



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**RESERVAS EN SEMILLAS Y SU PAPEL EN
LAS PRIMERAS ETAPAS DE DESARROLLO
DE ESPECIES LEÑOSAS DE SELVA BAJA
CADUCIFOLIA.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A:

VERONICA HERNANDEZ PEREZ

DIRECTOR DE TESIS: DR JUAN EMMANUEL RINCON SAUCEDO.

MEXICO, DF

FEBRERO 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

El presente trabajo se llevó acabo en el laboratorio de Ecofisiología del crecimiento del Instituto de Ecología de la UNAM, gracias al apoyo y financiamiento de Beca CONACYT (172988), y proyectos NSF Grant (No. DEB-9981607) y DGAPA (IN 232802).

Agradecimientos

A todas las personas que hicieron posible la realización de este trabajo:

A los integrantes del laboratorio de Ecofisiología del crecimiento: Dr. Emmanuel Rincón Saucedo, mi director de tesis, Dra. Ma. Pilar Huante Pérez, por sus valiosas aportaciones en la presente investigación.

A mis compañeras de laboratorio: Diana y Merle.

A Talia, Jarald, Manuel, Enrique, Eduardo y Charlotte, con quienes compartí mi estancia en Chamela, gracias por su compañía y, todo el personal de la estación.

Al apoyo técnico recibido durante la realización de mi tesis en:

El montaje y desarrollo de mi trabajo experimental tanto en campo como en el laboratorio a la bióloga Irma Acosta Calixto técnico del laboratorio de ecofisiología del crecimiento, Instituto de Ecología.

Microtécnica vegetal, M.C. Ma Lourdes López Curto y M.C. Ricardo Gonzalo Wong, del laboratorio de Desarrollo en plantas, de la Facultad de Ciencias.

Microscopia y fotografía, M.C. Alejandro Martínez Mena y Técnico del biólogo José Antonio Hernández Gómez del laboratorio de Microcine, de la Facultad de Ciencias.

Microtécnica por congelación, Técnico de la bióloga Eva Muñoz Mancilla del laboratorio de invertebrados, de la Facultad de Ciencias.

En especial agradezco a la Dra. Gpe. Judith Márquez Guzmán, por su comprensión y paciencia, pero sobretodo por compartir parte de su conocimiento y amor a la ciencia, gracias.

A mi familia

Por su amor, apoyo y comprensión en todo lo que realizo: Mi mama Teodora, mi papa, Epigmenio y mis hermanos, Blanca, Epigmenio, Melina, Laura y Daniel.

Finalmente agradezco el apoyo de todos mis amigos, que me acompañan en todo momento: Leti, Martín, Manuel, Vicente, Guillermo, Mari, Oswaldo, Juan, Isabelle, Tere, Juan, Xavier, Luci, Lulu, Rossi y Maru.

INDICE

RESUMEN	1
I INTRODUCCION	2
II MARCO TEORICO	5
2.1 EVOLUCIÓN DE LA SEMILLA	5
2.1.1. PRIMERAS SEMILLAS	6
2.1.2. ESTRUCTURA DE LA SEMILLA	9
2.1.3. TEJIDOS DE ALMACENAMIENTO EN SEMILLAS	14
2.1.3.1. TEJIDOS DE RESERVA EN GIMNOSPERMAS	17
2.1.3.2. TEJIDOS DE RESERVA EN MONOCOTILEDONEAS	17
2.1.3.3. TEJIDOS DE RESERVA EN DICOTILEDONEAS	18
2.2. RESERVAS EN SEMILLAS	18
2.2.1. CARBOHIDRATOS	19
2.2.2. GRASAS Y ACEITES	22
2.2.3. PROTEINAS	24
2.2.4. FITOL Y MINERALES	26
2.3. DETERMINACION DE COMPUESTOS EN EMILLAS	27
2.3.1. CARBOHIDRATOS	27
2.3.2. PROTEINAS	28
2.3.3. LIPIDOS	29
2.4. CRECIMIENTO VEGETAL	30
2.4.1. CRECIMIENTO COMO UNA RESPUESTA DIFERENCIAL A LA CAPTURA DE RECURSOS	30
2.4.2. ANALISIS DE CRECIMIENTO	31
III OBJETIVOS	32
HIPOTESIS	33
IV METODO	34
4.1. ESPECIES DE ESTUDIO	34
4.1.1. PROCEDENCIA DEL MATERIAL BIOLÓGICO	34
4.2. DETERMINACION DE COMPUESTOS EN SEMILLAS	36
4.3. ANALISIS DE CRECIMIENTO	37
V RESULTADOS	40
5.1. RESERVAS EN SEMILLAS	40
5.1.1. UBICACIÓN DE RESERVAS	41
5.1.2. AFILIACION TAXONOMICA	50
5.1.3. RELACION DE RESERVAS EN SEMILLAS Y RGR	53
5.2. ANALISIS DE CRECIMIENTO	54
VI DISCUSIÓN	74
6.1. RESERVAS EN SEMILLAS	74
6.1.1. UBICACIÓN DE RESERVAS	75
6.1.2. AFILIACION TAXONOMICA	76
6.2. CONTRIBUCION DE LAS RESERVAS EN EL CRECIMIENTO	77
VII CONCLUSIONES	84
VIII LITERATURA CITADA	86
IX APENDICE	97
9.1. TABLAS ANOVAS DE LOS PARAMETROS DE CRECIMIENTO:	
9.1.1. <i>Albizia occidentalis</i>	98
9.1.2. <i>Ceiba pentandra</i>	101
9.1.3. <i>Cochlospermum vitifolium</i>	104
9.1.4. <i>Enterolobium cyclocarpum</i>	107
9.1.5. <i>Tabebuia rosea</i>	110

Summary

The work presented here pretends to increase our understanding about regeneration of tropical deciduous forest, in particular the role of seed reserves in seedling establishment. This comparative study was conducted with 22 woody species, from them 5 species (*Albizia occidentalis*, *Ceiba pentandra*, *Cochlosperm vitifolium*, *Enterolobium cyclocarpum* and *Tabebuia rosea*) were selected to conduct a growth analysis and allocation of seed reserves under contrasting light conditions.

In order with the data we can say that reserves found in our seeds were predominately proteins, lipids and in less proportion insoluble polysaccharides (starch and other hexoses). Those reserves are located in cotyledons and the extra embryonic tissues (if present) and are used during the first days (10-12 days) allocated to the construction of different seedling structures (roots, stem and leaves) and to support the seedlings first growth.

Tabebuia rosea was the species which kepted its cotyledons for a longer period of time (58 days), followed by *Enterolobium cyclocarpum* (40 days) *Ceiba pentandra* (35 days) *Cochlosperm vitifolium* (24 days) *Albizia occidentalis* (22 days). The implications for establishment period and the type of reserves and cotyledons retention time are discussed.

RESUMEN

Los trabajos sobre compuestos en semillas generalmente se ha enfocado al estudio de plantas de importancia económica (silvícola, forestal, alimenticia, industrial y farmacológica), quedando rezagado el estudio de la mayoría de las plantas silvestres, como las que se encuentran en las selvas bajas caducifolias.

El presente trabajo pretende contribuir al conocimiento que se tiene sobre semillas de especies leñosas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, en particular sobre las reservas que las semillas contienen y su contribución al crecimiento durante los primeros días de desarrollo de la plántula. Se trabajó con semillas de 22 especies leñosas de ésta comunidad vegetal y se determinó la presencia y abundancia de reservas contenidas en éstas. Se seleccionaron cinco de dichas especies (*Albizia occidentalis*, *Ceiba pentandra*, *Cochlospermum vitifolium*, *Enterolobium cyclocarpum* y *Tabebuia rosea*) que se germinaron en cámaras y que posteriormente fueron transplantadas bajo dos condiciones de radiación (cero radiación y 150 $\mu\text{mol}/\text{seg}$), para evaluar la duración y la asignación de las reservas contenidas en las semillas. Se llevaron a cabo seis cosechas a partir del días dos (desde la protrusión de la radícula hasta la caída de los cotiledones) y se realizó el análisis de crecimiento (Hunt, 1982).

Con base en los datos obtenidos se puede decir que las reservas que se encontraron en las semillas de las especies analizadas fueron predominantemente proteínas y lípidos y, en menor proporción, polisacáridos insolubles (incluyendo almidón y otras hexosas). Tales reservas se ubican en cotiledones y/o en tejido extraembrionario de reserva (si éste se encuentra presente). Estas reservas se utilizan en los primeros días (10 -12 días) para asignarlas en la formación de las diferentes estructuras de la plántula (raíz, tallo hojas), y posteriormente sostener el crecimiento. En orden decreciente *T. rosea* fue la especie que retuvo por más tiempo los cotiledones (58 días) seguida de *E. cyclocarpum* (40 días), *C. pentandra* (35 días), *C. vitifolium* (24 días) y *A. occidentalis* (22 días), lo que sugiere que es el tipo y la cantidad de reservas lo que influye en el tiempo de retención de los cotiledones.

I INTRODUCCION

La investigación sobre compuestos en semillas se ha enfocado principalmente al estudio de plantas de importancia económica (silvícola, forestal, alimenticia, industrial y farmacológica) quedando rezagado el estudio para plantas silvestres como es el caso de las selvas bajas caducifolias.

Algunos trabajos sobre compuestos en semillas de comunidades naturales son el de Panza et al. (2002) quienes concluyen que la reserva que predominan en *Araucaria angustifolia* es el almidón, aun cuando se presentan pequeñas cantidades de lípidos y proteínas. McHill et al. (2002), encuentran que en *Myosotidium hortensia* predominan los lípidos y las proteínas y no se encontró almidón.

Por otro lado, estudios realizados en cotiledones de *Cucumis sativus*, *Lupinus angustifolius*, *Phaseolus multiflorus* y *Sinapis alba* en cuanto a su capacidad de expansión y fijación de CO₂, ponen de manifiesto que éstos no solo son estructuras de reserva sino que también tienen capacidad de fotosintetizar, como reporta Lovell & Moore (1971) llegando a la conclusión de que los cotiledones presentan una función dual: primero de almacenamiento y posteriormente como órgano fotosintético hasta la formación de las primeras hojas definitivas para realizar el proceso de fotosíntesis. Marshall y. Kozlowski, (1974, 1975) estudian la absorción de CO₂ y la distribución del C fotosintético en cotiledones y hojas en *Acer rubrum*, *Robinia pseudoacacia* y *Ulmus americana*, observando que la actividad fotosintética de los cotiledones es inhibida por la carencia de estomas y la deficiencia de clorofila, y en *Acer rubrum*, *Fraxinus pennsylvanica*, y *Robinia pseudoacacia*, observan que cuando las plántulas crecen en condiciones de luz no se inhibe la fotosíntesis, y que los minerales son translocados a los cotiledones, acumulados en los cotiledones o inicialmente acumulados en los cotiledones y finalmente exportados durante su senescencia, encontrando que las diferencias dependen, específicamente, de la especie y del elemento almacenado. Por otro lado, en la oscuridad la actividad fotosintética, la translocación y la acumulación de minerales se inhibe. Olofinboba (1975) en *Teobroma*

cacao variedad F3, encuentra que los cotiledones de esta especie son órganos de almacenaje y translocación de nutrimentos; Ashcroft & Murria (1979) en *Acacia iteaphylla* observan que durante las primeras dos semanas los cotiledones se comportan como órganos de almacenaje y la tercer semana se comportan como órganos fotosintéticos; Kitajima (1992) encuentra que la capacidad fotosintética de 10 especies de bosque tropical es alta independientemente del grosor de los cotiledones.

En lo que se refiere a ecología de plántulas en función al tipo de cotiledón, Garwood (1983) distingue tres grupos morfofuncionales de cotiledones basándose en su aparente función fisiológica en un bosque tropical de Panamá: Primer tipo: los fotosintetizadores, están completamente expuestos o extendidos como hojas, permanecen en la plántula por largo tiempo. Segundo tipo: los de reserva, que están dentro de la semilla guardando nutrientes maternos que transferirán a la plántula durante el primer periodo de crecimiento. Tercer tipo: los que presentan ambas funciones (fotosintetizan y almacenan), el cotiledón sale completamente de la semilla aun cuando no se extienden, desarrollan un color verde y se caen en un tiempo relativamente corto.

Barajas y Álvarez, (2004) demuestran la dependencia que tienen las plántulas de *Nectandra ambigens* de las reservas de los cotiledones en los primeros 250 días. Soriano, (2003), concluye que en los primeros 30 días los cotiledones influyen directamente en el crecimiento de cinco especies de selva baja caducifolia.

Finalmente solo se reportan dos trabajos en los que se analizó la utilización de las reservas en semillas durante la germinación y establecimiento de plántulas. Ichie et. al, (2001) en *Dryobalanops lanceolata* (Dipterocarpaceae) encontraron que las semillas presentan un alto contenido de almidón (74%) y lípidos (15%) y que tales reservas fueron totalmente consumidas a los 40 días y utilizadas para la formación de las primeras hojas y Marshall y Kozlowski, (1975), observaron los cambios en cuanto a los materiales de reserva de los cotiledones en *Acer negundo*, *Ailanthus altísima*, *Fraxinus pensylvanica* y *Robina pseudoacacia*, concluyendo que el contenido de lípidos y proteínas de los

cotiledones en las cuatro especies declina después de la germinación y que el contenido de carbohidratos se incrementa.

