

07
2ej

248232



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES "ZARAGOZA"

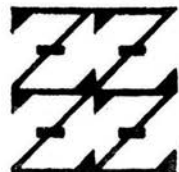
GERMINACION Y CRECIMIENTO DE PLANTULAS DE CUATRO ESPECIES DE ENCINOS DEL AJUSCO D.F. EFECTO DEL TAMAÑO DE LA SEMILLA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
LICENCIADO EN BIOLOGIA
P R E S E N T A :

ARTURO ROBLEDO JIMENEZ

UNAM
FES
ZARAGOZA



LO HUMANO ES DE NUESTRA REFLEXION

DIRECTORA DE TESIS: M.C. CONSUELO BONFIL SANDERS



MEXICO, D. F.

1997

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

BIBLIOTECA INSTITUTO DE ECOLOGIA UNAM



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.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

*DEDICO ESTE TRABAJO A MIS PADRES Y A MIS HERMANOS
PORQUE SU APOYO Y SU CARIÑO ME HAN AYUDADO A CONCLUIR
ESTE CÍCLO*

*A YOLANDA, PORQUE SU AMOR ES MI MEJOR MOTIVO CADA
DÍA; A MI QUERIDO ARTURITO, PORQUE SU SONRISA ES MI
FELICIDAD Y SU FUTURO MI MEJOR ANHÉLO*

QUIERO AGRADECER A TODAS AQUELLAS PERSONAS QUE DE ALGUNA MANERA ME AYUDARON A LA CONCLUSIÓN DE ÉSTE TRABAJO: DESDE MI ASESORA CONSUELO BONFIL, POR SU PACIENCIA; ARTURO LUNA, SIN QUIÉN NO HUBIESE PODIDO REGISTRAR LA ENORME CANTIDAD DE DATOS GENERADOS; A MIS AMIGOS, QUE SIEMPRE ESTÁN AHÍ CUANDO LOS NECESITO Y A TODAS AQUELLAS PERSONAS QUE DE ALGUNA FORMA ME HAN AYUDADO

ÍNDICE

	Página
AGRADECIMIENTOS	
RESUMEN	
I-INTRODUCCIÓN	1
1.1 VARIACIÓN EN EL PESO DE LAS SEMILLAS	3
1.2 OBJETIVOS	6
1.3 HIPÓTESIS	6
1.4 ANTECEDENTES	6
1.5 ZONA DE ESTUDIO	14
II-MÉTODOS	18
2.1 RECOLECTA DE MATERIAL	18
2.2 EVALUACIÓN DEL TEMAÑO DE LA SEMILLA	19
2.3 GERMINACIÓN	19
2.4 EVALUACIÓN DEL CRECIMIENTO	20
2.5 ANÁLISIS DE LOS DATOS	22
III-RESULTADOS	24
3.1 VARIACIÓN EN EL PESO DE LAS SEMILLAS	24
3.2 GERMINACIÓN	28
3.3 PLÁNTULAS	31
3.4 CRECIMIENTO	32
3.4.1 Crecimiento inicial	32
3.4.2 Crecimiento posterior	38
3.4.3 Tasas de crecimiento	41
3.5 COSECHA	43
IV-DISCUSIÓN	51
4.1 VARIACIÓN EN EL PESO DE LAS SEMILLAS	51
4.2 GERMINACIÓN	54
4.3 PLÁNTULAS	58
4.4 CRECIMIENTO	59
4.5 COSECHA	63
V-CONCLUSIONES	67
VI-LITERATURA CITADA	71

I INTRODUCCIÓN

El presente trabajo tuvo como objetivo proporcionar información biológica básica sobre la germinación y el crecimiento de plántulas de cuatro especies de *Quercus* de la zona del Ajusco, D. F., a saber: *Quercus rugosa*, *Q. castanea*, *Q. laurina* y *Q. crassipes*, así como establecer si existe alguna relación entre las variables antes mencionadas y el tamaño de la semilla.

Esta investigación forma parte del proyecto "Restauración Ecológica del Ajusco Medio" a cargo del Centro de Ecología de la UNAM, el cual tiene como objetivo restablecer en una zona perturbada una comunidad florística que se considere un antecedente sucesional directo de la vegetación original, constituida por un matorral abierto dominado por encinos (Soberón et al., 1991). Para ello, resulta de fundamental importancia conocer las características que presenta la germinación y el crecimiento inicial de las plántulas de las especies de encino más importantes de la zona.

Los encinos se pueden encontrar en todos los estados de la República, con la sola excepción de Yucatán (Rzedowski, 1978; Nixon, 1993). Además son parte dominante o codominante de la flora de la mayoría de las regiones donde se encuentran. La diversidad de encinos mexicanos es muy alta, ya que existen alrededor de 200 especies en nuestro país, de las cuales 125 son endémicas (Bonfil, 1993). Esta diversidad resulta aún más importante si consideramos que en todo el mundo existen entre 300 y 500 especies (Zavala,

1990) y que en los Estados Unidos y Canadá (países con mayor superficie que el nuestro) se encuentran sólo 87 especies (Nixon, 1993). Las especies de *Quercus* se distribuyen principalmente en el hemisferio Norte, y aproximadamente la mitad de éstas se encuentran en América, concentradas en México y Centroamérica.

Además de formar parte de muchos hábitats para distintas especies de fauna, son importantes formadores de suelo y contribuyen a la infiltración y la conservación de los mantos acuíferos subterráneos. De acuerdo con Rzedowski (1978) "Es urgente buscar la conservación de todos aquellos encinares cuya presencia es necesaria para preservar el equilibrio ecológico de cuencas. Para lograrlo es recomendable abrir una línea de investigación tendiente a encontrar más y mejores posibilidades de utilización de los encinos y otros componentes de los bosques de *Quercus*..." (pag. 266).

Si tomamos en cuenta que el mejor aprovechamiento de los recursos naturales se logra sólo mediante el conocimiento del desempeño de las especies en un ecosistema, se podrá entender por qué los bosques de encino han sido no sólo mal explotados maderablemente sino también mal aprovechados en cuanto a otros recursos que pueden proporcionar (bellotas, corteza, etc.) y, en algunos casos, hasta eliminados indiscriminadamente por encontrarse en zonas de interés agrícola o cerca de zonas urbanas que tienden a crecer rápidamente, como es el caso de la Zona Metropolitana de la Ciudad de México (De la Paz, 1976).

Se espera que el presente estudio sobre la germinación y el crecimiento de plántulas de las especies nativas más importantes de la zona del Ajusco aporte elementos para tomar decisiones sobre las especies adecuadas para la reforestación de las distintas áreas desprovistas de vegetación que se encuentran en éstas y otras zonas similares del Valle de México, y además pueda servir de base para otros proyectos de reforestación.

Debido a que la relación entre la germinación y el crecimiento inicial de las plántulas por un lado y el tamaño de la semilla por otro ha sido estudiada en algunas especies de encinos de Europa, la India y los Estados Unidos (Aissa, 1983; Tripathi y Khan, 1990; Tecklin y McCreary, 1991), se decidió explorar si estas variables estaban correlacionadas en las cuatro especies de encinos mexicanos incluidas en el presente trabajo. Esto podría tener consecuencias prácticas para la reforestación, además del interés teórico que presenta por si mismo el estudio del efecto del tamaño de la semilla en el desempeño de las plántulas.

1.1 VARIACIÓN EN EL PESO DE LAS SEMILLAS

Habitualmente se describe el peso (tamaño) de las semillas de distintas especies o poblaciones en forma general a través de medidas promedio. Sin embargo, el promedio es una medida de tendencia central y, por lo mismo, enmascara la gran variación que puede existir y que de hecho existe en el tamaño de las semillas de un sólo individuo y entre individuos de una misma especie (Harper, 1977).

Las semillas presentan variación en su peso y talla en forma natural. Por ejemplo, Gross (1984) encuentra variación de 2 a 20 veces en el peso de las semillas en una sola especie. Tal variación puede deberse a diversos factores: uno de ellos es el ambiental (condiciones de luz o sombra, humedad y depredadores a que se encuentra sometida la planta madre) y el otro es el factor genético, en el cual intervienen tanto la planta madre como el padre (Harper et al., 1970).

Existen diversas investigaciones enfocadas a analizar el posible efecto que el peso de la semilla tiene en el desempeño inicial de las plántulas. McWilliams et al. (1968) al estudiar la variación en el peso de la semilla de *Amaranthus retroflexus*, sugirió que las semillas más pesadas resultaban ventajosas en las zonas de latitudes altas debido a la corta temporada de crecimiento, pero Schimpf (1977) sugirió que la disponibilidad de agua era más importante que la duración de la temporada de crecimiento, debido a la mayor capacidad de las plántulas de semillas pesadas de establecer raíces más vigorosas a mayor profundidad. Wulff (1984) encontró que las plántulas de *Desmodium paniculatum* provenientes de semillas pesadas tienen mayor área foliar, biomasa radicular y biomasa total, por lo que pueden tener ventajas sobre las provenientes de semillas ligeras si ambos tipos crecen en condiciones de competencia. Winn (1985) encontró que los requerimientos de los sitios seguros para el establecimiento y crecimiento de *Prunella vulgaris* son más restrictivos para las semillas ligeras que para las pesadas. Por su parte Gross (1984), al estudiar el establecimiento de seis especies de plantas perennes monocárpicas, encontró que las diferencias en el peso de

las semillas dentro de las especies afectan significativamente el crecimiento de las plántulas en ambientes no competitivos, pero no lo afectan en ambientes competitivos (con malezas). En México, Careaga (1989) encontró que las semillas más pesadas tienen más probabilidades de germinar que las pequeñas en varias especies de la selva de Los Tuxtlas, Ver..

El efecto de la variación en el peso de las semillas en la germinación y el crecimiento de encinos ha sido estudiado en algunas especies. Por ejemplo McComb (1934) reporta una alta correlación entre el peso de la semilla y el desarrollo en un año de plántulas de *Quercus montana*, y encuentra que el peso promedio total de las plántulas provenientes de semillas más pesadas es 294% mayor que el de aquellas provenientes de las más ligeras. Aissa (1983) al estudiar la germinación de *Quercus ilex* encuentra que existe una gran influencia del árbol productor en la germinación de las semillas y que al considerar sólo las semillas provenientes de algunos árboles aislados germinan ligeramente más rápido las semillas pesadas que las ligeras, pero al mezclar las semillas de diferentes árboles no encuentra una relación entre su peso y su comportamiento germinativo.

Por su parte Tripathi y Khan (1990) reportan una alta correlación entre el peso de la semilla y la germinación, la sobrevivencia y el crecimiento de *Quercus dealbata* y *Q. griffithii* en su hábitat natural (un bosque subtropical de la India). Finalmente Tecklin y McCreary (1991) encontraron que el peso de la semilla afectó significativamente la emergencia, supervivencia, altura y peso de las plántulas de *Q. douglasii* en condiciones de campo.

1.2 OBJETIVOS

1. Determinar la capacidad y velocidad de germinación de las semillas (en condiciones de laboratorio), y la emergencia y desarrollo de las plántulas (en condiciones de vivero) de cuatro especies de *Quercus* del Ajusco, a saber: *Quercus rugosa*. *Q. castanea*, *Q. laurina* y *Q. crassipes*.

2. Evaluar la relación entre el tamaño de la semilla (evaluado por su biomasa) y la germinación y desarrollo iniciales de las plántulas para las cuatro especies consideradas.

1.3 HIPÓTESIS

La variación existente en el tamaño de las semillas dentro de las especies origina diferencias en el desarrollo inicial de las plántulas de las especies de *Quercus* estudiadas.

1.4 ANTECEDENTES

Características de las especies

El género *Quercus* pertenece a la familia Fagaceae, la cual se encuentra ampliamente distribuída, cuenta con 8 géneros y al-

rededor de 600 especies (Valencia, 1989). Éstas se distribuyen en ambos hemisferios, principalmente en áreas templadas y subtropicales y, en casos raros, en regiones tropicales en cuyo caso se encuentran en las áreas montañosas (González, 1986). Las Fagáceas tienen estípulas generalmente deciduas y hojas alternas simples, son plantas monoicas con flores masculinas dispuestas por lo general en amentos colgantes y las flores femeninas solitarias o en grupos de tres formando espigas, cabezuelas o racimos cortos. En el ovario, todos los óvulos son abortivos menos uno. Dentro de la familia de las fagáceas el género *Quercus* es el que cuenta con mayor número de especies (Valencia *op cit.*).

El género *Quercus* comprende árboles o arbustos, cuyas flores masculinas tienen un cáliz formado por cinco lóbulos fusionados en un perianto más o menos en forma de cúpula, que envuelve de 5 a 10 estambres libres con anteras cortas y filamentos delgados. Las flores femeninas presentan un cáliz de 6 lóbulos que se adhieren a la base de los estilos y se fusionan con un tubo. El pistilo posee 3 carpelos que forman un ovario trilocular, cada lóculo tiene 2 óvulos. El fruto es unilocular con una semilla y los otros 5 óvulos son abortivos. La semilla está envuelta en una cubierta rígida formando la bellota que está protegida parcialmente en su base por la cúpula que, generalmente, está cubierta por escamas.

El género *Quercus* ha sido dividido en cinco subgéneros, de los cuales tres están representados en México (Valencia, 1989):

1. *Protobalanus*, con tres a cinco especies restringidas al norte de la Península de Baja California e islas cercanas.

2. *Leucobalanus* o encinos blancos.
3. *Erythrobalanus* o encinos rojos (o negros).

Los últimos dos subgéneros tienen la mayor importancia biológica y económica, ya que están ampliamente distribuidos en las zonas montañosas del país.

Las semillas de los encinos blancos generalmente no presentan un período de latencia, y germinan rápidamente si los factores ambientales son adecuados. Por otro lado, se ha reportado que los encinos rojos de latitudes altas requieren de un periodo variable de estratificación antes de germinar en la siguiente primavera. La germinación en ambos subgéneros es hipógea, y los cotiledones se mantienen turgentes dentro el pericarpio (Bonner, 1987).

