresiones entre el grosor y la densidad resultan no significativas en los sitios más áridos. Los valores más altos de la pendiente (m) positivos ó negativos se ubican en los sitios húmedos. La dirección de la relación varía a lo largo del gradiente. Considerando a todos los promedios, la ecuación es en dirección positiva (Tabla 4.9 y Fig. 4.8).



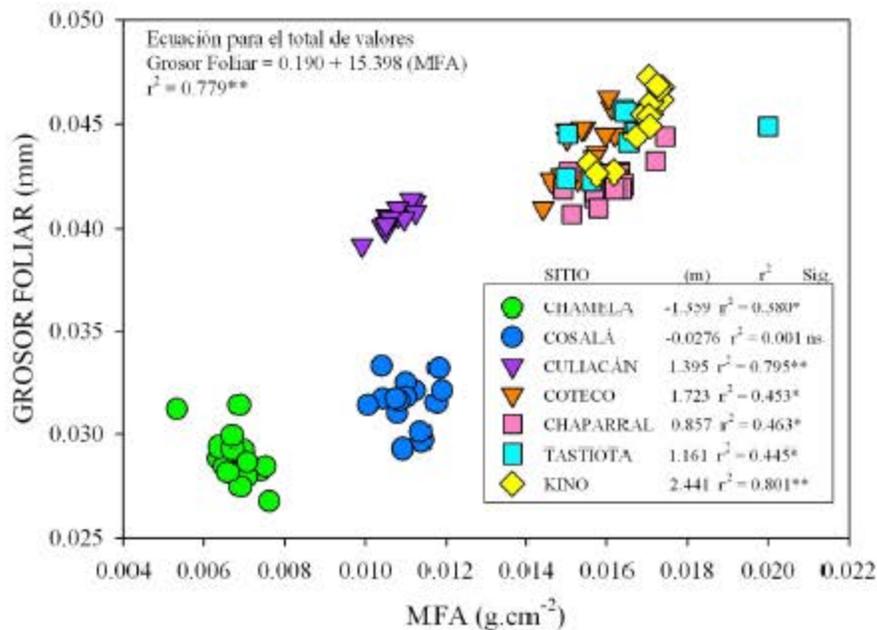
**Fig. 4.3.** Análisis alométrico con base en la ecuación  $y = a + m(x)$  entre el área foliar y la MFA de los promedios de 15 individuos Tastiota  $n = 9$  (10 hojas/individuo) de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico en México. \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo, (m): valor de pendiente de la recta entre las variables.



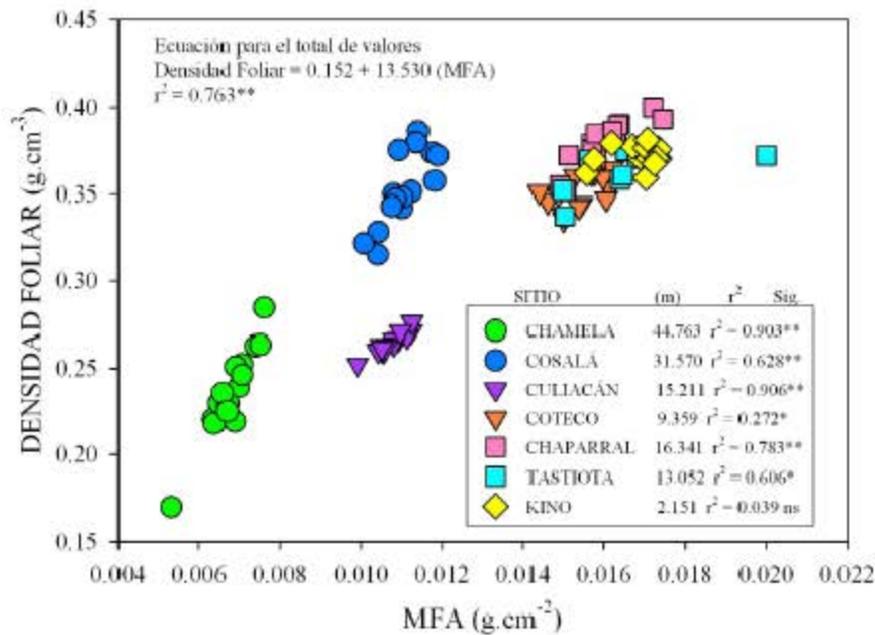
**Fig. 4.4.** Análisis alométrico con base en la ecuación  $y = a + m(x)$  entre el área foliar y el grosor de los promedios de 15 individuos Tastiota  $n = 9$  (10 hojas/individuo) de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico en México. \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo, (m): valor de pendiente de la recta entre las variables.



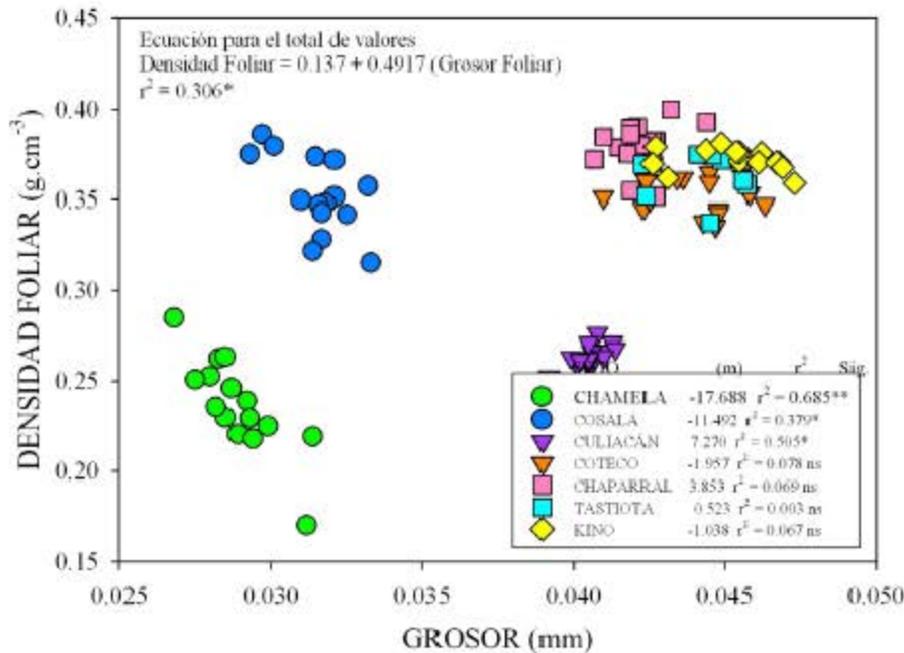
**Fig. 4.5.** Análisis alométrico con base en la ecuación  $y = a + m(x)$  entre el área foliar y la densidad de los promedios de 15 individuos Tastiota  $n = 9$  (10 hojas/individuo) de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico en México. \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo, (m): valor de pendiente de la recta entre las variables.



**Fig. 4.6.** Análisis alométrico con base en la ecuación  $y = a + m(x)$  entre la MFA y el grosor de los promedios de 15 individuos Tastiota  $n = 9$  (10 hojas/individuo) de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico en México. \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo, (m): valor de pendiente de la recta entre las variables.

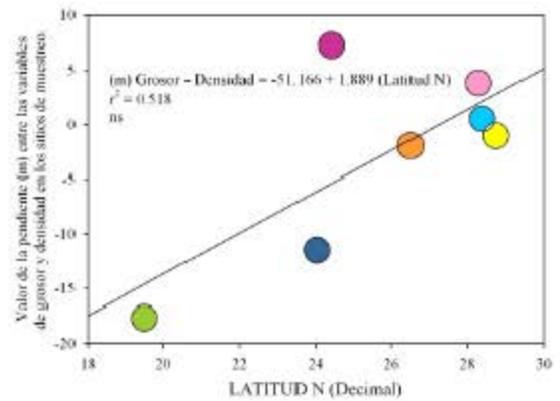
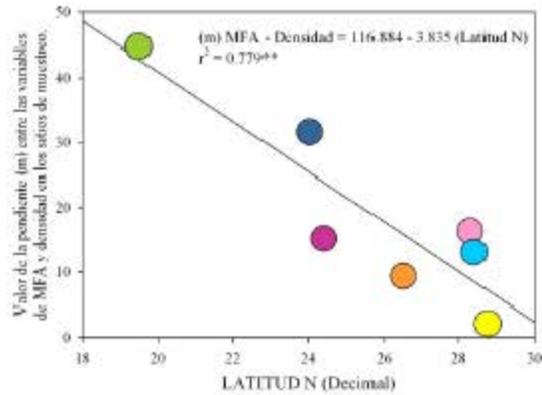
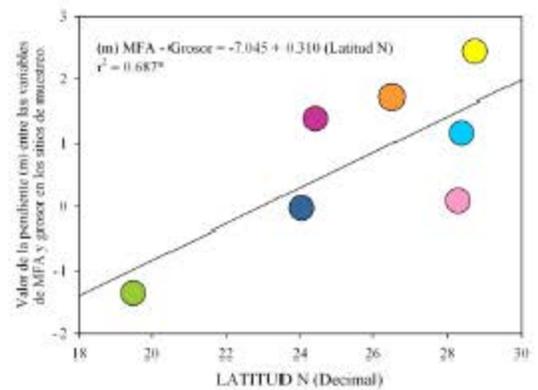
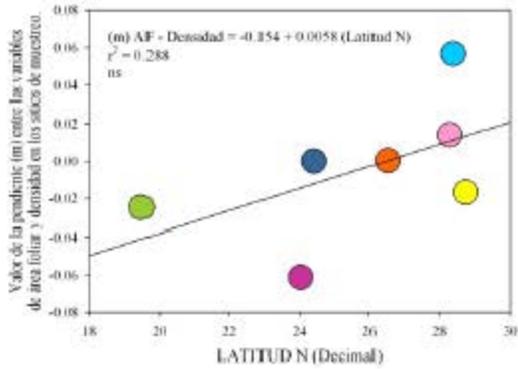
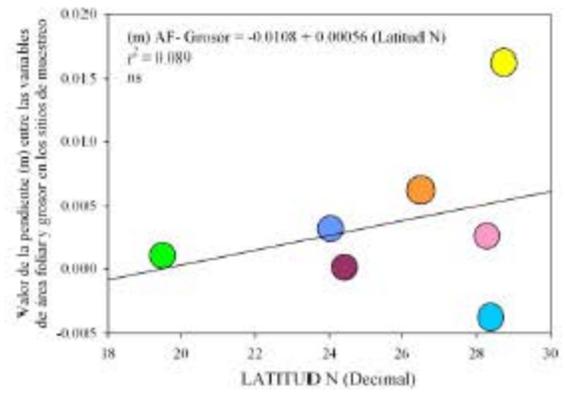
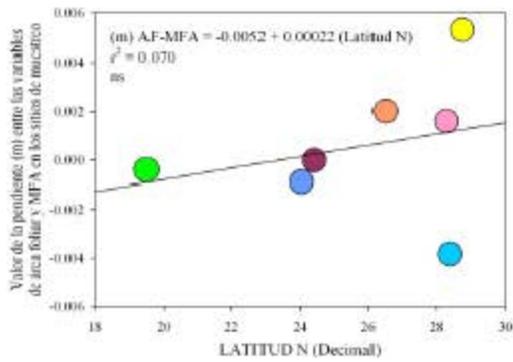


**Fig. 4.7.** Análisis alométrico con base en la ecuación  $y = a + m(x)$  entre el área foliar y densidad de los promedios de 15 individuos Tastiota  $n = 9$  (10 hojas/individuo) de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico en México. **\*\***  $P < 0.01$ , **\***  $P < 0.05$ , ns: no significativo, (m): valor de pendiente de la recta entre las variables..



**Fig. 4.8.** Análisis alométrico con base en la ecuación  $y = a + m(x)$  entre el grosor y la densidad de los promedios de 15 individuos Tastiota  $n = 9$  (10 hojas/individuo) de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico en México. **\*\***  $P < 0.01$ , **\***  $P < 0.05$ , ns: no significativo, (m): valor de pendiente de la recta entre las variables..

Un análisis de correlación entre los valores de las pendientes (m) de las ecuaciones de regresión entre los pares de variables foliares y los valores de latitud, indica que con excepción de la relación entre el MFA y la densidad, el resto de las relaciones discurre en dirección positiva. Las únicas regresiones estadísticamente significativas fueron entre los valores de (m) de MFA y grosor ( $r^2 = 0.687$ ,  $P < 0.05$ ) y entre los valores de (m) MFA - densidad ( $r^2 = 0.799$ ,  $P < 0.01$ ) (Fig. 4.9).



**Fig. 4.9.** Ecuaciones de regresión entre los valores de las pendientes (m) entre pares de variables foliares obtenidos en cada población y los valores de Latitud N (decimal) de los sitios de muestreo, de *Jacquinia microcarpa* ssp. *pungens* en siete sitios de la costa del Pacífico en México. Chemela: verde; Cosalá: azul oscuro; Culiacán: rojo; Coteco: naranja; El Chaparral: rosa; Tastiota azul claro; Bahía Kino: amarillo.

#### 4.4 Discusión.

##### *Promedios y Variabilidad.*

El comportamiento de los promedios de las variables foliares de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en este gradiente, permite comprobar la hipótesis planteada originalmente. Este comportamiento, coincide con las tendencias y resultados reportados en diversos estudios con respecto de este tema (Parkhurst & Loucks, 1972; Dolph & Dilcher, 1980; Turner, 1994; Reich *et al.*, 1997; 1999; Niinemets, 2001; Wright *et al.*, 2001; Wright *et al.*, 2002; Wright & Westoby; 2002; Wright *et al.* 2004, 2005a, 2005b).

Los altos promedios de área foliar, así como los promedios más bajos de MFA, se presentan en los sitios más húmedos, de mayor irradiación y con mayor cantidad de materia orgánica edáfica. Este resultado sugiere una mayor eficiencia fotosintética de esta especie en estos sitios (Grime, 1994; Wright *et al.*, 2005a). En contraste, los altos valores de MFA y áreas foliares pequeñas encontradas en los sitios áridos indican una tasa fotosintética menos eficiente. En esta situación, Reich *et al.* (1997) sostienen que el proceso fotosintético se maximiza entonces con una mayor construcción de hojas, produciendo áreas foliares totales mayores, llegando a tener una productividad semejante a la de regiones húmedas (Reich *et al.*, 1992). Aunque no fue una variable medida en este trabajo, es visualmente evidente que el número de hojas por unidad de área en los individuos de zonas áridas es mayor, lo que compensaría su escasa área foliar promedio (Fig. 4.10)

El grosor es una variable que influye de manera determinante en la respuesta funcional de las hojas, por su relación con el MFA y la densidad (Witkowski & Lamont, 1991). En este estudio, el grosor es la variable que tiene el menor cambio en promedio, no sólo a lo largo del gradiente, sino también dentro de cada sitio. Los menores valores promedio se presentan en los sitios más húmedos. Esto sugiere que el proceso fotosintético es más eficiente en estos sitios ya que la absorción de luz y la difusión del CO<sub>2</sub> están inversamente relacionadas con el grosor (Wright *et al.*, 2005a); por lo tanto, conforme la aridez aumenta esta situación se invierte, ya que conforme las hojas son más gruesas, las tasas de fotosíntesis son más bajas (Enríquez *et al.*, 1996; Garnier *et al.*, 1999).

El incremento en la densidad foliar se asocia con la disminución de la eficiencia fotosintética. Tanto la densidad como el grosor contribuyen a una mayor MFA, sin embargo, el efecto de cada factor influye de manera diferente. Por un lado, el grosor modifica la fase gaseosa y por otro lado, la densidad la fase líquida. Dado que el CO<sub>2</sub> se difunde más eficientemente en la fase gaseosa, un cambio en la fase líquida (incremento de la densidad) reduce los espacios gaseosos, reduciendo por tanto la difusión del CO<sub>2</sub> en



**Fig. 4.10.** Comparación de la densidad del número de hojas por área entre individuos de Chamela arriba (izq.) y Tastiota (der.). La imagen inferior permite contrastar los extremos en tamaño de las hojas de Chamela parte superior y Tastiota en la parte inferior.

la hoja (Niinemets, 1999). En el gradiente aquí analizado, de manera general, las hojas más densas se ubican en los sitios áridos, no obstante, destaca Cosalá cuyo valor promedio se aproxima más a los sitios áridos. Este resultado sugiere que aún cuando Cosalá es el sitio con mayor precipitación anual en el gradiente analizado, el agua proveniente de la lluvia no es necesariamente aprovechada del todo por los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*, ya que un alto valor de la densidad se asocia con limitaciones de agua (Groom & Lambert, 1997).

Aún cuando la MFA, el grosor y densidad foliar presentan escasa variabilidad en promedios a lo largo del gradiente y dentro de cada sitio, es suficiente para que junto con el área foliar, existan diferencias significativas entre poblaciones.

En términos foliares, las poblaciones se agrupan de manera semejante en comparación de las variables de tamaño de los individuos. En este caso, Chamela es la población que se ubica más alejada del resto, Cosalá y Culiacán se agrupan entre sí y son más próximas a Chamela, mientras que el resto de los sitios se agrupan entre sí. Este resultado evidencia el efecto determinante del clima en las respuestas foliares de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* a lo largo del gradiente. De modo semejante a los rasgos de tamaño, el comportamiento de los rasgos foliares parece reflejar fenómenos adaptativos

#### *Correlaciones.*

Los resultados a destacar en los análisis de correlación a nivel del gradiente, son la carencia de significancia en los productos de correlación entre los promedios de las variables foliares y los promedios de las variables ambientales como el fotoperiodo, la temperatura y la EVPT. Wright *et al.* (2005a) encontraron que a nivel global, la MFA se correlaciona positivamente con la temperatura media y la EVPT. En el presente estudio, la falta de significancia en las correlaciones quizá se deba a que la tasa de cambio de estas variables ambientales a lo largo de este gradiente no es lo suficientemente amplia para reflejar un comportamiento significativo entre variables foliares y ambientales. Resalta entonces que las variables foliares si presenten altas correlaciones significativas con la variabilidad del fotoperiodo, la temperatura y la EVPT, la relación negativa en estos resultados corrobora la hipótesis del funcionamiento cada vez más conservador en la economía del agua de las hojas de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* conforme las condiciones de aridez se agudizan.