Dado lo anterior el presente trabajo pretende contribuir al conocimiento sobre el tipo de reserva que predomina en las semillas, la ubicación de estas, su relación con el tipo de cotiledón y el crecimiento que las especies presentan en sus primeros estados de crecimiento (germinación y establecimiento), en ambientes tan poco estudiados como es la selva baja caducifolia.

II MARCO TEORICO

2.1. Evolución de la semilla

La aparición de la semilla es uno de los eventos más importantes en la evolución de las plantas, constituye un mecanismo de adaptación de la vida a la tierra al proporcionar una protección efectiva al nuevo esporofito, tales como el tegumento de la semilla, la indehiscencia del megasporangio en el cual toma lugar la fertilización y, el desarrollo del embrión (Niklas, 1997, Rowe, 1992).

Estudios palinológicos del Devónico indican que las plantas vasculares primitivas eran homospóricas, que presentaban esporangios terminales que originaban a la célula huevo y a las células espermáticas conteniendo esporas morfológicamente idénticas. A finales del Devónico se cree se originaron las plantas que producen dos tipos de esporas (heterospóricas) a partir de las plantas homospóricas, apareciendo los gametófitos dioicos: las megasporas que desarrollan el megagametofitos con la célula huevo y las microsporas que desarrollan dentro los microgametofitos. El siguiente paso fue a aparición de lóbulos tegumentarios (integumentos) a partir de los tejidos que rodean el esporangio, que protegen a la megaspora de la herbívoría, formando una cúpula que facilita la captura de la microspora; finalmente el tegumento se endurece y se transforma en la cubierta seminal; simultáneamente se produjo una reducción del número de megasporas, siendo solo una megaspora funcional, tras la fecundación el embrión se desarrolla dentro del tegumento y del tejido nutritivo del gametofito (desarrollo endospórico) (Steward y Rothwell 1993, Niklas 1997, De Luca et al. 2001).

Durante el Devónico tardío y el Carbonífero temprano se registra un amplio grado de fusión de los lóbulos que rodean al megasporangio. En el curso del Carbonífero muchas semillas presentaban una fusión total de los lóbulos con una apertura en la parte superior, el micrópilo, conocido como lagenostoma, que posteriormente se redujo enormemente y no se presenta en los óvulos más recientes (Long 1977, Steward y Rothwell 1993).

2.1.1 Primeras semillas

Tradicionalmente las plantas con semilla se dividen en dos grupos: Gimnospermas que presentan semillas desnudas y Angiospermas semillas cubiertas. Generalmente, la diferencia entre estas es la medida en la que el óvulo se encuentra expuesto durante la polinización (Jones, 1987, Bewley y Black, 1985).

Otras plantas con semillas, en particular las Pteridospermas, grupo extinto de plantas que se diversificó ampliamente en el Devónico, es considerado el linaje basal de las plantas vasculares (Niklas, 1997).

Con base en estudios paleobotánicos se sabe que las semillas más antiguas que se conocen proceden de finales del periodo Devónico, hace 350×10^6 años, después de la aparición de las plantas vasculares. Estos fósiles se encontraron en Pensilvania, E U., pero no se conoce la planta progenitora. Entre las semillas más antiguas que se conocen esta la *Genemosperma kidstonni*, la cual todavía no ha desarrollado una cubierta protectora completa, sino que esta formada por ocho lóbulos. En las semillas más avanzadas estos lóbulos se han fusionado formando un tegumento protector. Durante los siguientes 50×10^6 años se desarrollaron diversas formas de semillas, parecidas a los helechos actuales, conocidas como Pteridospermae (helechos con semillas) gimnospermas que presentaban semillas que estaban adheridas a la planta progenitora, y que se diversificaron ampliamente en el Devónico (Niklas, 1997).

Lepidodendron un helecho parecido a Lycopodios arborescentes, producía estructuras semejantes a semillas, pero el megasporangio es parcialmente dehiscente después del proceso de fertilización. Si se considera, que una semilla debe provenir de un megasporangio indehiscente, entonces *Lepidodendron* no producía semillas verdaderas pero, si se define que el proceso de dispersión se da después de la fertilización, entonces las estructuras producidas por *Lepidodendron* si son semillas. Aunque este organismo no presenta un ancestro en común con las plantas con semillas, bien podría pensarse en un estado ancestral parecido a *Lepidodendron* (Niklas 1997, Steward y Rothwell 1993).

En la actualidad solo se reconocen tres especies que contienen semillas muy semejantes a las actuales, *Elkinsia polymorpha*, *Moresnetia zalesskyi* y *Archaeosperma arnoldi* (Fig. 2.1.1) todas ubicadas dentro de las Pteridospermas (De Luca, 2001, Steward y Rothwell 1993). De *Moresnetia zalesskyi* proveniente de Bélgica y *Elkinsia polymorpha* del Oeste de Virginia no se tiene información completa, ambas son consideradas unas de las planta más antiguas del Devónico inferior, sin embargo solo consisten en un pequeño vástago con semillas (De Luca et al. 2001).



Fig. 2.1.1 Modelos de semillas de *Elkinsia polymorpha*, *Moresnetia zalesskyi* y *Archaeosperma arnoldi*. Tomado de De Luca, et al, 2001.

El único organismo del que se tiene la suficiente información para su interpretación es *Archaeosperma arnoldi*, el fósil consiste de ramas dicotómicas, estos ejes presentan 4 óvulos terminales cada uno rodeado por una capa, formando una cúpula. Cada óvulo es integumentado, en el óvulo se observa una megaspora funcional y tres megasporas abortivas. Cada óvulo es erecto y asociado a tegumento dicotómico y cuatro de tales unidades forman una cúpula (Niklas 1997, Steward y Rothwell 1993).

Archaeosperma es consistente con la interpretación clásica de óvulos, megasporangio integumentado, originado de la fusión de telomas estériles, realzamiento para la disposición del polen sobre el ápice del óvulo, lo que representa la importancia de la polinización y la función protectora de los tegumentos al óvulo. Por lo tanto éste organismo actualmente es considerado el representante más a fin del estado pre-semilla (Niklas, 1997).

Al final de Devónico apareció una amplia variedad de plantas con semillas conocidas colectivamente como Lyginopteridales, en ellas se incluye el género *Sphenopteris* una planta con hojas parecidas a helechos. En el Carbonífero se incrementó el número de especies de plantas con semillas, se han encontrado en norte América Pteridospermas del género *Trigonocarpus* y otras parecidas al género *Medullosa* una planta con semillas que se asemeja a los helechos arbustivos modernos. Otro grupo de plantas que se diversificó ampliamente fueron las Cordaitales cercanamente relacionados con las coníferas modernas. Ambos géneros; *Medullosa* y *Cordaites* fueron pequeños árboles. En el Pérmico apareció el género de los *Glossopteris* y en general todas las plantas con semillas empezaron a producir árboles grandes, ya en el Triásico, aparecieron los principales grupos de plantas con semillas conocidos actualmente, excepto las plantas con flor. Es decir, tras la aparición de las semillas se hicieron dominantes los grupos portadores de éstas: coníferas, cícadas y ginkgos en la era Mesozoica. Hacia fines del Mesozoico y principios del Cenozoico hubo muchos cambios. Aparecieron las primeras Angiospermas, que probablemente vivían en regiones montañosas, mientras que las coníferas y Cicadales dominaban las planicies. Estas son evolutivamente superiores a las Gimnospermas pues poseen mecanismos más eficientes de entrecruzamiento, dispersión y establecimiento de las semillas. En la actualidad la mayoría de las plantas vasculares que existen son Angiospermas (Duffus y Slaughter 1980, Niklas 1997, Steward y Rothwell 1993).

2.1.2. Estructura de la semilla

La semilla típica consta de una cubierta seminal (producto de uno o ambos tegumentos del rudimento seminal), perispermo (remanente de la nucela), endospermo (tejido resultante de la fusión entre una microspora y los núcleos polares de la célula central del saco embrionario) y embrión (resultado de la fertilización de la célula huevo u oosfera por una microspora). El grado en que esos componentes continúan su desarrollo, disminuyen, o en algunos casos incluso desaparecen, conducen a lagunas de las diferencias estructurales fundamentales entre los diversos tipos de semillas. Por tanto en la semilla podemos observar diferentes regiones, (Fig. 2.1.2): El hilo: que es el límite de la semilla, y que corresponde a la cicatriz formada cuando la semilla se desprende del fruto. La rafe, que es la zona entre el hilio y la cálaza, la cual de manera general contiene haces vasculares, por lo que pueden aparecer como un ligero reborde. La cálaza, que es la zona donde la nucela se une a los tegumentos y solamente tiene una epidermis y cutícula, en la superficie externa. Cuando la cálaza es una parte extensa aproximadamente más de 1/5 de la superficie del óvulo), recibe el nombre de paquicálaza. Esta condición de la cálaza es común en semillas grandes como las de: *Manilkara zapota*, *Cocos nucifera*, *Persea*, *Tropaeolum* y *Canna*. Un caso más especial es la pericálaza, conocida solo en *Annona*; es una calaza que se limita a la zona del rafe y la antirafe, pero a los lados los tegumentos están libres, por lo que en corte mediano se observa como una paquicálaza y en corte transmediano como una cálaza normal (Flores 1999). El micrópilo (Fig. 2.1.3), que es rara vez visible; su posición puede deducirse porque la radícula se dirige hacia él.

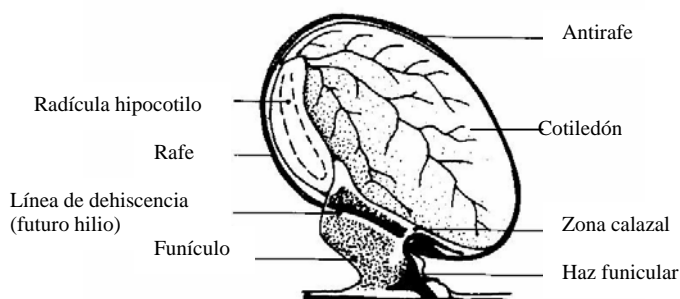


Fig. 2.1.2. Sección longitudinal de semilla de *Tephrosia candida* (Fabaceae, Papilioninoidea). Tomado de Flores, 1999.

La cubierta seminal puede estar formada por las tres capas de testa y las tres de tegmen. Sin embargo, una o varias capas suelen estar ausentes desde el estadio de óvulo, o

bien, degenerar durante el desarrollo. Cuando el óvulo o semilla presenta en su desarrollo un solo tegumento, se le llama unitegmico, como los óvulos de las Convolvulaceae.

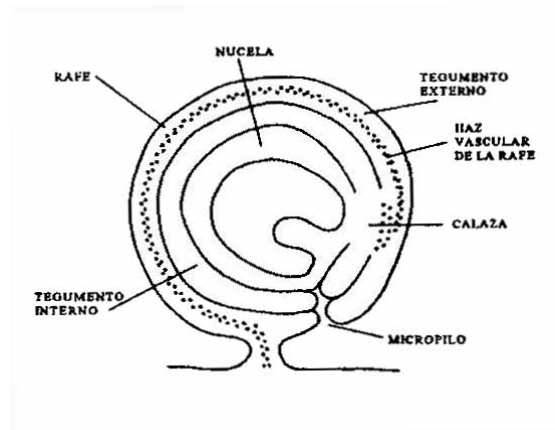


Fig. 2.1.3. Ovulo obcampilótropo. Tomado de Flores, 1999.

Debido a que cada tegumento (Fig. 2.1.3) tiene dos epidermis, el número máximo posible de cutículas es tres: La externa, la intertegumentaria y la nucelar que se encuentra sobre la nucela. En la zona de la calaza las cutículas intertegumentaria y nucelar se interrumpen, solo la cutícula externa es continua. En las semillas maduras es poco común que se presenten las tres cutículas. Esclerotesta se refiere a las partes duras de la testa y comúnmente lignificadas; su función es la protección mecánica. La sarcotesta se origina debido a que la exotesta, con o sin estratos más profundos, se desarrolla como un tejido carnoso en la madurez de la semilla. En su origen pueden haber participado, además de la exotesta, estratos más internos de la testa. La sarcotesta sirve como premio a los dispersores, por ejemplo en *Punica*, *Inga jinicuil*, *Magnolia*, *Melicocca* y *Bomarea*. Otra modificación de la testa es la conocida como testa mucilaginosa que ocurre cuando la testa madura produce mucílago (seco o húmedo); algunos ejemplos son *Citrus*, *Cucurbita*, *Vitis*, *Pyrus*, *Ribes*, *Linum*, *Carica* y *Plantago* (Esau 1962, Flores, 1999, Werker, 1997).

El funículo (Fig. 2.1.2) no participa en la formación de la cubierta seminal, pero en el género *Opuntia*, el desarrollo del óvulo campilotropo tiene un funículo circinotropo, que además tiene prolongaciones laterales, por lo que cubre totalmente la semilla. Esta cubierta

funicular tiene una capa de esclerenquima en los estratos que están en contacto con la semilla, que proporciona resistencia mecánica, y por fuera tiene una capa de células de paredes suaves que constituyen la pulpa que llena el lóbulo del fruto. La cubierta funicular es exclusiva del género *Opuntia* y géneros aliados, pero otras cactáceas y el género *Plumbago*, tienen funículo circinotropo, es decir, que rodea el óvulo, aunque después no funciona para protección (Flores, 1999, Werker, 1997).