Entre las características que tradicionalmente se consideran útiles para la caracterización taxonómica se encuentran las siguientes (Valencia, 1989):

- Altura máxima que alcanzan los individuos
- Corteza (consistencia, aspecto y color)
- Ramillas (grosor e indumento), presencia o ausencia de lenticelas
- Yemas y sus escamas (forma, color, indumento, tamaño)
- Estípulas (forma y tamaño)
- Hojas maduras. Forma, tamaño, consistencia, margen, venación, características del haz y del envés (indumento, aspecto, epidermis), peciolo (tamaño e indumento).
- Inflorescencia (tamaño y disposición de las flores)

- Fruto (tiempo de maduración, presencia o ausencia del pedúnculo); bellota (tamaño, color indumento externo), cúpula o copa y sus escamas (tamaño, margen e indumento)
- Distribución (altitudinal y latitudinal)

Las características anteriores no se utilizan en forma aislada para distinguir entre especies. La morfología de la hoja y su estado es la característica más importante, seguido por el fruto y las flores. Las hojas jóvenes no son un carácter útil en la descripción ni en la identificación de especies.

A continuación se presenta una descripción breve de las especies incluídas en el presente trabajo:

- ***Quercus castanea*** Née; subgénero *Erytrobalanus*. Árbol de 5-15 m de alto, en condiciones favorables hasta 20 m o más, tronco de 30 a 60 cm de diámetro o hasta 1 m; hojas maduras rígidas y coriáceas, con el envés casi blanco, esencialmente oblanceoladas; amentos masculinos de muchas flores de (3.0) 5.5 (7.5) cm de largo; flores femeninas pistiladas 1-5; fruto anual, generalmente 1-2, casi sésiles, sobre un pedúnculo de 5-6 mm de diámetro; bellota anchamente ovoide, de 10-12 (-20) mm de largo, de 8-10 (-15) mm de diámetro, incluída una tercera parte o hasta la mitad de su largo en la cúpula. Florece en abril y fructifica de noviembre a febrero.

Se le pude encontrar de los 800 a los 2700 m.s.n.m.; su hábitat más común es en el bosque de pino-encino, muy frecuentemente se le encuentra como parte integral de la

vegetación secundaria de lugares perturbados, sin embargo también se le localiza en el bosque mesófilo de montaña, principalmente asociado con *Abies*, *Quercus candicans* y *Q. laurina*. También se le puede encontrar en otros hábitats, desde los más secos hasta los bosques más húmedos de pino y encino. Pueden ser árboles majestuosos o simplemente arbustos de copa ancha, de fuste torcido ocasionado por el disturbio. Bello y Labat (1987), para el Estado de Michoacan, lo encuentran en altitudes de 1450-2600 m. en laderas de cerros rocosos, terrenos planos y en suelos arcillo-arenosos, con basalto y que pueden ser someros o profundos, mientras que Valencia (1995), para el Estado de Guerrero, lo encuentra en bosque mesófilo de montaña y en el bosque de coníferas en suelos rojizos, profundos, algo pedregosos o de textura arcillosa y en altitudes de 1180-2600 m. en lugares húmedos protegidos.

- ***Quercus crassipes*** Humb. y Bonpl.; subgénero *Erytrobalanus*. Árbol de 12-20 m de alto o más, con el tronco hasta de 1 m de diámetro; corteza en placas alargadas de color pardo oscuro; hojas rígidamente coriáceas, muy diferentes en ambas superficies, estrechas y enteras, angostamente elípticas o un poco lanceoladas u oblanceoladas, de (2.5) 4 (10) cm de largo y (0.7) 1-2 (3.5) cm de ancho, con frecuencia angostas a redondeadas o subagudas; amentos masculinos de 2 cm de largo, flores femeninas de 1-2; fruto bianual, solitario o en pares, bellota corto-ovoide, 10-16 (-25) mm de largo, de 10-15 mm de diámetro, finamente puberulenta, cerca de una tercera parte de su largo incluida en la cúpula. Fructifica de octubre a noviembre.

Se le puede encontrar de los 1970 a los 2600 m.s.n.m.; es un encino con afinidad mesófila y también habita en laderas húmedas de bosque de pino-encino; se asocia con otras especies de encinos como *Quercus castanea*, *Q. obtusata* y *Q. laurina* y con pinos como *Pinus oocarpa*, *P. michoacana*, *P. leiophylla*, *P. montezumae* y *P. lumholtzii*. Por su parte, Bello y Labat (op. cit), lo ubican en laderas, cimas, barrancas húmedas, valles y abiertos pastizales, suelos profundos o someros, pedregosos o areno-pedregosos y en altitudes que van de los 1100-2700 m..

- ***Quercus laurina*** Humb. y Bonpl.; subgénero *Erytrobalanus*. Árbol grande, hasta de 30 m de alto, más frecuentemente de 15-20 m, tronco de 30-40 cm de diámetro y a veces hasta de 1.5 m, corteza finamente agrietada de color gris oscuro; hojas maduras rígidas, coriáceas, verdes, lustrosas, tardíamente decíduas, con frecuencia el envés ennegrecido debido a la presencia de hongos o líquenes epífitos, hojas elíptico-oblanceoladas o lanceoladas, de (2-) 6-8 (-15) cm de largo, de (1-) 2-3.5 (-6) cm de ancho; amentos masculinos de 8-12 cm de largo; flores femeninas de 1-3, laterales y terminales; fruto anual o bianual, solitario o en grupos de tres; bellota corto-ovoide, de 13-16 (-20) mm de largo, de 10-12 mm de diámetro, una tercera parte de su largo incluida en la cúpula. Florece de marzo a abril y fructifica de septiembre a diciembre.

Se le puede encontrar de los 1600 a los 3000 m.s.n.m.; forma parte del bosque húmedo de pino-encino en laderas de barrancas y sitios protegidos, en compañía de pinos y asociado con otros

encinos como *Quercus rugosa*, *Q. castanea* y *Q. candicans*. Además, Bello y labat (op. cit), lo ubican en laderas de cerro, barrancas húmedas, sitios montañosos, suelos generalmente profundos, someros rara vez rocosos y con una distribución de los 1500 a los 3200 m., mientras que, Valencia (op. cit), lo encuentra en altitudes de 1900-3000 m., en lugares planos, casi planos o de pendiente ligera en bosque mesófilo de montaña.

- *Quercus rugosa* Née; subgénero *Leucobalanus*. Árbol de 10-20 (-30) m de alto, con el tronco de 30-50 cm de diámetro hasta de 1.20 m; hojas decíduas muy tardíamente, al madurar suavemente engrosadas y rígidas, con frecuencia notablemente cóncavas, muy rugosas, obovadas, elíptico-obovadas o casi suborbiculares, de (4-) 8-15 (-20) cm de largo, de (2-) 5-8 (-13) cm de ancho, ampliamente obtusas o redondeadas hacia el ápice, la base cordada, dientes de 5-15 en cada lado; amentos masculinos de 3-7 cm de largo, de muchas flores, tomentosos, periantosésiles; flores femeninas de 5-30 distribuídas a lo largo de un pedúnculo pubescente; fruto anual solitario o en grupos de dos o tres (a veces hasta cinco); bellota ovoide, con frecuencia angosta y puntiaguda, de (8-) 15-25 (-30) mm de largo y de (5-) 8-12 (-15) mm de diámetro, una tercera parte o la mitad de su largo incluída en su cúpula. Florece de abril a junio y fructifica de octubre a febrero.

Se le puede encontrar de los 1800 a los 2800 m.s.n.m.; en los bosques de pino-encino de clima templado frío y semifrío, en laderas y barrancas, formando masas puras o con *Pinus pseudostrobus* y asociado con *Quercus laurina*, *Q. candicans*, *Q.*

sideroxyla y *Q. castanea*. Bello y labat (*op. cit*) lo encuentran en laderas de cerros, barrancas y cañadas húmedas, terrenos planos, suelos someros y profundos, en pocas ocasiones rocosos y pedregosos, en lugares secos y muy poco húmedos como parte del matorral subtropical o del bosque mesófilo de montaña y con distribución de los 1100-3050 m., mientras que Valencia (*op. cit*) lo ubica en bosque mesófilo de montaña, con suelos profundos y en altitudes de de 2300-2580 m..

1.5 ZONA DE ESTUDIO

El crecimiento descontrolado de los asentamientos urbanos de la Ciudad de México ha afectado mucho a las partes baja y media del Ajusco en las últimas décadas (Aragón, 1993). Esto ha tenido como consecuencia la eliminación de la cubierta vegetal original, el aumento en la erosión y la disminución de la superficie de recarga de los mantos acuíferos. Por este motivo en 1989 el Gobierno de la Ciudad expropió un área 727 ha, declarándola Zona Sujeta a Conservación Ecológica. A partir de entonces recibió la denominación de Parque Ecológico de la Ciudad de México.

Parte de esta zona había sido ocupada temporalmente por un asentamiento urbano irregular, lo que causó que grandes áreas quedaran desprovistas de vegetación. Posteriormente intervino el Centro de Ecología de la UNAM, el cual inicia en 1990 un proyecto para la restauración ecológica del predio, por medio de un convenio de colaboración con el DDF (Cabrera, 1995; Bonfil, 1997).

El Parque Ecológico de la Ciudad de México está situado en la zona de transición del área de asentamientos urbanos con el área de conservación ecológica de la delegación de Tlalpan. Se ubica entre los 19° 14' y los 19° 18' latitud norte, y entre los 99° 10' y 99° 15' longitud oeste, en las cotas altitudinales de 2400 a 2850 m.s.n.m. El volcán Xitle y el Cuatzontle están situados en su lindero sur, la delegación Magdalena Contreras al oeste, la carretera federal México-Cuernavaca y el poblado de San Andrés Totoltepec al este, y los bosques del Pedregal y las colonias Ejidos de San Nicolás, Heroes de Padierna y Ampliación Miguel

Hidalgo al norte. La carretera Picacho-Ajusco comunica la zona con el Anillo Periférico Sur (Aragón, 1993).

El Ajusco Medio forma parte de los pedregales del sur de la ciudad, cuyo origen volcánico reciente (hace alrededor de 2000 años) fue resultado de la erupción del volcán Xitle. El sustrato es heterogéneo, ya que coexisten áreas con suelos profundos y bien desarrollados con otros en los que domina una gruesa y heterogénea capa de lava. De acuerdo con Nieto (1985), los encinares en la Sierra del Ajusco se asientan principalmente sobre suelos de tipo litosol o "Suelos de montaña someros" que poseen un afloramiento rocoso a poca profundidad, característicos de una formación joven, y en menor proporción se encuentran en Andosoles, que son suelos de mayor profundidad y de mayor evolución.

La zona tiene un clima templado subhúmedo, con una temperatura anual promedio de 15°C y una precipitación media anual aproximada de 1000 mm, que se concentra en los meses de mayo a octubre. En la estación Ajusco se reporta un clima tipo Cb´(w₂)(w)ig, pero esta se encuentra a mayor altura de la zona de estudio (2975 m.s.n.m.) y por tanto reporta un clima ligeramente más frío y húmedo (Cruz, 1992). Debido a sus particulares características edafológicas y geológicas -presencia de capas de rocas basálticas sumamente fracturadas- constituye una de las zonas de recarga de los mantos freáticos más importantes de toda la cuenca de México (Aragón, 1993). De aquí la importancia no sólo de la conservación de la cubierta vegetal sino también de la tarea urgente de restauración de la misma.

(Nota: el clima reportado para la zona de Contreras, donde se colecto *Quercus laurina*, corresponde al tipo Cb'(w2)(w)(i')g es muy similar al de la zona de estudio (Cruz 1982). Los suelos son más profundos y sin afloramientos de lava, pero no existen datos reportados sobre esta zona).

La comunidad vegetal original de la zona consistía de bosques de encino y de pino-encino establecidos en las zonas con suelos más profundos, mientras que en la superficie de lava se estableció un matorral de afinidad xerófila, similar al que se encuentra en el Pedregal de San Angel, dominado por encinos aislados de *Quercus rugosa* y *Q. castanea*.

Debido a la alta heterogeneidad de hábitats que ofrece, el Parque Ecológico alberga una flora diversa que consta de 420 especies registradas hasta el momento, la mayoría de las cuales corresponde a las angiospermas. En la zona confluyen especies de afinidad templada con otras de afinidad tropical, así como especies que se consideran cosmopolitas. Predominan las herbáceas, seguidas por arbustos y árboles. Entre las especies que dominan tenemos a los encinos *Quercus rugosa*, *Q. castanea*, *Q. crassipes* y *Q. laurina*, aunque también son abundantes otras especies arbóreas como los tepozanes, los madroños y los pinos. Se encuentra también una planta leñosa endémica del Valle de México, *Furcraea bedinghausii*.

En cuanto a la fauna de vertebrados, destaca la diversidad que presentan las aves, con 104 especies; el resto lo componen

varias especies de lagartijas, culebras y dos especies de víboras de cascabel entre los reptiles; y entre los mamíferos, el tlacuache, el cacomixtle, las ardillas y los conejos, la tuza y el ratón de campo. Anteriormente habitaba la zona el venado cola blanca, y el gato montés. Entre los invertebrados se encuentran mariposas diurnas, abejas y otros insectos (Bonfil, 1997).

II- MÉTODOS

2.1 RECOLECTA DE MATERIAL

Durante los meses de noviembre y diciembre de 1991 se hicieron recorridos por la parte media y baja del Ajusco para reconocer las especies de encino más representativas localizando individuos con frutos.

Una vez reconocidas las especies se colectaron las semillas ó bellotas del suelo, al pie de cada árbol que las produjo, colectando además dos ramas del mismo para asegurar una correcta identificación. Debido a que los árboles de *Quercus laurina* de la zona de estudio no produjeron frutos ese año, se usaron semillas de árboles provenientes de los Dinamos de Contreras. En total las semillas colectadas de *Quercus rugosa*, y *Q. castanea* provinieron de 7 y 8 árboles distintos respectivamente y las de *Q. crassipes* y *Q. laurina* de 5, debido a una menor disponibilidad.

Las semillas se separaron a través del método de flotación, el cual consiste en colocar las semillas en un balde con agua; aquellas que flotan se consideran no viables, lo que generalmente se debe a la destrucción del endospermo por insectos o por pudrición. Por otro lado, las semillas que se hunden tienden a estar libres de hongos, de insectos, con su endospermo intacto y viables para germinar (Lathrop y Osborne, 1990).

2.2 EVALUACIÓN DEL TAMAÑO DE LA SEMILLA

Las semillas viables de cada árbol fueron numeradas y se registró el peso fresco de cada una. Con esta información fueron clasificadas, en forma cualitativa, en tres categorías de tamaño basadas en el peso fresco (chicas, medianas y grandes).