Los efectos de los factores edáficos pueden ser tan o más importantes que los factores climáticos en el uso y economía de agua en las plantas (Jury *et al.*, 1991; Sperry & Hacke, 2002). La disponibilidad de agua en sistemas áridos depende en gran parte de la interacción entre factores edáficos y climáticos

locales, ya que a nivel de superficie, el agua de lluvia que se retiene y/o se infiltra en el suelo está en función de la topografía, textura del suelo, contenido de materia orgánica y estacionalidad de la precipitación (Casper & Jackson, 1997; Reynolds *et al.*, 2000; Schenk & Jackson, 2002a, Whitford, 2002). Además del agua en la superficie, la disponibilidad del agua subterránea tiene un papel crucial en zonas áridas (Schulze *et al.*, 1996; Schenk & Jackson, 2002b).

El carácter freatofítico de las especies ocurre de manera independiente del clima (Schenk & Jackson, 2002b). *Jacquinia macrocarpa ssp. pungens* ha sido descrita como una especie freatofítica, sin raíces laterales hasta debajo de 50 cm debajo de la superficie y cuya raíz principal penetra el suelo hasta 2 - 3 m, accediendo al manto freático (Janzen, 1970). Este rasgo es clave, ya que esta raíz es la principal fuente de adquisición de agua para la planta (Caldwell, 1994; Schenk & Jackson, 2002b), por lo que sólo aprovecharía el agua que se infiltre profundamente al subsuelo. La naturaleza freatofítica de los individuos de *Jacquinia macrocarpa ssp. pungens*, les provee de agua a las hojas durante todo el año, permitiéndoles ser fotosintéticamente activas durante gran parte del año, aún en las condiciones de aridez más acentuadas. En este escenario, la luz se convierte entonces, en un factor cada vez más limitante, sobre todo hacia el extremo meridional del gradiente, en especial durante la época de lluvia.

Los factores edáficos categorizados ordinalmente que se vinculan con los rasgos foliares, indican que las características del suelo son un factor importante en la función radicular para proveer agua a la planta y realizar la fotosíntesis.

El sentido de las correlaciones entre los rasgos edáficos y los rasgos foliares, indica que las hojas con mayor eficiencia fotosintética ocurren en los sitios húmedos, más pedregosos, de alta escorrentía, con menor cantidad de arcillas y menor profundidad, las plantas en estos sitios deben invertir en una raíz más profunda, esto puede originar altos valores de potencial hídrico ( $\Psi$ ) (Schenk & Jackson, 2002; Sperry & Hacke, 2002). En cambio, hacia los sitios áridos intermedios del gradiente, con suelos más arcillosos, profundos y con menor escorrentía, en algunos casos podemos especular que las raíces no deben ser muy profundas, como en los sitios de Coteco y El Chaparral, los cuales se ubican en sitios aledaños a arroyos temporales. Los sitios áridos extremos, Tastiota y Bahía Kino, tienen precipitaciones escasas e irregulares, donde buena porción del agua de lluvia es retenida en la superficie en lagunas temporales por lo que gran parte de ésta se evapora antes de infiltrarse (obs. personal). Este escenario nos permite suponer que en éstos últimos sitios el rasgo freatofítico es de extrema importancia y que la economía del agua debe ser extremadamente rigurosa. Fanjul & Barradas (1985, 1987) describen que *Jacquinia macrocarpa ssp. pugens* en Chamela presenta un marcado control de la economía del agua

a través del funcionamiento estomático, esencialmente en respuesta al incremento de la temperatura, con un costo en la reducción del proceso fotosintético. En este marco podemos hipotetizar que el control estomático debe de ser más riguroso conforme las condiciones de aridez se incrementan a lo largo del gradiente, llegando a ser extremo en Tastiota y Bahía Kino, sitios cercanos al límite norte de la distribución geográfica de esta especie. En estas condiciones, las hojas de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* explotan toda situación favorable posible, incluyendo el rocío, que les garantice el proceso fotosintético matutino disminuyendo las tasas de transpiración (Barradas & González-Medellín, 1990).

En un gradiente de aridez, de manera general, se tiene que en sitios más húmedos la complejidad y diversidad son mayores y conforme la aridez se incrementa tienden a disminuir (Caylor *et al.*, 2003; Villers-Ruiz *et al.*, 2003). La complejidad estructural y la diversidad de una comunidad se pueden vincular directamente a los factores abióticos, ya que estos definen en gran parte las respuestas morfológicas y funcionales de los individuos que la componen, por tanto, estos procesos de cambio estructurales, inciden en las variables foliares, ya que también cambia la disponibilidad de los elementos abióticos como luz, agua y materia orgánica, así como las interacciones bióticas.

Las variables de los rasgos de la comunidad categorizados ordinalmente, muestran altos valores de correlación con las variables foliares excepto con la densidad. El sentido de las correlaciones señala que las hojas más grandes, menos gruesas, con menor MFA, se ubican hacia los sitios más complejos y diversos, en los sitios húmedos del gradiente, ocurriendo la tendencia opuesta conforme se incrementa la aridez. Este comportamiento ha sido descrito entre otros por Hamann (1979), Ackerly *et al.*, (2002) y Burns (2005), Este resultado señala que en los sitios húmedos, donde el dosel es más complejo y la mayor diversidad produce una competencia mayor y más especializada por los recursos, existen condiciones ambientales y presiones de competencia que inducen rasgos foliares fotosintéticamente más competitivos, el caso de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* representa a un extremo de especialización en la competencia por recursos al presentar un proceso de fenología inversa (Janzen, 1970). Hacia los sitios menos complejos y diversos, las presiones ambientales inducen que esta especie presente rasgos fotosintéticos más conservadores, se disminuye la tasa fotosintética, pero se maximiza la economía del agua.

### *Alometría Foliar.*

La hipótesis de un uso cada vez más conservador del agua conforme se incrementa el nivel de aridez, se comprueba con el sentido de las relaciones entre las variables, en algunos las relaciones casos difieren en su dirección, tanto a nivel del gradiente como dentro de cada población. A nivel del gradiente, la relación entre el área foliar y la MFA señala que conforme los sitios son más húmedos tienden a presentar una menor MFA sugiriendo con ello una mayor eficiencia fotosintética. A nivel intra - población sin embargo, este sentido negativo sólo ocurre en los sitios más húmedos y con una irradiancia más alta y constante a lo largo del año, en sitios xéricos ocurre lo contrario. Éste resultado reafirma la ventaja selectiva de poseer hojas más grandes y con menor MFA en sitios con irradiancia y temperaturas más constantes. El análisis alométrico nos indica que el valor de las pendientes tiende a ser mayor en sitios áridos, señalando que mientras más árida sea una población, mayor será el valor de MFA por incremento en el área foliar.

La relación entre el área foliar y el grosor a nivel del gradiente ocurre en el mismo sentido que con la MFA, las hojas más grandes tienden a tener menor grosor, implicando una hoja fotosintéticamente más eficiente. A nivel de poblaciones, la tendencia es opuesta, conforme las hojas son más grandes tienden a ser más gruesas, esto sugiere una disminución de la eficiencia fotosintética. Los valores de la pendiente ( $m$ ) en la ecuación de la recta  $y = b + m(x)$  de los sitios húmedos de Chamela y Culiacán son los más bajos del gradiente, señalando el escaso incremento del grosor por el incremento del área foliar, en particular en estos sitios, el incremento en grosor no limitaría de un modo muy marcado la eficiencia fotosintética; en este sentido Tastiota es un sitio extremo, ya que el valor de ( $m$ ) es negativo, lo que indica que conforme las hojas crecen en tamaño, son menos gruesas y por tanto más eficientes en términos fotosintéticos.

La relación entre el área foliar y la densidad a nivel del gradiente es negativa. Sin embargo, a nivel intra - población el sentido de la relación varía entre sitios, en Chamela, Cosalá y Bahía Kino es negativa, ocurriendo lo opuesto en el resto de los sitios. Esto señala que el la variabilidad del ambiente a lo largo del gradiente no juega un papel decisivo en la relación entre este par de variables. El valor de la pendiente ( $m$ ) tampoco sigue un patrón de cambio acorde al gradiente.

La MFA y el grosor se correlacionan positivamente a nivel del gradiente, este resultado ha sido descrito a nivel global (Vile *et al.*, 2005). A nivel intra - población, en los sitios áridos esta relación sigue esa misma tendencia, las hojas con mayor MFA tienden a ser más gruesas, lo que pone en evidencia una mayor restricción al proceso de fotosíntesis. En los sitios más meridionales, Chamela y

Cosalá ocurre una tendencia opuesta, lo que nos indica que aunque las hojas tengan mayor MFA, no desarrollan mayor grosor.

La MFA y la densidad a nivel del gradiente se correlacionan alta y positivamente tanto en a nivel del gradiente como dentro de cada sitio. Un alto valor de MFA se asocia a mayores densidades foliares y una mayor asignación de recursos a componentes estructurales en vez de metabólicos, aumentando la resistencia y durabilidad de la hoja, sin embargo, esto a la vez produce un sombreamiento interno, limitando la capacidad difusiva y la captación de luz (Reich *et al.*, 1999). En el caso de la densidad foliar, un incremento en este rasgo, trae consecuencia en la disminución de compuestos foliares asimilativos, además de modificaciones internas que limitan la difusión del CO<sub>2</sub> (Niinemets, 1999). Con base en estas consideraciones, es evidente que estas correlaciones indican una menor capacidad fotosintética al crecer éstas dos variables. El cambio en el valor de (m) a lo largo del gradiente también cambia a lo largo del gradiente, siendo marcadamente mayor en los sitios húmedos.

A nivel del gradiente con base en los promedios, el grosor y la densidad no muestran una correlación significativa, sólo considerando todos los individuos A nivel intra - población, el sentido de las relaciones, el valor de  $r^2$  y el valor de la pendiente de la recta (m) varían significativamente entre sitios. Hacia los sitios más húmedos el valor de (m) es muy grande y en sentido negativo con altos valores de  $r^2$ . En Coteco y Bahía Kino la relación entre estas variables también es negativa pero en mucho menor proporción y con bajos valores de  $r^2$ . En el resto de los sitios, la relación es en dirección positiva. Witkowski & Lamont (1991) y Niinemets (2001) plantean que estas variables no se correlacionan bien, ya que responden al mismo ambiente de manera independiente y no coordinada. Así en Chamela y Cosalá las hojas más gruesas son menos densas, en tanto que en Culiacán. El Chaparral y Tastiota ocurre lo contrario, en Coteco y Bahía Kino esta relación es esencialmente nula.

El comportamiento de los valores de las pendientes (m) a lo largo del gradiente, indica que en la relación de algunos pares de variables, es Bahía Kino y en otros Chamela los sitios que desfazan el comportamiento a lo largo del gradiente. En algunos análisis es claro el agrupamiento de las poblaciones.

Los rasgos foliares analizados, tanto a nivel del gradiente como al nivel intra - población, muestran un comportamiento que se torna más conservador con respecto de la economía del agua conforme se incrementa la aridez. Las poblaciones meridionales con menor aridez y una mayor disposición de luz, presentan rasgos de mayor maximización del proceso fotosintético en comparación de los sitios áridos. Sin embargo, en algunos casos, aún con extrema aridez, los rasgos funcionales de esta especie pueden

ayudar a mitigar la carencia de agua y la excesiva exposición a altas temperaturas e irradiación, optimizando en la medida de lo posible el proceso fotosintético y la consecuente adquisición de recursos. Las amplias diferencias morfológicas y funcionales de los rasgos foliares sugieren un valor adaptativo a las condiciones particulares de cada sitio, aún al margen del cambio gradual en las condiciones ambientales a lo largo del gradiente.

## BIBLIOGRAFÍA

Ackerly, D. D., Knight, C. A., Weiss, S. B., Barton, K. & Starmer, K. P. 2004 LEAF SIZE, SPECIFIC LEAF AREA AND MICROHABITAT DISTRIBUTION OF CHAPARRAL WOODY PLANTS CONTRASTING PATTERNS IN SPECIES LEVEL AND COMMUNITY LEVEL ANALYSIS. *Oecologia* 150: 449 - 457.

Aide, T. M. 1992 DRY SEASON LEAF PRODUCTION: AN ESCAPE FROM HERBIVORY. *Biotropica* 24(4): 532 - 537.

Barbour, M.G., Burk, J.H. & Pits, W.D. 1987 TERRESTRIAL PLANT ECOLOGY. 2<sup>nd</sup> ed. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc.

Barradas, V. L. & González-Medellín, M. G. 1999 DEW AND ITS EFFECT ON TWO HELIOPHILE UNDERSTOREY SPECIES OF A TROPICAL DRY DECIDUOUS FOREST IN MEXICO. *International Journal of Biometeorology* 43: 1 - 7.

Burns, K. C. 2004 PATTERNS IN SPECIFIC LEAF AREA AND THE STRUCTURE OF A TEMPERATE HEATH COMMUNITY. *Diversity and Distributions* 10: 105 - 112.

Casper, B.B. & Jackson, R.B. 1997 PLANT COMPETITION UNDERGROUND. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 545 - 570.

Caylor, K.K., Shugart, H.H., Dowty, P.R. & Smith, T.M. 2003 TREE SPACING ALONG THE KALAHARI TRANSECT IN SOUTHERN AFRICA. *Journal of Arid Environments* 54: 281 - 296.

Coley, P.D. 1983 HERBIVORY AND DEFENSIVE CHARACTERISTICS OF TREE SPECIES IN A LOWLAND TROPICAL FOREST. *Ecological Monographs* 53: 209 - 233.

Cunningham, S.A., Summerhayes, B. & Westoby, M. 1999 EVOLUTIONARY DIVERGENCES IN LEAF STRUCTURE AND CHEMISTRY: COMPARING RAINFALL AND SOIL NUTRIENT GRADIENTS. *Ecology* 69 (4): 569 - 588.

Dale, J.E. 1986 PLASTIC RESPONSES OF LEAVES. en: *Plasticity in Plants*. Jennings, D.H. & Trewavas, A. Eds. Company of Biologists Cambridge. University Press Cambridge. England.

Dolph, G.E. & Dilcher, D.L. 1980 VARIATION WITH LEAF SIZE WITH RESPECT TO CLIMATE IN COSTA RICA. *Biotropica* 12 (2): 91 - 99.

Enríquez, S., Duarte, C.M., Sandjensen, K. & Nielsen S.L. 1996 BROAD-SCALE COMPARISON OF PHOTOSYNTHETIC RATES ACROSS PHOTOTROPHIC ORGANISMS. *Oecologia* 108: 197 - 206.

Fanjul, L. & Barradas, V.L. 1985 STOMATAL BEHAVIOUR OF TWO HELIOPHILE UNDERSTOREY SPECIES OF A TROPICAL DECIDUOUS FOREST IN MEXICO. *Journal of Applied Ecology* 22: 943 - 954.

Fanjul, L. & Barradas, V.L. 1987 DIURNAL AND SEASONAL VARIATION IN THE WATER RELATIONS OF SOME DECIDUOUS AND EVERGREEN TREES OF A DECIDUOUS DRY FOREST OF WESTERN COAST OF MEXICO. *Journal of Applied Ecology* 24: 289 - 303.

Garnier, E., Salager., J.L., Laurent, G. & Sonié, L. 1999 RELATIONSHIPS BETWEEN PHOTOSYNTHESIS, NITROGEN AND LEAF STRUCTURE IN 14 GRASS SPECIES AND THEIR DEPENDENCE ON THE BASIS OF EXPRESSION. *New Phytologist* 143: 119 - 129.

Givnish, T.J. 1979 ON THE ADAPTIVE SIGNIFICANCE OF LEAF FORM. en: *Topics on Plant Population Biology*. Solbrig, O.T., Jain, S., Johnson, G.B. & Raven, P.H. Eds. Columbia University Press. New York.

Givnish, T.J. 1987 COMPARATIVE STUDIES OF LEAF FORM: ASSESING THE RELATIVE ROLES OF SELECTIVE PRESSURES AND PHYLOGENETIC CONSTRAINTS. *New Phytologist* 106 S: 131 - 160.

Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. A PRIMER OF ECOLOGICAL STATISTICS. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachussetts USA.

Grime, J.P. 1977 EVIDENCE FOR THE EXISTENCE OF THREE PRIMARY STRATEGIES IN PLANTS AND ITS RELEVANCE TO ECOLOGICAL AND EVOLUTIONARY THEORY. *American Naturalist* 111: 1169 - 1194.

Grime, J.P. 1994 THE ROLE OF PLASTICITY IN EXPLOITING ENVIRONMENTAL HETEROGENEITY. en: *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above and Belowground* Caldwell, M.M. & Percy, R.W. eds. Academic Press New York.

Groom, P.K. & Lambert, P.B. 1997 XEROPHYTIC IMPLICATIONS OF INCREASED SCLEROPHYLLY: INTERACTIONS WITH WATER AND LIGHT IN *Hakea psylorrhincha* SEEDLINGS. *New Phytologist* 136: 231 - 237.

Hamann, O. 1979 ON CLIMATIC CONDITIONS, VEGETATION TYPES AND LEAF SIZE IN GALÁPAGOS ISLANDS. *Biotropica* 11(2): 101 - 122.

Janzen, D. 1970 *Jacquinia pungens* A HELIOPHILE FROM THE UNDERSTOREY OF TROPICAL DECIDUOUS FOREST. *Biotropica* 2 (2): 112 - 119.

Jury, W.A., Gardner, W.R. & Gardner, W.H. 1999 SOIL PHYSICS. John Wiley New York.

Lambers, H. Chapin, III, F.S. & Thijs, L.P. 1998 PLANT PHYSIOLOGICAL ECOLOGY. Springer Verlag New York.

Larcher, W. 1983 PHYSIOLOGICAL PLANT ECOLOGY. Springer Verlag Berlin New York.

Niinemets, Ü. & Kull, K 1994 LEAF WEIGHT PER AREA AND LEAF SIZE OF 85 ESTONIAN WOODY SPECIES IN RELATION TO SHADE TOLERANCE AND LIGHT AVAILABILITY. Forest Ecology and Management 70: 1 - 10.

Niinemets, Ü 1999 RESEARCH REVIEW: COMPONENTS OF LEAF DRY MASS PER AREA -THICKNESS AND DENSITY- ALTER LEAF PHOTOSYNTHETIC CAPACITY IN REVERSE DIRECTIONS IN WOODY PLANTS. New Phytologist 144: 35 - 47.

Niinemets, Ü. 2001 GLOBAL-SCALE CLIMATIC CONTROLS OF LEAF DRY MASS PER AREA, DENSITY AND THICKNESS IN SHRUBS AND TREES. Ecology 82 (2): 453 - 469.

Okunade, A.L. & Wiemer, D.F. 1985 JACQUINONIC ACID, AN ANT REPELLENT TRITERPENOID FROM *Jacquina pungens*. Phytochemistry 24 (6): 1203 - 1205.

Parkhurst, D.F. & Loucks, O.L. 1972 OPTIMAL LEAF SIZE IN RELATION TO ENVIRONMENT. Journal of Ecology 60: 505 - 537.