En la cálaza (figs. 2.1.2 y 2.1.3), debido a que las epidermis de los tegumentos se interrumpen y solo la exotesta es continua, suele presentarse una estructura adicional de protección, llamada hipostasa, la cual se caracteriza por formar un disco o plato de células pequeñas sin espacios intercelulares en la base de la nucela, estas células suelen contener taninos, cutina o suberina. La protección mecánica de la semilla, no depende solo de la cantidad de estratos celulares sino de la dureza de estos, por lo que la presencia de paredes duras o engrosadas es un punto importante a considerar, así como también las sustancias que endurecen las células, que pueden estar en la pared o en el lumen, y son principalmente lignina, taninos y sílice (Flores, 1999, Werker, 1997).

Los tricomas son proyecciones epidérmicas, pueden tener forma de pelos, como en *Gossypium*, *Asclepiá*, *Populus* y algunas convolvuláceas. Pueden tener función de dispersión o de protección (Niembro, 1988).

Las alas son prolongaciones de la cubierta seminal a manera de membrana papirácea, que permite que la semilla planee o gire con el viento, evitando la caída rápida y permitiendo un viaje a mayor distancia. Su origen suele ser la testa. ejemplos de ello son algunas especies de la familia Bignoniaceae, e Hipocrateaceae (Flores, 1999, Niembro, 1988).

El arilo (fig. 2.1.4) es una estructura carnosa que se origina de la rafe, del funículo o de la testa, generalmente inicia su desarrollo después de la antesis y cubre completa o casi completamente la semilla. Algunos autores lo consideran un tercer tegumento. Suele ser

carnoso y dulce, atractivo para las aves, como en *Passiflora*, *Pithecellobium*, *Nymphaea* y *Litchi* (Flores, 1999).

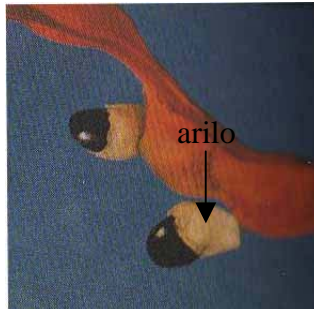


Fig. 2.1.4. Semillas ariladas de *Pithecellobium dulce*. Tomado de Flores, 1999.

La carúncula (Fig. 2.1.8) es un apéndice carnoso poco extenso y adjunto al micrópilo (en Euphorbiaceae y Polygalaceae), al funículo, o a la rafe (en este caso también se le llama estrofolo). La carúncula probablemente es una clase de elaiosoma –apéndice aceitoso de premio a hormigas dispersoras-, como en *Ricinus*, *Cheiranthodendron* (Flores 1999, Bewley y Black, 1985).

La cubierta funicular es característica de *Opuntia* y cubre totalmente la semilla. Los estratos interno del funículo circinotropo se esclerifican, proporcionando dureza a la semilla (Espinosa y Engleman).

En el embrión se han descrito al menos cinco tipos principales de embriogenesis, con base en el sentido a la primera división del cigoto y cuales de las células hijas toman parte en el desarrollo del embrión y cuales dan origen al suspensor (fig. 2.1.5), (tipo cruciferado, asterado, solanado, cariofilado y quenopodiado). Para el caso de embriones apomícticos, éstos siguen el orden de divisiones característico de su especie, lo que no ocurre en los embriones obtenidos por el cultivo de células (embriones artificiales) (Niklas, 1997, Flores, 1999).

El suspensor es una estructura efímera, generalmente su mayor desarrollo lo alcanza cuando el embrión esta en estado globular. Su función parece ser la de fijar el embrión joven y ayudar en su nutrición. El suspensor puede constar de una o varias células, uninucleadas o binucleadas, algunas veces esta formado por grandes células cenociticas (Esau 1962, Flores, 1999).

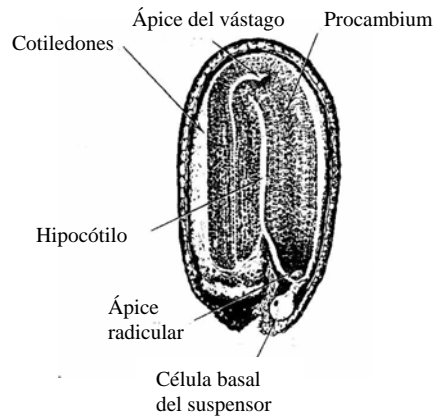


Fig. 2.1.5. Embrión maduro de *Capsella*. Tomado Esau 1982.

No es raro que el cigoto entre en un periodo de reposo antes de su primera división. Este periodo suele ser más corto si el endospermo es de tipo celular y puede durar horas, días o meses. Pero en otros casos como *Ilex*, el embrión puede iniciar su desarrollo y después detenerlo para entrar en un periodo de reposo, lo cual parece depender del suministro de nutrientes y hormonas (Espinosa y Engleman).

Desde la primera división hasta el estado globular, la morfología del proembrión es similar en dico y monocotiledóneas. A partir del estado globular, el embrión tiene una clara diferenciación en protodermis y las células que darán origen al meristemo apical del vástago. Además, se empiezan a notar las diferencias entre embriones de monocotiledóneas y dicotiledóneas, debido al levantamiento de los primordios de los cotiledones (Flores, 1999). En dicotiledóneas, pasa al estado de corazón debido a las dos protuberancias que son los primordios de los cotiledones. Cuando el embrión madura, queda constituido por un eje hipocótilo-radicular que tiene un sistema procambial desarrollado y está limitado por ambos extremos por un meristemo: el meristemo apical del vástago y el meristemo apical

de la radícula (Flores, 1999, Buchanan, 2000). En monocotiledóneas no se pasa por el estadio de corazón porque se levanta un solo cotiledón, por lo que en el embrión maduro el meristemo apical del vástago se dirige hacia el orificio en la vaina del cotiledón como en el caso de *Allium* (Flores, 1999).

El embrión (Fig. 2.1.5) en su madurez típicamente consta de una radícula, un meristemo apical del vástago, un hipocótilo y uno o dos cotiledones. Sin embargo, en algunas plantas el embrión está muy reducido, y tiene muy poca diferenciación en órganos y tejidos cuando la semilla está madura. Entonces, un embrión de este tipo termina su desarrollo después de la dispersión y antes de la germinación. Por otro lado, el meristemo apical puede haber producido uno o más primordios de hoja, constituyendo la plúmula, también puede haber primordios de raíces adventicias, que se llaman raíces seminales (Bewley, y Black. 1985, Flores, 1999, Niklas, 1997, Espinosa y Engleman).

2.1.3 Tejidos de almacenamiento en semillas

Los principales tejidos de almacenamiento de reservas en las semillas son: embrión (principalmente cotiledones), o en tejidos extraembrionarios como el endospermo y perispermo. Es usual que las reservas no se repartan equitativamente entre estos tejidos, sino que haya un solo tejido de reserva de mayor volumen en la semilla. Los tejidos de reserva más frecuentes son el embrión y el endospermo. Existe una relación inversa entre el volumen que estos tejidos ocupan en la semilla (Espinosa y Engleman, Moreno, 1996).

Perispermo, este tejido de reserva es generalmente amiláceo, tiene su origen en la nucela, por lo que es tejido materno. Se encuentra presente en El perispermo, tejido de origen materno y su ploidia es de $2n$, es la nucela que permanece como tejido de reserva, generalmente de carácter amiláceo, como en *Amaranthus*, Caryophyllales y Piperaceae (Espinosa y Engleman, Niembro, 1988).

El endospermo casi siempre se produce durante el desarrollo pero no siempre está presente en semillas maduras (Orchidaceae, Podostometaceae y Trapaceae no desarrollan

endospermo). El endospermo tiene su origen en la doble fecundación, generalmente es $3n$, pero puede ser desde $2n$ hasta $9n$. Es común que gran parte del endospermo sea utilizado durante la formación del embrión y no quede una cantidad apreciable en la semilla madura. Tales semillas se llaman no albuminosas, pero en realidad muchas de ellas retienen una capa delgada de 1-3 estratos de células de endospermo. El volumen de endospermo, en una gran cantidad de angiospermas es inversamente proporcional al volumen ocupado por el embrión en las semillas (Bewley, y Black. 1985, Esau, 1962, Flores, 1999).

Cotiledones

Los cotiledones, que son hojas embrionarias, pueden cumplir una o varias funciones como: almacenadores de reservas para la germinación, absorción del endospermo o perispermo, protección mecánica debido a su dureza, secreción de hormonas y enzimas, y realizar la fotosíntesis en la plántula (Kitajima, 1996, Espinosa y Engleman).

Anteriormente se pensaba que los cotiledones eran sólo órganos de reserva de nutrientes y su función por lo tanto consistía en transferir esos nutrientes a la plántula (Kitajima 1996, Marshall y kozlowski, 1974, 1975, Lovell y Moore 1971). Actualmente se clasifican tomando en cuenta cuatro criterios: Por su posición sobre la tierra: Epígeos, que crecen por encima de la tierra, e Hipógeos, que crecen sobre o por debajo de ésta. Por su grado de exposición después de la germinación: Fanerocotilar, para los que llegan a ser libres de la testa de la semilla, y Criptocotilar, para los que permanecen parcialmente envueltos en la testa de la semilla. Por su morfología: Papiráceos, parecen como hojas delgadas, Coriáceos, para los lisos y gruesos, y Globosos, para los gruesos y redondos. Y por su fisiología: los cotiledones carnosos tienen como función principal almacenar sustancias de reserva, los cotiledones delgados funcionan como estructuras de absorción y pueden ser fotosintéticos (Kitajima 1996, Moreno 1996, López 1993).

La clasificación más actual propone tres grupos morfofuncionales de cotiledones con base en su aparente función fisiológica. Primer tipo: fotosintetizadores, completamente expuestos o extendidos como hojas, permanecen en la plántula por largo tiempo. Segundo

tipo: los de reserva, que están dentro de la semilla almacenando nutrientes maternos que transferirán a la plántula durante el primer período de crecimiento. Tercer tipo: los que presentan ambas funciones (fotosintetizar y almacenar), el cotiledón sale completamente de la semilla aunque no se extiende, desarrolla un color verde y se cae en un tiempo relativamente corto (Kitajima, 1992) Fig. 2.1.6. Existiendo un gradiente en el grado de exposición y grosor de los cotiledones lo que se ve reflejado en el tipo de hábitat en el cual las plántulas obtendrán su óptimo par su crecimiento y establecimiento.

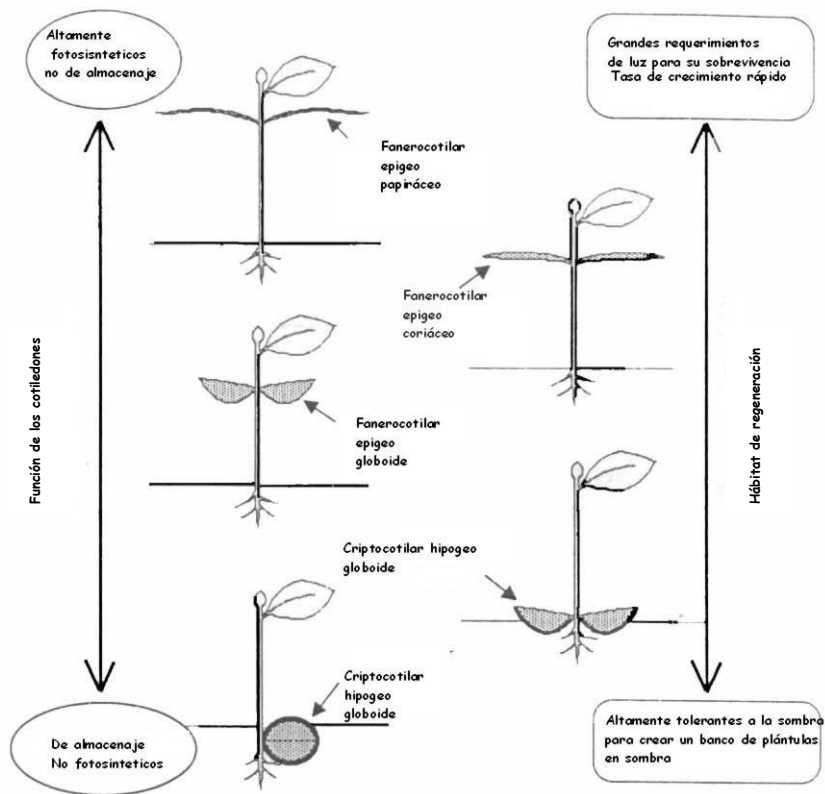


Fig. 2.1.6 Relación hipotética entre la morfología funcional de los cotiledones y regeneración de hábitats de especies de árboles tropicales. Indicando diferentes tipos de plántulas con su par de cotiledones y las primeras hojas verdaderas. De arriba hacia abajo, el grado de diferenciación fotosintético de los cotiledones decrece con el incremento del grosor y el grado de posición y exposición. Tomado de Kitajima, 1996.