Las categorías de peso se formaron de manera cualitativa, tratando de que cada categoría tuviera el mismo número de semillas para contar con un diseño balanceado. El efecto del peso de la semilla se analizó dentro de cada especie.

Para establecer la relación entre el peso fresco y peso seco de las semillas (es decir, calcular el porcentaje de humedad que presentaban), se tomó otra muestra de 30 semillas de cada especie, las cuales se pusieron a secar en una estufa a 60 °C durante 48 hrs. Con los datos obtenidos se hizo una regresión entre ambas variables.

2.3 GERMINACIÓN

Se tomó una muestra de semillas viables, eligiendo al azar 85 de cada especie (la cantidad se debió a la disponibilidad de semillas en buenas condiciones), las cuales se desinfectaron en una solución de hipoclorito de sodio al 1% con el fin de eliminar hongos u otros agentes infecciosos de su parte externa. Posteriormente se colocaron en charolas de plástico con agrolita como sustrato durante la germinación y se regó cada charola con la misma cantidad de agua; la agrolita proporciona aeración y humedad

adecuadas al embrión, favoreciendo la germinación (Hartmann y Kester, 1980).

En un total de trece charolas se repartieron las semillas de cada una de las cuatro especies, con el fin de evitar que un posible efecto de la charola afectara a una sola especie. La posición de las semillas en la charola se aleatorizó, para evitar que algún efecto no detectado de posición en la charola afectara la germinación.

Con el fin de mantener las condiciones de luz y temperatura uniformes, las charolas se colocaron en una cámara de germinación con un periodo de luz de 12 hrs. a 20 °C y un periodo sin luz de 12 hrs. a 10 °C.

Posteriormente las semillas se revisaron cada tercer día durante un periodo aproximado de 6 meses, con el fin de registrar la fecha de germinación de cada semilla, que se estableció como el momento en que la radícula alcanzó los 5 mm de longitud.

2.4 EVALUACIÓN DEL CRECIMIENTO

Cada plántula fue trasplantada cuando la parte aérea alcanzó los 4 cm de altura, ya que en ese momento se consideró que la plántula había emergido. El transplante se efectuó con cuidado para evitar dañar la raíz, colocando cada plántula en una bolsa de plástico negro con una cantidad fija de tierra; al mismo tiempo se marcó cada bolsa con una etiqueta que indicaba la especie y el

número de semilla. Al momento del trasplante se registró la fecha, el largo de la parte aérea y el largo de la raíz.

Las plántulas se trasladaron a un vivero rústico ubicado en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. Dicho vivero cuenta con una malla negra que filtra parte de la luz y permite el paso del agua de lluvia. En las temporadas en las que no se presentó una precipitación adecuada, todas las plántulas fueron regadas simultáneamente, de tal forma que la tierra permaneciera siempre húmeda.

Durante un periodo de seis semanas se registraron semanalmente las siguientes variables: longitud y diámetro basal del tallo y número de hojas con más de un centímetro de longitud. Posteriormente estas variables se registraron quincenalmente. Adicionalmente, dos meses después de la germinación se registró el área foliar de cada plántula por un método no destructivo: el perímetro de cada hoja fue dibujado en papel y posteriormente se recortó y se obtuvo el área con un medidor de área foliar "Delta-T Area Meter T/2-1".

Una vez transcurridas 28 semanas a partir de la germinación, es decir, un periodo similar a la duración máxima de una temporada de crecimiento, cada plántula se cosechó y se registraron los siguientes datos: longitud y diámetro del tallo, longitud y diámetro de la raíz, número de hojas y área foliar. Posteriormente las plántulas se secaron a 80 °C durante 48 hrs y se registró el peso seco del tallo, la raíz y las hojas.

2.5 ANÁLISIS DE LOS DATOS

Los datos obtenidos fueron analizados usando distintas pruebas estadísticas, que más adelante se detallan. Se trató de establecer si existían diferencias significativas en el porcentaje y velocidad de germinación entre las especies. Asimismo, si existían diferencias en el crecimiento medio de las plántulas de las distintas especies, evaluando periódicamente la altura y diámetro del tallo y el área foliar, así como la biomasa de las distintas partes y total al momento de cosechar. De la misma forma, se evaluó al interior de cada especie cuáles parámetros de crecimiento guardan relación con el peso de la semilla que originó a cada plántula.

Con el fin de conocer la distribución del peso de las semillas dentro de cada especie se aplicaron pruebas de normalidad. Se evaluó si había diferencias significativas en el peso promedio de las semillas de las distintas especies mediante una prueba de Kruskal-Wallis.

Para evaluar las diferencias en el crecimiento de las plántulas entre las especies, así como el efecto del peso de la semilla dentro de las mismas, se realizaron Análisis de Varianza (ANDEVA). En los casos en que se realizaron mediciones sucesivas de los mismos individuos, se recurrió al Análisis de Varianza con medidas repetidas para tomar en cuenta el hecho de que no existe independencia entre las muestras a distintos tiempos. Cuando fue necesario se realizaron diversas transformaciones (tales como raíz cuadrada, logaritmo natural, potenciación, etc.) para que los

datos cumplieran con el supuesto de homegeneidad de varianzas; en caso de que a pesar de las transformaciones no hubiera homocedasticidad se realizaron pruebas de estadística no paramétrica (Kruskal-Wallis) en lugar de los Análisis de Varianza de una vía.

III RESULTADOS

3.1 VARIACION EN EL PESO DE LAS SEMILLAS

De las semillas viables numeradas y pesadas individualmente se estimó para cada especie el intervalo de variación del peso, el peso promedio, su desviación estándar, y el cociente valor máximo/valor mínimo. Los resultados se muestran en el cuadro 1.

CUADRO 1. Variación en el peso de las semillas de *Quercus* spp. (g)

especie	n	intervalo	media	s	max/min
<i>Q. rugosa</i>	85	0.73-5.23 (4.5)	2.19 ^{b*}	1.11	7.16
<i>Q. castanea</i>	85	0.58-2.48 (1.9)	1.11 ^a	0.38	4.28
<i>Q. laurina</i>	85	0.85-2.74 (1.9)	1.57 ^b	0.45	3.22
<i>Q. crassipes</i>	85	0.58-3.80 (3.2)	1.62 ^b	0.72	6.55

*letras distintas indican diferencias significativas con la prueba de honestidad de Tukey (p<0.05). Las cifras entre paréntesis indican la diferencia entre el valor máximo y el mínimo

Como puede observarse, la especie con mayor peso promedio para la muestra fue *Quercus rugosa*, mientras que *Q. castanea* fue la única que presentó diferencias significativas con las otras tres especies, debido a que tuvo el menor. Por lo que respecta a los intervalos de peso, *Quercus rugosa* tuvo la mayor diferencia entre el peso mayor y el menor y tanto *Q. laurina* como *Q. castanea* presentaron los valores más bajos para esta diferencia. A pesar de que el cociente entre el peso máximo y el mínimo es mayor para *Quercus castanea* que para *Q. laurina*, la desviación estándar es menor para la primera especie, lo que indica una menor dispersión

de los datos. Es de notarse que incluso en el caso de *Q. laurina*, las semillas más grandes tienen una biomasa tres veces mayor que las más pequeñas. Puede observarse también que en general la desviación estandar está relacionada con la media, lo que indica una tendencia a una mayor variación conforme mayor es el peso promedio de la semilla.

Se aplicó una prueba de X^2 para analizar la normalidad de las distribuciones. Los resultados se muestran en el Cuadro 2.

CUADRO 2. Prueba de X^2 para la distribución de pesos de las semillas

especie	n	gl	X^2	P
<i>Q. rugosa</i>	85	7	47.09	0.0000
<i>Q. castanea</i>	85	6	57.19	0.0000
<i>Q. laurina</i>	85	6	6.12	0.4101
<i>Q. crassipes</i>	85	11	47.46	0.0000

De acuerdo con los resultados de esta prueba, la única especie cuyo peso de semillas se distribuye normalmente es *Q. laurina*. Por otro lado, en la Figura 1 se muestran las gráficas de distribución de frecuencias del peso de la semilla por especie, con los resultados de las pruebas de Kolmogorov-Smirnof. De acuerdo con éstos, todas las especies presentan distribución normal de pesos, por lo que no existe coincidencia entre los resultados de ambas pruebas.

Debido a que una prueba de Bartlett mostró que no existe homogeneidad de las varianzas entre especies, para el ANDEVA del

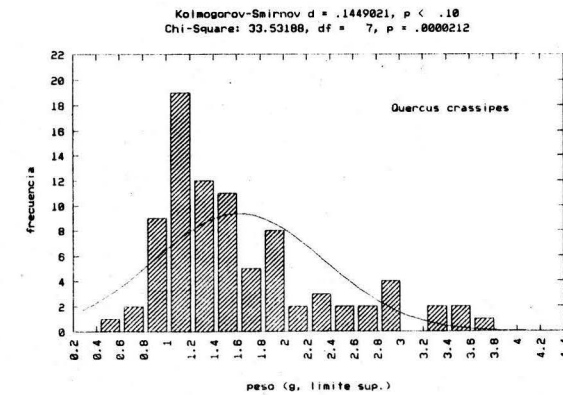
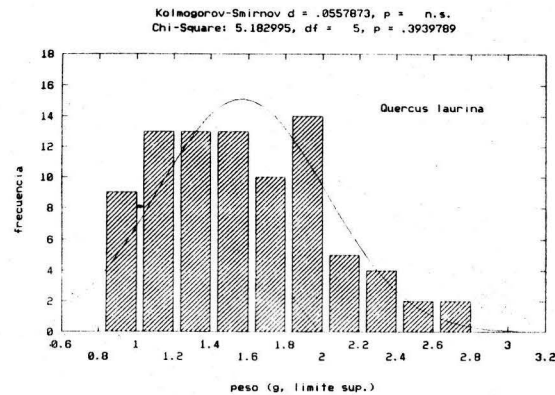
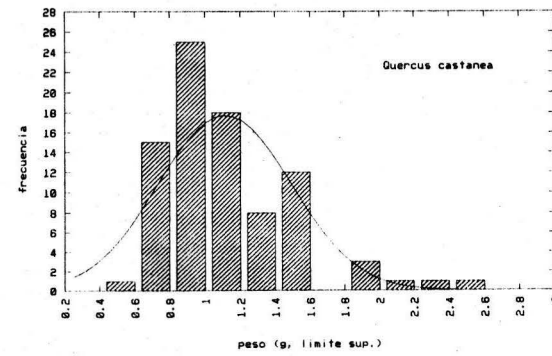
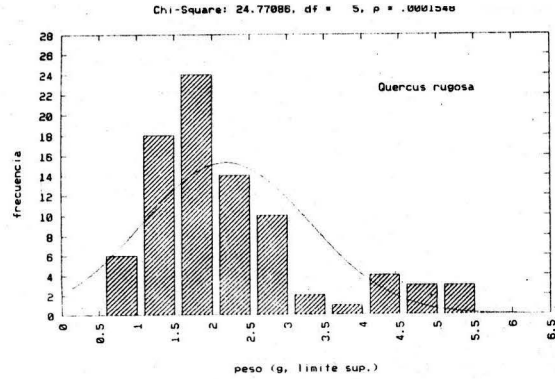


Fig. 1 Distribución de frecuencias de peso de semilla de *Quercus* spp.

peso de las semillas se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis realizando la misma comparación de las distintas especies. El resultado indicó que sí existen diferencias significativas ($H = 86.97$; $p < 0.0001$). Las comparaciones múltiples mostraron que *Quercus castanea* tuvo un peso significativamente menor que el resto de las especies (Cuadro 1).

En una muestra adicional de cada especie se estableció la correlación existente entre el peso fresco y el peso seco de las semillas. En el Cuadro 3 se muestran los resultados.

Cuadro 3. Correlación entre el peso fresco y el peso seco con un nivel $\alpha=0.05$

especie	r^2	n^*	gl	p
<i>Q. rugosa</i>	0.9421	30	29	0.000
<i>Q. castanea</i>	0.9904	40	39	0.000
<i>Q. laurina</i>	0.9632	33	32	0.000
<i>Q. crassipes</i>	0.8778	30	29	0.000

*n = tamaño de muestra

En todas las especies existe una alta correlación entre el peso fresco y el peso seco, y dado que el embrión está formado en su mayor parte por los cotiledones, podemos considerar que el primero es un buen indicador de la cantidad de reservas almacenadas en la semilla.

Tal como se explicó en la sección de métodos, se decidió formar tres categorías de tamaño de semilla para cada especie, en el entendido de que estas categorías son equivalentes a categorías de peso o masa de las semillas. Con base en estas tres categorías de peso se evaluó el efecto del tamaño de la semilla en el

crecimiento de las plántulas. Los intervalos de peso correspondientes a cada categoría se muestran en el Cuadro 4.

3.2 GERMINACIÓN

En el Cuadro 4 se observan los resultados de germinación promedio por especie y por intervalo de peso.

CUADRO 4. Capacidad germinativa y velocidad media de germinación (Gt₅₀)

especie	intervalo	n	% germ	Tot	% germ (Gt ₅₀)	
<i>Q. rugosa</i>	0.61-1.59	31	83.87			
	1.60-2.50	32	96.90	79	92.94	15
	2.51-5.23	22	100			
<i>Q. castanea</i>	0.58-0.85	23	95.7			
	0.86-1.20	36	97.20	83	97.65	50
	1.21-2.48	26	100			
<i>Q. laurina</i>	0.85-1.20	22	95.50			
	1.21-1.70	34	94.10	81	95.29	93
	1.71-2.74	29	96.60			
<i>Q. crassipes</i>	0.58-1.10	21	95.20			
	1.11-1.70	37	100	81	95.29	78
	1.71-3.80	27	88.90			

(n = tamaño de muestra por rango; Tot=número total que germinó por especie;
Gt₅₀ = tiempo en días en que se alcanza el 50% de germinación)

Se puede observar que en general el porcentaje de germinación es alto en todas las especies (sexta columna). El porcentaje mayor

correspondió a *Quercus castanea* y el menor a *Q. rugosa*, mientras que *Q. laurina* y *Q. crassipes* mostraron un valor intermedio. En cuanto al porcentaje de germinación por rango de peso, tanto en *Q. rugosa* como en *Q. castanea* se presenta una tendencia a que éste aumente con el peso de la semilla, resultado que no se presenta en las otras dos especies.