Rascio, A., Cedula, M.C., Topan, M., Flagella, Z. & Witter, G. 1990 LEAF MORPHOLOGY AND WATER STATUS CHANGE IN *Triticum durum* UNDER WATER STRESS. Plant Physiology 78: 462 - 467.

Reich, P.B., Walters, P.B. & Ellsworth, D.S. 1992 LEAF LIFE SPAN IN RELATION TO LEAF, PLANT AND STAND CHARACTERISTICS AMONG DIVERSE ECOSYSTEMS. Ecological Monographs 62: 365 - 392.

Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1997 FROM TROPICS TO TUNDRA: GLOBAL CONVERGENCE IN PLANT FUNCTIONING. Proceedings of The National Academy of Sciences 94: 13730 - 13734.

Reich, P.B. 1999 GENERALITY OF LEAF TRAITS RELATIONSHIPS: A TEST ACROSS SIX BIOMES. Ecology 80 (6): 1955 - 1969.

Reynolds, J.F., Kemp, P.R. & Tenhunen, J.D. 2000 EFFECTS OF LONG-TERM RAINFALL VARIABILITY ON EVAPOTRANSPIRATION AND SOIL WATER DISTRIBUTION IN THE CHIHUAHUAN DESERT: A MODELLING ANALYSIS. Plant Ecology 150: 145 - 159.

Schenk, H.J. & Jackson, R.B. 2002 a THE GLOBAL BIOGEOGRAPHY OF ROOTS. Ecological Monographs 73: 311 - 328.

Schenk, H.J. & Jackson, R.B. 2002 ROOTING DEPTHS, LATERAL ROOT SPREADS AND BELOW-GROUND/ABOVE-GROUND ALLOMETRIES OF PLANTS IN WATER-LIMITED ECOSYSTEMS. *Journal of Ecology* 90: 480 - 494.

Schulze, E-D., Mooney, H.A., Sala, O.E., Jobbagy, E., Buchmann, N., Bauer., Canadell, J., Jackson, R.B., Loreti, J., Osterheld, M. & Ehleringer, J.R. 1996 ROOTING DEPTH, WATER AVAILABILITY AND VEGETATION COVER ALONG AN ARIDITY GRADIENT IN PATAGONIA. *Oecologia* 108: 503 - 511.

Sperry, J.S. & Hacke, U.G. 2002 DESERT SHRUB RELATIONS WITH RESPECT TO SOIL CHARACTERISTICS AND PLANT FUNCTIONAL TYPE. *Functional Ecology* 16. 367 - 378.

Sobrado, M.E. & Medina, E. 1980 GENERAL MORPHOLOGY, ANATOMICAL STRUCTURE AND NUTRIENT CONTENT OF SCLEROPHYLLOUS LEAVES OF THE "BANA" VEGETATION OF AMAZONAS. *Oecologia* 45: 341 - 345.

Turner, I.M. 1994 A QUANTITATIVE ANALYSIS OF LEAF FORM IN WOODY PLANTS FROM THE WORLD'S MAJOR BROADLEAVED FOREST TYPES. *Journal of Biogeography* 21: 413 - 419.

Vile, D., Garnier, E., Shipley., Laurent, G., Navas, M-L., Roumet, C., Lavorel, S., Díaz, S., Hodgson, J.G., Lloret, F., Midgley, G.F., Poorter, H., Rutherford, M.C., Wilson, P.J. & Wright, I.J. 2005 SPECIFIC LEAF AREA AND DRY MATTER CONTENT ESTIMATE THICKNESS IN LAMINAR LEAVES. *Annals of Botany* 96: 1129 - 1136.

Villers-Ruiz, L., Trejo-Vázquez, I. & Jorge, López-Blanco. 2003 DRY VEGETATION IN RELATION TO THE PHYSICAL ENVIRONMENT IN THE BAJA CALIFORNIA PENINSULA, MEXICO. *Journal of Vegetation Science* 14: 517 - 524.

Whitford, W. 2002 ECOLOGY OF DESERT ECOSYSTEMS. Elsevier Academic Press, San Diego California.

Witkowski, E.T.F. & Lamont, B.B. 1991 LEAF SPECIFIC MASS CONFOUNDS LEAF DENSITY AND THICKNESS. *Oecologia* 88: 486 - 493.

Wright, I.J., Reich, P.B. & Westoby, M. 2001 STRATEGY-SHIFTS IN LEAF PHYSIOLOGY, STRUCTURE AND NUTRIENT CONTENT BETWEEN SPECIES OF HIGH AND LOW RAINFALL, AND HIGH AND LOW NUTRIENT HABITATS. *Functional Ecology* 15: 423 - 434.

Wright, I.J. & Westoby, M. 2002 LEAVES AT LOW VERSUS HIGH RAINFALL: COORDINATION OF STRUCUTURE, LIFESPAN AND PHYSIOLOGY. *New Phytologist* 155: 403 - 416.

Wright, I.J.; Westoby, M. & Reich, P.B. 2002 CONVERGENCE TOWARDS HIGHER LEAF MASS PER AREA IN DRY AND NUTRIENT-POOR HABITATS HAS DIFFERENT CONSEQUENCES FOR LEAF LIFESPAN. *Journal of Ecology* 90: 534 - 543.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Navas, M-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Veneklaas, E.J. & Villar, R. 2004 THE WORLD-WIDE LEAF ECONOMICS SPECTRUM. *Nature* 428: 821 - 827.

Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Groom, P.K., Hikosaka, K., Lee, W., Lusk, C.H., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Warton, D.I. & Westoby, M. 2005 a MODULATION OF LEAF ECONOMIC TRAITS AND TRAIT RELATIONSHIPS BY CLIMATE. *Global Ecology and Biogeography* 14: 411 - 421.

Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Garnier, E., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Villar., Warton, D.I. & Westoby, M. 2005 b ASSESING THE GENERALITY OF GLOBAL LEAF TRAIT RELATIONSHIPS. *New Phytologist* 166: 485 - 496.

## CAPÍTULO V

### FRUTOS Y SEMILLAS

#### 5.1 Introducción.

Los frutos y las semillas, son rasgos de historia de vida que involucran aspectos muy diversos en la biología de una especie vegetal. El tamaño de los frutos, y la cantidad y peso de las semillas, así como otras características pueden reflejar las respuestas de los individuos a la disponibilidad de nutrientes, al tamaño de la planta, a la disponibilidad de polinizadores entre otros tantos factores. Este capítulo aborda el estudio de los rasgos de frutos y semillas, las relaciones entre éstos, así como su correlación con los factores ambientales a lo largo del gradiente.

La variación en el tamaño de los frutos, no ha sido tan bien explorada como la variación de las semillas (Zhang 1998). Se ha encontrado evidencia de la influencia en la disponibilidad de recursos en el tamaño del fruto Niesenbaum (1993), Kato & Hiura (1999), Mándak & Pyek (1999), Hampe (2003) Maldonado *et al.* (2003). Así como de la interacción con el tamaño de los agentes dispersores, Wheelwright (1985), Herrera (1992), Jordano, (1995), Lord (2004), entre otros más. La pulpa del fruto, se puede vincular más a su función de *recompensa* a un potencial dispersor, que a un esfuerzo reproductivo estricto (Crawley, 1997).

Existe una buena correlación entre el tamaño del fruto y de la semilla, por lo tanto, el tamaño del fruto debe de ser sujeto de las mismas fuerzas selectivas que actúan sobre las semillas (Primack 1987), ya que una de las principales funciones de los frutos carnosos -como los de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*- es el de propiciar el movimiento de las semillas que lleva dentro hacia sitios aptos para la germinación y el posterior proceso de reclutamiento (Crawley 1997), es por ello que frutos y semillas, constituyen un importante enlace en la estructura poblacional, al generar el reclutamiento de nuevo individuos y la fundación de nuevas poblaciones (Rees 1996).

Dentro del marco de variación de una especie, el tamaño de las semillas, es uno de los rasgos menos variables, con una tasa de cambio menor al 10 por ciento (Harper 1977). La variación del tamaño de las semillas dentro de una especie ocurre dentro de los individuos, más que dentro de las poblaciones, indicando los efectos ambientales durante el proceso de desarrollo, más que diferencias genéticas entre las plantas maternas (Westoby *et al.* 2002).

Las variaciones en el peso de las semillas dentro de una especie, se pueden deber a respuestas evolutivas de las plantas en sus diferentes poblaciones, con el resultado de maximizar la adecuación

potencial al producir un gran número de semillas e incrementar las oportunidades del establecimiento de la plántula, o por medio de una mayor asignación de recursos a un menor número de semillas (Westoby *et al.*, 1992).

La producción de semillas está determinada -entre otros muchos- en buena medida por dos factores: la adquisición de recursos y la correspondiente asignación de éstos a las semillas (de Jong & van Noordwijk 1992). A su vez, el principio de asignación de recursos sostiene que una planta puede destinar su esfuerzo reproductivo en unas pocas semillas grandes o en muchas semillas pequeñas (Silvertown & Doust 1993). Dado que una producción masiva de semillas o una gran asignación de recursos a unas pocas, es un proceso mutuamente exclusivo, sobre la base de la disponibilidad de recursos y del componente genético, el compromiso entre las dos estrategias reproductivas, produce un amplio espectro de variabilidad en pesos y número de semillas, en función de diversos factores biológicos y ambientales (Leishman *et al.* 1995). Por esta razón, las plantas deben de aproximarse a un tamaño *óptimo* de semilla dentro de una población en particular y éste tamaño se conserva, con base en el costo de número de semillas cuando los recursos son escasos (Lloyd 1987). En un gradiente de disponibilidad de recursos, su asignación se vuelve más importante en la determinación del peso de las semillas bajo condiciones de baja disponibilidad de nutrientes, en condiciones opuestas, el tamaño de la planta es más importante (Biere 1995, Sugiyama & Bazzaz 1997).

#### 5.1.1 Descripción de los frutos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*.

Los frutos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*, son bayas duras de color amarillo pardo, de 3 x 2.5 cm, sub globosos o elipsoideos, con cáliz y ápice persistentes, muy agudos, base redondeada, lisa, glabra, con varias semillas. Las semillas son pardas, pequeñas, inmersas en una capa verde. Maduran de febrero a julio, tornándose a un color café rojizo, los frutos se tornan dulces al final del verano (Sarukhán & Pennington 1998). La depredación de semillas es baja, lo que compensa su bajo número por fruto (9 - 10) (Janzen 1970). Las aves y los roedores son los más probables consumidores de los frutos. Aunque no existen datos, es probable que las semillas pasen intactas a través del tracto digestivo. Si los retoños sobreviven la primera época de sequía, desarrollan una raíz profunda que les permite hacerse de la humedad en el suelo, las raíces penetran unos 50 cm antes de abrirse lateralmente, permitiéndole a la planta sobrevivir y sustentarse el crecimiento durante la época seca, extrayendo la humedad del suelo (Janzen 1970, Turner *et al.* 1995).

Los frutos de *Jacquinia macrocarpa* ssp *pungens* son bastante tóxicos. Las etnias Yoreme (Yaqui y Mayo) en Sonora y Sinaloa han utilizado los frutos por generaciones para pescar, estos frutos son molidos y el jugo y pulpa resultantes se arrojan al agua. En el transcurso del muestreo, se tuvo conocimiento de la muerte de ganado vacuno en arroyos de Cosalá luego de beber agua envenenada con sus frutos. Actualmente, también se utilizan para desinfectar los estanques camaronícolas (Barajas com. personal 2003).

Considerando que la disponibilidad de recursos es un elemento importante entre otros tantos- que determinan el tamaño y características de los frutos y semillas, se puede plantear la hipótesis de que los individuos de las diferentes poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* a lo largo del gradiente, presentan diferencias en el tamaño, del fruto y semillas, además del número de semillas por fruto.

## 5.2 Métodos de muestreo.

Para evaluar las características de los frutos, se colectaron diez frutos en doce individuos en cada población, excepto Tastiota. Se observó que los frutos aún estuviesen adheridos al árbol, maduros y en buen estado. Los frutos fueron pesados en balanza analítica con precisión de 0.00001 g (OHAUS GA 200 Florham Park, New Jersey USA). Posteriormente se evaluó el volumen de los frutos usando una fórmula de elipsoide de revolución:

$$V = 4/3 \pi * a^2 b$$

Posteriormente se determinó el número de semillas por fruto y se estimó el peso individual de cada una de ellas en balanza analítica con precisión de 0.00001 g (OHAUS GA 200 Florham Park, New Jersey USA). El peso de la pulpa se determinó restando al peso de cada fruto, el peso total de las semillas.

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS 10.0 (Chicago Illinois, USA)

### 5.3 Resultados.

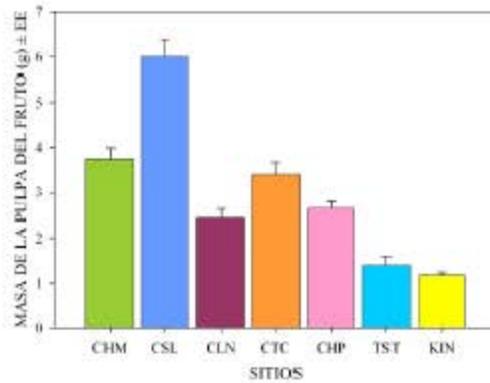
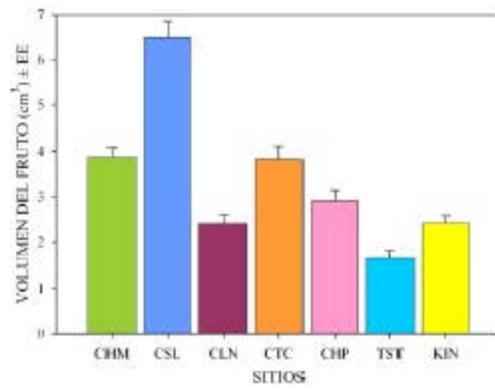
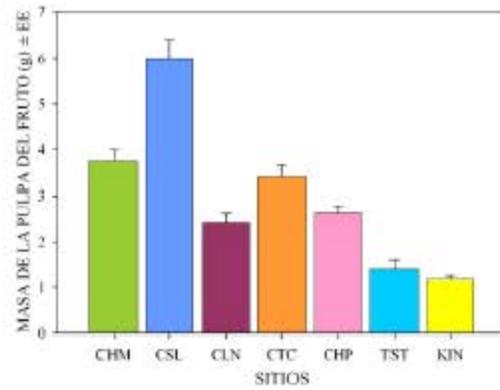
#### 5.3.1 Frutos

Existen diferencias altamente significativas entre poblaciones en el promedio de todos los rasgos de los frutos (Tabla 5.1).

**Tabla 5.1.** Análisis de varianza para la masa del fruto, volumen y masa de pulpa de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete poblaciones de la costa del Pacífico mexicano. n = 10 individuos por población. n = 12, Tastiota = 9. El valor promedio por individuo se basó en una muestra de 12 frutos.  $P < 0.05$

Rasgo	Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	g l	Medias al cuadrado	F	Sig.
Masa	Entre Grupo	230.726	6	38.454	59.664	0.000
	Dentro Grupo	47.694	74	0.645		
	Total	278.420	80			
Volumen	Entre Grupo	174.119	6	29.020	41.573	0.000
	Dentro Grupo	51.655	74	0.698		
	Total	225.774	80			
Pulpa	Entre Grupo	193.287	6	32.214	49.605	0.00
	Dentro Grupo	48.057	74	0.649		
	Total	241.344	80			

El promedio de los rasgos de los frutos -masa , volumen y pulpa- tiende a decrecer conforme crece la aridez. Cosalá es el sitio que presenta los frutos más grandes, mientras que Tastiota es el sitio con los frutos más pequeños (Tabla 5.1, Fig. 5.1)



**Fig. 5.1.** Promedios de las variables de los frutos ( $\pm$  error estándar) con base en los promedios de 12 individuos (Tastiota  $n = 9$ ) y 10 frutos  $\times$  individuo de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pugens* en siete sitios de la costa del Pacífico en México. CHM: Chamela, CSL: Cosalá, CLN: Culiacán, CTC: Coteco, CHP: El Chaparral, TST: Tastiota, KIN: Bahía Kino.

**Tabla 5.2.** Promedios de los rasgos de frutos  $\pm$  EE, con base en los promedios de los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete poblaciones de la costa del Pacífico mexicano. n = 12, Tastiota = 9. El valor promedio se basó en una muestra de 10 frutos. Los superíndices señalan la similitud de las poblaciones con base en una prueba SNK. MF: masa del fruto, VF: volumen del fruto, PLF: masa de la pulpa del fruto.

	MF (g)	VF (cm <sup>3</sup> )	PLF (g)
Chamela	3.913 $\pm$ 0.218 <sup>c</sup>	3.875 $\pm$ 0.208 <sup>c</sup>	3.903 $\pm$ 0.260 <sup>c</sup>
Cosalá	6.643 $\pm$ 0.368 <sup>d</sup>	6.497 $\pm$ 0.361 <sup>d</sup>	5.993 $\pm$ 0.375 <sup>a</sup>
Culiacán	2.562 $\pm$ 0.199 <sup>b</sup>	2.405 $\pm$ 0.203 <sup>ab</sup>	2.394 $\pm$ 0.213 <sup>b</sup>
Coteco	3.788 $\pm$ 0.295 <sup>c</sup>	3.823 $\pm$ 0.292 <sup>c</sup>	3.393 $\pm$ 0.275 <sup>c</sup>
Chaparral	2.964 $\pm$ 0.183 <sup>b</sup>	2.904 $\pm$ 0.226 <sup>b</sup>	2.641 $\pm$ 0.150 <sup>b</sup>
Tastiota	1.311 $\pm$ 0.118 <sup>a</sup>	1.643 $\pm$ 0.153 <sup>a</sup>	1.292 $\pm$ 0.099 <sup>a</sup>
B Kino	1.348 $\pm$ 0.095 <sup>a</sup>	2.415 $\pm$ 0.164 <sup>ab</sup>	1.200 $\pm$ 0.075 <sup>a</sup>

Los valores de los promedios el volumen presentan una alta similitud numérica, que conforme se incrementa la aridez, se empieza a perder. Una probable causa a esta tendencia, puede deberse a la menor cantidad de agua disponible para la elaboración del fruto en los sitios áridos, lo que produce que en sitios como Tastiota y Bahía Kino los frutos sean menos succulentos en comparación con los sitios húmedos.