En las gimnospermas el número de cotiledones es muy variable, en *Pinus maximartinezii*, por ejemplo, es posible encontrar de 18 a 24 cotiledones en un embrión (Niembro, 1988).

2.1.3.1 Tejidos de reservas en gimnospermas

En las semillas de gimnospermas, las reservas alimenticias se almacenan principalmente en el megagametofito, que es un tejido haploide y por función es comparable al endospermo (Niembro, 1988).

2.1.3.2 Tejidos de reservas en monocotiledóneas

En la mayoría de las monocotiledóneas las sustancias de reserva están almacenadas en el endospermo (tejido extraembrionario) por lo que éste se encuentra bien desarrollado y los cotiledones, que son delgados y muy delicados, funcionan como estructuras de absorción y de transporte de las reservas al embrión en crecimiento (Moreno, 1996).

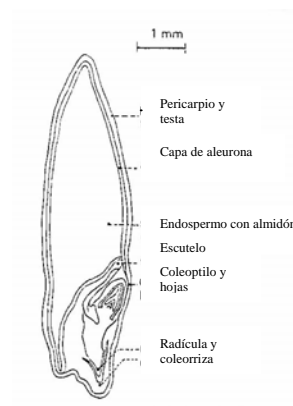


Fig. 2.1.7 Estructura de semilla de grano de *Triticum aestivum*. Tomado de Bewley, y Black, 1985.

2.1.3.3. Tejidos de reservas en dicotiledóneas

En muchas especies de dicotiledóneas como las Fabaceae, las sustancias de reserva se encuentran en los cotiledones, solo ocasionalmente el propio eje embrionario funciona como región de almacenamiento, (Niembro, 1988, Bewley, y Black, 1985).

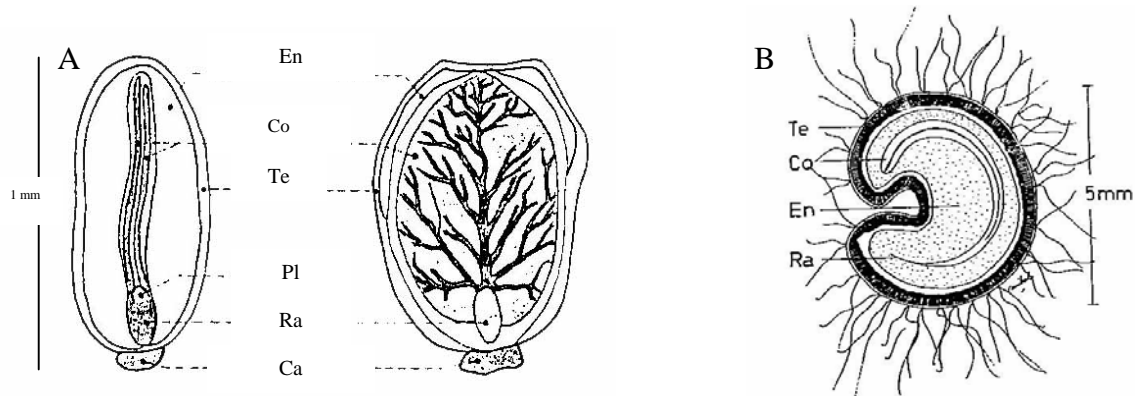


Fig. 2.1.8. Estructura de semillas de *Ricinus comunis* y *Cochlospermum vitifolium* . En endospermo, Co cotiledones, Te testa, Pl plúmula, Ra radícula, En endospermo, Ca caruncula. Tomado A de Bewley and Black, 1985 y B Niembro, 1988.

2.2. Reservas en semillas

Las semillas generalmente tienen un bajo porcentaje de humedad del 10-20% en su madurez. Por su forma compacta, tienen bajas cantidades de materiales estructurales, mientras que por otra parte, su función como planta no fotosintética en condición latente requiere una reserva diferente de material rico en energía, fácilmente digerible, que pueda proporcionar materia prima y energía para que la germinación se produzca (Bradford, 2004).

Los compuestos acumulados por las semillas varían ampliamente entre especies, pero se pueden categorizar en carbohidratos, aceites o lípidos, proteínas y fíto. Estos han sido ampliamente estudiados para cultivos de importancia económica (Kigel y Galili 1995, y Larkins y Vasil 1997 en Bradford, 2004, Bewley, y Black, 1985, Kozlowski y Gunn, 1972)

2.2.1. Carbohidratos

Los carbohidratos son la principal reserva en semillas, el almidón es el carbohidrato más común en las semillas aunque también puede haber hemicelulosa, amiloides y rafinosa,

oligosacáridos que pueden presentarse y algunas veces ser el principal carbohidrato de reserva. Otros carbohidratos presentes pero no de almacenamiento son la celulosa, pectinas y mucílagos (Bradford 2004, Bewley y Black 1985, Esau 1962, Kozlowski y Gunn 1972, Duffus y Slaughter 1980).

El almidón se encuentra almacenado en dos formas: amilosa y amilopectina ambos son polímeros de glucosa. La amilosa es una larga cadena de polímeros de unas 300 a 400 unidades de glucosa, cada molécula de glucosa está unida por enlaces glucosídicos α -1,4; la amilopectina es mucho más larga, y está constituida por una larga cadena de amilosa unidos en anillos α -1,6 para dar origen a una molécula ramificada. El almidón es almacenado en discretos cuerpos subcelulares llamados granos de almidón (Bradford, 2004, Bewley, y Black, 1985, Kozlowski y Gunn, 1972, Duffus y Slaughter, 1980, Buchanan, 2000).

Los granos de almidón pueden tener una forma característica para cada especie, por ejemplo: de forma esférica (soya), angular (maíz) o elíptica (frijol). La forma de los granos está determinada por la relación en los contenidos de amilosa y amilopectina. El tamaño de los granos es variable de 2-100 μ m en diámetro en una misma semilla. También se pueden encontrar finos granos de almidón embebidos en cuerpos proteicos en el citoplasma (Bewley, y Black, 1985).

El almidón es sintetizado de la sacarosa por una vía que involucra al citoplasma y los plastidios. La sacarosa es convertida de Fructuosa y UDP-Glc (uridina difosfoglucosa) por la sacarosa sintetasa. La fructuosa es subsecuentemente fosforilada a Fru-6-P por la hexocinasa y convertida a Glc-6-P por la hexosa fosfato isomerasa. UDP-Glc es también convertida primero a Glc-1-P y luego a Glc-6-P. Así, una molécula de sacarosa es convertida a dos moléculas de Glc-6-P, las cuales entran al plastidio llamado amiloplasto para la síntesis de almidón, vía un translocador en la membrana del plastidio. La Glc-6-P es convertida primero a Glc-1-P, a ADP-Glc por acción de la ADP-Glc pirofosforilasa. ADP-Glc-amilodón sintetasa adiciona las moléculas de glucosa de ADP-Glc no reducida al final y formando una cadena de amilopectina. Una enzima ramificadora del almidón es

responsable de la introducción de enlaces α -1,6 entre las moléculas de glucosa (Bradford, 2004). Fig. 2.2.1.

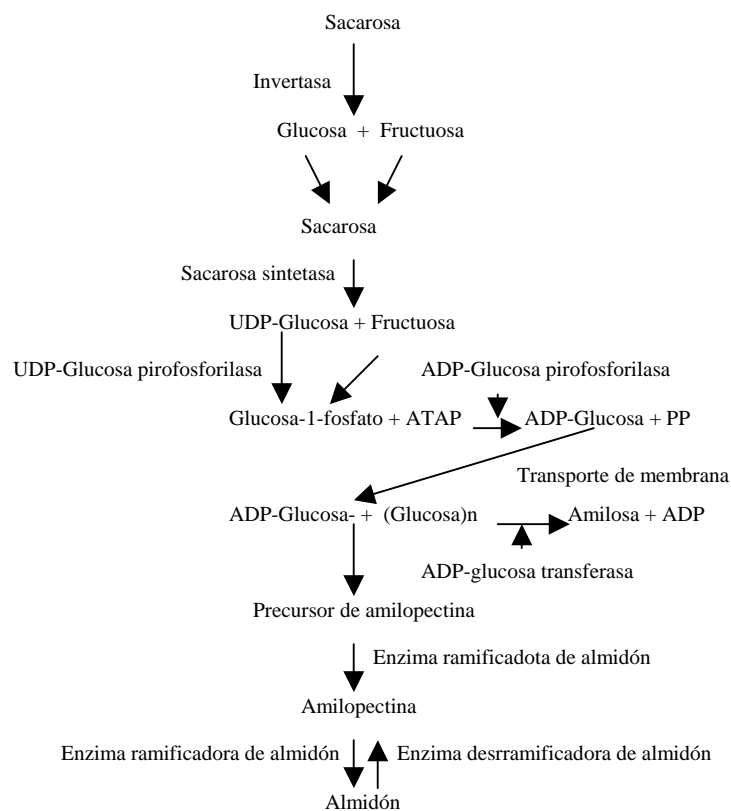


Fig. 2.2.1. Ruta metabólica para la síntesis de almidón. Tomado de Hannanh, 1997. En Larkins, y Vasil, 1997.

La hemicelulosa en algunas semillas puede ser el principal compuesto de reserva particularmente en ciertas semillas de leguminosas endospermicas, usualmente el almidón esta ausente en el tejido cuando la hemicelulosa esta presente en grandes cantidades. El endospermo o perispermo del café es extremadamente duro por la presencia de hemicelulosa en las gruesas paredes celulares, no hay cuerpos de almacenamiento de hemicelulosa.

Mucha de la hemicelulosa es manosa (una larga cadena de polímeros de manosa unidos por enlaces glucosidicos β -1,4, y en cantidades variables por enlaces α -1,6 para dar

origen a la galactomanosa, el número de cadenas presentes y su posición afecta la consistencia de la galactomanosa así puede ser muy dura si presenta pura manosa (el café contiene manosa y 2% de galactosa) o puede ser mucilaginoso presentando un alto contenido en galactosa. Dentro de las leguminosas la relación manosa-galactosa tiene un significado taxonómico. La glucomanosa en la cual una larga proporción de residuos de manosa es remplazada por glucosa, está esta restringida al endospermo de ciertas monocotiledóneas específicamente de los miembros de la familia Iridaceae y Liliaceae (Duffus y Slaughter, 1980). La galactomanosa también es sintetizada de la sacarosa. Seguida de la hidrólisis y la fosforilación, las hexosas son convertidas a GDP-Man y UDP-Gal. Una enzima asociada a una membrana (del retículo endoplasmico rugoso) la manosiltransferasa adiciona los residuos de Man de GDP-Man para alargar la cadena de manosa. Simultáneamente, una galactosiltransferasa adiciona las unidades de galactosa del UDP-Gal en ciertos intervalos específicos para cada especie y dar origen a la galactomanosa (Bradford, 2004, Duffus y Slaughter, 1980, Buchanan, 2000).

Otros componentes incluidos en la pared celular, son los xiloglucanos, también llamados amiloides porque presentan una reacción positiva al almidón, son cadenas lineales de moléculas de glucosa unidos por enlaces glucosídicos β -1,4 la glucosa es el esqueleto con pequeñas xilosas (y galactosas) al lado de la cadena, se encuentran en la pared celular de ciertos embriones de dicotiledóneas y en el endospermo de miembros de la familia Caesalpinoideae (Flores, 1999, Duffus y Slaughter, 1980,

Además de estos carbohidratos, las semillas maduras también pueden contener sacarosa, rafinosa, estaquiosa celulosa y otros azúcares no reducidos, pero generalmente contienen pocos o nada de azúcares reducidos tales como glucosa y fructuosa. Estos carbohidratos son usados para la respiración en la fase de imbibición de la semilla y también juega un papel importante en la tolerancia a la desecación y/o la longevidad de las semillas secas (Bradford, 2004).

2.2.2. *Grasas y Aceites*

Muchos lípidos almacenados en las semillas son grasas neutras o aceites si estos son líquidos arriba de 20°C, algunas semillas contienen apreciables cantidades de fosfolípidos, glicolípidos y esteroides. Los lípidos son insolubles en agua pero solubles en varios solventes orgánicos incluyendo: éter cloroformo y benceno. Estos son éteres de glicerol y ácidos grasos y también son llamados triglicéridos o triacilglicéridos. El número de cadenas de átomos de carbono se denota como R¹, R² y R³, pueden ser idénticas pero usualmente no lo son (Duffus y Slaughter, 1980, Bradford, 2004).

Los ácidos grasos se identifican de acuerdo al número de átomos de carbono y a las dobles ligaduras en la cadena. Los ácidos grasos saturados contienen un número igual de átomos de carbono y no contienen doble ligadura por ejemplo el ácido palmítico (16:0, 16 átomos de carbono y ninguna doble ligadura) es el ácido graso saturado más común en semillas oleaginosas. Pero los ácidos grasos predominantes en semillas son insaturados y de estos el oleico (18:1) y el linoleico (18:2) representan más del 60% de peso de todos los aceites en semillas cultivadas. Los ácidos grasos menos comunes son el ácido eúrico (22:1) y el ácido ricinoleico (12-hidroxi 18:1) (Duffus y Slaughter, 1980).