La Figura 2 muestra las curvas de germinación de las cuatro especies en el tiempo; ésta se complementa con el Cuadro 4, en que se presenta la velocidad de germinación evaluada por el índice (Gt_{50}), el cual muestra el tiempo en que se alcanza el 50% de germinación acumulada (González y Orozco, 1996). También se calcularon las tasas de germinación relativa, evaluadas por el recíproco del tiempo necesario para alcanzar el 50% de germinación: de acuerdo con ellos, la especie que presentó la mayor tasa de germinación fue *Quercus rugosa* (0.067), continúan en este orden *Q. castanea* (0.020), *Q. crassipes* (0.013) y por último *Q. laurina* (0.011). Las diferencias en la velocidad de germinación de las distintas especies fueron notables, ya que *Q. laurina* tardó 78 días más en alcanzar el 50% de germinación que *Q. rugosa* (Cuadro 4).

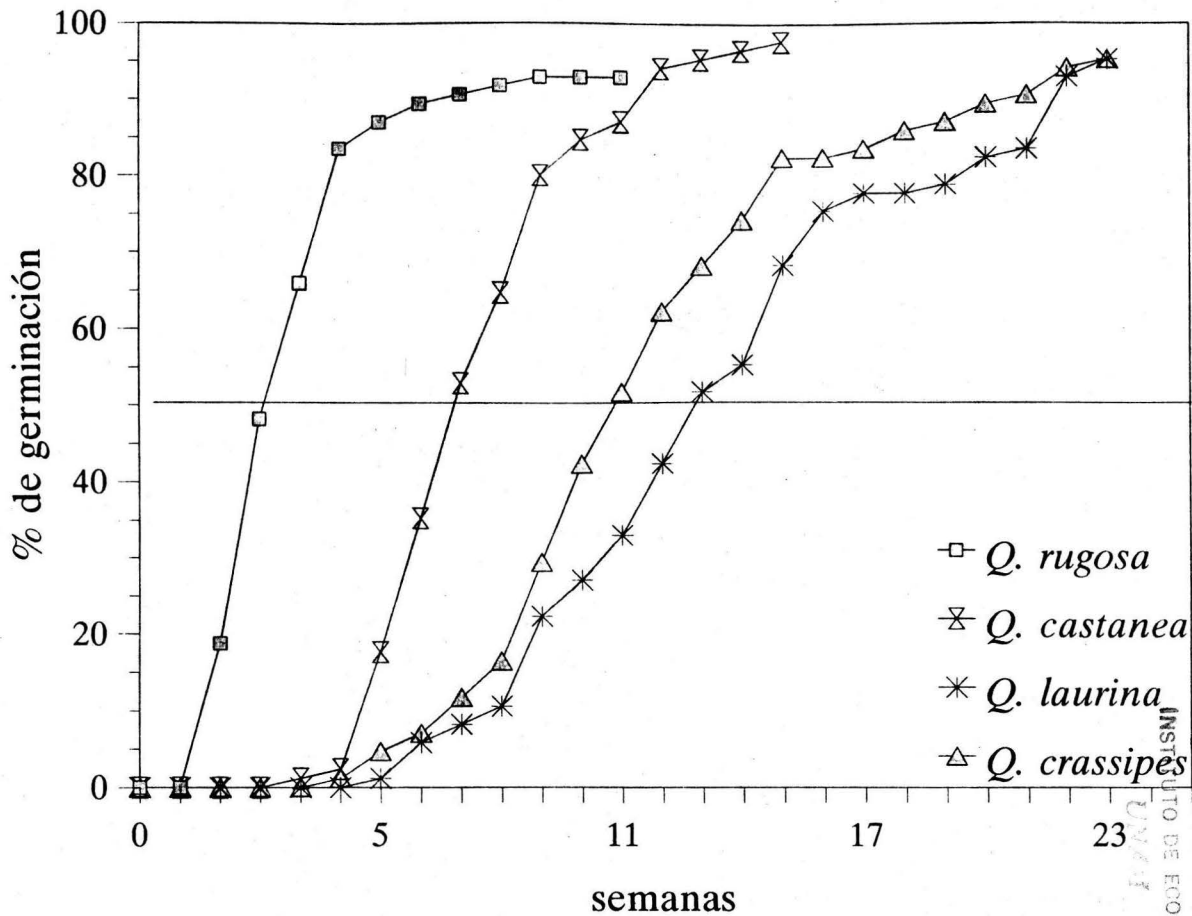
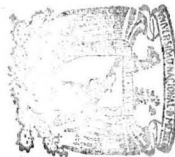


Fig. 2 Velocidad de germinación de Quercus spp.



3.3 PLÁNTULAS

En el Cuadro 5 se presenta el número total de semillas que germinaron por especie y el porcentaje de ellas que llegaron a la fase de plántulas. CUADRO 5. Porcentaje de plántulas producidas por especie

especie	1	2	3
<i>Q. rugosa</i>	79	75	94.94
<i>Q. castanea</i>	83	71	85.54
<i>Q. laurina</i>	81	75	92.59
<i>Q. crassipes</i>	81	75	92.59

(1 # de semillas que germinaron; 2 # de plántulas
obtenidas y; 3 el porcentaje de plántulas sobrevivientes)

Podemos ver que la mayor parte de las semillas germinadas emergieron y se establecieron como plántulas en todas las especies. *Quercus rugosa* fue la especie con el mayor cociente plántulas/semillas germinadas y *Q. castanea* la que presentó el menor valor, mientras que *Q. laurina* y *Q. crassipes* presentan índices similares.

3.4 CRECIMIENTO

3.4.1 Crecimiento inicial

Con el fin de encontrar si existen diferencias significativas en el desarrollo inicial entre las especies, se analizaron los datos de altura y diámetro basal del tallo, así como el área foliar durante las primeras seis semanas. Para la altura y el diámetro se realizaron ANDEVAS de medidas sucesivas, tomando en cuenta que se toman varias medidas de una misma planta a lo largo del tiempo. Los resultados se presentan en el Cuadro 6.

CUADRO 6. ANDEVAS de longitud y diámetro del tallo

Efecto	longitud		diámetro	
	F	p	F	p
especie	3.8	0.012	2.6	0.055
tiempo	156.1	0.000	9.402	0.000
interacción	6.2	0.000	29.9	0.000

Los resultados muestran que los valores de estas variables difirieron en el tiempo, debido al crecimiento, y que existen diferencias significativas en la altura entre las especies; en cuanto al diámetro el resultado está en el límite de la zona de aceptación ($p < 0.05$). La interacción especie-tiempo es significativa en ambos casos, lo que muestra que el comportamiento de estas variables en el tiempo no fue igual en todas las especies. En el caso de la altura esto se debe a que inicialmente

Quercus laurina presenta un mayor crecimiento, pero a partir de la sexta semana *Q. rugosa* la alcanza y eventualmente la sobrepasa. Por su parte *Quercus castanea* y *Q. crassipes* tuvieron un crecimiento parecido (Fig. 3). En cuanto al diámetro, *Quercus crassipes* inició con un mayor desarrollo pero fue superada rápidamente por *Q. rugosa* (Fig. 4).

Como complemento, en el Cuadro 7 se presentan la altura y el diámetro promedio de cada especie al finalizar este periodo inicial de seis semanas.

CUADRO 7. Longitud y diámetro promedio por especie

Especie	longitud (cm)	diámetro (mm)
<i>Q. rugosa</i>	6.24 ^{ab}	1.71 ^a
<i>Q. castanea</i>	5.45 ^a	1.49 ^b
<i>Q. laurina</i>	7.09 ^b	1.51 ^b
<i>Q. crassipes</i>	6.39 ^{ab}	1.61 ^b

Se puede apreciar que la especie con mayor longitud promedio fue *Quercus laurina* y la menor fue *Quercus castanea*, siendo éstas las especies que difieren significativamente. Para el diámetro basal se distingue *Q. rugosa* del resto de las especies. Se puede observar que en general el tamaño de las distintas especies no es muy diferente, ya que el valor mayor y el menor de altura difieren en alrededor de 1.5 cm y en el diámetro la diferencia es de alrededor de 0.2 mm.

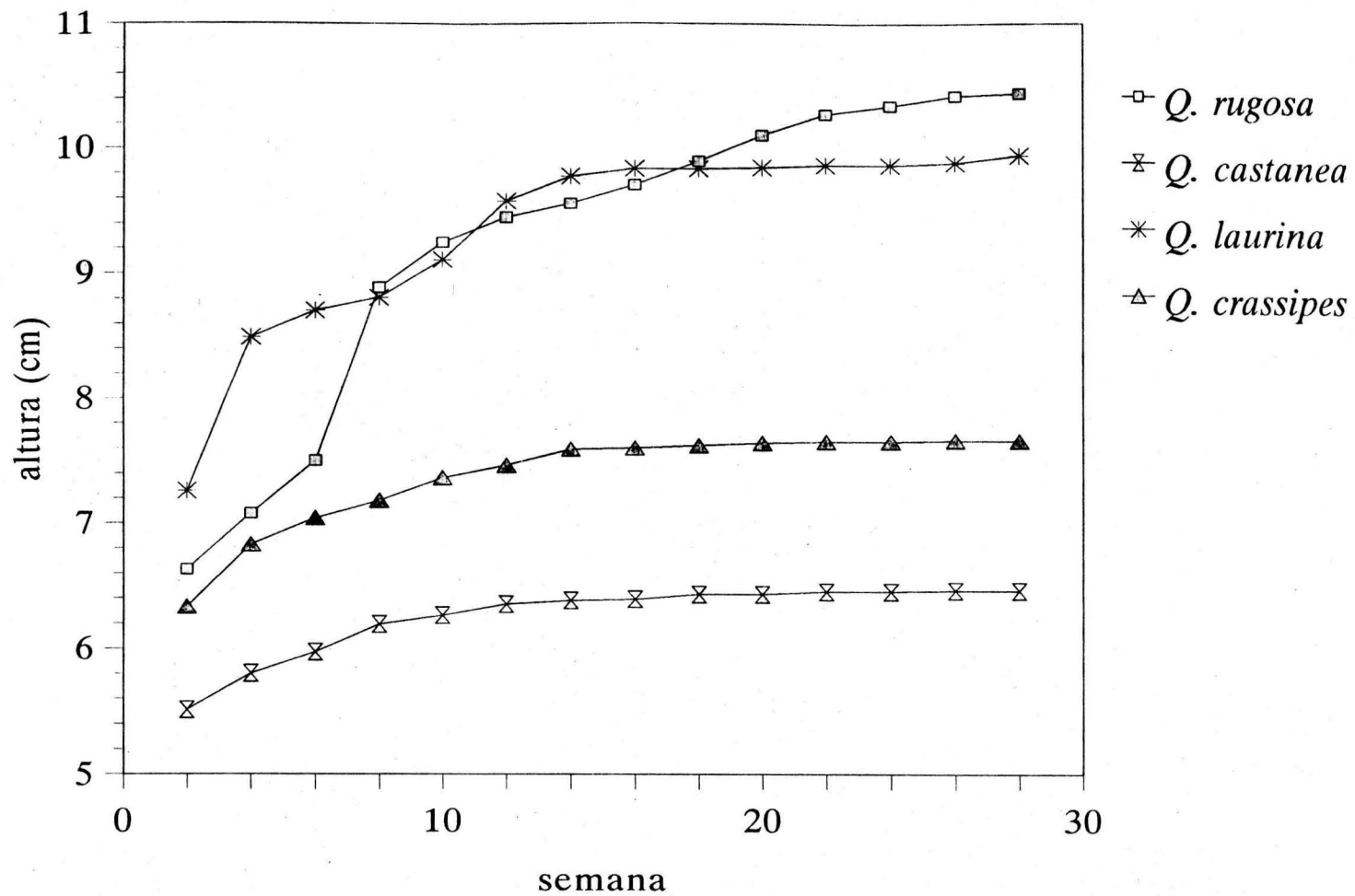


Fig. 3 Desarrollo de la altura de Quercus spp.

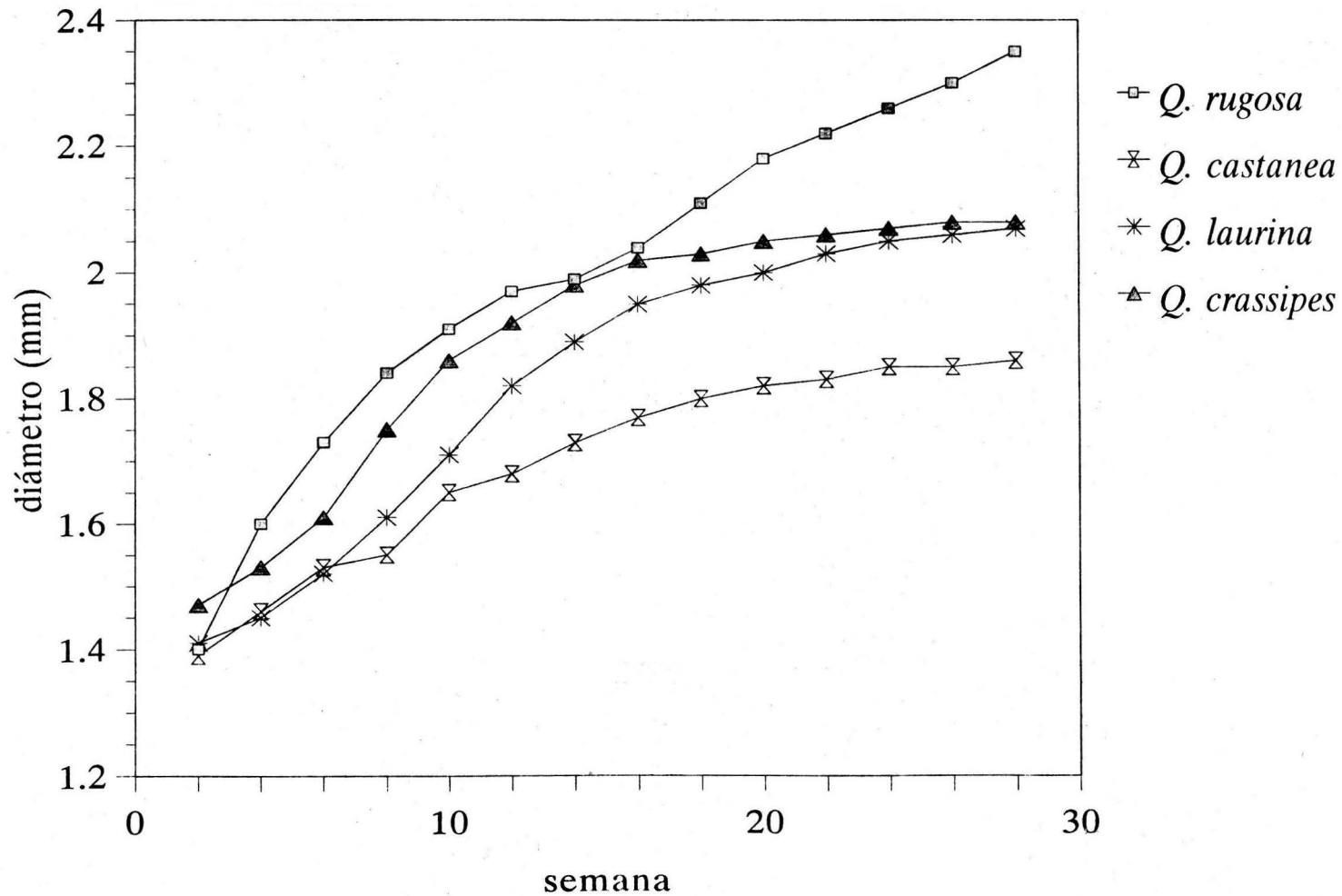


Fig. 4 Desarrollo del diámetro de Quercus spp.