La variabilidad de los rasgos de los frutos, se midió con base en el coeficiente de variación, ambas variables presentan coeficientes de variación similares en todos los sitios. El coeficiente de variación más alto en masa del fruto se produce en Tastiota, el más bajo en Cosalá. El más alto de variación en volumen es el sitio de Tastiota y el más bajo en Chamela, la variabilidad más alta en la masa de la pulpa ocurre en Culiacán y la más baja en El Chaparral (Tabla 5.3).

**Tabla 5.3.** Variabilidad de los rasgos de frutos expresada como el coeficiente de variación (CV) de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete poblaciones de la costa del Pacífico mexicano. n = 12, Tastiota = 9. La variabilidad por individuo se basó en una muestra de 12 frutos. MF: masa del fruto, VF: volumen del fruto, PLF: masa de la pulpa del fruto.

	MF (CV)	VF (CV)	PLF (CV)
Chamela	37.91	38.10	23.07
Cosalá	42.43	42.03	21.71
Culiacán	36.62	40.69	30.86
Coteco	36.08	34.54	28.11
El Chaparral	30.63	39.53	19.72
Tastiota	48.58	41.48	24.94
Bahía Kino	30.73	32.76	21.90

### 5.3.1.1 Correlaciones Rasgos de Frutos - Ambiente.

El comportamiento de los promedios de los rasgos foliares con respecto de los factores geográficos y ambientales, indica que ningún factor asociado a la luz o a la temperatura se correlacionan con el cambio en los promedios de los rasgos de los frutos. Destaca el hecho de que la altitud presente correlaciones altas y significativas con todos los rasgos de frutos, considerando que la variabilidad en los registros de altitud no son muy variables si no se toma en cuenta Cosalá. La falta de correlación con los promedios de materia orgánica edáfica, sugiere que este sea un factor que tiene poco peso en la elaboración de frutos en las diferentes poblaciones a lo largo del gradiente. La precipitación anual tiene alta correlación con todos los rasgos, lo que indica la importancia de este factor ambiental en las características de los frutos (Tabla 5.4).

**Tabla 5.4.** Matriz de correlación de Pearson entre los promedios de los rasgos de frutos y los factores geográfico y promedios de factores ambientales, de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete poblaciones de la costa del Pacífico mexicano. n = 12, Tastiota = 9. El valor promedio por individuo se basó en una muestra de 12 frutos. \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo. MF: masa del fruto, VF: volumen del fruto, PLF: masa de la pulpa del fruto.

	MF	VF	PLF
Latitud	-0.535 ns	-0.471 ns	-0.603 ns
Altitud	<b>0.838*</b>	<b>0.860*</b>	<b>0.813*</b>
Irradiancia	0.551 ns	0.479 ns	0.617 ns
Fotoperiodo	0.669 ns	0.578 ns	0.655 ns
Precipitación	<b>0.860*</b>	<b>0.823*</b>	<b>0.883**</b>
Temperatura	0.418 ns	0.445 ns	0.381 ns
EVPT	0.194 ns	0.251 ns	0.140 ns
Aridez	<b>0.853*</b>	<b>0.813*</b>	<b>0.879**</b>
MO %	0.677 ns	0.579 ns	0.726 ns

Los productos de correlación entre los promedios de los frutos y la variabilidad ambiental, arrojan sólo dos correlaciones significativas: entre la variabilidad de la precipitación y la masa promedio de los frutos ( $r = -0.763$ ,  $P < 0.05$ ) y con los promedios de la masa de la pulpa de los frutos ( $r = -0.783$ ,  $P <$

0.05).

El análisis entre la variabilidad de los rasgos de los frutos y los promedios ambientales, no produce correlaciones significativas. Finalmente, entre la variabilidad de los frutos y la variabilidad ambiental, tampoco se producen correlaciones significativas.

El análisis de las correlaciones de los promedios de los rasgos de los frutos y los factores ambientales categorizados ordinalmente, indica que los promedios de los frutos se correlacionan altamente con la mayoría de éstos factores. En contraste, el volumen promedio de los frutos, sólo se correlaciona significativamente con la estructura horizontal (Tabla 5.5).

---

**Tabla 5. 5.** Matriz de correlación de Spearman entre los promedios de las variables de los frutos y los factores ambientales categorizados ordinalmente en siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete sitios de la costa del Pacífico mexicano. n = 12, Tastiota = 9. El valor promedio por individuo se basó en una muestra de 12 frutos. \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo, EV: estructura vertical, EH estructura horizontal. MF: Masa del fruto, VF: Volumen del fruto, PLF: Masa de la pulpa del fruto.

---

	Pedregosidad	Arcillas	Profundidad	Diversidad	EV	EH
MF	0.673 ns	<b>-0.837*</b>	<b>-0.863*</b>	<b>0.873*</b>	<b>0.863*</b>	<b>0.918**</b>
VF	0.491 ns	-0.709 ns	-0.753 ns	0.746 ns	0.734 ns	<b>0.808*</b>
PLF	0.673 ns	<b>-0.837*</b>	<b>-0.863*</b>	<b>0.873*</b>	<b>0.863*</b>	<b>0.918**</b>

---

Finalmente, sólo se produce una relación significativa entre la variabilidad en la masa del fruto y la profundidad del suelo ( $\rho = 0.810$ ,  $P < 0.05$ ) al considerar la variabilidad (coeficiente de variación) de los rasgos de los frutos y los factores ambientales categorizados ordinalmente.

Para analizar las relaciones entre las variables de los frutos, a nivel de gradiente se realizaron análisis de correlación entre los promedios. A nivel de población, se efectuaron análisis de regresión con base en la ecuación  $y = a + m(x)$ , con el propósito de analizar el valor de la pendiente de la recta (m) y su comportamiento a lo largo del gradiente.

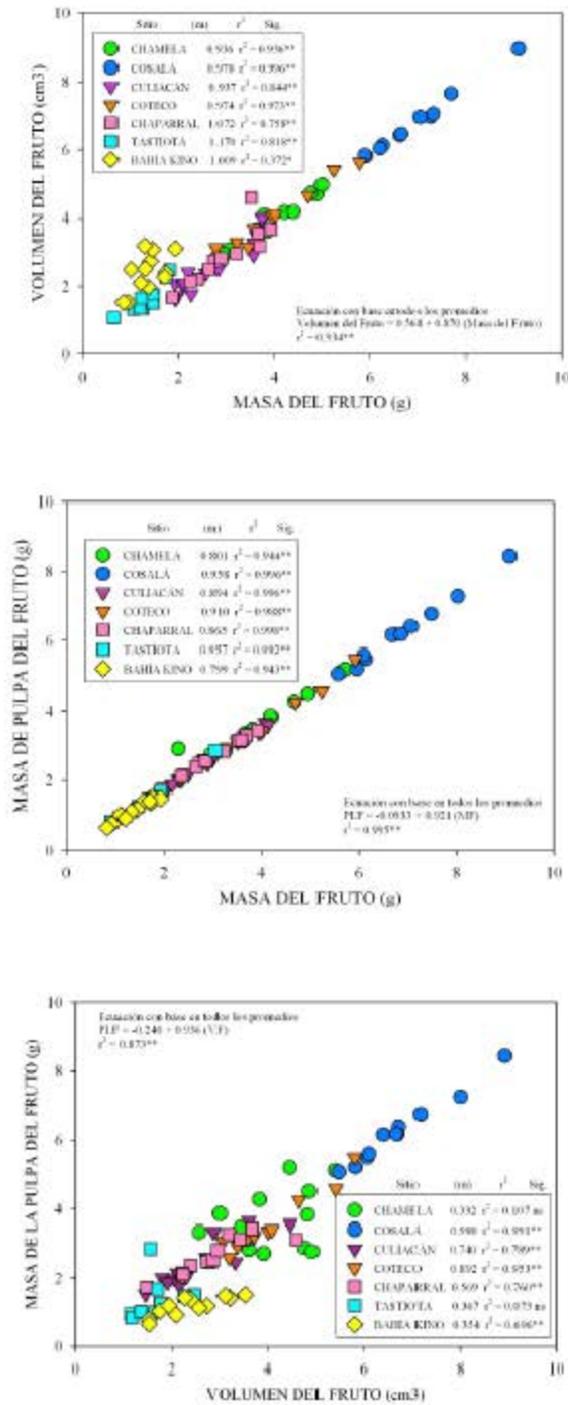
A nivel del gradiente, los promedios de las variables de los frutos se relacionan significativamente entre sí y con altos valores de correlación (Tabla 5.6)

**Tabla 5.6.** Matriz de correlación entre los promedios poblacionales a nivel del gradiente de los rasgos de los frutos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete poblaciones de la costa del Pacífico en México. n = 12, Tastiota = 9. El valor promedio por individuo se basó en una muestra de 12 frutos. \*\*  $P < 0.01$ , ns: no significativo. MF: masa del fruto, VF: volumen del fruto, PLF: masa de la pulpa del fruto.

	MF	VF	PLF
PF	1	<b>0.977**</b>	<b>0.996**</b>
VF		1	<b>0.969**</b>

### 5.3.1.2 Alometría Frutos.

A nivel intra-poblacional, existen en la gran mayoría de los sitios, relaciones significativas entre los rasgos de los frutos. Con algunas excepciones, el valor del coeficiente de regresión es elevado. El valor de la pendiente de regresión (m) entre los promedios de masa del fruto y el volumen del fruto es mayor en los sitios áridos. Entre la masa del fruto y la masa de la pulpa, los mayores valores de la pendiente se obtienen en Cosalá y Tastiota, en tanto que el más bajo ocurre en Bahía Kino. Finalmente, entre el volumen del fruto y la masa de la pulpa del fruto, el valor más alto de (m) se produce en Cosalá y el más bajo en Chamela. (Fig. 5.2).



**Fig. 5.2.** Análisis alométrico entre los rasgos de los frutos con base en la ecuación  $y = a + b(x)$  de los promedios de 12 individuos (Tastiota  $n = 9$ ) y 10 frutos/individuo de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico en México. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , ns: no significativo, (m): valor de la pendiente.

### 5.3.2 Resultados Semillas.

Un análisis de varianza para las características de las semillas indica que existen diferencias altamente significativas entre poblaciones para la masa total de semillas por fruto (MTS), el porcentaje de masa total de semillas con respecto de la masa del fruto (%MTS) y del número de semillas por fruto (NoS). Mientras que la masa de las semillas (MS) no difiere significativamente entre sitios (Tabla 5.7).

**Tabla 5.7.** Análisis de varianza para los rasgos de las semillas de individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete sitios de la costa del Pacífico mexicano. A partir de una muestra arbitrariamente seleccionada de frutos en buen estado de 12 individuos en cada población, Tastiota n = 9. 10 frutos/individuo. Ver texto para abreviaturas.

Rasgo	Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	g l	Medias al cuadrado	F	Sig
MTS	Entre Gpo	1.241	6	0.207	20.352	0.000
	Dentro Gpo	0.752	74	0.01016		
	Total	1.993	80			
% MTS	Entre Gpo	554.011	6	92.335	14.904	0.000
	Dentro Gpo	458.461	74	6.195		
	Total	1012.471	80			
NoS	Entre Gpo	469.158	6	78.193	18.771	0.000
	Dentro Gpo	308.260	74	4.166		
	Total	777.418	80			
MS	Entre Gpo	0.001022	6	1.703 <sup>-4</sup>	2.056	0.069
	Dentro Gpo	0.006129	74	8.283 <sup>-5</sup>		
	Total	0.007151	80			

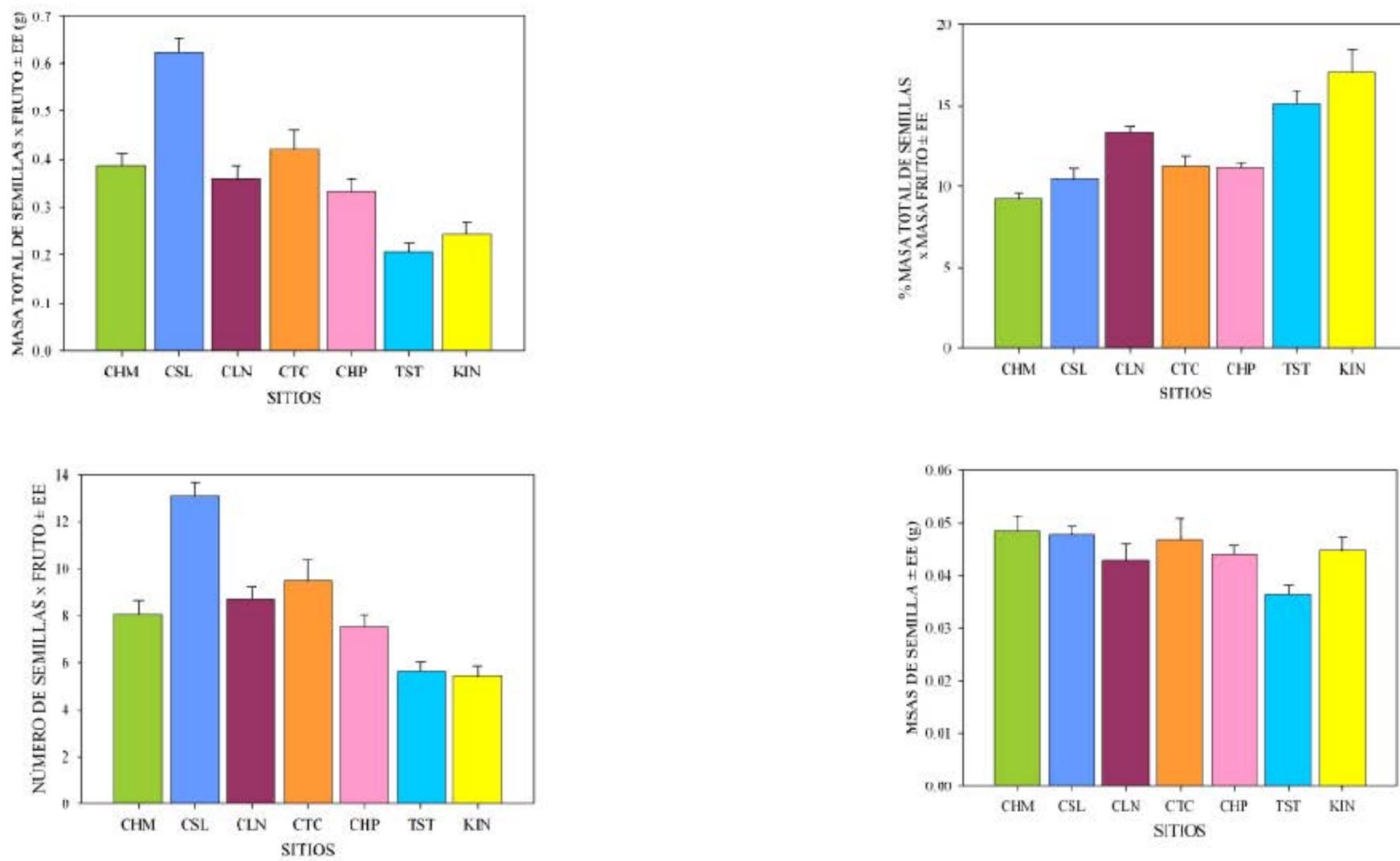
Para el estudio de las semillas se consideraron cinco variables, la primera está relacionada con la presencia de semillas en buen estado en los frutos, ya sea por problemas de polinización, fertilización, desarrollo o depredación. No existe un patrón definido ya que en El Chaparral, Coteco y Cosalá una alta proporción de las semillas están en buenas condiciones, mientras que en las demás poblaciones, menos

de la mitad de los frutos contienen semillas en buen estado.

La MTS y el NoS muestran un patrón de cambio bien definido a lo largo del gradiente, ambos tienden a decrecer conforme crece la aridez, el %MTS sigue un patrón opuesto. Finalmente, la MS se mantiene relativamente sin cambio a lo largo del gradiente (Tabla 5.8, Fig. 5.3).

**Tabla 5.8.** Promedios de rasgos de las semillas  $\pm$  EE, de los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete sitios de la costa del Pacífico mexicano. Ver texto para abreviaturas. La N es una muestra obtenida de frutos en buen estado a partir de los frutos colectados de 12 individuos en cada población. Ver texto para abreviaturas.

Sitio	N	% frutos con semillas en buen estado	MTS	%MTS	NoS	MS
Chamela	70	47	0.386 $\pm$ 0.025	9.22 $\pm$ 0.409	8.07 $\pm$ 0.578	0.0485 $\pm$ 0.003
Cosalá	98	65	0.619 $\pm$ 0.094	10.40 $\pm$ 0.620	13.11 $\pm$ 0.539	0.0477 $\pm$ 0.002
Culiacán	72	48	0.366 $\pm$ 0.031	13.31 $\pm$ 0.367	8.86 $\pm$ 0.606	0.0426 $\pm$ 0.003
Coteco	103	69	0.419 $\pm$ 0.029	11.45 $\pm$ 0.686	9.45 $\pm$ 0.883	0.0468 $\pm$ 0.004
Chaparral	114	76	0.332 $\pm$ 0.024	11.12 $\pm$ 0.315	7.51 $\pm$ 0.540	0.0439 $\pm$ 0.002
Tastiota	62	46	0.204 $\pm$ 0.020	15.14 $\pm$ 0.764	5.66 $\pm$ 0.358	0.0364 $\pm$ 0.002
B Kino	96	64	0.241 $\pm$ 0.027	17.14 $\pm$ 1.376	5.41 $\pm$ 0.447	0.0445 $\pm$ 0.002



**Fig. 5.3.** Promedios de las variables de las semillas ( $\pm$  error estándar), con base en los promedios de 12 individuos (Tastiota  $n = 9$ ) y 10 frutos/individuo en siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* de la costa del Pacífico en México. CHM: Chamela, CSL: Cosalá, CLN; Culiacán, CTC: Coteco, CHP: El Chaparral, TST: Tastiota, KIN: Bahía Kino.

La variabilidad de la MTS tiende a ser ligeramente mayor hacia los sitios áridos. El resto de la variabilidad de los rasgos de las semillas, no sigue algún patrón bien definido de crecimiento o decrecimiento a lo largo del gradiente (Tabla 5.9).

**Tabla 5.9.** Variabilidad de los rasgos de las semillas expresada como el coeficiente de variación (CV) en individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete sitios de la costa del Pacífico mexicano. Calculado a partir de una muestra obtenida de frutos en buen estado de 12 individuos en cada población (ver Tabla 5.8).