Los triglicéridos de reserva en semillas son almacenados en discretos organelos subcelulares- cuerpos de aceites, cuerpos de grasas o cuerpos de ceras (dependiendo de la consistencia del producto almacenado); Su tamaño va de 0.2-6 µm en diámetro dependiendo de la especie. En semillas que presentan una gran cantidad de aceites almacenados los cuerpos de aceite ocupan parte substancial del volumen de la célula (Bradford, 2004, Bewley, y Black, 1985, Kozłowski y Gunn, 1972, Duffus y Slaughter, 1980).

La principal forma de almacenamiento de los lípidos es como triacilglicéridos (TAG), tres ácidos grasos unidos al glicerol por un enlace éster. Estos son conocidos como lípidos neutros en contraste con los fosfolípidos que son polares, y que son el principal constituyente de las membranas celulares. Las propiedades de los aceites son determinadas por la estructura de los ácidos grasos, particularmente la longitud y el número de dobles ligaduras que estos contengan. Los ácidos grasos saturados no contienen dobles ligaduras y

tienen un alto punto de fusión a diferencia de los ácidos grasos insaturados los cuales contienen uno, dos o tres dobles ligaduras. Los ácidos grasos más comunes encontrados en semillas son el palmítico (16:0), oleico (18:1), y linoleico (18:2), con el esteárico (18:0) y el linolénico (18:3) también presentes en menor grado en algunas semillas. Los lípidos de reserva son generalmente encontrados en cuerpos lipídicos u oleosomas dentro de la célula (Bewley, y Black, 1985, Duffus y Slaughter, 1980, Buchanan, 2000).

La síntesis de triacilglicerol (Fig. 2.2.1.2) involucra diversos organelos celulares incluyendo el citoplasma, la mitocondria, los plastidios y el retículo endoplásmico (RE). La sacarosa es el punto de partida y es convertida a hexosa fosfato para posteriormente pasar a triosa fosfato. El glicerol-3-P entra al retículo endoplásmico para el paso final que es la síntesis del triacil glicerol. La triosa fosfato es también convertida a malato, la cual entra al plastidio y forma hexosa fosfato, el piruvato es convertido a acetato en la mitocondria, el cual se mueve al plastidio. Este compuesto es usado en el plastidio para la síntesis de ácidos grasos por la vía compleja que involucra la proteína transportadora Acetil. Las unidades de Acetil son adicionadas para alargar la cadena de los ácidos grasos hasta producir palmitato o estearato. Una desaturación puede formar oleato de estearato. Una futura desaturación o elongación puede ocurrir en el RE, y los ácidos grasos formados de una Acetil CoA son esterificados con el glicerol para formar triacilglicerol. Los triacilglicerol de *novo* son acumulados entre las dos capas de la doble membrana del RE, formando un cuerpo lipídico rodeado por una sola unidad de membrana. Al mismo tiempo una única proteína conocida como oleosina es sintetizada e incorporada dentro del cuerpo de la membrana, esta proteína de bajo peso molecular (15-26 kD) posee tres dominios estructurales C anfipático y un dominio N-terminal que se asocia con el citoplasma de la membrana, y un dominio central hidrofóbico que penetra la membrana y se queda embebido en la matriz del triacilglicerol. La oleosina estabiliza la membrana y previene la agregación del cuerpo lipídico (Bradford, 2004, Duffus y Slaughter, 1980, Buchanan, 2000).

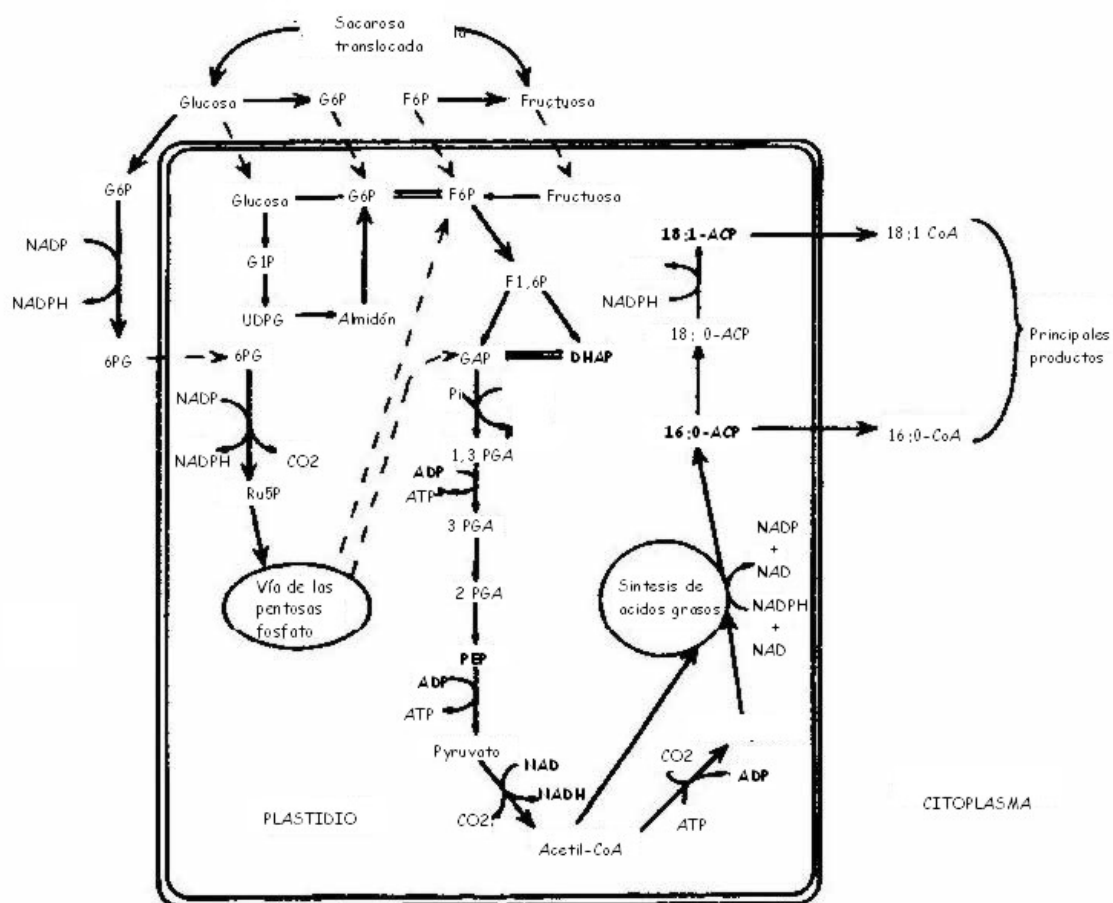


Fig. 2.2.2. Ruta metabólica para la conversión de carbohidratos a ácidos grasos. Tomado de Browse J. 1997. En Larkins y Vasil, 1997.

2.2.3. Proteínas.

Al igual que todos los tejidos de las plantas, las semillas contienen proteínas que son importantes por su papel estructural y su actividad enzimática. Sin embargo las semillas contienen proteínas adicionales que sirven como un recurso de aminoácidos para el crecimiento de la plántula. Como son una fuente de recurso para la nutrición humana y animal mucho se conoce sobre las proteínas de almacenamiento de semillas de especies cultivadas, principalmente de granos y cereales (Duffus y Slaughter, 1980, Bewley, y Black, 1985, Bradford, 2004).

De acuerdo a la clasificación de Osborne (1924) las proteínas de las semillas pueden dividirse en cuatro clases en relación a su solubilidad (1) albuminas solubles en agua a pH neutro, (2) globulinas, solubles en soluciones de sal pero insolubles en agua (3) glutelinas, solubles en soluciones ácidas o básicas y; (4) prolaminas solubles en alcoholes acuosos (70-90%). Las albuminas incluyen muchas enzimas solubles y otras proteínas que no son específicamente proteínas de almacenamiento. Las albuminas son la principal proteína de almacenamiento de las dicotiledóneas, y las glutelinas y las prolaminas predominan en cereales (excepto por la avena que posee un alto porcentaje de globulinas).

Puesto que las proteínas están constituidas por aminoácidos, son un mecanismo para almacenar nitrógeno orgánico. La cantidad y la proporción de los aminoácidos determinan el valor nutricional de las proteínas en diferentes semillas. Por ejemplo, las glutelinas y prolaminas de cereales son generalmente bajas en lisina pero altas en metionina. En contraste, las semillas de leguminosas son a menudo altas en lisina pero bajas en metionina (Bradford, 2004, Bewley, y Black, 1985).

Las proteínas de almacenamiento son sintetizadas en grandes cantidades durante la fase de desarrollo y acumulación de peso seco de la semilla. Característicamente las proteínas de almacenamiento son oligómeros consistiendo de múltiples subunidades de diversos tamaños, unidos por enlaces disulfuro o de hidrogeno, interacciones iónicas o interacciones hidrofóbicas. Son depositadas generalmente dentro de organelos llamados cuerpos proteicos. En cereales dada la alta insolubilidad de las prolaminas, éstas son sintetizadas en el retículo endoplásmico y son transportadas en vesículas provenientes del aparato de golgi a vacuolas, las cuales se subdividen y son llenadas por proteínas para formar los cuerpos proteicos. Un péptido señal en el N-terminal de la proteína se inserta directamente a la membrana del RE y los residuos de la proteína se comienzan a sintetizar (Fig. 2.2.3). En adición las proteínas contenidas en la vacuola contienen información adicional en la estructura de los aminoácidos para ser procesados en el aparato de golgi y ocupar el lugar celular correspondiente. Las proteínas como las lectinas pueden ser glicosiladas por la adición de azúcares u oligosacáridos lo cual también ocurre en el RE. En

muchos casos futuras remociones de varios segmentos de péptidos o enlaces disulfuro se presentan en un orden que resultan en la conformación final de la proteína y el ensamble completo de la holoproteína (Bradford, 2004, Bewley, y Black, 1985, Herman, et. Al, 1999, Buchanan, 2000).

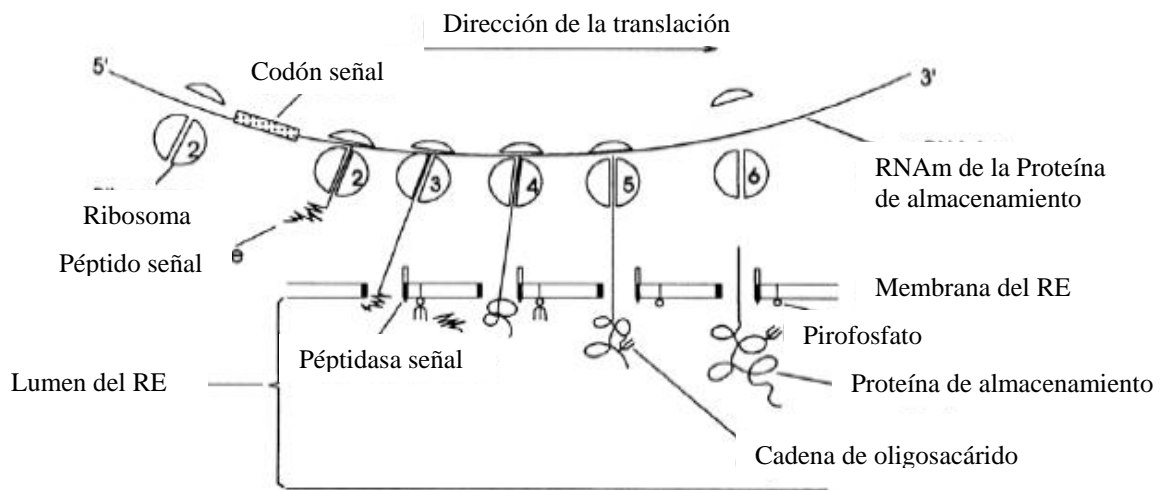


Fig. 2.2.3. Síntesis de proteínas. Tomado de Bewley, y Black, 1985.

2.2.4. Fitol y minerales

El fitato (ácido mioinositol hexafosfórico) es la principal reserva de fósforo en semillas, y otros minerales inorgánicos (potasio, magnesio y sales de calcio) son almacenados por el ácido fítico; el fitato se localiza en globoides algunos dentro de cuerpos proteicos. La deposición del fitol y las proteínas de almacenamiento dentro de cuerpos proteicos ocurre simultáneamente (Bradford, 2004, Bewley, y Black, 1985, Duffus y Slaughter, 1980).

2.3. Determinación de compuestos en semillas

Aunque existe un sin número de técnicas que cuantifican compuestos en tejidos, son pocos los que nos dan una idea de la composición y ubicación de éstos en las células, siendo las técnicas de histoquímica microscópica la que ofrece respuesta a dicha pregunta (Jensen, 1962).

2.3.1. Carbohidratos

Son muy pocos los métodos para el estudio de carbohidratos en plantas, los cuales se han enfocado más a los carbohidratos de la pared. Así por ejemplo no hay procedimiento para la localización de polisacáridos solubles, para polisacáridos insolubles hay sólo un método y muy pocos para la localización de polisacáridos específicos (Jensen, 1962).