En el Cuadro 8 se presentan los resultados de los ANDEVAs de una vía realizados en cada especie para evaluar el efecto del peso de la semilla en la altura y el diámetro basal alcanzados por las plántulas a las seis semanas de desarrollo.

CUADRO 8. Efecto del peso de la semilla en la altura y el diámetro del tallo

Especie	altura		diámetro	
	F	p	F	p
<i>Q. rugosa</i>	11.83	0.000	241.0	0.000
<i>Q. castanea</i>	0.545	0.584	2.065	0.140
<i>Q. laurina</i>	3.546	0.004	3.465	0.037
<i>Q. crassipes</i>	4.669	0.014	4.286	0.019

CUADRO 9. Alturas y Diámetros promedio para las plántulas provenientes de distintos tamaños de semilla (primeras 6 semanas)

Especie	Tamaño	Altura (cm)	Diámetro (mm)
<i>Q. rugosa</i>	chica	4.99 ^a	1.38 ^a
	mediana	6.15 ^b	1.51 ^b
	grande	8.66 ^b	1.73 ^c
<i>Q. laurina</i>	chica	6.00 ^a	1.32 ^{a*}
	mediana	7.82 ^b	1.47 ^b
	grande	8.23 ^b	1.46 ^b
<i>Q. rassipes</i>	chica	5.06 ^a	1.31 ^a
	mediana	6.82 ^b	1.58 ^b
	grande	7.45 ^b	1.60 ^b

Las comparaciones entre medias se realizaron con la prueba de Tukey. Para el diámetro de *Q. laurina* con esta prueba se obtienen diferencias con probabilidades de .09. Con la prueba LSD se obtienen las mismas diferencias con $p < .05$

El análisis del área foliar mostró que no existen diferencias significativas en el área foliar alcanzada por las distintas especies a los dos meses de desarrollo ($F = 2.07$, $p = 0.107$).

En el Cuadro 10 se muestra el resultado de los ANDEVAS realizados para evaluar el efecto del peso de la semilla en el área foliar de cada especie ocho semanas después de la germinación.

CUADRO 10. Efecto del peso de la semilla en el área foliar (8 semanas)

Especie	F	p
<i>Q. rugosa</i>	14.02	0.000
<i>Q. castanea</i>	1.43	0.255
<i>Q. laurina</i>	4.33	0.024
<i>Q. crassipes</i>	1.38	0.265

Los resultados indican que el peso de la semilla tuvo un efecto significativo en el área foliar alcanzada por *Quercus rugosa* y *Q. laurina*. En el Cuadro 11 se presenta el área foliar promedio por tamaño de semilla para estas especies. Las diferencias entre medias se evaluararon por medio de la prueba de Tukey ($p < 0.05$). Puede observarse que en *Q. rugosa* el área foliar de las plántulas de semillas chicas fue significativamente menor que el área de las provenientes de semillas medianas y grandes; en el caso de *Q. laurina*, el promedio de área foliar de las semillas grandes se distinguió significativamente de las pequeñas.

CUADRO 11. Área foliar promedio (cm²) por categoría de tamaño

Tamaño	<i>Q. rugosa</i>	<i>Q. laurina</i>
chica	10.85 ^a	13.70 ^a
mediana	17.43 ^b	22.46 ^{ab}
grande	22.44 ^b	28.13 ^b

3.4.2 Crecimiento de la octava a la veintiochoava semana

Al igual que con los datos obtenidos en el primer periodo de crecimiento, se analizaron la longitud del tallo, el diámetro basal y el área foliar para el periodo comprendido entre las 8 y 28 semanas.

Se realizó un ANDEVA con medidas repetidas para analizar el diámetro basal a lo largo del periodo, el cual mostró un efecto significativo de la especie ($F = 8.62$; $p < .0001$), el tiempo ($F = 207.77$ $p < .0001$) y la interacción ($F = 6.53$ $p < .0001$); lo que se explica por el desigual desarrollo del diámetro a lo largo del tiempo en las distintas especies (Fig. 4). Para la longitud del tallo no se pudo realizar una ANDEVA con medidas repetidas debido a que no se obtuvo homogeneidad de varianzas incluso con los datos transformados. Por ello, se hicieron comparaciones entre especies para el diámetro y la altura del tallo al final del periodo (28 semanas). El ANDEVA para los datos finales del diámetro mostró diferencias significativas entre las especies ($F = 13.07$; $p < 0.0001$). La longitud final se analizó mediante una prueba de Kruskal-Wallis, la cual mostró que sí existen diferencias

significativas entre las especies ($H = 45.23$, $p < 0.0001$). El Cuadro 12 muestra la comparación de medias para estas variables.

CUADRO 12. Longitud del tallo y diámetro basal promedio a las 28 semanas; comparaciones múltiples (prueba de Tukey)

Especie	longitud (cm)	diámetro (mm)
<i>Q. rugosa</i>	10.44 ^b	2.35 ^b
<i>Q. castanea</i>	6.46 ^a	1.86 ^a
<i>Q. laurina</i>	9.94 ^b	2.07 ^a
<i>Q. crassipes</i>	7.65 ^a	2.08 ^a

Podemos apreciar que *Quercus rugosa* fue la especie que alcanzó una mayor longitud y diámetro basal del tallo al final del periodo de crecimiento, mientras que *Q. castanea* fue la que presentó los valores más bajos para estas variables. Las comparaciones múltiples mostraron que respecto a la altura se distinguen dos grupos, uno formado por *Quercus castanea* y *Q. crassipes* y otro por *Q. rugosa* y *Q. laurina*. Los valores de los diámetros distinguen a *Q. rugosa* del resto de las especies, aunque *Q. castanea* se distingue de *Q. laurina* con un $p = .06$ y de *Q. crassipes* con una $p = .76$, mientras que las dos últimas son iguales entre sí.

En la Fig. 3 se muestra la evolución de la altura de las especies durante el periodo comprendido entre las 2 y las 28 semanas de desarrollo. En ella puede observarse que en general las tendencias básicas establecidas al final de las primeras seis semanas se continúan, con la excepción de *Quercus rugosa*, que

presenta un mayor crecimiento a partir de la sexta semana y alcanza al final de la temporada una altura ligeramente superior a la de *Q. laurina*.

En el Cuadro 13 se presentan los resultados de los ANDEVAS realizados para analizar el efecto del peso de la semilla en la longitud y el diámetro basal del tallo en cada especie, considerando medidas repetidas en el tiempo.

CUADRO 13. Efecto del tamaño de la semilla en la longitud y el diámetro basal (semanas 8-28)

Especie		altura		diámetro	
		F	p	F	p
<i>Q. rugosa</i>	1	24.03	0.000	38.13	0.000
	2	68.29	0.000	193.5	0.000
<i>Q. castanea</i>	1	1.60	0.215	1.04	0.364
	2	11.59	0.000	30.73	0.000
<i>Q. laurina</i>	1	2.32	0.108	3.74	0.030
	2	17.01	0.000	141.5	0.000
<i>Q. crassipes</i>	1	8.35	0.001	6.54	0.004
	2	4.96	0.000	54.36	0.000

(1= peso de la semilla, 2= tiempo)

En cuanto al efecto del peso de la semilla encontramos que en *Quercus rugosa* y *Q. crassipes* hay un efecto significativo de éste en la altura y el diámetro, mientras que no afecta el tamaño alcanzado por las plántulas de *Q. castanea*. Para *Quercus laurina* se observa un efecto significativo del peso de la semilla en el diámetro basal, más no en la altura.

En el Cuadro 14 se muestran los diámetros promedio finales, por categoría de peso de semilla, para las especies que mostraron un efecto significativo de este factor. De manera similar en el Cuadro 15 se muestran las alturas promedio finales por categoría de peso de semilla. Ambas variables muestran una correlación positiva en todos los casos.

CUADRO 14. Diámetro promedio (mm) por tamaño de semilla (28 semanas)

Tamaño	<i>Q. rugosa</i>	<i>Q. laurina</i> *	<i>Q. crassipes</i>
chica	1.80 ^a	1.71 ^a	1.66 ^a
mediana	2.06 ^b	2.01 ^b	2.02 ^{ab}
grande	2.45 ^c	1.98 ^b	2.24 ^b

* Las comparaciones entre medias para el diámetro de *Q. laurina* con la prueba de Tukey estiman probabilidades de .06 entre tamaño chico y mediano y de 0.1 entre el chico y grande. Con la prueba LSD se obtienen las mismas diferencias con $p < .05$

CUADRO 15. Altura promedio (cm) por tamaño de semilla (28 semanas)

Tamaño	<i>Q. rugosa</i>	<i>Q. crassipes</i>
chica	7.18 ^a	5.70 ^a
mediana	9.35 ^b	7.62 ^{ab}
grande	12.66 ^c	9.22 ^b

comparaciones entre medias con la prueba de Tukey

3.4.3 Tasas de crecimiento

Con los datos de longitud del tallo, medidos desde la germinación hasta la cosecha, se calcularon las tasas de crecimiento absoluto (longitud final- longitud inicial/número total de días de crecimiento) para cada especie. Estos datos fueron

analizados para evaluar las diferencias entre las especies y para analizar el efecto del peso de semilla dentro de cada especie.

El resultado de la comparación entre especies mostró que sí existen diferencias significativas en la tasas de crecimiento (sin transformar) entre ellas ($F = 4.216$; $p < 0.0071$). En el Cuadro 16 se muestran las tasas promedio de crecimiento por día para cada especie.

CUADRO 16. Comparación de tasas de crecimiento promedio por especie (Prueba de Tukey)

Especie	cm/día
<i>Q. rugosa</i>	0.0034 ^b
<i>Q. castanea</i>	0.0019 ^a
<i>Q. laurina</i>	0.0027 ^{ab}
<i>Q. crassipes</i>	0.0023 ^{ab}

Los resultados indican que *Quercus rugosa* tuvo la mayor tasa de crecimiento, mientras que *Q. castanea* tuvo la menor. En la Figura 3 se puede observar que en realidad la mayor parte del crecimiento se presenta en las primeras 14 semanas pues, con la posible excepción de *Q. rugosa*, a partir de entonces la altura promedio se mantiene aproximadamente constante hasta la semana 28.

La comparación de las tasas de crecimiento para las distintas categorías de peso de la semilla por medio de ANDEVAS muestran que no hay un efecto significativo en ninguna de las especies, como se muestra en el Cuadro 17.

CUADRO 17. Efecto del peso de semilla en las tasas de crecimiento

Especie	F	p
<i>Q. rugosa</i>	0.433	0.651
<i>Q. castanea</i>	0.696	0.506
<i>Q. laurina</i>	1.401	0.263
<i>Q. crassipes</i>	1.846	0.170

3.5 Cosecha

Una vez cosechadas las plántulas (transcurridas las 28 semanas) se analizaron las distintas variables mediante ANDEVAS para establecer si se presentaban diferencias entre las especies al final de la temporada de crecimiento. En el Cuadro 18 se presentan los resultados de la comparación de las siguientes variables: longitud total del tallo (tomada desde el punto de unión entre tallo y raíz hasta el ápice), diámetro basal y longitud de la raíz.

CUADRO 18. Análisis de varianza para la longitud total, diámetro basal y longitud la raíz (28 semanas)

Característica	F	P
Longitud	14.42	0.000
Diámetro basal	13.08	0.000
Longitud de la raíz	3.060	0.030

CUADRO 19. Longitud promedio del tallo, diámetro basal promedio y longitud promedio de la raíz por especie (28 semanas)

Especie	longitud (cm)	Diámetro (mm)	longitud raíz (cm)
<i>Q. rugosa</i>	12.23 ^b	2.34 ^b	32.64 ^b
<i>Q. castanea</i>	8.31 ^a	1.93 ^a	32.40 ^b
<i>Q. laurina</i>	11.39 ^b	1.97 ^a	26.60 ^a
<i>Q. crassipes</i>	9.36 ^a	2.03 ^a	32.93 ^b

El Cuadro 18 muestra que existen diferencias significativas entre las especies en todas las variables evaluadas al cosechar; en el Cuadro 19 y en la Figura 3 se puede apreciar que las especies con mayor longitud total final fueron *Quercus rugosa* y *Q. laurina*, mientras que *Quercus castanea* y *Q. crassipes* tuvieron la menor; para el diámetro basal sólo *Q. rugosa* difirió significativamente de las demás, mientras que la longitud de la raíz fue significativamente menor en *Q. laurina* que en las otras especies.