	MTS (CV)	%MTS (CV)	NoS (CV)	MS (CV)
Chamela	22.78	15.39	24.80	19.37
Cosalá	15.84	21.29	14.19	13.21
Culiacán	27.04	9.57	22.28	25.69
Coteco	33.21	21.20	32.21	29.18
Chaparral	25.65	9.83	24.91	15.47
Tastiota	30.08	15.14	18.97	16.61
B Kino	39.80	27.89	28.66	17.95

### 5.3.2.1 Correlaciones Rasgos de Semillas - Ambiente.

Los análisis de correlación entre los promedios de los rasgos de las semillas y los factores ambientales, señalan que sólo la MTS y el NoS presentan correlaciones significativas con la altitud sobre el nivel del mar, el fotoperiodo, la precipitación y el índice de aridez (Tabla 5.10).

**Tabla 5.10.** Matriz de correlación Pearson entre los promedios de las semillas de individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* con los valores geográficos y promedios de los factores ambientales de siete sitios de la costa del Pacífico mexicano. \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns : no significativo. Ver texto para abreviaturas.

	MTS	%MTS	NoS	MS
Latitud	-0.504 ns	0.695 ns	-0.451 ns	-0.599 ns
Altitud	<b>0.846*</b>	-0.383 ns	<b>0.845*</b>	0.372 ns
Irradiancia	0.524 ns	-0.711 ns	0.477 ns	0.593 ns
Fotoperiodo	0.745 ns	-0.581 ns	<b>0.803*</b>	0.461 ns
Precipitación	<b>0.875**</b>	-0.644 ns	<b>0.860*</b>	0.590 ns
Temperatura	0.549 ns	0.115 ns	0.630 ns	0.076 ns
EVPT	0.321 ns	0.369 ns	0.411 ns	-0.128 ns
MO %	0.687 ns	-0.739 ns	0.679 ns	0.458 ns
Aridez	<b>0.861*</b>	-0.665 ns	<b>0.842*</b>	0.604 ns

El análisis de correlación entre los promedios de los rasgos de las semillas y la variabilidad ambiental, produce correlaciones significativas entre la variabilidad de la precipitación y la MTS ( $r = -0.823$ ,  $P < 0.05$ ) y con el NoS ( $r = -0.838$ ,  $P < 0.05$ ).

Las correlaciones entre la variabilidad de los rasgos de las semillas y los promedios de los elementos ambientales, arrojan dos resultados significativos: el coeficiente de variación de la MTS y el promedio de precipitación ( $r = -0.817$ ,  $P < 0.05$ ) y con el índice de aridez ( $r = -0.819$ ,  $P < 0.05$ ). Las correlaciones entre la variabilidad de los rasgos de las semillas y la variabilidad de los factores ambientales no arrojan ninguna relación significativa.

La relación entre los rasgos de las semillas y los rasgos ambientales categorizados ordinalmente, indican que los factores vinculados con la diversidad y la estructura de las comunidades a lo largo del gradiente, se vinculan más frecuentemente con los rasgos de las semillas. También destaca la carencia de correlaciones significativas de la MS (Tabla 5.11).

**Tabla 5.11.** Matriz de correlación Spearman entre los rasgos categorizados ordinalmente (ver Capítulo II) y los promedios de los rasgos de las semillas de los individuos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*, en siete sitios de la costa del Pacífico en México. Ver texto para abreviaturas. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , ns: no significativo.

	Pedregosidad	Arcillas	Profundidad	Diversidad	EV	EH
MTS	0.691 ns	-0.746 ns	-0.734 ns	<b>0.855*</b>	<b>0.808*</b>	<b>0.899**</b>
%MTS	-0.655 ns	<b>0.873*</b>	<b>0.918**</b>	<b>-0.837*</b>	<b>-0.863*</b>	<b>-0.863*</b>
NoS	0.746 ns	-0.691 ns	-0.661 ns	<b>0.800*</b>	0.753 ns	<b>0.826*</b>
MS	0.346 ns	-0.681 ns	-0.642 ns	0.691 ns	0.661 ns	0.751 ns

Los productos de correlación Spearman entre la variabilidad de los rasgos de las semillas y los factores ambientales categorizados ordinalmente producen correlaciones significativas solo entre la variabilidad de la MTS y la pedregosidad ( $\rho = -0.782$ ,  $P < 0.05$ ), con la cantidad de arcillas ( $\rho = 0.891$ ,  $P < 0.01$ ), con profundidad del suelo ( $\rho = 0.918$ ,  $P < 0.01$ ), con la diversidad de la comunidad ( $\rho = -0.782$ ,  $P < 0.05$ ) y con la estructura vertical de la comunidad ( $\rho = -0.844$ ,  $P < 0.05$ ).

### 5.3.2.2 Alometría Semillas.

Para analizar las relaciones entre las variables de las semillas, se efectuaron análisis en dos niveles. Primero, a nivel del gradiente considerando los promedios de los rasgos de las semillas de cada población. En segundo caso, a nivel intra - población, se efectuaron análisis con base en la ecuación  $y = a + m(x)$ , con el propósito de evaluar el comportamiento de las pendientes a lo largo del gradiente latitudinal.

Los resultados del análisis entre promedios a nivel del gradiente sólo arrojan una correlación significativa, entre los promedios de MTS y el NoS ( $r = 0.985$ ,  $P < 0.01$ ).

A nivel intra - población, las relaciones entre la MTS y el %MTS resultan en todos los sitios en

dirección positiva, contrastando con la tendencia general que es negativa. Los valores de la pendiente, tienden a ser marcadamente mayores en los sitios áridos. Del mismo modo, los coeficientes de determinación  $r^2$ , tienden a ser mayores en los sitios áridos (Fig. 5.4).

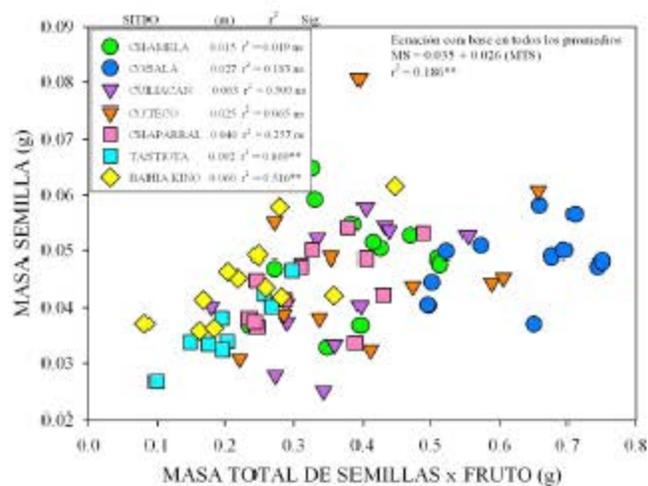
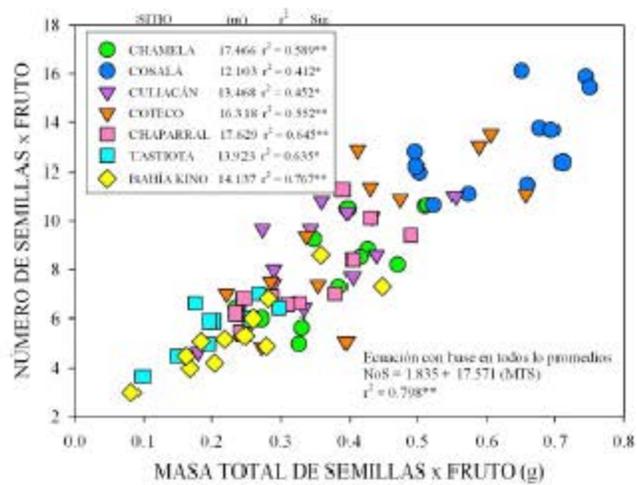
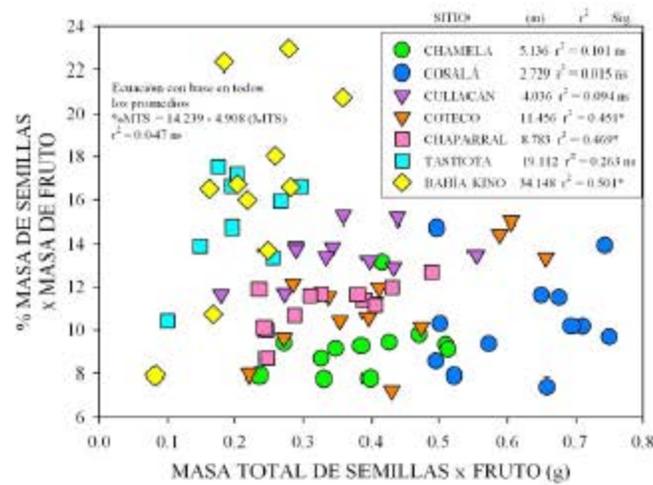
La relación entre la MTS y el NoS es positiva en todos los sitios. Los valores de la pendiente de la recta (m) son similares entre las poblaciones, al igual que el valor de  $r^2$  (Fig. 5.4).

La relación entre la MTS y la MS, resulta positiva en todos los sitios. Los valores de la pendiente de la recta resultan muy bajos en todos los sitios del gradiente y ligeramente mayores en los sitios áridos, Tastiota es el sitio con mayor valor en pendiente (m), en sentido inverso, Chamela es el sitio con menor valor de pendiente (m). Del mismo modo, los valores de  $r^2$  son ligeramente mayores en los sitios áridos, además de ser los únicos con significancia (Fig. 5.4).

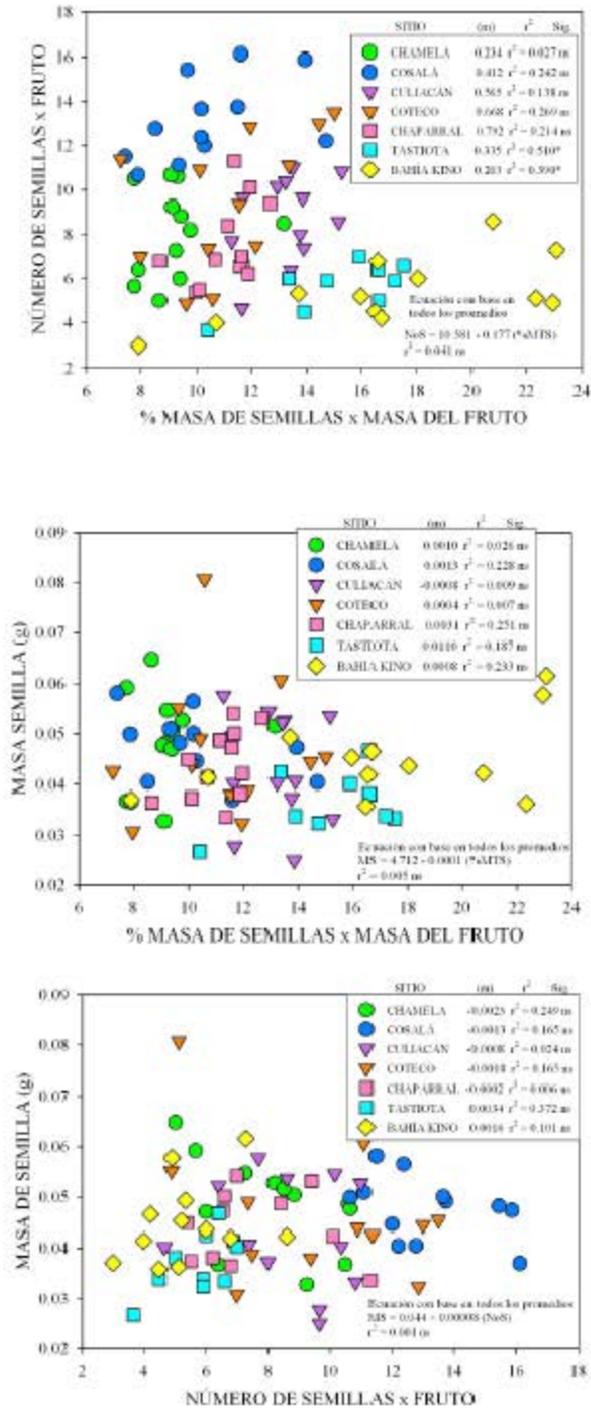
La relación %MTS - NoS es positiva en todos los sentidos, contrastando con la tendencia a nivel del gradiente que es negativa. Los valores de pendiente de la recta son más altos en los sitios intermedios del gradiente -Culiacán, Coteco y El Chaparral-. Los valores de los coeficientes de determinación  $r^2$  son significativos solo en Tastiota y Bahía Kino (Fig. 5.5).

El análisis entre el %MTS y la MS, se producen relaciones positivas en todos los sitios con excepción de Culiacán. Cabe destacar sin embargo que los valores de las pendientes son extremadamente bajos, siendo el más alto en El Chaparral ( $m = 0.0031$ ). Los valores de  $r^2$  son bajos en todos y además carecen de significancia (Fig. 5.5).

Entre el NoS y la MS, las relaciones son negativas en todos los sitios excepto en Tastiota y Bahía Kino, además en estos sitios ocurren los valores más altos de pendiente de la recta (m). Los valores de los coeficientes de determinación  $r^2$  son bajos en todos los sitios y carecen de significancia. La tendencia general a nivel del gradiente es muy pequeña en dirección positiva (Fig. 5.5).



**Fig. 5.4.** Análisis alométrico con base en la ecuación  $y = a + m(x)$  entre los rasgos de semillas de promedios de los individuos -n = 12, Tastiota = 9 12 frutos/individuo- de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* de siete poblaciones en la costa del Pacífico en México. \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo, (m): pendiente de la recta. Ver texto para abreviaturas.



**Fig. 5.5.** Análisis alométrico con base en la ecuación  $y = a + m(x)$  entre los rasgos de semillas de promedios de los individuos -n = 12, Tastiota = 9 12 frutos/individuo- de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* de siete poblaciones en la costa del Pacífico en México. \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo, (m): pendiente de la recta, m: valor de la pendiente de la recta. Ver texto para abreviaturas.

### 5.3.3 Relación alométrica Fruto - Semilla.

Considerando que existe una relación alométrica importante entre los frutos y las semillas (Primack 1987), se plantea el analizar las relaciones de las variables consideradas de estos rasgos en los diferentes niveles, a nivel del gradiente y dentro de cada población. Para el primer caso se efectuó un análisis de correlación entre los promedios de cada rasgo. En el nivel intra - población, se efectuaron análisis de regresión con base en la ecuación  $y = a + m(x)$  entre los promedios de los individuos que permiten analizar la calidad de las pendientes de las rectas resultantes.

El análisis a nivel de gradiente, indica que la MS presenta elevados valores de correlación con los rasgos de los frutos, aunque estas correlaciones no sean significativas. El volumen de los frutos se correlaciona significativamente con la MTS y el NoS. La pulpa de los frutos, se correlaciona significativamente con todos los rasgos de las semillas excepto con MS. (Tabla 5.12).

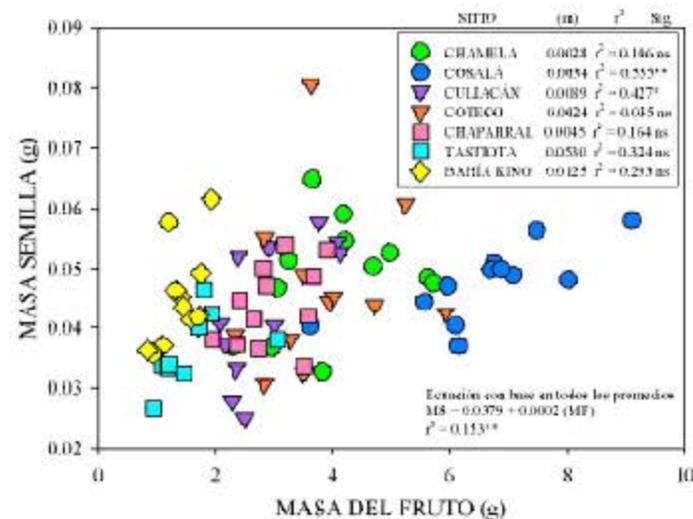
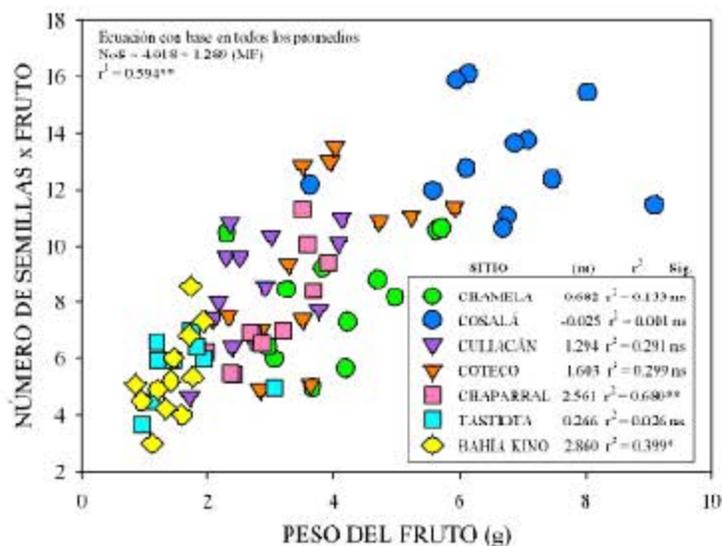
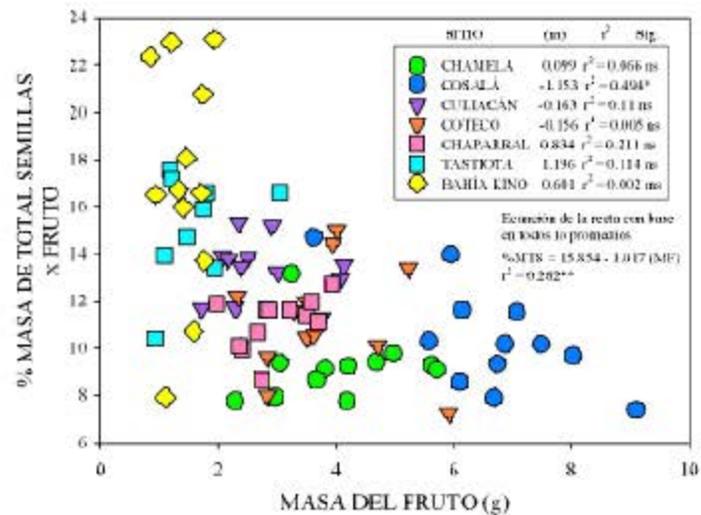
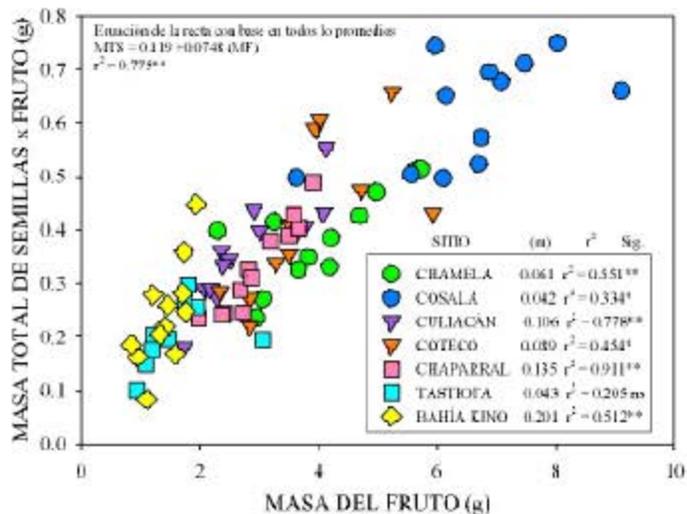
**Tabla 5.12.** Matriz de correlación Pearson entre los promedios de las variables de los frutos y de semillas de los promedios de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete sitios de la costa del Pacífico en México. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , ns: no significativo. Ver texto para abreviaturas.