Se cuenta con un método para la localización de polisacáridos totales complementarios de la célula. La base de la reacción es la producción de aldehídos por la acción de un agente oxidante en el polisacárido. El aldehído reacciona con un colorante produciendo un complejo altamente coloreado. El oxidante más común es el ácido peryodico (HIO_4). Para que esta reacción ocurra los grupos hidroxilos del azúcar deben estar libres. En general, si éstos están sustituidos o envueltos en un enlace no reaccionan. Este parece ser el caso de los ácidos nucleicos ribosa y desoxirribosa. Si uno de los hidroxilos es sustituido por un grupo amino o un grupo carbonilo la reacción podría llevarse a cabo. Este parece ser el caso de la quitina, dando una reacción positiva. La coloración es desarrollada por la reacción de los aldehídos con el colorante de fucsina, en solución ácida con exceso de SO_2 , la fucsina es transformada en un compuesto coloreado, ácido sulfinico-N (también llamado leucofucsina), dando una coloración muy fuerte cuando se adiciona a aldehídos, este reactivo es comúnmente llamado reactivo de schiff. Esta prueba para carbohidratos es a menudo llamada ácido peryodico-reactivo de schiff. Esta reacción comprende polisacáridos y otros sacáridos complejos que contienen hexosas y pentosas y ácido hexurónico y todos los componentes de la pared célula reaccionan igualmente bien (Jensen, 1962, Berlyn y Miksche 1971).

Una de las histoquímicas específicas para polisacáridos, antigua pero muy efectiva, es la de lugol o yoduro de potasio, yodo (IKI) para el almidón, la base de la reacción parece ser la acumulación de yodo en el centro de la hélice de la molécula de almidón, (Johansen, 1940, Jensen, 1962, Berlyn y Miksche 1971).

2.3.2. *Proteínas*

Muchos análisis histoquímicos de proteínas se han hecho en tejidos de plantas para interpretar la cantidad de protoplasma presente en la célula, es una medida de crecimiento celular y es la base para la expresión de actividad de otros componentes celulares (Johansen, 1940, Jensen, 1962). La localización de proteínas puede dividirse en dos grupos. El primer grupo incluye técnicas que visualizan todas las proteínas en la célula, estas técnicas son análogas a la del ácido periódico-reactivo de schiffs. El segundo grupo incluye técnicas que tiñen aminoácidos específicos, localizando las proteínas que contienen estos aminoácidos (Berlyn y Miksche 1971). Un métodos conocido es la reacción de ninhidrina donde se calienta el material vegetal con ninhidrina (tricetohidrialdehido) y el color azul aparece indicando la localización de aminoácidos.

Se sabe que la reacción involucra la producción de un aldehído estable no difusible. Este aldehído es la base para utilizar el reactivo de schiff para la localización de α -aminoácidos, actualmente el método requiere la presencia de ambos aminoácidos α -amino y α -carboxilo para dar positivo la prueba. Además de la ninhidrina, el aloxan puede usarse para la producción del aldehído (Jensen, 1962, Berlyn y Miksche 1971).

2.3.3. *Lípidos*

Los lípidos son difíciles de trabajar con histoquímicas. Métodos simples tales como el peso del tejido antes y después de la extracción con uno o más solventes orgánicos, no son del todo aceptables por numerosas razones. Una es la dificultad en tomar las medidas

con suficiente veracidad. Otra es que los solventes orgánicos no solo remueven los lípidos sino también sustancias no lipídicas, que incluyen aminoácidos, bases nitrogenadas, algunos azúcares y otras sustancias. Los lípidos usualmente primero son extraídos y purificados para ser medidos o identificados por una serie de técnicas. Una de las dificultades principales en la localización de lípidos es su solubilidad en solventes orgánicos dado que todos los procesos histológicos se basan en el uso de éstos (Jensen, 1962).

Los procedimientos actuales para la localización de lípidos se encuentran dentro de dos clases: 1) Basado en la solubilidad selectiva de los colorantes en los lípidos o también llamado método físico y 2) el basado en reacciones químicas con lípidos o método químico.

El colorante utilizados son el sudan, nilo azul y colorantes fluorescentes, entran en el primer grupo. El tetróxido de osmio, Orange-G, y el ácido paracético-reactivo de schiff se ubican en el segundo grupo En las tinciones de sudan (Sudan B, Sudan III y Sudan IV) los colorantes se disuelven en alcohol, trietileno fosfato, propileno o etilen glicol, aunque el alcohol fue el primer solvente usado con los colorantes de Sudan. Las bases de la acción del colorante sudan es que es más soluble en los lípidos que en el solvente en el cual está inicialmente disuelto. El tejido es simplemente colocado en el colorante y los lípidos lo acumulan. Los aceites tienden a acumular el colorante mucho más fácilmente que las grasas. Los procedimientos basados en reacciones químicas son muy pocos. El método más antiguo utiliza tetróxido de osmio para fijar el material. Todos los lípidos teñidos se cree que reaccionan con el tetróxido de osmio en las dobles ligaduras presentes en los ácidos grasos insaturados en la molécula del lípido. Sin embargo el tetróxido de osmio puede reaccionar con otros componentes celulares y es extremadamente peligroso (Jensen, 1962, Berlyn y Miksche 1971).

2.4. Crecimiento vegetal

El crecimiento puede describirse como una serie de cambios irreversibles en el tiempo, estos cambios pueden darse en tamaño, a menudo en forma y ocasionalmente en número (Evans, 1972, Hunt, 1978, Hunt, 1990).

El crecimiento vegetal constituye el resultado de un conjunto de procesos fisiológicos que están ocurriendo simultáneamente en el individuo como la fotosíntesis, la respiración, la absorción y el transporte de nutrientes, la reubicación de fotosintatos, y el estado hídrico de la planta.

2.4.1. Crecimiento como una respuesta diferencial a la captura de recursos

La mayoría de las plantas vasculares tienen la posibilidad de responder ante cambios en los recursos debido a que son capaces de llevar a cabo ajustes plásticos en el tamaño, distribución y morfología de sus órganos (Crick y Grime, 1987; Grime et al., 1986; Jackson y Caldwell, 1989; Campbell et al., 1991) con el fin de compensar la limitación de recursos mediante cambios en la asignación de recursos- hacia órganos o funciones- que optimicen la captura del recurso limitante. En las plantas esta plasticidad puede manifestarse como cambios en la reasignación interna de los recursos, que pueden relacionarse con patrones de asignación de materia seca entre la parte aérea y la parte subterránea (Aung, 1974; Bloom et al., 1985; Crick y Grime, 1987, Grime et al., 1986). Una manera de evaluar la plasticidad es mediante el análisis de crecimiento, el cual permite dilucidar las relaciones entre los mecanismos que controlan el crecimiento ya que considera los cambios en ciertos componentes de éste que podrían afectar la producción de materia seca (Evans, 1963; Grime y Hunt, 1976; Grime, et al. 1986), cambios que pueden manifestarse como incrementos en los parámetros medidos (Hunt, 1978), lo cual nos permite hacer comparaciones a nivel inter e intraespecífico de las estrategias y tendencias en el crecimiento de las plantas (Bazzaz, 1996).

2.4.2. Análisis de crecimiento

Evans (1972) menciona que los primeros estudios de crecimiento de plantas se realizaron con el fin de optimizar el rendimiento agrícola y que éstos sentaron las bases del análisis de crecimiento, nombre genérico que se le ha dado al conjunto de métodos para evaluar el crecimiento de las plantas.

Se considera que el análisis de crecimiento representa el primer paso en el análisis de la productividad primaria, siendo un enlace entre el registro de la productividad vegetal y su investigación por métodos morfofisiológicos, pudiendo ubicarse consecuentemente dentro del ámbito de los estudios ecofisiológicos. Su ventaja radica en la facilidad de obtención de los datos en los cuales se basa, como son el peso seco de las plantas completas y/o de sus partes (hojas, tallo, raíz) y las dimensiones de sistema asimilatorio (área foliar, área de hojas y tallos, etc.), (Kvet et al., 1971).

Las variables contempladas en el análisis se clasifican tradicionalmente, siguiendo a Evans y Hughes (1961), como variables morfogénéticas y variables de crecimiento. Las primeras describen la condición de una planta en un momento dado y pueden calcularse mediante una sola cosecha, como son las relaciones de peso y área foliar (LWR y LAR), o el área foliar específica (SLA). En tanto que las segundas, tales como la tasa de asimilación neta (NAR) y la tasa de crecimiento relativo (RGR), describen el proceso de crecimiento de las plantas y deben estimarse con un mínimo de dos cosechas (Douglas, 1989).

III OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Conocer si existe alguna relación entre el tipo de cotiledones, la ubicación y el tipo de reservas de la semilla con el crecimiento en 22 especies leñosas de la selva baja caducifolia, desde la protrusión de la radícula hasta la caída de los cotiledones.

OBJETIVOS PARTICULARES

- *Conocer el tipo y ubicación de reservas predominantes en 22 especies.*

- *Conocer la contribución de las reservas en el crecimiento temprano de cinco especies leñosas.*

Hipótesis

Las semillas tendrán como principal reserva a los carbohidratos, aun cuando estén presentes como reservas, lípidos y proteínas, en diferente proporción según la especie.

Especies que presenten cotiledones fanerocotilares coriáceos, las reservas se ubicaran preferentemente en los cotiledones.

La velocidad de crecimiento de diferentes especies (R-rápida, L-lenta) estará en función del tipo de reserva

Especies con RGR rápida presentarán como reserva predominante carbohidratos y las especies con RGR lenta presentarán como reserva predominante lípidos.

IV MÉTODO

4.1. Especies de estudio

Se estudiaron 22 especies leñosas de la selva Baja Caducifolia de Chamela, Jalisco, que se eligieron con base en estudios previos de la velocidad de la tasa relativa de crecimiento (RGR), rápida (R), y lenta (L), y al tipo de cotiledones que presentan (Acosta, comunicación personal, González, 2002). Tabla 4.1.

4.1.1. Procedencia de material biológico

La Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología de la UNAM se localiza en la costa del Pacífico mexicano en el meridiano 105° 01 w y el paralelo 19° 29 N, políticamente se encuentra en el municipio de La Huerta del estado de Jalisco. Cubre una extensión de 3,300 ha.

La temperatura media anual es de 24.9°C, los valores mínimos mensuales oscilan entre 14.8 y 22.9° C, mientras que los máximos mensuales entre 29.1 y 32°C. La temperatura fluctúa en rangos muy estrechos a lo largo del año, en enero se registra la media mensual más baja (20°C) y en agosto la más caliente (27°C). La precipitación media anual es de 748 mm, el 80% de la lluvia se distribuye de julio a noviembre (Bullock, 1986). Se ha clasificado el clima como tropical subhúmedo, en el extremo seco del tipo cálido-húmedo y con régimen de lluvias en el verano. La dinámica de la precipitación delimita dos estaciones climáticas: La seca que transcurre de diciembre a junio, y la húmeda de julio a octubre.

La vegetación que predomina en este lugar es la selva baja caducifolia Otro tipo de vegetación importante en la zona es la selva mediana subcaducifolia (Miranda y Hernández X. 1963).

Se han identificado más de 200 especies de árboles en la zona de estudio. Entre las más importantes destacan *Guapira linereaobractea*, *Plumeria rubra*, *Bursera instabilis*,

Lonchocarpus eriocarinalis y *Celaenodendron mexicanum*. Las especies con hojas compuestas constituyen hasta el 75% del total, en cuanto a número de individuos, de especies y de área basal. Las leguminosas predominan en el área, alcanzan el 30% de valor de importancia, el 11% la familia Euphorbiaceae, y el 4% para la familia Burseraceae.

Tabla 4.1. Lista de especies estudiadas (nomenclatura según Lott, 1985, 1993) para el análisis cualitativo de reservas en semillas, con base en la velocidad de la tasa relativa de crecimiento (RGR) R rápido o L lento (Gonzalez 2002) y al tipo de cotiledones: epigeo fanerocotilar papiráceo (EFP), y, epigeo fanerocotilar coriáceo; y biomasa de la semilla (EFC), biomasa de las semillas ($gr \pm$ desviación estándar) (Acosta, comunicación personal).