Con respecto al área foliar, el análisis mostró que existen diferencias significativas en el área alcanzada por las distintas especies ($F = 15.769$; $p < 0.000$). El Cuadro 20 muestra el área foliar promedio por especie al final del experimento y la Figura 5 muestra el aumento en el número de hojas durante la temporada de crecimiento. *Quercus rugosa* presenta un incremento continuo en el número de hojas a lo largo de la temporada de crecimiento, y al final es la especie con mayor número de hojas y área foliar (Fig. 5). *Quercus crassipes* y *Q. laurina* muestran un menor número de

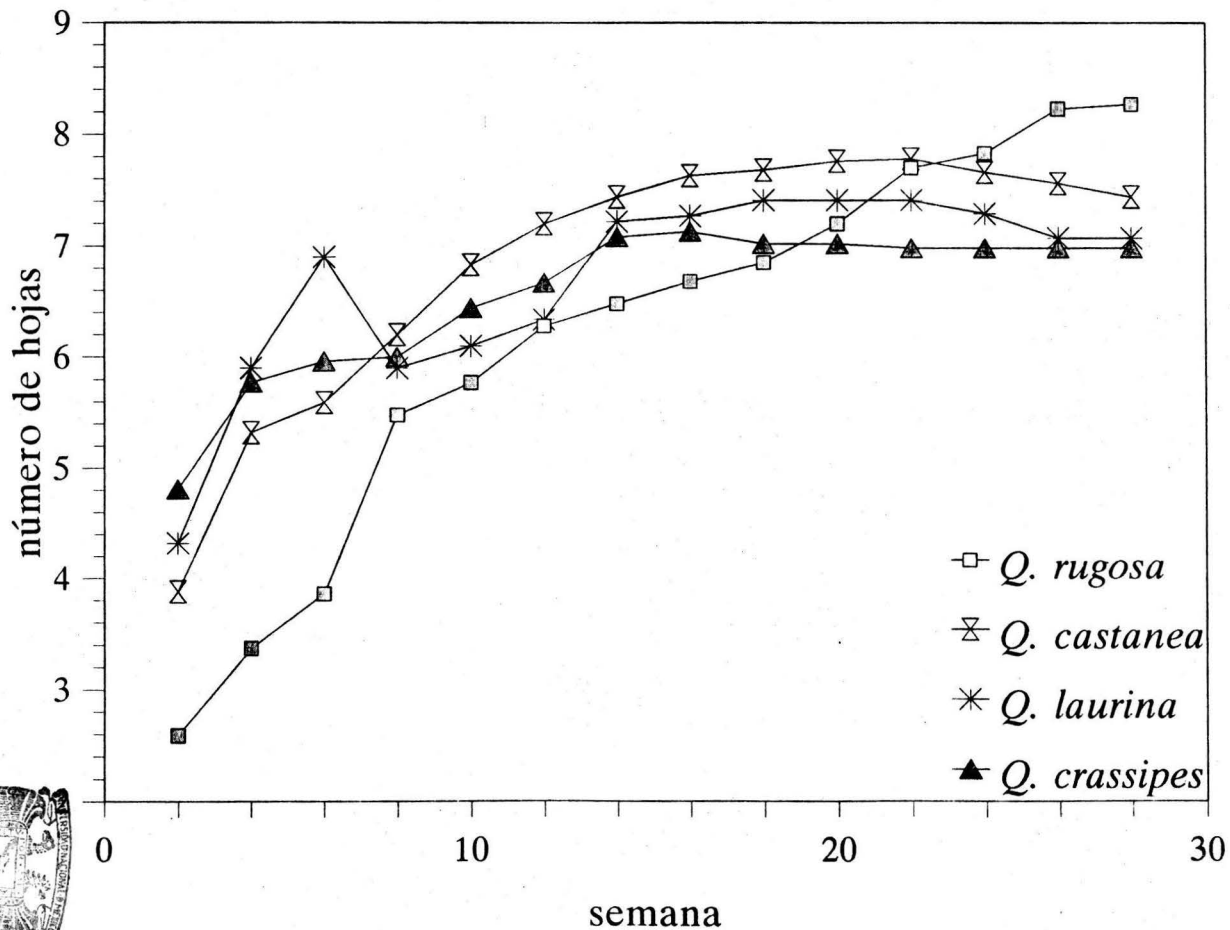
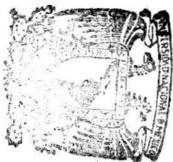


Fig. 5 Número de hojas durante la temporada de crecimiento

hojas lo cual, aunado a su morfología foliar (angosta-elíptica para la primera y elíptico-oblanceolada para la segunda), causa que registren un área foliar relativamente baja. *Quercus castanea* presenta hojas menos alargadas que las dos especies anteriores, pero su área foliar no difiere significativamente de las mismas.

CUADRO 20. Área foliar promedio por especie

Especie	área foliar (cm ²)
<i>Q. rugosa</i>	46.11 ^b
<i>Q. castanea</i>	23.17 ^a
<i>Q. laurina</i>	19.73 ^a
<i>Q. crassipes</i>	21.20 ^a

Los datos anteriores muestran que sólo *Quercus rugosa* difiere significativamente del resto de las especies en el área foliar final, que es de aproximadamente el doble que en el resto de las especies. También puede observarse (Fig. 4) que en todas las especies -con la posible excepción de *Q. rugosa*- el número de hojas que se contabilizó al final del experimento se presenta ya alrededor de 12 semanas después de la germinación y sólo se modifica ligeramente en *Q. laurina*, que pierde unas cuantas hojas hacia el final de la temporada de crecimiento.

En el siguiente cuadro se muestra el efecto del peso de la semilla en el área foliar final alcanzada por cada especie.

Cuadro 21. Efecto del peso de semilla en el área foliar final

Especie	F	P
<i>Q. rugosa</i>	14.10	0.000
<i>Q. castanea</i>	2.31	0.115
<i>Q. laurina</i>	1.35	0.277
<i>Q. crassipes</i>	3.34	0.046

En *Quercus rugosa* y *Q. crassipes* se mostró un efecto significativo del peso de la semilla en el área foliar final, el cual no se presentó en *Q. laurina* y *Q. castanea*. El Cuadro 22 muestra el área foliar promedio por categoría de peso de semilla y las comparaciones de medias para las primeras dos especies.

CUADRO 22. Area foliar promedio por categoría de peso de semilla

área foliar (cm ²)		
peso	<i>Q. rugosa</i>	<i>Q. crassipes</i> *
chica	27.69 ^a	18.83 ^a
mediana	46.88 ^b	21.08 ^a
grande	74.94 ^c	36.16 ^b

Las comparaciones de medias con la prueba de Tukey estiman probabilidades de 0.2 entre tamaño chico y grande y de 0.1 entre el mediano y el grande para *Quercus crassipes*. Con la prueba LSD se obtienen las mismas diferencias con $p < .05$

En las dos especies se observa una tendencia al aumento del área foliar conforme aumenta el peso de la semilla.

Una variable clásica para analizar diferencias en el crecimiento es la biomasa acumulada. Los resultados del ANDEVA de la biomasa final muestran que sí hubo diferencias significativas

entre las especies ($F = 9.08$; $p < 0.000$). En el Cuadro 23 se muestra la biomasa final promedio por especie.

CUADRO 23. Biomasa final promedio

Especie	biomasa (g)
<i>Q. rugosa</i>	1.73 ^c
<i>Q. castanea</i>	1.31 ^b
<i>Q. laurina</i>	0.99 ^a
<i>Q. crassipes</i>	1.23 ^b

Los resultados muestran que *Quercus rugosa* fue la especie con mayor biomasa final y *Q. laurina* la de menor. Las comparaciones múltiples muestran que ambas especies difieren entre sí, mientras que las otras dos especies presentan valores estadísticamente iguales.

El Cuadro 24 muestra los resultados de los ANDEVAS realizados para evaluar el efecto del peso de la semilla en la biomasa de las distintas partes de las plántulas.

CUADRO 24. Efecto del peso de semilla en la biomasa de raíz, tallo, hojas y total de cada especie

Especie	raíz		tallo		hojas		Total	
	F	p	F	p	F	p	F	p
<i>Q. rugosa</i>	21	.00	46	.00	24	.00	36	.00
<i>Q. castanea</i>	10	.00	7	.00	8	.00	13	.00
<i>Q. laurina</i>	.8	.47	3	.07	2	.18	2	.17
<i>Q. crassipes</i>	9	.00	14	.00	2	.10	10	.00

En general, (con la excepción de *Quercus laurina*), las especies presentan un efecto significativo del peso de la semilla en la biomasa de las diferentes partes de las plántulas. Para *Quercus crassipes* no se aprecia este efecto en la biomasa de las hojas, pero sí en el resto de las partes, así como en la biomasa total. Como complemento, el Cuadro 25 muestra la biomasa promedio para cada especie por categoría de peso de semilla.

CUADRO 25. Biomasa total promedio de cada especie por categoría de peso de semilla (g)

Tamaño	<i>Q. rugosa</i>	<i>Q. castanea</i>	<i>Q. crassipes</i>
chica	0.91 ^a	0.71 ^a	0.71 ^a
mediana	1.47 ^b	1.08 ^a	1.08 ^{ab}
grande	2.58 ^c	1.64 ^b	1.64 ^b

Los resultados muestran en general un aumento de la biomasa total conforme aumenta el peso de la semilla.

Un factor considerado importante para establecer una relación entre la morfología y el hábitat de los encinos por Matsuda y McBride (1986), es el cociente área foliar/peso de la raíz, ya que de acuerdo con estos autores es un indicador del tipo de hábitat en que se establecen las especies. Al analizar este cociente (previa transformación logaritmo natural) por medio de un ANDEVA se encontraron diferencias significativas entre las especies ($F=25.19$; $p<0.000$), lo que indica que existen diferencias entre las especies en la asignación de biomasa, ya sea al crecimiento de las hojas o de la raíz. El Cuadro 26 muestra los valores promedio para este cociente.

CUADRO 26. Cociente área foliar/peso de raíz y promedio de peso seco de raíz

Especie	*a. f./p. r. (cm ² /g)	peso de raíz (g)
<i>Q. rugosa</i>	77.18 ^c	0.75 ^b
<i>Q. castanea</i>	29.91 ^a	0.86 ^b
<i>Q. laurina</i>	44.18 ^b	0.55 ^a
<i>Q. crassipes</i>	29.43 ^a	0.81 ^b

*área foliar/peso de raíz

La especie con un mayor valor área foliar/peso de raíz fue *Quercus rugosa*, mientras *Q. crassipes* y *Q. castanea* tuvieron los valores más bajos; *Quercus laurina* tuvo un valor intermedio.

IV DISCUSIÓN

4.1 VARIACIÓN EN EL PESO DE LAS SEMILLAS

Los resultados mostraron que *Quercus rugosa* fue la especie con la mayor variabilidad en el peso de la semilla, así como también la que registró un mayor peso promedio (Cuadro 1). De manera similar, *Quercus castanea*, con el menor peso promedio, fue la especie con menor variación en el peso de la semilla, si evaluamos esta variación con el valor de la desviación estándar, aunque *Q. laurina* registró niveles de variación similares. En futuros estudios podrá establecerse si esta relación entre peso promedio y variación es un fenómeno generalizado dentro del género *Quercus* o no.

La variación detectada en este estudio sólo abarca aquella presente en una zona geográfica que, con excepción de *Quercus laurina* (que fue colectada en Contreras), corresponde a la parte media y baja de la vertiente norte del Ajusco, por lo que la variación total y por regiones del peso de la semilla para las especies consideradas puede diferir en otros estudios. La variación en el peso de semilla a lo largo de la distribución geográfica de las especies es un aspecto interesante que debería ser estudiado en el futuro. Aunque la zona de colecta presenta cierta diversidad de condiciones edáficas y climáticas que pueden influir en el tamaño de las semillas; la distribución geográfica de las especies incluidas en este trabajo es muy

amplia, y es de esperarse que a lo largo del área que ocupa cada una se presenten condiciones ecológicas contrastantes, así como variación genética que contribuyan a provocar diferencias en el tamaño de las semillas.

Para la exploración futura de la correlación entre intervalo geográfico y variación en el tamaño de la semilla debe tomarse en cuenta que en las especies de *Quercus* de Norteamérica se ha reportado una correlación positiva entre la masa de las semillas y el intervalo geográfico que ocupan las especies, lo que se atribuye al hecho de que las plántulas con semillas más pesadas pueden establecerse en un intervalo más amplio de condiciones i.e. tienen un nicho de regeneración más amplio (*sensu* Grubb, 1977; Aizen y Patterson, 1990). También debe explorarse la variación en el tamaño de la semilla con la altitud, reportada en algunos estudios (Mc Williams, Landers y Mahlstedt 1968).

A pesar de las diferencias entre las especies, es importante recalcar que en todas se detectaron importantes niveles de variación que no deben ser ignorados (Cuadro 1), ya que pueden tener relevancia ecológica. El procedimiento común de reportar el tamaño o peso promedio de las semillas de una especie oculta esta información (Stanton, 1984; Thompson, 1984; Michaels et al., 1988).

El peso de la semilla en sí tiene un componente genético y otro ambiental. En este trabajo no es posible evaluar las contribuciones relativas de cada uno, debido a

que no pueden separarse fácilmente pues, aún considerando el efecto del árbol madre, las semillas provenientes de un mismo árbol presentan tanto factores genéticos comunes como el efecto de un ambiente compartido (aquél en el que se desarrolla la planta madre).

En el presente estudio se optó por mezclar las semillas provenientes de varios árboles y analizar sólo el efecto global del tamaño de las semillas en la germinación y el tamaño de las plántulas. Es posible que el factor "árbol madre", que no fue analizado, tuviera algún efecto. Sin embargo un estudio similar realizado por Tecklin y McCreary (1991) mostró que en *Quercus douglasii* en general el tamaño de la semilla es más importante que el efecto del árbol madre en el tamaño que alcanzan las plántulas.

Las distintas pruebas de normalidad aplicadas a la distribución de pesos de las semillas no presentan resultados concordantes, con la excepción de *Quercus laurina*, cuya distribución se aproxima a la normal. (Fig. 1 y Cuadro 2). Para el resto de las especies, la prueba de Kolmogorov-Smirnov no detecta diferencias significativas respecto a la distribución normal, mientras que la de J_i^2 si las detecta. Estos resultados no coinciden porque generalmente la primera es menos sensible que la prueba de J_i^2 (CSS:Statística 1991). En las distribuciones de estas especies no se observa otro tipo de distribución claramente identificable, como es el caso de la bimodal que presentan algunas semillas. Queda por establecer si al considerar un

tamaño de muestra mayor se logra una mejor aproximación a la normalidad.

La separación de las semillas en tres categorías de tamaño (peso) fue un procedimiento cualitativo que permitió realizar comparaciones a un nivel grueso entre diferentes pesos o masas de los cotiledones, lo cual se adecuaba a nuestros objetivos.