	MTS	%MTS	NoS	MS
Masa	<b>0.980**</b>	<b>-0.776*</b>	<b>0.950**</b>	0.707 ns
Volumen	<b>0.956**</b>	-0.663 ns	<b>0.905**</b>	0.743 ns
Pulpa	<b>0.975**</b>	<b>-0.797*</b>	<b>0.942**</b>	0.711 ns

A nivel intra-población, se descartó el volumen considerando su alta similitud numérica con los valores de la masa.

La relación entre la masa del fruto y la MTS tiende a ser en dirección positiva en todos los sitios. Los valores de la pendiente de la recta (m) tienden a ser mayores en los sitios áridos. Los valores de los coeficientes de determinación  $r^2$  varían a lo largo del gradiente, siendo el mayor en El Chaparral y el menor en Tastiota. La tendencia general de la curva a nivel del gradiente es positiva (Fig. 5.6).

Entre la masa del fruto y el %MTS, la dirección de la relación varía entre los diferentes sitios, siendo en Cosalá, Culiacán y Coteco en sentido negativo. Los valores de las rectas (m) son mayores en los sitios áridos. Los valores de  $r^2$  tienden a ser bajos en todos los sitios y sólo la población de Cosalá resulta



**Fig. 5.6.** Análisis alométrico con base en la ecuación  $y = a + m(x)$  entre los rasgos de frutos y semillas de promedios de los individuos -n = 12, Tastiota = 9 12 frutos/individuo- de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* de siete poblaciones en la costa del Pacífico en México. \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo, (m): pendiente de la recta. Ver texto para abreviaturas.

significativa. A nivel general, la dirección general de todos los promedios es negativa (Fig. 5.6).

Entre la masa y el NoS, con excepción de Cosalá, la dirección de la relación entre este par de variables es positiva. Los mayores valores de la pendiente de la recta ( $m$ ), ocurren en Bahía Kino y El Chaparral, en tanto que el menor valor se tienen en Tastiota. Los valores más altos del coeficiente de determinación, también ocurren en El Chaparral y Bahía Kino, además de ser los únicos con significancia (Fig 5.6).

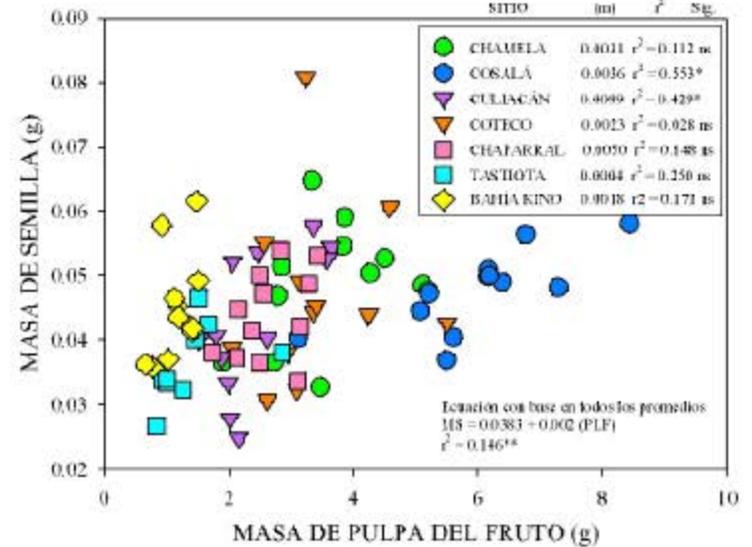
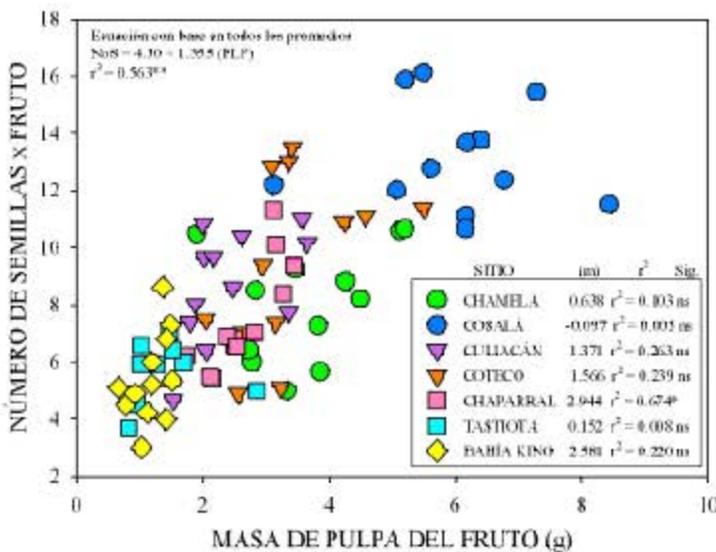
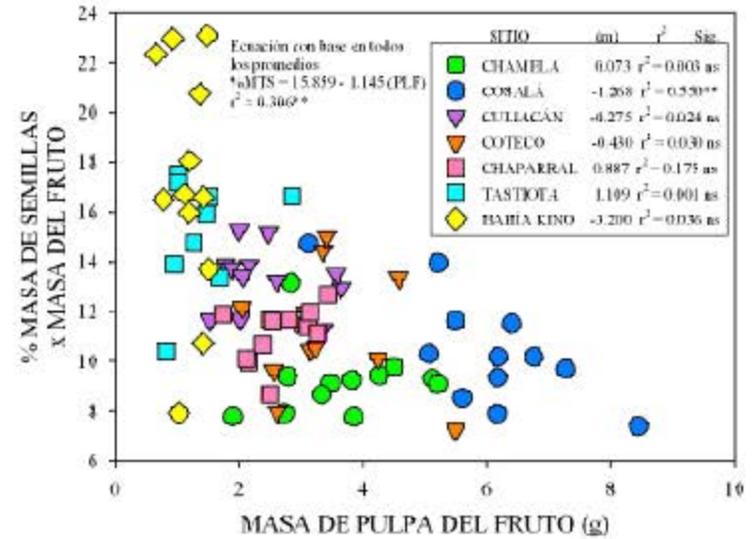
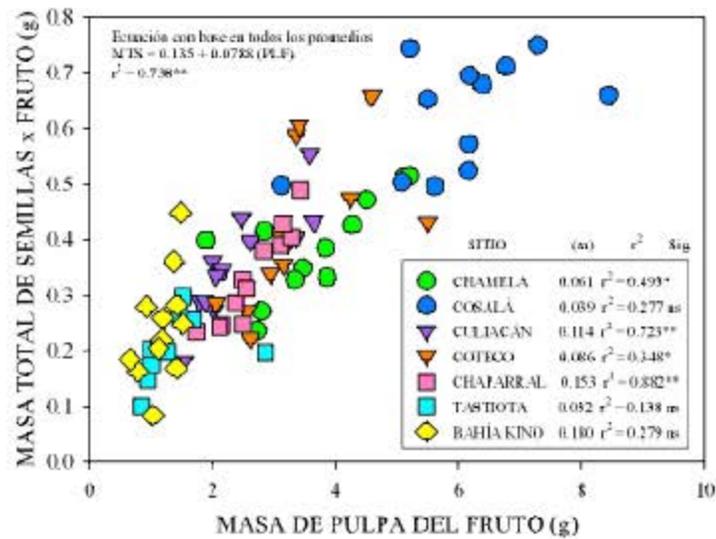
Finalmente, entre la masa del fruto y la MS, la dirección de la relación entre estas variables es positiva. Los valores de la pendiente ( $m$ ), son bajos en todos los sitios, siendo los sitios áridos los que tienen mayor valor. Los valores de  $r^2$ , son también bajos y el único sitio con significancia es Cosalá (Fig. 5.6).

La relación entre la masa de la pulpa del fruto y la MTS tiene sentido positivo en todas las poblaciones y a lo largo del gradiente considerando a todos los promedios. Los valores de la pendiente de la recta ( $m$ ) varían a lo largo del gradiente, siendo los más altos en Bahía Kino y Culiacán, y los más bajos en Cosalá y Tastiota. Los valores de los coeficientes de determinación  $r^2$  también varían a lo largo del gradiente ocurriendo el más alto en El Chaparral (Fig. 5.7).

La relación entre la masa de la pulpa del fruto y el %MTS tiene diferentes direcciones entre poblaciones a lo largo del gradiente, en Chamela, El Chaparral y Tastiota tiene sentido positivo, en tanto que la tendencia en el resto de los sitios y de manera general tiene sentido negativo. Los valores de la pendiente de la recta varían ampliamente en su valor, siendo los valores extremos El Chaparral y Bahía Kino. Con excepción de Cosalá, los valores de  $r^2$  son bajos y sin significancia (Fig. 5.7).

Entre la masa de la pulpa de los frutos y el número de semillas, la relación es positiva con excepción de Cosalá. Los valores más altos de la pendiente de la recta ( $m$ ), se tienen en El Chaparral y Bahía Kino, el más bajo se presenta en Cosalá. Los valores de los coeficientes de determinación varía ampliamente a lo largo del gradiente y con excepción de El Chaparral, carecen de significancia (Fig. 5.7).

La masa de la pulpa del fruto y la MS tiene sentido positivo en todos los sitios del gradiente. Los valores de la pendiente de la recta son muy bajos en todos los sitios, siendo el más bajo en Tastiota y el más alto en Culiacán. Los valores de  $r^2$  tienden a ser bajos, careciendo de significancia con excepción de Cosalá y Culiacán. (Fig. 5.7).



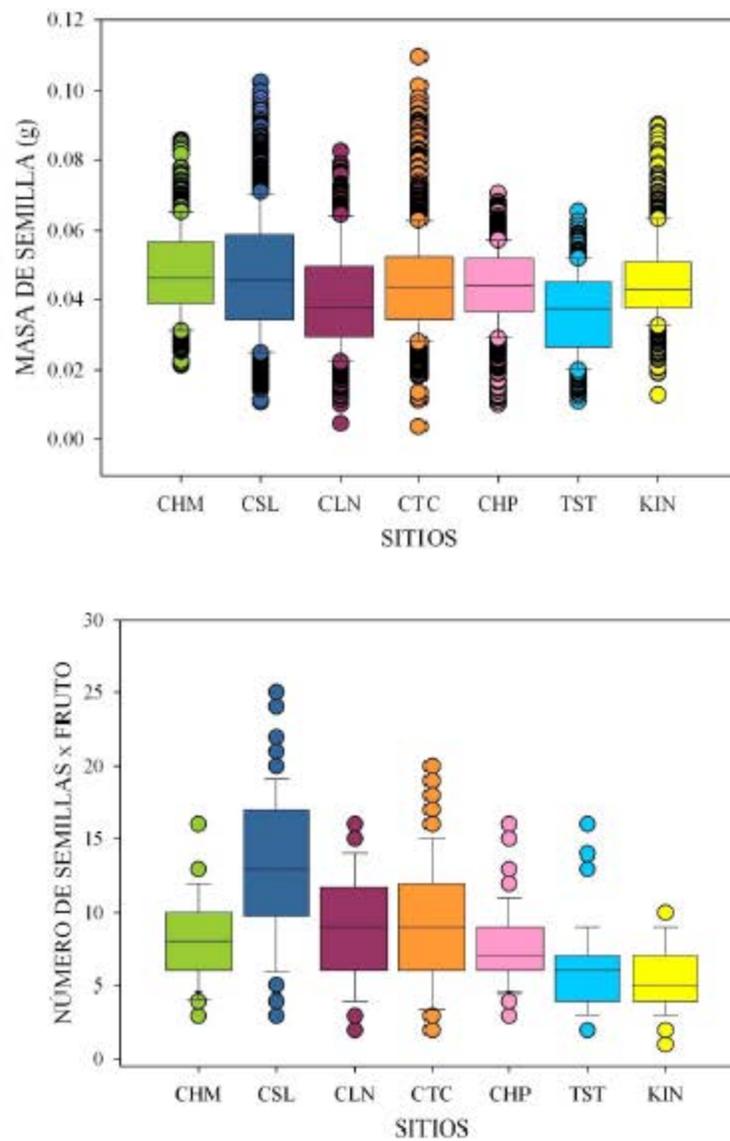
**Fig. 5.7.** Análisis alométrico con base en la ecuación  $y = a + m(x)$  entre los rasgos de frutos y semillas de promedios de los individuos -n = 12, Tastiota = 9 12 frutos/individuo- de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* de siete poblaciones en la costa del Pacífico en México. \*\*  $P < 0.01$ , \*  $P < 0.05$ , ns: no significativo, (m): pendiente de la recta. Ver texto para abreviaturas.

#### 5.3.4 Distribución intra - poblacional de masa de semillas.

Un análisis de la distribución en la masa de las semillas a nivel de población permite inferir un posible efecto en los eventos de reclutamiento, considerando el efecto que tiene una mayor masa de la semilla en el proceso de germinación y sobrevivencia de la plántula. Zhang (1998), plantea un análisis de la distribución de la masa de la semilla con el uso del análisis gráfico *box plot*. Para este efecto se analiza el total de las semillas de la población. También para este estudio, se considera el análisis del número de semillas por fruto.

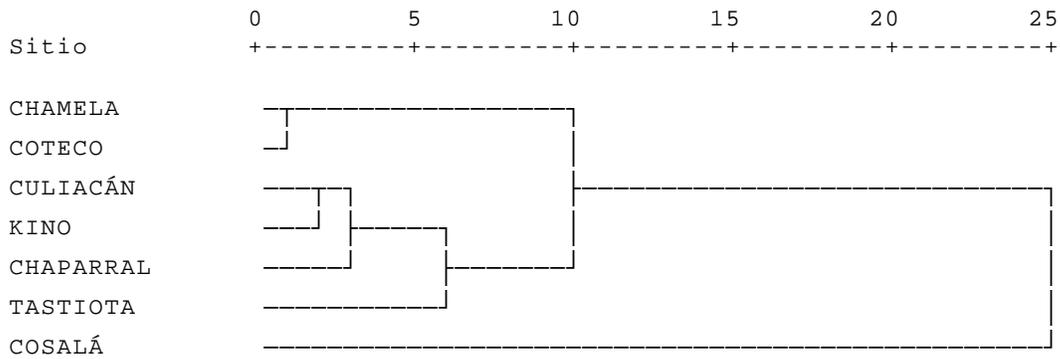
El análisis *box plot* muestra que Cosalá, Chamela y Culiacán son los sitios donde la MS tiende a ser mayor en su frecuencia. Los *outliers* de Chamela y Cosalá ocurren con más frecuencia en las semillas de mayor masa, aunque en este aspecto Coteco es el sitio con mayor número de *outliers* de mayor MS en el gradiente. Las poblaciones áridas tienden a presentar distribuciones más compactas de la MS, sólo Bahía Kino presenta ligeramente masas más grandes, ya que tanto El Chaparral como Tastiota tienen sus distribuciones cargadas hacia las menores masas de las semillas (Fig. 5.8).

El análisis de los NoS indica claramente que Cosalá es el sitio con mayor cantidad de ocurrencia de NoS. Culiacán y Coteco presentan un comportamiento similar. Chamela presenta una dispersión ligeramente menor que los sitios anteriores. Los sitios áridos son los que presentan una dispersión más compacta de NoS.



**Fig. 5. 8.** Box Plot del número de semillas por fruto y masa de semilla de *Jacqunia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete sitios de la costa del Pacífico en México. CHM: Chamela, CSL: Cosalá, CLN: Culiacán, CTC: Coteco, CHP: El Chaparral, TST: Tastiota, KIN: Bahía Kino.

Para explorar la similitud entre las diferentes poblaciones con base en los rasgos de frutos y semillas, se elaboró un análisis de agrupación jerárquica. Para tal efecto, se estandarizaron los datos (Gotelli & Ellison, 2004). El dendrograma resultante señala que Cosalá es el sitio más segregado del resto de las poblaciones. El análisis arroja dos grandes grupos, uno vincula estrechamente a Chamela y Coteco. El otro grupo, vincula a estrechamente a Culiacán y Bahía Kino y a El Chaparral con éstas dos poblaciones, finalmente, Tastiota se une a éstas poblaciones de manera ligeramente más distante.



**Fig. 5.9.** Dedrograma de distancias euclidianas con base en los promedios de los rasgos de frutos y semillas de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en siete poblaciones de la costa del Pacífico Mexicano.

#### 5.4 Discusión.

##### *Rasgos de Frutos:*

Los frutos con mayores promedios de masa, volumen y masa de pulpa se ubican en los sitios húmedos meridionales del gradiente, tendiendo a disminuir marcadamente conforme se incrementa la aridez. Este resultado permite verificar la hipótesis planteada. Hampe (2003) y Maldonado *et al.* (2003) encontraron resultados similares a lo largo de un gradiente latitudinal y en experimentos de laboratorio respectivamente, donde se encontró evidencia de una correlación positiva y significativa entre la disponibilidad de agua y el tamaño de los frutos. En el presente estudio, los promedios de los rasgos de los frutos, se vinculan de manera significativa y positiva con los promedios de factores ambientales asociados al agua y de manera negativa a la variabilidad de la precipitación, indicando que los frutos más pequeños se ubican en los sitios áridos, en donde la precipitación es más impredecible. La pulpa de los frutos que se vincula estrechamente con el contenido de agua, muestra correlaciones semejantes con los factores ambientales. De este modo los frutos son más suculentos en los sitios meridionales del gradiente y más secos en el norte. Estos resultados sugieren una marcada respuesta a la disponibilidad de agua en el tamaño de los frutos y una estrategia conservadora en el uso de recursos con respecto de la incertidumbre en la disponibilidad del agua.