ESPECIE	FAMILIA	BIOMASA SEMILLA (gr)	RGR	TIPO DE COTILEDON
<i>Crescentia alata</i>	Bignoniaceae	0.0287 \pm 0.0426	Lento	EFC
<i>Tabebuia donell-smithii</i>	Bignoniaceae	0.0042 \pm 0.0007	Rápido	EFC
<i>Tabebuia rosea</i>	Bignoniaceae	0.0511 \pm 0.0066	Rápido	EFC
<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	0.0812 \pm 0.0142	Rápido	EFP
<i>Cordia alliodora</i>	Borraginaceae	0.0131 \pm 0.0023	Lento	EFP
<i>Bursera instabilis</i>	Burseraceae	0.0167 \pm 0.0021	Lento	EFP
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Cochlospermaceae	0.0393 \pm 0.002	Rápido	EFP
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	Convolvulaceae	0.0668 \pm 0.013	Rápido	EFP
<i>Acacia angustissima</i>	Leguminosae	0.0069 \pm 0.0007	Rápido	EFC
<i>Albizia occidentalis</i>	Leguminosae	0.0584 \pm 0.0155	Rápido	EFC
<i>Apoplanesia paniculata</i>	Leguminosae	0.0021 \pm 0.0005	Rápido	EFP
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	Leguminosae	0.1657 \pm 0.0132	Lento	EFC
<i>Caesalpinia platyloba</i>	Leguminosae	0.1104 \pm 0.0124	Lento	EFC
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>	Leguminosae	0.0211 \pm 0.0021	Lento	EFC
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Leguminosae	0.6275 \pm 0.0766	Rápido	EFC
<i>Lonchocarpus eriocarinalis</i>	Leguminosae	0.4014 \pm 0.0532	Lento	EFC
<i>Coccoloba barbadensis</i>	Polygonaceae	0.063 \pm 0.0132	Lento	EFP
<i>Ruprechtia fusca</i>	Polygonaceae	0.0205 \pm 0.0015	Lento	EFP
<i>Hintonia latiflora</i>	Rubiaceae	0.00087 \pm 0.0003	Lento	EFP
<i>Recchia mexicana</i>	Simaroubaceae	0.4217 \pm 0.0437	Lento	EFC
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculiaceae	0.0049 \pm 0.0004	Rápido	EFP
<i>Heliocarpus pallidus</i>	Tiliaceae	0.00064 \pm 0.0002	Rápido	EFP

E= Epigeo (de Vogel, 1980)
 F= Fanerocotilar (de Vogel, 1980)
 P= Papiráceo (de Vogel, 1980)
 C = Coriáceo (Miquel, 1987)

4.2. Determinación de compuestos en semillas

Se trabajó con semillas maduras de las 22 especies previamente colectadas del año 2002, de 10 individuos diferentes, por especie). Se extrajeron los embriones de las semillas sumergiéndolas en agua aproximadamente por una hora, dependiendo de la dureza de las cubiertas seminales y de la dificultad que ésta presentó para retirarla y en caso de presentar compuestos hidrofóbicos se sumergieron por una hora en KOH para retirarlos (Márquez, comunicación personal) como en *Ruprechtia fusca* y *Coccoloba barbadensis*). Una vez obtenidos los embriones se realizaron pruebas histoquímicas para conocer el tipo de reservas presentes, la cual consistió en: fijar, deshidratar, incluir en parafina (hasta por un mes en algunas especies), realizar cortes (longitudinales con un grosor de 10 micras) con un micrótopo de rotación, y se tiñeron las muestras, para localizar e identificar cualitativamente las sustancias presentes en los tejidos del embrión (López Curto et al. 1998).

Las pruebas histoquímicas que se realizaron fueron las siguientes: Rojo "O" de aceite, para reservas lípidicas, que también evidencia cutina y suberina. Azul mercúrico de bromofenol, para detectar proteínas. Para carbohidratos se aplicaron dos pruebas con el fin de diferenciar si éstos eran almidón u otro tipo de polisacáridos diferentes al almidón, dichas pruebas fueron, ácido peryodico-reactivo de shiff (APS), para polisacáridos insolubles y lugol para la identificación de almidón (López Curto et al. 1998).

Específicamente para la prueba para evidenciar lípidos, dada la solubilidad de éstos en los solventes, se procedió a realizar cortes longitudinales de 15 micras en fresco por congelación, en un criostáto (Cryo-cut microtome, american corporations, modelo 8840) a -22°C, posteriormente se colocaron las muestras en un portaobjetos y se procedió a teñir.

Posteriormente se realizaron observaciones al microscopio para identificar el tipo de reservas presentes. Las laminillas se fotografiaron y se determino cualitativamente el contenido de reservas considerando que espacio ocupaban éstas dentro de las células.

Se construyó un árbol filogenético (según Cronquist) con base al orden de aparición de las especies estudiadas y se incluyó el tipo de reservas que se encontraron en las semillas, y de ésta forma evidenciar alguna tendencia.

Con los datos obtenidos sobre el tipo de reservas presentes en las semillas y datos bibliográficos sobre la velocidad de la tasa relativa de crecimiento (valores de RGR, tipo de crecimiento con base en la RGR (rápida o lenta) tiempo de retención de los cotiledones, presencia de tejido extraembrionario de reserva y biomasa de la semilla se realizó un cluster para analizarse en conjunto y determinar si existía relación entre las reservas encontradas en las semillas y los caracteres mencionados.

4.3. Análisis de crecimiento

Con base al tipo de cotiledones (fanerocotilar papiráceos y fanerocotilar coriáceos), al tipo de reservas en semillas (lípidos, proteínas y carbohidratos) y en la velocidad de la tasa relativa de crecimiento (rápida o lenta) que las 22 especies presentaron, se seleccionaron cinco especies para realizar un experimento y conocer la contribución de las reservas seminales en el inicio del crecimiento.

Se germinaron semillas colectadas de por lo menos 10 individuos de cada especie en charolas de plástico cubiertas con plástico transparente para conservar la humedad con un fotoperíodo de 12 horas de luz, 12 horas de oscuridad y una temperatura de 28°C en el Instituto de Ecología de la UNAM. Una vez germinadas se transplantaron en bolsas de plástico negro (una plántula por bolsa), utilizando 2 kg de arena sílice (por plántula), como sustrato, sin fertilizante, con riego diario con una temperatura de 28°C y se crecieron en cámaras de crecimiento. Para conocer si el tipo de cotiledón contribuye al crecimiento y/o tiene diferente función según su morfología; se aplicaron dos intensidades de radiación: una en completa oscuridad y otra con una densidad de flujo fotónico de $150 \mu\text{mol}/\text{m}^{-2}\text{seg}^{-1}$ con un fotoperíodo de 12 horas de luz, 12 horas de oscuridad.

Se realizaron seis cosechas destructivas para cada especie, en diferentes tiempos (ver tabla 4.2), el cual estuvo en función del tiempo de retención de los cotiledones.

Tabla 4.1. Tiempo en el cual se realizaron las cosechas para las seis especies utilizadas en las que se evaluó la duración de las reservas con base en el tiempo de retención de los cotiledones.

Especie	Cosecha 1 (días)	Cosecha 2 (días)	Cosecha 3 (días)	Cosecha 4 (días)	Cosecha 5 (días)	Cosecha 6 (días)
<i>Albizia occidentalis</i>	2	6	10	14	18	22
<i>Ceiba pentandra</i>	2	6	12	18	24	35
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	2	6	12	18	24	-
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	2	6	12	18	24	40
<i>Tabebuia rosea</i>	2	6	12	18	24	58

Diseño experimental

5 especies * 2 tratamientos de luz * 8 repeticiones * 6 cosechas

Cada cosecha consistió en obtener el área de las hojas y cotiledones (si estaban presentes) con un integrador de área foliar (L3000A, LI-COR Inc. Lincoln, Nebraska), la raíz, tallo, cotiledones y hojas se colocaron en bolsas de papel encerado para ser deshidratadas en un horno a 80°C durante 24 horas, posteriormente se obtuvo el peso seco con una balanza semianalítica (Sartorius BP 310P, Alemania).

Se llevó a cabo el procesamiento de dichos datos y se realizó el análisis de crecimiento de acuerdo con Hunt (1982) para cada especie, del que se obtuvieron los parámetros clásicos del análisis de crecimiento, que son: RGR (tasa relativa de crecimiento), NAR (tasa neta de asimilación), LAR (proporción de área foliar), LWR (índice de peso foliar, SWR (índice de peso del tallo), RWR (índice de peso de la raíz) SLA (área foliar específica) y R/S (relación raíz/vástago).

En el análisis de crecimiento, para comparar los tratamientos bajo condiciones de luz, se tomaron para todas las especies el tiempo de 24 días, solo en *Albizia occidentalis* se tomo a los 22 días (ya que fue el tiempo de retención de los cotiledones para esta especie).

Una vez obtenidos estos parámetros se aplicó un análisis de varianza de dos factores (tiempo y tratamiento de luz), y se aplicó la prueba LSD para la comparación múltiple. Cuando fue necesario se transformaron los datos con logaritmo natural, para cumplir los supuestos del análisis.

V RESULTADOS

5.1. Reservas en semillas

De las 22 especies analizadas las reservas predominantes fueron proteínas en 8 especies (*Bursera instabilis*, *Caesalpinia sclerocarpa*, *Cochlospermum vitifolium*, *Cordia alliodora*, *Crescentia alata*, *Hintonia latiflora*, *Tabebuia donell-smithii* y *Caesalpinia eriostachys*) proteínas y lípidos en 7 especies (*Apoplanesia paniculata*, *Ceiba pentandra*, *Guazuma ulmifolia*, *Heliocarpus pallidus*, *Tabebuia rosea*, *Caesalpinia platyloba* y *Ipomoea wolcotiana*) almidón en 3 especies (*Recchia mexicana*, *Coccoloba barbadensis* y *Ruprechtia fusca*) 2 para proteínas y almidón, y proteínas y otros polisacáridos *Acacia angustissima* y *Lonchocarpus eriocarinalis* y *Albizia occidentalis* y *Enterolobium cyclocarpum* respectivamente). Solo 5 especies presentaron las tres reservas -proteínas-lípidos y carbohidratos- *R. fusca*, *C. barbadensis*, *C. platyloba*, *L. eriocarinalis* y *A. angustissima* Tabla 5.1.

Excepto por *R. mexicana* las especies presentaron una gran cantidad de proteínas.

E. cyclocarpum, *A. angustissima*, y *A. occidentalis* presentaron una mínima cantidad de lípidos como reserva.

Las especies que presentaron almidón fueron *R. mexicana*, *R. fusca*, *C. barbadensis*, *E. cyclocarpum* (Fig. 5.3.3), *C. platyloba*, *L. eriocarinalis* y *A. angustissima*, siendo la reserva predominante para las tres primeras y en menor proporción para las demás.

Solo *Albizia occidentalis* (Fig. 5.2.4), *C. eriostachys* y *E. cyclocarpum* (Fig. 5.3.4) presentaron otros carbohidratos, diferentes al almidón.

5.1.1. Ubicación de reservas

Cabe señalar que todas las especies estudiadas presentaron una reacción positiva a las pruebas histoquímicas aplicadas, pero algunos compuestos se localizaron en la pared celular, como fue el caso para la prueba de polisacáridos (Figs. 5.4.4, 5.5.4, 5.6.4, 5.7.4 y 5.8.4) y lípidos por lo que no se consideraron como compuestos de reserva.

La ubicación de los compuestos de reservas fue en los cotiledones (Figs.5.2 5.3 y 5.4) y en el tejido extraembrionario de reserva, si este se encontraba presente (Figs. 5.4-5.8)

De todas las especies analizadas solo ocho especies presentaron tejido extraembrionario de reserva, de las cuales cuatro presentan una gran cantidad de éste y el embrión tiende a reducirse, dichas especies fueron: *R. fusca*, *C. barbadensis*, *Cochlospermum vitifolium* (Fig. 5.7.2), y *Hintonia latiflora*, contrario a lo que se observó en las especies donde el tejido extraembrionario de reserva fue escaso y el embrión ocupó un mayor volumen en la semilla (*Heliocharpus pallidus*, *Ceiba pentandra* (Fig. 5.5.2), *Guazuma ulmifolia* y *Cordia alliodora*). Todas las especies que presentaron tejido extraembrionario de reserva tienen cotiledones papiráceos.

En general todas las especies con cotiledones papiráceos presentaron una gran cantidad de lípidos (Figs. 5.4.6, 5.5.6 y 5.7.6) en éstos y no presentaron almidón Tabla 5.1.

En las especies con cotiledones coriáceos (las 12 especies restantes) las reservas se ubicaron en éstos y los compuestos de reserva fueron lípidos y/o almidón pero uno de estos compuestos predominó, como en *C. platyloba*, *A. angustissima* y *L. eriocarinalis*

Tabla 5.1. Reservas de semillas y ubicación de éstas, en 22 especies de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Tejido extraembrionario de reserva TER, cotiledones COT.