Los resultados de la correlación entre el peso fresco y el peso seco de las semillas nos muestran que el primero es un buen indicador de la cantidad de reservas con que contará la plántula para su desarrollo inicial (Cuadro 3). Algunos trabajos se han enfocado a determinar cuáles son y qué importancia tienen los diferentes componentes nutricionales contenidos en las bellotas. Bonner y Vozzo (1987), reportan el contenido de grasas, carbohidratos y proteínas de diversas especies de encinos de Norteamérica. Por su parte, Tripathi y Khan (1990) encuentran una alta correlación entre el peso de la semilla y el contenido de proteínas, lípidos, carbohidratos, cenizas y el valor calórico de *Quercus griffithii* y *Q. dealbata*, especies de encinos de la India.

4.2 GERMINACIÓN

Se presentaron porcentajes altos de germinación para todas las especies (Cuadro 4), lo que muestra un alto potencial germinativo. Algunos factores que contribuyeron al

alto porcentaje de germinación fueron: a) las semillas se colectaron frescas, poco tiempo después de que cayeron, y b) la efectividad del método de separación por flotación, que permitió separar las semillas viables y que ha mostrado su efectividad en otros trabajos (i. e. Bonner y Vozzo, 1987; Lathrop y Osborne, 1990). Desafortunadamente no se registraron las de semillas desechadas, por lo que no se pudo cuantificar el porcentaje de semillas no viables, aunque sí se detectó que la principal causa de pérdida de viabilidad se debe a la presencia de larvas de curculiónidos en el interior de las bellotas.

Las semillas de *Quercus* son recalcitrantes, es decir no pueden ser deshidratadas ni almacenadas a bajas temperaturas (Vázquez-Yanes, 1990; Bonner y Vozzo, *op cit.*) y pierden viabilidad rápidamente conforme pasa el tiempo. Sin embargo, en este caso el potencial germinativo no se vió disminuído en los tres meses transcurridos entre la colecta de las semillas y su germinación, debido probablemente a la adecuada separación y almacenamiento de las mismas. Los índices de germinación reportados son altos si se comparan con otros obtenidos con encinos, por ejemplo Sierra (1993), reporta porcentajes de germinación de entre 65 y 83% para *Quercus rugosa* (bajo diferentes tratamientos, en semillas previamente separadas por el método de flotación) de una muestra proveniente de Huichapan, Hidalgo.

Las tasas de germinación muestran que fue *Quercus rugosa* la especie que germinó con mayor rapidez, mientras

que *Q. laurina* presentó la menor velocidad de germinación (Cuadro 4). Estas diferencias podrían estar relacionadas con el mayor peso promedio de las semillas de *Q. rugosa*, ya que, como menciona Bonner (1987), en diversas especies investigadas de árboles se ha reportado que las semillas grandes germinan más rápido que las pequeñas. Las condiciones de germinación también pudieron tener una influencia diferencial en la germinación de las diferentes especies, por ejemplo, otras condiciones de temperatura - distintas a las empleadas en este trabajo-, además de la aplicación de técnicas de escarificación que ayudan a acelerar el proceso germinativo (Hartman y Kester, 1980), podrían acelerar la germinación de las especies más lentas. En particular, es probable que la temperatura nocturna de 10 °C, a pesar de estar dentro del intervalo de temperaturas que experimentan las semillas en su hábitat natural, haya retrasado la germinación, ya que en algunas plántulas se observó daño en el epicotilo producido probablemente por las bajas temperaturas (ennegrecimiento del tejido). Podría evaluarse en el futuro si la aplicación de técnicas específicas o la variación en la temperatura pueden acelerar la germinación.

Una hipótesis más interesante, que explicaría la menor velocidad de germinación de *Quercus laurina*, *Q. crassipes* y *Q. castanea*, es que las tres especies pertenecen al subgénero *Erythrobalanus*, también llamados "encinos rojos" o "encinos negros". Las especies de este subgénero que se distribuyen en el norte de los Estados Unidos y Canadá

exhiben una germinación retardada descrita comúnmente como latencia, en la cual las semillas germinan en forma natural después de un proceso de estratificación, en el que se someten a bajas temperaturas. Por ello, la germinación en condiciones naturales se produce después del invierno. El grado de latencia de las distintas especies puede variar con su distribución geográfica, en particular su latitud y altitud (Bonner y Vozzo 1987).

No todas las especies presentan latencia completa en el sur de los Estados Unidos, y aunque las especies consideradas en este estudio no requieren de estratificación para germinar, es posible que presenten distintos niveles de retraso en relación a la germinación de los encinos blancos, en nuestro caso representados por *Quercus rugosa*, lo que se podría interpretar como una latencia parcial. Dado el poco conocimiento sobre la ecofisiología de la germinación de los encinos mexicanos, queda como un problema interesante a explorar el de las diferencias en la germinación entre las especies correspondientes a los dos subgéneros.

En cuanto al efecto del peso de la semilla en la germinación, se observó en dos de las cuatro especies estudiadas (*Quercus rugosa* y *Q. castanea*) una tendencia al aumento en el porcentaje de germinación conforme se incrementa el peso de la semilla (Cuadro 4). Este efecto no está correlacionado con la variación en el tamaño de la semilla, pues como mencionamos *Quercus castanea* presenta un nivel bajo de variación. Un aspecto interesante a estudiar

en el futuro sería establecer si hay una relación entre el tamaño y el tiempo en que las semillas se mantienen viables, o si son otras características anatómicas de las semillas las que condicionan el tiempo en que permanecen viables las distintas especies, con independencia del tamaño.

4.3 PLÁNTULAS

La especie con el mayor cociente plántulas/semillas germinadas fue *Quercus rugosa*, mientras que *Q. castanea* presentó el menor (Cuadro 5). El menor peso promedio de semilla de ésta última podría estar relacionado con la producción de plántulas más frágiles o menos resistentes, aunque no puede descartarse la posibilidad de que presente una mayor susceptibilidad a las bajas temperaturas en que se dió la germinación, pues es la especie que se distribuye en las partes más bajas de la serranía del Ajusco.

Aunque existen diversos estudios que muestran que las especies con semillas más pesadas tienen más posibilidades de establecerse en condiciones de sombra (Grime y Jeffrey, 1965; Foster y Janson, 1985; Gross, 1984), de sequía (Baker, 1972) y en latitudes altas donde hay periodos cortos de crecimiento (McWilliams et. al, 1968), los resultados obtenidos en este estudio no pueden ser usados para apoyar este tipo de observaciones, debido a que sólo se observó el desarrollo en vivero y no en condiciones naturales.

Harper (1977) define el establecimiento como el momento en que "las plántulas han expandido una superficie fotosintética y son teóricamente capaces de continuar una existencia independientemente de sus reservas". En este caso el término sólo puede aplicarse parcialmente, pues aunque las plántulas en este punto ya tenían hojas expandidas, es difícil establecer en que momento se independizan totalmente de las reservas contenidas en los cotiledones. Además, las condiciones favorables que se dan en el vivero difieren de las que enfrentan las plántulas en condiciones naturales.

4.4 CRECIMIENTO

Como se mencionó en la metodología, el análisis del crecimiento de las plántulas se dividió en dos partes: la primera tuvo el objetivo de hacer un seguimiento detallado del crecimiento inicial mediante el registro semanal de la altura, el diámetro basal y el número de hojas, así como el área foliar alcanzada a los dos meses de edad. En la segunda se registraron las mismas variables con una periodicidad quincenal hasta completar un período de 28 semanas a partir de la germinación, periodo ligeramente mayor a la duración de la temporada de crecimiento en condiciones naturales, que es de entre 6 y 7 meses. Sin embargo, como puede verse en las Figuras 3 y 4, este alargamiento de la temporada de crecimiento no significó un mayor crecimiento, lo que se explica por la forma de crecimiento en "pulsos" que presentan los encinos (Hanson et al, 1986).

Para el primer periodo se mostraron diferencias significativas entre las especies en la altura (Cuadro 7), siendo *Quercus castanea* la especie con menor crecimiento y *Q. laurina* la de mayor altura. Aunque en el diámetro basal no se registraron diferencias significativas, el nivel de probabilidad obtenido se encuentra muy cercano al valor de significancia de 0.05 (Cuadro 6). Los valores de altura y diámetro parecen no estar correlacionados, ya que *Quercus laurina* alcanzó la mayor altura promedio, pero tiene un diámetro relativamente pequeño.

Los valores de longitud encontrados para *Quercus rugosa* en este periodo coinciden con los reportados por Sierra (1993) para plántulas de esta especie creciendo bajo distintos tratamientos (entre 4.4 y 6.6 cm). Aunque comunmente se usa la altura para evaluar el crecimiento, en el caso de los encinos el diámetro es importante porque está muy correlacionado con el grosor de la raíz (Bonfil, comunicación personal), que a su vez determina en buena medida la probabilidad que tiene una plántula de rebrotar después de la muerte de la parte aérea. Por lo anterior, el diámetro puede ser considerado como una medida del "vigor" de una plántula, lo que indicaría un mayor vigor inicial de las plántulas de *Q. rugosa*.

Las diferencias en crecimiento entre las especies no se correlacionan con diferencias en el área foliar, ya que ésta no difirió significativamente entre las especies para este periodo, a pesar de que transcurridas seis semanas *Quercus*

rugosa registra un menor número de hojas, como se aprecia en la Figura 4.

Las comparaciones de altura y diámetro basal al interior de las especies mostraron un efecto importante del tamaño de semilla en el crecimiento, con la excepción de *Quercus castanea* (Cuadros 8 y 9). En el caso de *Q. rugosa* y *Q. laurina*, esto se vió confirmado también por el análisis del área foliar (Cuadros 10 y 11). La importancia de este último factor es que un rápido crecimiento del área foliar durante esta primera temporada de crecimiento puede permitir a las plántulas comenzar a producir sus propios nutrientes y depender menos de las reservas de los cotiledones.

En la segunda etapa de crecimiento se encontraron también diferencias significativas en la longitud y el diámetro alcanzados por las distintas especies. La tendencia mostrada en la primera etapa continuó, y así *Quercus castanea* fue la especie con una talla menor, tanto en longitud como en diámetro, mientras *Q. rugosa* registró los valores más altos para ambas variables, alcanzando en altura a *Q. laurina*, que inicialmente registró la mayor altura (Cuadro 12).

Los datos anteriores se complementan con los obtenidos una vez cosechadas las plántulas (Cuadro 19), y muestran que en altura se distinguen dos grupos (*Quercus castanea* y *Q. crassipes* por un lado y *Q. laurina* y *Q. rugosa* por el otro),

y que en cuanto al diámetro *Q. rugosa* difiere del resto de las especies, que son similares entre sí.

Es de notarse que las diferencias finales en términos absolutos entre especies no son muy marcadas (altura entre 3 y 4 cm y diámetro entre 0.3 y 0.4 mm; Cuadro 12), lo que corrobora la observación de que en general los encinos presentan tasas bajas de crecimiento, y que éste se encuentra concentrado en unos cuantos eventos o pulsos de crecimiento rápido (Hanson *et al.*, 1986) que tienen una marcada estacionalidad. En este caso, tres de las cuatro especies no registraron incrementos en altura después de transcurridas alrededor de 13 semanas.

Al analizar el efecto del peso de la semilla en la talla al final del experimento (Cuadro 13) se puede afirmar que, en general, este factor tuvo un efecto importante en el desarrollo de las plántulas a lo largo de toda la temporada de crecimiento; la única excepción la constituye *Quercus castanea*, la cual desde el periodo inicial no mostró un efecto significativo de esta variable en el crecimiento. El efecto inicial del peso de semilla en la altura de *Q. laurina* se pierde, pero se mantiene en el diámetro.

Las comparaciones de medias mostraron que en *Quercus rugosa* las diferencias absolutas en talla (tanto en diámetro como en altura) debidas al tamaño de semilla son mayores que en *Q. crassipes* (Cuadros 14 y 15). Algunos trabajos, como el de Tecklin y McCreary (1991) con *Q. douglasii*, han

demostrado un efecto significativo del peso de la semilla en la talla alcanzada por las plántulas en condiciones de campo, pero hasta la fecha no se había evaluado la relevancia de este factor para especies de encinos mexicanos.

Los resultados obtenidos con las tasas de crecimiento confirman las diferencias detectadas entre las especies, pero no detectan las diferencias debidas al tamaño de la semilla, que si se registran al analizar la talla final (Cuadros 16 y 17). Aunque probablemente sería más interesante analizar las tasas de crecimiento relativo en los distintos periodos, el material no permitía un tamaño de muestra adecuado para realizar cosechas sucesivas y analizar esta variable tal como se hace en los análisis clásicos de crecimiento.

4.5 COSECHA

Como ya se mencionó, los resultados del análisis de la altura y el diámetro basal al momento de la cosecha confirman los resultados obtenidos en la última medición antes de cosechar. Sólo cabe hacer notar que *Quercus laurina* registró un menor desarrollo radicular que el resto de las especies, lo que podría relacionarse con el hecho de que en la zona del Ajusco ocupa ambientes más húmedos y protegidos, tales como laderas de cerro, barrancas húmedas y en sitios montañosos con suelos bien desarrollados. Estos mismos

ambientes reportan Bello y Labat (1987) para esta especie en Michoacán. El análisis de la biomasa radicular (Cuadro 26) confirma el resultado obtenido al medir la longitud de la raíz.

Los análisis de las distintas variables de crecimiento (altura, diámetro, área foliar, longitud y biomasa radicular, y biomasa total) mostraron que *Quercus rugosa* fue la especie con el mayor crecimiento durante el periodo estudiado (Cuadros 22, 23 y 24). Los resultados de la biomasa promedio total final por especie (Cuadro 23) no guardan una relación estricta con los de tamaño promedio de la semilla. *Quercus rugosa* fue la especie con mayor biomasa final y con mayor tamaño medio de semilla, mientras que *Q. castanea*, que consistentemente registró la menor talla a lo largo del periodo de estudio y que fue la especie con menor tamaño medio de semilla, no registró la biomasa más pequeña, que correspondió a *Q. laurina*.

Al interior de las especies la biomasa final difirió significativamente con el tamaño de la semilla en todas las especies, con excepción de *Q. laurina* (Cuadro 24). A este respecto resulta interesante que en *Q. castanea* se manifieste un efecto significativo en la biomasa total y la de raíz, tallo y hojas, pero no en la altura ni en el diámetro basal del tallo (Cuadro 13), ni en el área foliar final (Cuadro 21), lo cual sugiere que las diferencias se deben a un mayor peso específico en las plántulas provenientes de semillas grandes.