Niesenbaum (1993) y Kato & Hiura (1999), describen que la carencia de luz puede influir en el desarrollo y tamaño final de los frutos. En este estudio, los promedios de los frutos no muestran correlaciones significativas con factores ambientales asociados a la luz, sin embargo, los productos de correlación son positivos y explican medianamente la variación entre estas variables, sugiriendo que la influencia de fotoperiodos más constantes en los sitios más meridionales del gradiente incide en la capacidad de mayor realizar la fotosíntesis por periodos más largos y la consecuentemente tener mayor disposición de recursos para formar frutos.

De la misma manera, el sentido positivo de las correlaciones con la materia orgánica, aunque no muestran significancia, sugieren alguna influencia entre estas variables, sobre todo con la masa de la pulpa.

Wheelwright (1985), Herrera (1992), Jordano, (1995), Lord (2004) entre otros, plantean que el tamaño del fruto puede estar fuertemente determinado por la interacción con potenciales agentes dispersores. A lo largo del gradiente, se observó en todos los sitios excepto en Chamela, un alto consumo de los frutos por roedores, en los sitios de Sonora, muy probablemente por el género *Neotoma*. Otro agente dispersor es *Trogon citreolus* (Bernal com pers. 2003), cuya distribución en el entorno de

este gradiente ocurre desde el sur de Sonora incluyendo Coteco hasta Chamela. Por lo menos, con la evidencia encontrada en la interacción con potenciales agentes dispersores a lo largo de este gradiente analizado, no hay evidencia clara de que el tamaño del dispersor influya en el tamaño del fruto, considerando que el tamaño de los potenciales dispersores en este gradiente es semejante.

Sin embargo, Pange *et al.* (2002), reportan el consumo de estos frutos por monos capuchinos (*Cebus capucinus*), en sitios más al sur en el ámbito de la distribución de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*, pero fuera de la extensión de muestreo de este estudio, lo que sugiere probablemente en el entorno total de la dispersión de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* el tamaño del potencial dispersor influya en el tamaño del fruto. Otro elemento que puede respaldar esta idea es la significancia y la dirección en la correlación de la masa del fruto y la masa de la pulpa con respecto de la diversidad de especies de cada sitio, los frutos más grandes y con mayor contenido de pulpa, se ubican en los sitios más diversos en especies, lo que en su caso les daría mayor posibilidad de competir por algún posible dispersor.

#### *Alometría de Frutos:*

La relación alométrica entre la masa y el volumen del fruto indica altos valores de las pendientes de la recta ( $m$ ) y de los coeficientes de determinación ( $r^2$ ). Este resultado indica una relación casi isométrica entre estas dos variables, siendo más evidente en los sitios áridos.

Entre los valores de la masa del fruto y la masa de la pulpa, los valores de las pendientes son ligeramente menores que en el caso anterior. No existe un claro comportamiento de crecimiento en estos valores a lo largo del gradiente, lo que indica la independencia de los factores ambientales en la determinación de esta relación entre variables.

Las pendientes de la recta ( $m$ ) entre el volumen del fruto y la masa de la pulpa tienen una amplia variabilidad en las diferentes poblaciones. Sin embargo no existe un patrón definido de orden a lo largo del gradiente; los valores más altos se ubican en los sitios intermedios y los más bajos en los sitios extremos del gradiente. Esto señala que al margen de las opuestas condiciones ambientales en el gradiente, la relación entre este par de variables se comporta de manera similar en los extremos. Este resultado sugiere que existen fuerzas selectivas ajenas al ambiente, que pueden ser o no comunes en los diferentes sitios y que producen comportamientos alométricos semejantes en sitios lejanos entre sí en términos ambientales y geográficos.

#### *Rasgos de Semillas:*

Con respecto de las semillas y sus diferentes rasgos, la hipótesis establecida para el presente estudio, sólo se corrobora de manera parcial, ya que sólo el NoS es la variable que varía de manera más evidente

con respecto de los cambios en los factores ambientales. La importancia en la disponibilidad de recursos en la asignación hacia el esfuerzo reproductivo, varía de modo tal que de haber mayor disponibilidad de recursos, el esfuerzo reproductivo tiende a ser mayor (Primack, 1979; Primack & Antonovics, 1982). En este gradiente, tres de los cuatro rasgos de las semillas se correlacionan significativamente con los factores ambientales. La MTS es tres veces mayor en Cosalá que en Tastiota; el NoS es casi dos veces y medio más grande en Cosalá que en Bahía Kino y el %MTS es casi dos veces mayor en Bahía Kino que en Chamela.

La incidencia de los factores ambientales en la determinación de estos rasgos indica que al igual que con los rasgos de los frutos, los factores ambientales ligados al agua son muy importantes en el comportamiento de la MTS, del NoS y del %MTS, aunque en este último, la correlación resulte no significativa. El sentido negativo de la relación entre los promedios de la MTS y del NoS con respecto de la variabilidad de la precipitación, señala un estrategia conservadora en la asignación de recursos al esfuerzo reproductivo neto (MTS y NoS) en los sitios más áridos el gradiente .

Del mismo modo que con los frutos, los valores promedio más altos de MTS y NoS y más bajos de %MTS ocurren en los sitios más diversos, probablemente este resultado sea inducido tanto por una mayor cantidad de recurso como por presiones selectivas ligadas a la influencia y competencia por dispersores.

La MS muestra una tendencia de cambio muy escasa en sus promedios a lo largo del gradiente, siendo éstos ligeramente mayores en los sitios húmedos, Chamela es 1.33 veces mayor que Tastiota. Este resultado coincide con el planteamiento de Harper (1977) en torno al escaso cambio en el valor promedio de MS dentro de una especie. Coincidiendo con este estudio, Moles & Westoby (2003) describen en un estudio a nivel global e intra - especie que el mayor tamaño de semillas ocurre en las latitudes más bajas. También coincidiendo con este estudio, Winn & Gross (1993) describen que el cambio en MS no ocurre de manera clinal, debido muy probablemente a respuestas plásticas inducidas por una combinación de factores ambientales particulares a cada población. Estas respuestas pueden amplificar o en un caso extremo invertir un patrón genético de variación (Schlichting, 1986; Sultan, 1987).

#### *Alometría Semillas:*

Los valores de las pendientes de las rectas (m) entre las variables de las semillas señalan una asignación cada vez más conservadora de los recursos en los sitios áridos. Destaca la relación entre la MTS y el %MTS donde el valor de (m) en Bahía Kino es 15 veces mayor que en Cosalá, dando una idea

de la magnitud del cambio en la relación entre éstas dos variables. Estos resultados señalan que en zonas áridas la asignación de recursos a la pulpa es mucho más restringida.

En algunos casos la relación entre los pares de variables cambia conforme se incrementa el grado de aridez. En la relación entre el %MTS y el NoS sin embargo, los mayores valores de (m) ocurren en los sitios intermedios, lo que sugiere que los factores ambientales son ajenos a la conformación en la relación entre este par de variables. Las correlaciones que involucran la MS tiene valores de pendiente (m) muy bajos, dado que sus promedios son similares entre sitios.

Finalmente, la relación entre el NoS y la MS nos permite verificar el *trade - off* entre el producir muchas semillas pequeñas o pocas semillas grandes. En este escenario la relación entre ambas variables debe ser negativa. La dirección negativa entre NoS y la MS ocurre en todos los sitios con excepción de Bahía Kino y Tastiota, donde también ocurren los valores más altos de pendiente. De acuerdo a Venable (1992), cualquier *desviación* en el comportamiento negativo entre estas variable, se debe entre otros elementos, al *status* de disponibilidad de recursos de las plantas de estudio y al tamaño de éstas. Considerando las condiciones ambientales de Bahía Kino y Tastiota, es muy probable que esto ocurra, ya que éstos sitios se han degradado ambientalmente de modo muy severo dado el cierre del río Sonora en su paso al mar de Cortés (ver Capítulo III).

El comportamiento el NoS y la MS también resulta llamativo considerando la proporción de cambio de los promedios a lo largo del gradiente. Lloyd (1987) plantea que algunas especies en sus diferentes poblaciones desarrollan *tamaños óptimos* de semilla, que son semejantes entre poblaciones y lo conservan a expensas de variar el NoS, cuando la disponibilidad de recursos se torna más limitada, que es lo que la evidencia aquí hallada sugiere. Éste tamaño óptimo, es el tamaño mínimo que le permite a la semilla el proporcionar los requerimientos elementales de sobrevivencia a la planta (Raven, 1999). Westoby *et al.* (1996), sugieren que las poblaciones con diferentes pesos promedios de semillas aun cuando las diferencias sean mínimas, han evolucionado bajo diferentes condiciones de presiones selectivas Sin embargo en este estudio las diferencias en MS resultan no significativas, por lo que al parecer la presiones selectivas han actuado sobre el NoS con mayor intensidad.

#### *Relación Fruto - Semilla:*

Las relaciones entre la masa del fruto y los rasgos de las semillas resultan positivas excepto las que con el %MTS. De este modo se tiene que frutos con mayor masa disponen por lo general de mayor MTS, NoS y MS, aunque las proporciones varían a lo largo del gradiente. El comportamiento de los valores de las pendientes (m) a lo largo del gradiente, tiende a crecer conforme se incrementa la aridez,

aunque por lo general no es un incremento muy marcado. La relación entre la masa del fruto y el %MTS es la más variable, ya que en Culiacán, Cosalá y Coteco resulta negativa y en el resto de los sitios positiva. Este resultado refleja que la conformación de la relación entre estas variables es muy independiente del cambio en condiciones abióticas a lo largo del gradiente.

Las relaciones de la masa de la pulpa y los rasgos de la semillas nos permiten evaluar la asignación de recursos a la *recompensa* a un potencial dispersor y el esfuerzo estrictamente reproductivo. En la relación entre la masa de la pulpa y el %MTS se producen los valores de (m) más contrastantes. El caso extremo en estas relaciones ocurre en Bahía Kino entre la masa de la pulpa y el %MTS, donde el valor de (m) es negativo e indica un claro decrecimiento del %MTS si se incrementa la masa de la pulpa. Caso contrario en El Chaparral y Tastiota donde la relación es prácticamente isométrica, coincidiendo con el trabajo de Izhaki et al. (2002) quienes encontraron un comportamiento similar en frutos del género *Rhamnus*. Mazer & Wheelwright (1993) señalan que el tamaño del fruto, su NoS y la masa de la pulpa son factores que influyen en la selección del potencial dispersor. Por tanto el invertir cada vez menos en pulpa como ocurre en este caso, puede deberse ya sea a la carencia de recursos y/o a una baja presión de parte de potenciales dispersores a incrementar el contenido en pulpa en los frutos en los sitios áridos.

#### *Dispersión de Masa de las Semillas:*

Zhang (1998), plantea que las poblaciones con MS similares, pueden diferir en la distribución de su masa reflejando también diferentes presiones selectivas. En este caso las diferencias en la distribución de la MS puede influir en el proceso de reclutamiento de individuos (Harper, 1977; Silvertown, 1981; Roach, 1986; Roach & Wulff, 1987), influyendo por tanto en la estructura de tamaños de la población. Una mayor masa, le permite a la plántula mayores posibilidades de sobrevivencia en condiciones de aridez (Leishman & Westoby, 1994), que en el caso de este gradiente sería un factor crucial en los sitios del norte. Hacia el sur, una mayor masa en las semillas, les proporciona mejor resistencia a la sombra (Seiwa & Kikuzawa, 1996). Las semillas pequeñas, por debajo del tamaño óptimo, es muy probable que no sean viables o que tengan baja adecuación (Casper, 1990).

Las dispersiones de los valores de MS señalan que hacia los sitios húmedos la dispersión es más cargada hacia los valores más altos de su distribución, incluso el número de *outliers* de Coteco es notable hacia los valores de mayor masa. En contraste, en los sitios áridos, las distribuciones son más compactas y ligeramente cargadas hacia los valores de menor MS. Con las distribuciones de el NoS ocurre algo similar. Geritz (1998), encuentra que las plantas con mayor disponibilidad de recursos producen una mayor variabilidad en su MS, resultado similar al hallado en este gradiente. Este resultado

sugiere entonces que la mayor presencia de semillas con mayor masa producto de un mayor NoS, puede influir marcadamente en los procesos de reclutamiento y por tanto en la dinámica poblacional de los sitios húmedos, ocurriendo lo opuesto en los sitios áridos (ver distribuciones de tamaños capítulo III). Si añadimos las condiciones tan xéricas además de una mayor depredación de frutos, y la degradación ambiental se tienen entonces problemas añadidos a los procesos de reclutamiento.

Eriksson y Jakobsson (2002) señalan que la selección natural influye en el mejoramiento de los rasgos de dispersión del fruto si los eventos de reclutamiento están bien relacionados con la MS, de no haber una correlación entre los procesos de reclutamiento y la MS, la selección natural tiende a actuar sobre el NoS, los resultados aquí obtenidos sugieren en entonces que los procesos selectivos están influyendo sobre el NoS en vez de la MS. Cabe sin embargo considerar, posteriores estudios que involucren procesos desde el éxito en la polinización, dispersión, germinación hasta permanencia de las plántulas.

El dendrograma resultante del análisis de clasificación, señala que Cosalá es una población totalmente apartada del resto de los sitios. Sin embargo, el resultado más notorio de éste análisis resulta de la vinculación entre sitios geográficamente y ambientalmente muy dispares pero que con base en los rasgos de frutos y semillas se vinculan estrechamente. Así sitios como Chamela y Coteco se asocian cercanamente, formando incluso un grupo aparte en la clasificación; del mismo modo, Culiacán y Bahía Kino se vinculan estrechamente dentro de un subgrupo que también asocia a El Chaparral y Tastiota, aunque éstos últimos de un modo más segregado. Este resultado indica que las distancias y ubicación geográfica no se involucran en la conformación de los rasgos reproductivos a un amplio nivel. Esto sugiere procesos adaptativos y presiones selectivas locales, que particularizan las respuestas fenotípicas de los frutos en cada sitio.

Los resultados muestran una clara tendencia a un uso cada vez más conservador de los recursos conforme se incrementa la aridez. En los sitios del extremo árido del gradiente analizado, con poca disponibilidad de recursos, extrema insolación, menor complejidad estructural y menor diversidad, se produce un comportamiento semejante a una estrategia K, donde se producen pocas semillas por fruto y menor recompensa (pulpa) hacia un potencial dispersor. En cambio en zonas más mésicas, donde existe una mayor disponibilidad de recursos y una mayor competencia con elementos bióticos, el uso de los recursos en frutos y semillas, se asemeja a una estrategia r, produciendo muchas semillas por fruto, además de mayor recompensa (pulpa) a los potenciales dispersores.

## BIBLIOGRAFÍA

Biere, A. 1995 GENOTYPIC AND PLASTIC VARIATION IN PLANT SIZE: EFFECTS OF FECUNDITY AND ALLOCATION PATTERNS IN: *Lychnis floa-cuculi* ALONG A GRADIENT OF NATURAL SOIL FERTILITY. *Journal of Ecology* 83: 629 - 642.

Casper, B. B. 1990 SEEDLING ESTABLISHMENT FROM ONE AND TWO-SEEDED FRUITS OF *Crypthantha flava*. A TEST OF PARENT-OFFSPRING CONFLICT. *American Naturalist* 136: 167 - 177.

Crawley, M.J. 1997 LIFE HISTORY AND ENVIRONMENT. En: *Plant Ecology*. Crawley, M. J. ed. Blackwell Science.

de Jong, G. & van Noordwijk, A.J. 1992 ACQUISITION AND ALLOCATION OF RESOURCES: GENETIC (CO) VARIANCES, SELECTION AND LIFE HISTORIES. *American Naturalist* 139 (4): 749 - 770.

Eriksson, O. & Ehrlén, J. 1991 PHENOLOGICAL VARIATION IN FRUIT CHARACTERISTICS IN VERTEBRATE-DISPERSED PLANTS. *Oecologia* 86: 463 - 470.

Eriksson, O. & Jakobsson, A. 2002 RECRUITMENT TRADE-OFFS AND THE EVOLUTION OF DISPERSAL MECHANISMS. *Evolutionary Ecology* 13. 411 - 423.

Geritz, S.A.H. 1998 CO-EVOLUTION OF SEED SIZE AND SEED PREDATION. *Evolutionary Ecology* 12: 891 - 911.

Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. 2004 A PRIMER OF ECOLOGICAL STATISTICS. Sianuer Associates Inc. Sunderland, Massachussetts USA.

Hampe, A. 2003 LARGE-SCALE GEOGRAPHICAL TRENDS IN FRUIT TRAITS OF VERTEBRATE-DISPERSED TEMPERATE PLANTS. *Journal of Biogeography* 30: 487 - 496.

Harper, J.L., Lovell, P.H. & Moore, K.G. 1970 THE SHAPES AND SIZES OF SEEDS. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327 - 356.

Harper, J.L. 1977 POPULATION BIOLOGY OF PLANTS. Academic Press London.

Herrera, C.M. 1982a INTERSPECIFIC VARIATION IN FRUIT SHAPE: ALLOMETRY, PHYLOGENY AND ADAPTATION TO DISPERSAL AGENTS. *Ecology* 73: 1832 - 1841.

Herrera, C.M. 1982b SEASONAL VARIATION IN THE QUALITY OF FRUITS AND DIFFUSE

COEVOLUTION BETWEEN PLANTS AND AVIAN DISPERSERS. *Ecology* 63: 773 - 785.

Herrera, C.M. 1984 A STUDY OF AVIAN FRUGIVORES, BIRD-DISPERSED PLANTS AND THEIR INTERACION IN MEDITERRANEAN SCRUBLANDS. *Ecological Monographs* 5: 41 - 73.

Herrera, C.M. 1987 VERTEBRATE-DISPERSED PLANTS OF THE IBERIAN PENINSULA: A STUDY OF FRUIT CHARACTERISTICS. *Ecological Monographs* 57: 305 - 331.

Herrera, C.M. 1992 INTERSPECIFIC VARIATION IN FRUIT SHAPE: PHYLOGENY AND ADAPTATION TO DISPERSAL AGENTS. *Ecology* 73: 1832 - 1841.

Izhaki, I., Tshar, E., Palu, I. & Friedman, J. 2002 WITHIN POPULATION VARIATION AND INTERRELATIONSHIPS BETWEEN MORPHOLOGY, NUTRITIONAL CONTENT AND SECONDARY COMPOUNDS OF *Rhamnus alaternus* FRUITS. *New Phytologist* 156: 217 - 223.

Janzen, D.H. 1970 *Jacquinia pungens* A HELIOPHILE FROM THE UNDERSTOREY TROPICAL DECIDUOUS FOREST. *Biotropica* 2 (2): 112 - 119.

Jordano, P. 1995 ANGIOSPERM FLESHY FRUITS AND SEED DISPERSERS: A COMPARATIVE ANALYSIS OF ADAPTATION AND CONSTRAINTS IN PLANT-ANIMAL INTERACTIONS. *American Naturalist* 145: 163 - 191.

Kato, E. & Hiura, T. 1999 FRUIT SET IN *Styrax obassia* (STYRACEAE): THE EFFECT OF LIGHT AVAILABILITY, DISPLAY SIZE, AND LOCAL FLORAL DENSITY. *American Journal of Botany* 86 (4): 495 - 501.

Leishman, M.R. Westoby, M. 1994 THE ROLE OF LARGE SEEDS IN SEEDLING ESTABLISHMENT IN DRY SOIL CONDITIONS -EXPERIMENTAL EVIDENCE FROM SEMI-ARID SPECIES. *Journal of Ecology* 82: 249 - 258.

Leishman, M.R., Westoby, M. Jurado, E. 1995 CORRELATES OF SEED SIZE VARIATION: A COMPARISON AMONG FIVE TEMPERATE FLORAS. *Journal of Ecology* 83: 517 - 530.

Llody, D.G. 1987 SELECTION OF OFF-SPRING SIZE AT INDEPENDENCE AND OTHER SIZE *VERSUS* OTHER STRATEGIES. *American Naturalist* 129: 800 - 817.

Lord, J.M. 2004 FRUGIVORE GAPE SIZE AND THE EVOLUTION OF FRUIT SIZE AND SHAPE IN SOUTHERN HEMISPHERE FLORAS. *Austral Ecology* 29 (4): 430 - 436.

Maldonado, C., Squeo, F. A. & Ibacache, E. 2003 PHENOTYPIC RESPONSE OF *Lycopersicon*

*chilense* TO WATER DEFICIT. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 129 - 137.

Mandák, B. & Pyek, P. 1999 HOW DOES DENSITY AND NUTRIENT STRESS AFFECT ALLOMETRY AND FRUIT PRODUCTION IN THE HETEROCARPIC SPECIES *Atriplex sagittata* (CHENOPODIACEAE). *Canadian Journal of Botany* 77 (8): 1106 - 1119.

Mazer, S.J. & Wheelwright, N.T. 1993 FRUIT SIZE AND SHAPE: ALLOMETRY AT DIFFERENT TAXONOMIC LEVEL IN BIRD-DISPersed PLANTS. *Evolutionary Ecology* 7: 556 - 575.

Moles, A.T. & Westoby, M. 2003 LATITUDE, SEED PREDATION AND SEED MASS. *Journal of Biogeography* 30: 105 - 128.

Niesenbaum, R.A. 1993 LIGHT OR POLLEN -SEASONAL LIMITATIONS OF FEMALE REPRODUCTIVE SUCCESS IN THE UNDERSTORY SHRUB *Lindera benzoin*. *Journal of Ecology* 81: 315 - 323.

Obeso, J.R. 1998 PATTERNS OF VARIATION IN *Ilex aquifolium* FRUIT TRAITS RELATED TO FRUIT CONSUMPTION BY BIRDS AND SEED PREDATION BY RODENTS. *Ecoscience* 5: 463 - 469.

Panger, M.A., Perry, S., Rose, L., Gros-Louis, J., Vogel, E., Mackinnon, K.C. & Baker, M. 2002 CROSS-SITE DIFFERENCES IN FORAGING BEHAVIOR OF WHITE-FACED CAPUCHINS (*Cebus capucinus*) *American Journal of Physiscal Anthropology* 119: 52 - 66.

Pennington, T.D. & Sarukhán, J. 1998 ÁRBOLES TROPICALES DE MÉXICO. 2<sup>da</sup> edición. Instituto de Ecología UNAM. Fondo de Cultura Económica México.

Primack, R.B. 1979 REGULATION OF SEED YIELD IN *Plantago*. *Journal of Ecology* 66: 835 - 847.

Primack, R.B. & Antonovics, J. 1982 EXPERIMENTAL ECOLOGICAL GENETICS IN *Plantago*. VII. REPRODUCTIVE EFFORT IN POPULATIONS OF *P. lanceolata*. *Evolution* 36: 742 - 752.

Primack, R.B. 1987 RELATIONSHIPS AMONG FLOWERS, FRUITS AND SEEDS. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 409 - 430.

Raven, J.A. 1999 THE MINIMUM SIZE OF SEEDS AND SPORES IN RELATION TO THE HOMOIOHYDRIC PLANTS. *Functiona Ecology* 13(1): 5 - 14.

- Rees, M. 1996 EVOLUTIONARY ECOLOGY OF SEED DORMANCY AND SEED SIZE. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London B* 351:1299 - 1308.
- Roach, D.A. & Wulff, R.D. 1987 MATERNAL EFFECTS IN PLANTS. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 209 - 235.
- Schlichting, C.D. 1986 THE EVOLUTION OF PHENOTYPIC PLASTICITY IN PLANTS. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667 - 693.
- Seiwa, K. & Kikuzawa, K. 1996 IMPORTANCE OF SEED SIZE FOR THE ESTABLISHMENT OF SEEDLINGS OF FIVE DECIDUOUS BROAD-LEAVED TREE SPECIES. *Vegetatio* 123: 61 - 64.
- Silvertown, J. 1981 SEED SIZE, LIFE SPAN AND GERMINATION DATE AS COADAPTED FEATURES OF PLANT LIFE HISTORY. *American Naturalist* 118: 860 - 864.
- Silvertown, J. & Lovett-Doust, J. 1993 INTRODUCTION TO PLANT POPULATION BIOLOGY. Blackwell Science Oxford.
- Smith, C.C. & Fretwell, S.D. 1974 THE OPTIMAL BALANCE BETWEEN SIZE AND NUMBER OF OFFSPRING. *American Naturalist* 108: 499 - 506.
- Sugiyama, S. & Bazzaz, F.A. 1997 PLASTICITY OF SEED OUTPUT IN RESPONSE TO SOIL NUTRIENTS AND DENSITY IN *Abutilon theophrasti*: IMPLICATIONS FOR MAINTENANCE OF GENETIC VARIATION. *Oecologia* 112: 35 - 41.
- Sultan, S.E. 1987 EVOLUTIONARY IMPLICATIONS OF PHENOTYPIC PLASTICITY IN PLANTS. *Evolutionary Biology* 21: 127 - 178.
- Turner, R.M., Bowers, J.E. & Burgess, T.L. 1995 SONORAN DESERT PLANTS: AN ECOLOGICAL ATLAS. The University of Arizona Press Tucson Az. USA.
- Vaughton, G. & Ramsey, M. 1998 SOURCES AND CONSEQUENCES OF SEED MASS VARIATION IN *Banksia marginata* (PROTEACEAE) *Journal of Ecology* 86: 563 - 573.
- Venable, D.L. 1992 SIZE-NUMBER TRADE-OFFS AND THE VARIATION OF SEED SIZE WITH PLANT RESOURCE STATUS. *American naturalist* 140 (2). 287 - 304.
- Westoby, M., Jurado, E. & Leishman, M. 1992 COMPARATIVE EVOLUTIONARY ECOLOGY OF SEED SIZE *Trends in Ecology and Evolution* 7: 368 - 372.
- Westoby, M., Leishman, M. & Lord, J. 1996 COMPARATIVE ECOLOGY OF SEED SIZE.

Philosophical Transactions of The Royal Society of London B 351: 1309 - 1318.

Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. 2002 PLANT ECOLOGICAL STRATEGIES: SOME LEADING DIMENSIONS OF VARIATION BETWEEN SPECIES. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125 - 159.

Wheelwright, N.T. 1985 FRUIT SIZE, GAPE WIDTH AND THE DIETS OF FRUIT-EATING BIRDS. *Ecology* 66: 808 - 818.

Wheelwright, N.T. 1993 FRUIT SIZE IN A TROPICAL TREE SPECIES: VARIATION, PREFERENCE BY BIRDS AND HERITABILITY *Vegetatio* 107/108: 163 - 174.

Winn, A.A. & Gross, K.L. 1993 LATITUDINAL VARIATION IN SEED WEIGHT AND FLOWER NUMBER IN *Prunella vulgaris*. *Oecologia* 93: 55 - 62.

Wolfe, M.L. & Denton, W. 2001 MORPHOLOGICAL CONSTRAINTS ON FRUIT SIZE IN *Linaria canadensis*. *International Journal of Plant Sciences* 162 (6): 1313 - 1316.

Wulff, R.D. 1986 SEED SIZE VARIATION IN *Desmodium paniculatum* II: EFFECTS OF SEEDLING GROWTH AND PHYSIOLOGICAL PERFORMANCE. *Journal of Ecology* 74: 99 - 114.

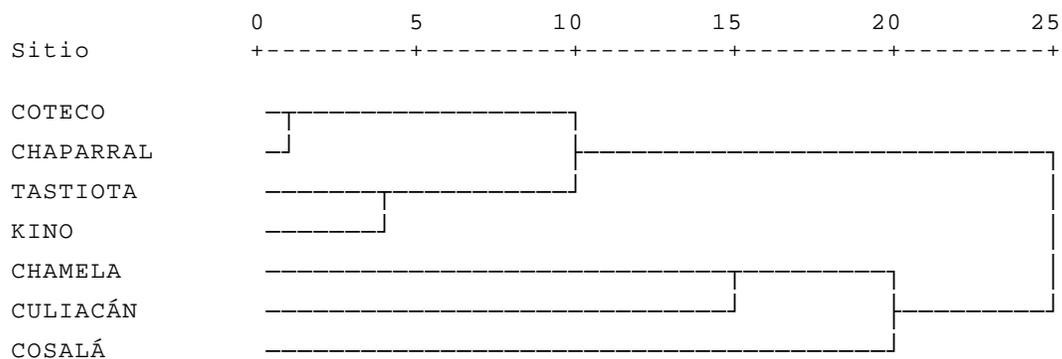
Zhang, J. 1998 VARIATION AND ALLOMETRY OF SEED WEIGHT IN: *Aeschynomene americana*. *Annals of Botany* 82: 843 - 847.

## CONSIDERACIONES FINALES

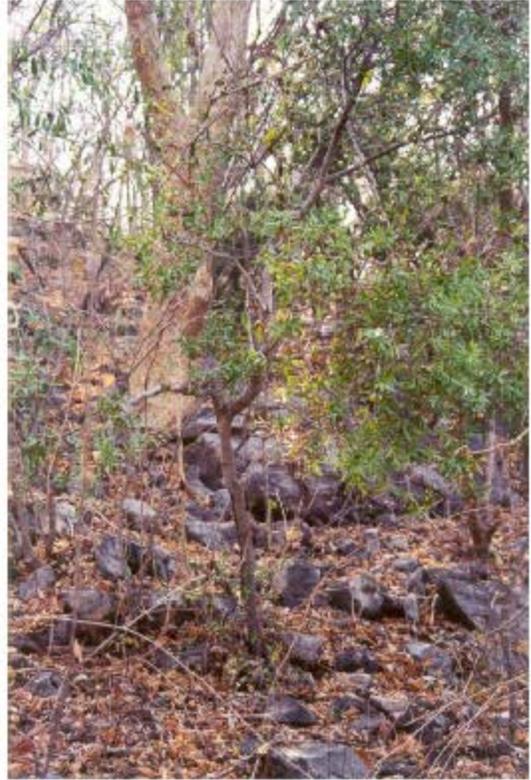
El área de muestreo de este estudio comprende buena parte del área de distribución de esta especie. Se caracteriza por ser marcadamente estacional, en este ámbito, la aridez es mayor hacia el norte de ésta área, configurando con ello una amplia variabilidad fenotípica en la mayoría de los rasgos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* a lo largo del gradiente analizado (Fig 6.1a y 6.1b).

Un dendrograma resultado de un análisis de aglomeración jerárquica con base en distancias euclidianas para todos los rasgos de historia de vida analizados, permite distinguir dos grandes grupos de poblaciones, las *tropicales*, que incluyen Chamela, Culiacán y Cosalá y las poblaciones *áridas*, conformadas por el resto de los sitios. El primer grupo de poblaciones tropicales está marcadamente separado de las poblaciones áridas, además de estar también separadas entre sí de manera notoria, conformando Chamela y Culiacán un subgrupo, esto resultado destaca considerando la lejanía geográfica entre éstas dos poblaciones.

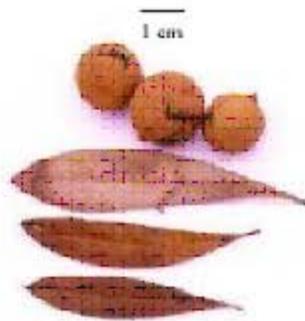
El grupo de poblaciones áridas, también se conforma en dos subgrupos, menos separados entre sí. El primer subgrupo vincula de manera muy estrecha a Coteco y El Chaparral, lo que resulta significativo considerando que geográficamente El Chaparral es un sitio más cercano a Tastiota. Finalmente, el otro subgrupo vincula a Tastiota y Bahía Kino, los sitios más áridos del gradiente analizado (Fig 6.2).



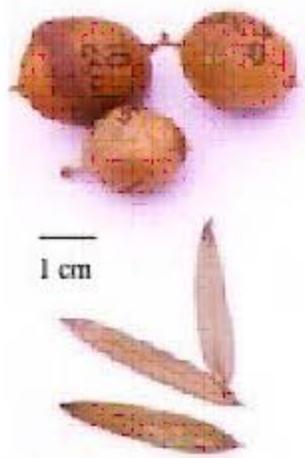
**Fig. 6.2.** Dendrograma con base en un análisis de clasificación jerárquica de distancias euclidianas para los promedios estandarizados de todos los rasgos de historia de vida analizados en siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico en México.



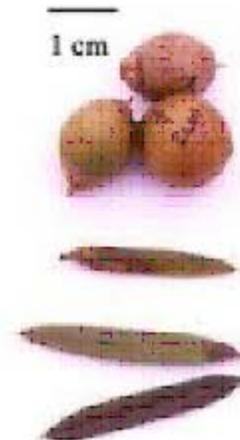
**Fig 6.17a.** Variación fenotípica de tamaño y forma de individuos típicos de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en Chamela (arriba izquierda), Cosalá (arriba derecha) y Bahía Kino abajo.



CHAMELA  
Frutos  $3.913 \pm 0.218$   
Hojas  $5.753 \pm 0.249$



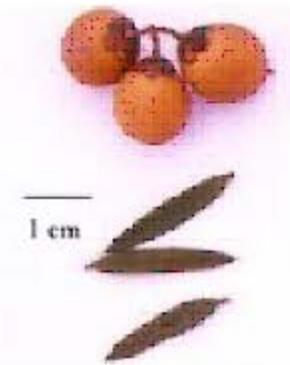
COSALÁ  
Frutos  $6.643 \pm 0.368$   
Hojas  $3.989 \pm 0.064$



CULIACÁN  
Frutos  $2.562 \pm 0.199$   
Hojas  $3.074 \pm 0.043$



COTECO  
Frutos  $3.788 \pm 0.295$   
Hojas  $1.989 \pm 0.046$



EL CHAPARRAL  
Frutos  $2.964 \pm 0.183$   
Hojas  $1.966 \pm 0.066$



TASTIOTA  
Frutos  $1.311 \pm 0.118$   
Hojas  $1.198 \pm 0.050$



BAHÍA KINO  
Frutos  $1.348 \pm 0.095$   
Hojas  $1.587 \pm 0.023$

**Fig. 6.1b.** Frutos y hojas características de siete poblaciones de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens* en la costa del Pacífico en México. Los pies de figura indican el promedio  $\pm$  EE de la masa de los frutos (g) y del área foliar (cm<sup>2</sup>).

El resultado del análisis anterior, nos permiten inferir que dentro de un marco amplio de cambio en las condiciones ambientales en este gradiente, existe una marcada respuesta fenotípica de las diferentes poblaciones acorde a la extensa variación ambiental, principalmente en respuesta a la disponibilidad y variabilidad de diversos factores ambientales abióticos.

Sin embargo la vinculación entre los subgrupos, nos permite plantear que las condiciones ambientales locales son al menos, tan o más importantes en la mediación de las respuestas fenotípicas de *Jacquinia macrocarpa* ssp. *pungens*. En algunos rasgos, las respuestas fenotípicas, muestran también una amplia variación que no ocurre de manera paralela al cambio en las condiciones ambientales. Estos rasgos parecen responder a una combinación de factores ambientales abióticos particulares de cada población.

Es muy probable también, que algunas presiones selectivas de carácter biótico, coadyuven a moldear las respuestas fenotípicas a lo largo del gradiente, sobre todo aquellas vinculadas con los rasgos reproductivos, en este caso frutos y semillas, que de manera indirecta y eventual también pueden influir en los procesos de dinámica poblacional y posteriormente en la estructura de tamaños. Los rasgos foliares también pueden ser sujetos de presiones selectivas de carácter biótico, considerando las diferencias de potenciales agentes folívoros a lo largo del gradiente.

Los resultados hallados y considerando la dispersión geográfica de las poblaciones muestreadas, sugieren para algunos de los rasgos de historia de vida analizados, existen procesos de valor adaptativo en respuesta al cambio gradual de las condiciones ambientales, como señalan Jonas & Geber (1999). Sin embargo, las respuestas fenotípicas que no ocurren de modo paralelo al cambio en condiciones ambientales, también pueden tener un valor adaptativo considerando las particularidades ambientales de cada sitio (Schlichting, 1986; Sultan, 1987; Winn & Gross, 1993), que en este caso en particular muy probablemente podrían ser agentes selectivos bióticos.

Lo anteriormente planteado, señala la necesidad de establecer hipótesis que permitan elucidar si las respuestas fenotípicas tanto a nivel morfológico como a nivel fisiológico en cada población a lo largo del gradiente, tienen una base genética y en que nivel las presiones de carácter biótico particulares a cada población, delimitan también las respuestas fenotípicas.

## BIBLIOGRAFÍA

Jonas, C.S. & Geber, M.A. 1999 VARIATION AMONG POPULATIONS OF *Clarkia unguiculata* (ONAGRACEAE) ALONG AN ALTITUDINAL AND LATITUDINAL GRADIENTS. *American Journal of Botany* 86 (3): 333 - 343.

Schlichting, C.D. 1986 THE EVOLUTION OF PHENOTYPIC PLASTICITY IN PLANTS. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667 - 693.

Sultan, S.E. 1987 EVOLUTIONARY IMPLICATIONS OF PHENOTYPIC PLASTICITY IN PLANTS. *Evolutionary Biology* 21: 127 - 178.

Winn, A.A. & Gross, K.L. 1993 LATITUDINAL VARIATION IN SEED WEIGHT AND FLOWER NUMBER IN *Prunella vulagris*. *Oecologia* 93: 55 - 62.