En cuanto a *Q. laurina*, no se reportaron diferencias debidas al tamaño de la semilla ni en la biomasa ni en la talla final, con excepción del diámetro (Cuadro 13). Dado que en el período inicial de seis semanas sí se detectaron diferencias significativas en altura, diámetro y área foliar (Cuadros 8 y 10), puede concluirse que en esta especie el efecto del tamaño de semilla en el crecimiento sólo se manifiesta en las primeras etapas de crecimiento de las plántulas y no persiste al finalizar la primera temporada de crecimiento.

De acuerdo con Matsuda y McBride (1987), en la etapa inicial de desarrollo las plántulas de las especies de sitios méxicos dedican la mayor parte de sus reservas a la producción de hojas, mientras que las de sitios xéricos dedican una mayor proporción de sus reservas a la producción de raíces, ya que esto permite a la parte aérea rebrotar al concluir la temporada de secas, relacionando de esta forma la morfología de las plántulas con su habitat.

En el caso de las especies consideradas en el presente estudio, el cociente área foliar/biomasa de la raíz, que estos autores proponen como indicador de la morfología de las plántulas, no resulta muy adecuado para indicar el ambiente en el que se desarrollan, ya que *Q. laurina*, que es la especie que ocupa los ambientes más méxicos, tiene un valor intermedio de este índice por tener una biomasa radicular pequeña, mientras que *Q. rugosa* y *Q. castanea*, que presentan los valores más disímiles para este índice (Cuadro 26), son especies capaces de ocupar sitios relativamente más

secos en el Ajusco Medio (Bonfil, comunicación personal). Es probable que la biomasa y longitud radicular sean un mejor indicador de los ambientes que ocupan las especies, pues ambas variables separan por un lado a *Q. laurina* y por otro a *Q. rugosa*, *Q. castanea* y *Q. crassipes* (Cuadros 19 y 26). Esta última también llega a establecerse en sitios pedregosos y relativamente áridos, aunque es menos abundante en ellos que las otras dos.

V CONCLUSIONES

La capacidad germinativa en las cuatro especies estudiadas fue alta, lo cual permite establecer que en las condiciones de almacenamiento usadas (recipientes cerrados que permiten cierta aereación en sitios secos y sombreados) la viabilidad se mantiene al menos durante un periodo de tres meses, que fue el tiempo transcurrido entre la colecta y la germinación.

El efecto del peso de la semilla en el potencial de germinación se mostró en dos de las cuatro especies estudiadas. Otros estudios han reportado resultados similares (Tripathi y Khan, 1990), por lo que se necesitarían más estudios para establecer que tan extendido se encuentra este comportamiento al interior del género *Quercus*. Además, se registró una germinación retardada o latencia en las especies del subgénero *Erythrobalanus* en relación a la velocidad de germinación de *Q. rugosa*, la única especie del subgénero *Leucobalanus* incluida en este estudio; sin embargo, la estratificación no fue necesaria para la germinación de estas especies.

El porcentaje de plántulas obtenidas a partir de las semillas que germinaron fue superior al 80% para todas las especies, lo cual muestra que una vez que germina la bellota, hay una alta probabilidad de que se produzca una plántula si se mantienen condiciones adecuadas de luz, temperatura y humedad.

El análisis de crecimiento mostró en lo global una mayor talla y biomasa final de *Quercus rugosa*. Estos resultados pueden tener relevancia para los trabajos de restauración de la vegetación del Ajusco Medio. Por su parte, las plántulas de *Quercus laurina* parecen ser más frágiles debido a su baja biomasa radicular, lo que lleva a recomendar una adecuada selección de los micrositios para reintroducirlas en el Ajusco, ya que además son menos resistentes a las condiciones áridas (Bonfil, 1995). *Q. crassipes* ocupa una posición intermedia, y en cuanto a *Q. castanea* es aconsejable que las plántulas permanezcan en el vivero durante dos temporadas de crecimiento, de tal forma que tengan una mayor talla al momento del transplante que les confiera mayor resistencia.

Los resultados obtenidos explican parcialmente la abundancia de las distintas especies en el campo, pues *Q. rugosa* es la especie de distribución más amplia en el Ajusco Medio, y probablemente en las serranías que rodean a la cuenca de México, mientras que *Q. laurina*, y en menor medida *Q. crassipes*, tienen distribuciones más restringidas a sitios con un suelo bien desarrollado y niveles relativamente altos de humedad. *Q. castanea* tiene importancia en las partes bajas del Ajusco, pero en algunos sitios, por ejemplo en la ladera norte del cerro Zacaltépetl, no se observa regeneración natural (Bonfil, 1991).

ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

Finalmente, en este trabajo se mostró la importancia que tiene el peso de la semilla en el crecimiento inicial de las plántulas de las cuatro especies estudiadas. Este efecto fue significativo en la altura y el diámetro así como para el área foliar de *Q. rugosa* y *Q. crassipes*. Fue también determinante en la biomasa final alcanzada por estas dos especies y por *Q. castanea*, a pesar de que en esta última no se registró un efecto significativo en la altura, el diámetro ni el área foliar final. En el caso de *Q. laurina* hay un efecto parcial, que se evidencia en algunas variables y en otras no.

Los resultados anteriores muestran que el tamaño de semilla es un factor que debe considerarse al realizar investigación con semillas y plántulas de encino, ya que el ignorarlo puede llevar a resultados y estimaciones sesgadas. Aunque en este caso sólo se evaluó su importancia en condiciones controladas, es muy probable que se mantenga en condiciones de campo, al menos para la primera etapa de desarrollo de las plántulas, por lo que debería considerarse en un programa de selección de semillas para la producción de plántulas vigorosas que tengan una buena supervivencia en condiciones de campo.

Aunque algunos estudios (p.ej. Auchmoody et al, 1994) reportan que después de tres años el tamaño de la bellota no afecta la supervivencia de las plántulas, debe recordarse que es precisamente en este periodo inicial que se dan las mayores pérdidas en las especies arbóreas. Para las especies

incluidas en el presente estudio queda por establecerse cuanto tiempo persiste el efecto del peso de la semilla, y si estas ventajas iniciales pueden ser superadas por algunas condiciones, como la disponibilidad de agua o la aplicación de fertilizantes, para evaluar adecuadamente la pertinencia de esta selección.

VI LITERATURA CITADA

Aissa, D. 1983. Étude sur le germination des semences de Chêne vert (*Quercus ilex* L.) I.- Influence de l'arbre producteur et de la taille des semences. *Rev. Cytol. Biol. végét.- Bot.*, 6, 5-14

Aizen, M. A. and A. P. William, 1990. Acorn size and geographical range in North American Oaks (*Quercus* L.) *Journal of Biogeography* 17: 327-332

Aizen, M. A. and H. Woodcock, 1992. Latitudinal trends in acorn size in eastern North American species of *Quercus*. *Canadian Journal Botany* 70: 1218-1222

Aragón, D. F. 1993. Evolución de los procesos socioambientales del Ajusco medio. Estudio de la dinámica de la Reserva Ecológica del Ajusco y su interrelación con las zonas contiguas. Tesis de Maestría. El Colegio de México 2-43.

Auchmondy, L.R.; H. C. Smith and R.S. Walters. 1994. Planting northern red oak acorns: is size and planting depth important?. Research paper EN-693, Northeastern Forest Experiment Station. USDA Dept. of Agriculture 5pp.

Baker, H. G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997-1010

Bello González M. A. y J. N. Labat. 1987. Los encinos (*Quercus*) del Estado de Michoacan, México. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos; Instituto Nacional de Investigaciones forestales y Agropecuarias; Collection Etudes Mésoaméricaines Série 11-9

Bonfil, C., 1991. Los encinos y la Ciudad, *Revista Oikos*, publicación bimestral del Centro de Ecología de la U. N. A. M., México.

Bonfil, C. y S. Valencia, 1993. La riqueza de los encinos. *Revista Ciencias* No. 29:13-15

Bonfil, S. C. 1996. The effects the seed size, cotyledonary reserves and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina*. Centro de Ecología y Facultad de Ciencias. U. N. A. M. Manuscrito enviado para publicación

Bonner, F. T. 1987. Importance of seed in germination and seedling growth. In: Kamra, S. K. and R. D. Ayling, eds. *International Symposium on Forest seed Problems in Africa, Report 7: 1987 Aug. 23- Sep. 2; Harare, Zimbabwe*. Umea, Sweden: Swedish University of Agricultural Sciences, Dept. of Forest Genetics and Plant Physiology; 53-61.

Bonner, F. T. and J. A. Vozzo, 1987. Seed biology and technology of *Quercus*. *Gen. Tech. Rep.* 50-66. New Orleans LA: U. S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Estation 7-10.

Cabrera, G. L. 1995. Ecología comparativa de dos comunidades de aves en un bosque templado del Ajusco medio, D. F.. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U. N. A. M.

Careaga, O. S. 1989. Efecto de la variación en el tamaño de las semillas sobre el desempeño de las plántulas de especies tropicales. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U. N. A. M.

Collins, S. L. and R. E. Good, 1987. The seedling regeneration niche: habitat structure of tree seedlings in an oak-pin forest. *Oikos* 48:89-98

CSS: Statistica, 1991. Manual Vol. I. Statsoft inc.

De la Paz Pérez, C. 1976. "Características anatómicas de cinco encinos de México". Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. México Bol. Tec. No. 46: 1-43

Foster, S. A. and C. H. Janson, 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780

González, V. L. M., 1986. Contribución al conocimiento del Género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de Jalisco. Instituto de Botánica. Universidad de Guadalajara.

González Zertuche M. L. y A. Orozco Segovia. 1996. Métodos de análisis de datos de germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. Bol. Soc. Bot. México 58: 15-30

Griffin, J. R. 1971. Oak regeneration in the upper Carmel Valley, California. *Ecology* 52 (5): 862-868

Grime, J. P. and D. W. Jeffrey. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology* 53: 621-624

Gross, L. K. 1984. Effects of seed and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal Ecology* 72: 369-387

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

Hanson, P. J.; R. E., Dickson; J. G., Isebrands; T. R. Crow and R. K. Dixon, 1986. A morphological index of *Quercus* seedling ontogeny for use in studies of physiology and growth. *Tree Physiology* 2: 273-281

Harper, L. J. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press.

Harper, J. L.; P. H., Lovell and K. G., Moore, 1970. The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 327-356

Hartmann, T. H. y E. D. Kester, 1980. Propagación de plantas, principios y prácticas. C. E. C. S. A. 2a. Ed., México

Kolb, T. E. and K. C., Steiner, 1989. Genetic variation among and within single-tree progenies of northern red oak. *Forest Science*. Vol 35 No. 1: 251-256

Lathrop, E. W. and C. D., Osborne, 1990. From acorn to tree: Ecology of Engelman Oak. *Fremontia* 18 (3): 30-35

Matsuda, K. and J. R., McBride, 1986. Diference in seedling growth morphology as a factor in the distribution of three oaks in Central California. *Madroño* Vol. 33 (3): 207-216

Matsuda, K. and J.R., McBride, 1989. Germination characteristics of selected California oak species. *Am. Midl. Nat.* 122:77-87

McComb, A. L. 1934. The relation between acorn weight and the development of one year chestnut oak seedlings. *Journal Forestry* 32, 479-484.

McWilliams, F. L.; R. Q. Landers, and J. P. Mahlstedt, 1968. Variation in the seed weight and germination in populations of *Amarantus retroflexus* L. *Ecology* Vol. 49 No. 2, 290-296.

Michaels, H. J.; B. Benner; A. P. Hartgerink; T. D. Lee; S. Rice; M. F. Wilson and R. Y. Bertin, 1988. Seed size variation: magnitude, distribution and ecological correlates. *Evolutionary Ecology* 2: 157-166

Nixon, K. C. 1993. The Genus *Quercus* in Mexico. In: T. P. Ramamonthy, R. Bye, Lot. & J. E. Fa Biological Diversity of Mexico. Oxford University Press 447-458.

Phares, R. E. 1971. Growth of red oak (*Quercus rubra* L.) seedlings in relation to light and nutrients. *Ecology* Vol. 52 No. 42: 669-672

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, México D. F.

Shaw, M. W. 1968. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales, II Acorn Losses and germination under field conditions. *Journal Ecology* 56: 647-660

Schimpf, J. D. 1977. Seed weight of *Amarantus retroflexus* in relation to moisture and length of growing season. *Ecology* 58: 450-453

Sierra, M. C. 1993. Aspectos de la germinación y crecimiento de *Quercus rugosa* Née. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. I. P. N.

Soberon, J.; R. De la Maza; A. Hernández; C. Bonfil y S. Careaga, 1991. Reporte técnico final del primer año del proyecto "Restauración Ecológica de Lomas del Seminario". Centro de Ecología, UNAM, México.

Stanton, M. 1984. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedlings and adult fitness. *Ecology* 65: 1105-1112

Tecklin, J. and D. D. McCreary, 1991. Acorn size as a factor in early seedling growth of blue oaks. Proceedings of Symposium on Oak Woodlands and Hardwood Rangeland Management. October 31-November 2, Davis, California: 48-53

Thompson, J. N. 1984. Variation among individual seed masses in *Lomatium grayi* (*Umbelliferae*) under controlled conditions: magnitude and partitioning of the variance. *Ecology* 65: 626-631

Tripathi, R. S. y M. L. Khan, 1990. Effects of seed weight and characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet forest. *Oikos* 57: 289-296

Valencia, A. S. 1989. Contribución al conocimiento del Género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de Guerrero, México. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.

Vázquez-Yañes, C. 1990. Ecología y conservación de semillas. *Revista Ciencias Numero Especial de Ecología*, julio. pp. 30-33

Winn, A. A. 1985. Effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Prunella vulgaris* in four habitats. *Journal of Ecology* 73: 831-840

Winston, W. P. 1956. The acorn microsere, with special reference to arthropods. *Ecology* Vol. 37 No. 1: 120-132

Wulff, D. R. 1984. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*, II Effects on seedling growth and physiological performance. *Journal of Ecology* 74: 94-114

Zavala, Ch. F. 1990. Los encinos mexicanos: un recurso desaprovechado. *Revista Ciencia y Desarrollo* Vol. XVI No. 95: 43-51