ESPECIE	RESERVA PREDOMINANTE	OTRAS RESERVAS	ORGANO DE ALMACENAMIENTO	TIPO DE COTILEDON
<i>Recchia mexicana</i>	Almidón	Proteínas	COT	EFC
<i>Coccoloba barbadensis</i>	Almidón	Proteínas y lípidos	TER y COT	EFP
<i>Ruprechtia fusca</i>	Almidón	Proteínas y lípidos	TER y COT	EFP
<i>Bursera instabilis</i>	Proteínas	Lípidos	COT	EFP
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>	Proteínas	Lípidos	COT	EFC
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Proteínas	Lípidos	TER y COT	EFP
<i>Cordia alliodora</i>	Proteínas	Lípidos	COT	EFP
<i>Crescentia alata</i>	Proteínas	Lípidos	COT	EFC
<i>Hintonia latiflora</i>	Proteínas	Lípidos	TER y COT	EFP
<i>Tabebuia donell-smithii</i>	Proteínas	Lípidos	COT	EFC
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	Proteínas	Lípidos y otros polisacáridos	COT	EFC
<i>Acacia angustissima</i>	Proteínas y almidón	–	COT	EFC
<i>Lonchocarpus eriocarinalis</i>	Proteínas y almidón	Lípidos	COT	EFC
<i>Apoplanesia paniculata</i>	Proteínas y lípidos	–	COT	EFP
<i>Ceiba pentandra</i>	Proteínas y lípidos	–	TER y COT	EFP
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Proteínas y lípidos	–	COT y TER	EFP
<i>Heliocarpus pallidus</i>	Proteínas y lípidos	–	COT y TER	EFP
<i>Tabebuia rosea</i>	Proteínas y lípidos	–	COT	EFP
<i>Caesalpinia platyloba</i>	Proteínas y lípidos	Almidón	COT	EFC
<i>Ipomoea wolcotiana</i>	Proteínas y lípidos	Otros polisacáridos	COT	EFP
<i>Albizia occidentalis</i>	Proteínas y otros polisacáridos	–	COT	EFC
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Proteínas y otros polisacáridos	Almidón	COT	EFC

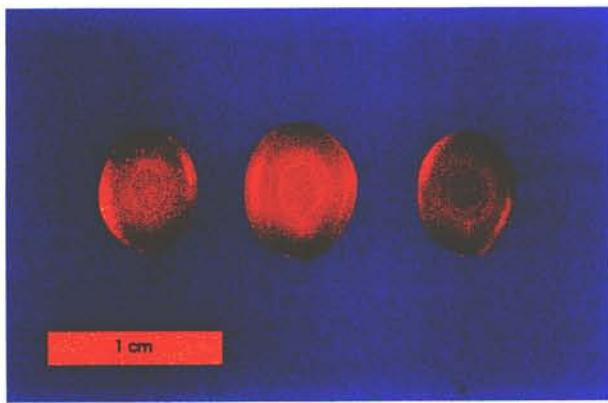


Fig.5.2.1. Semillas de *Albizia occidentalis*

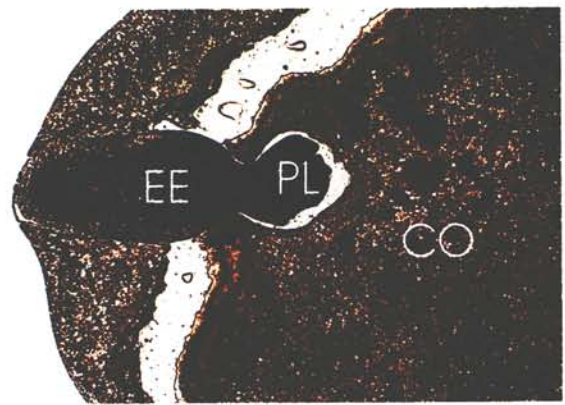


Fig.5.2.2. Corte longitudinal de embrión de *A. Occidentalis*, eje embrionario (EE), cotiledón (CO), plúmula (PL). Aumento 5X.



Fig. 5.2.3. Corte longitudinal de cotiledón de *A. occidentalis*, para evidenciar almidón. La prueba no fue positiva. Aumento 100X.

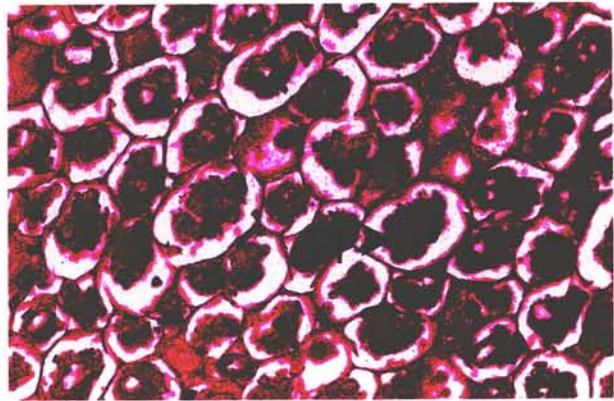


Fig. 5.2.4. Corte longitudinal de cotiledón de *A. occidentalis*, donde se evidencia la presencia de polisacáridos insolubles (PI). Aumento 100X.

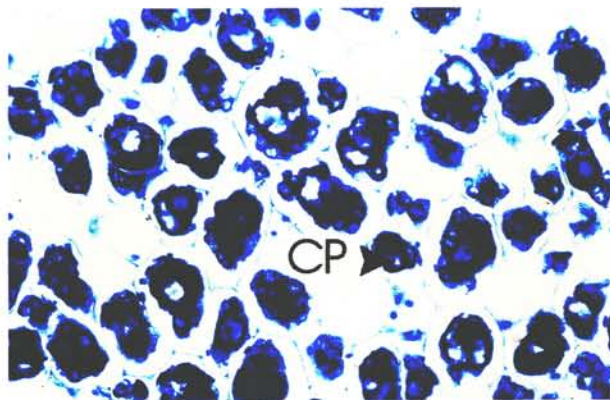


Fig. 5.2.5. Corte longitudinal de cotiledón *A. occidentalis*, donde se evidencia la presencia de cuerpos proteicos (CP). Aumento 100X

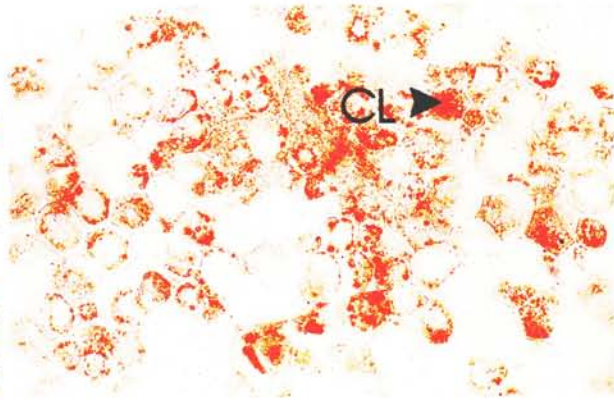


Fig. 5.2.6. Corte longitudinal de cotiledón de *A. occidentalis* donde se observa la presencia de cuerpos lipídicos (CL). Aumento 100X.s

Fig. 5.2. Reservas en cotiledones de *Albizia occidentalis*

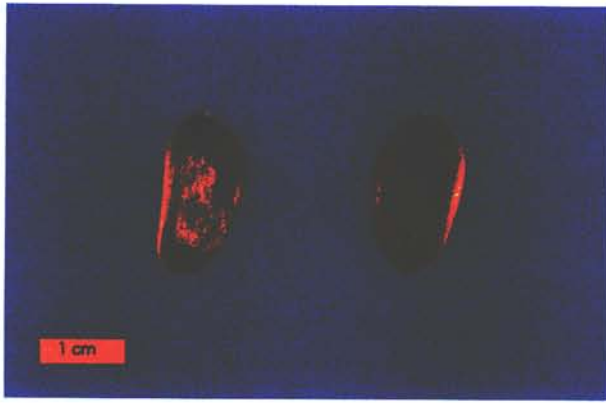


Fig. 5.3.1. Semillas de *Enterolobium cyclocarpum*

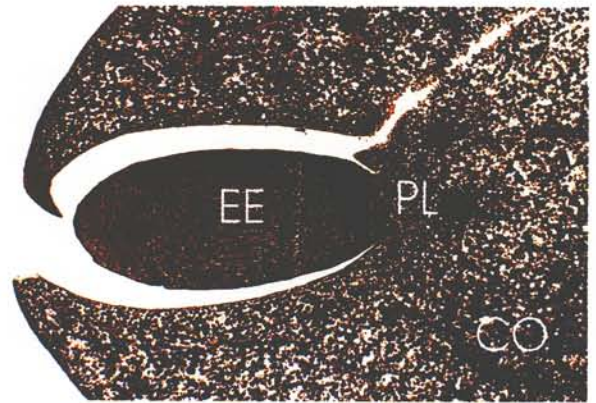


Fig. 5.3.2. Corte longitudinal de embrión de *E. cyclocarpum* eje embrionario (EE), cotiledón (CO), plúmula (PL).

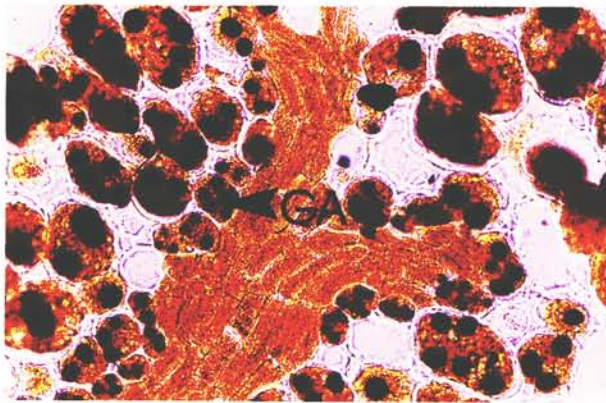


Fig. 5.3.3. Corte longitudinal de cotiledón de *E. cyclocarpum*, para evidenciar almidón, gránulos de almidón (GA). Aumento

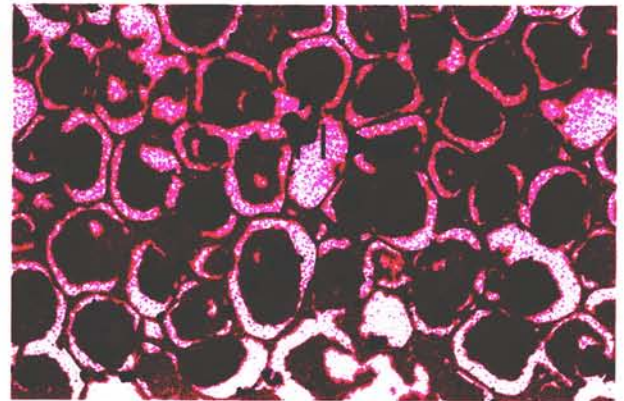


Fig. 5.3.4. Corte longitudinal de cotiledón de *E. cyclocarpum*, donde se evidencia la presencia de polisacáridos Insolubles (PI), Incluyendo almidón. Aumento 100X

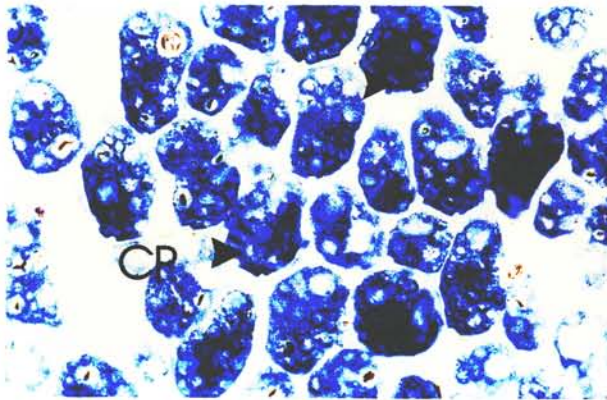


Fig. 5.3.5. Corte longitudinal de cotiledón de *E. cyclocarpum* donde se evidencia la presencia de cuerpos proteicos (CP). Aumento 100X

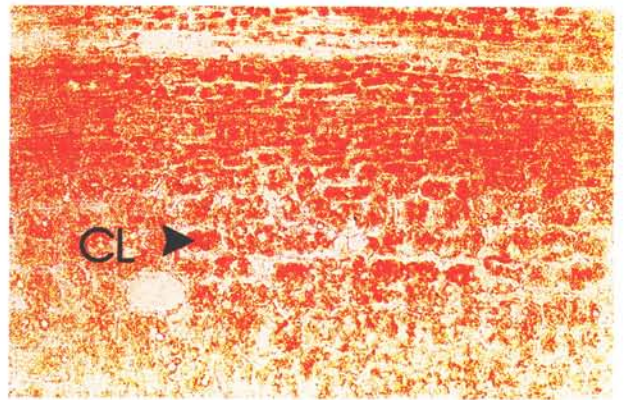


Fig.5.3.6. Corte longitudinal de cotiledón de *E. cyclocarpum* donde se evidencia la presencia de cuerpos lipídicos (CL). Aumento 100X

Fig. 5.3. Reservas en cotiledones de *Enterolobium cyclocarpum*



Fig. 5.4.1. Semillas de *Tabebuia rosea*.

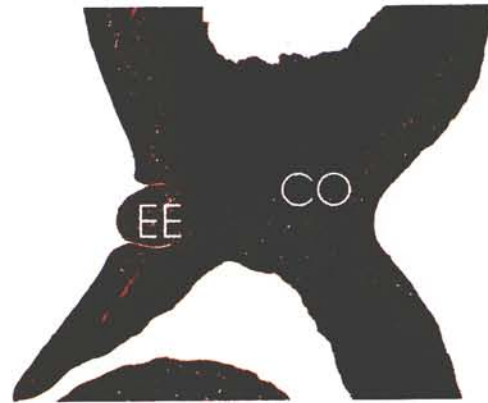


Fig. 5.4.2. Corte longitudinal de embrión de *T. rosea*. Eje embrionario (EE), cotiledón (CO). Aumento 10X.

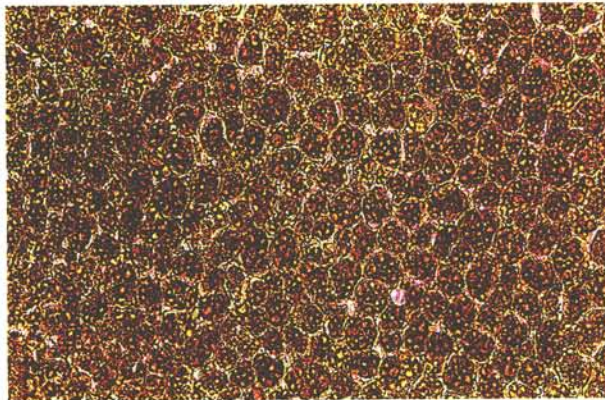


Fig. 5.4.3. Corte longitudinal de cotiledón de *T. rosea*, para evidenciar almidón, la prueba no fue positiva. Aumento 100X.

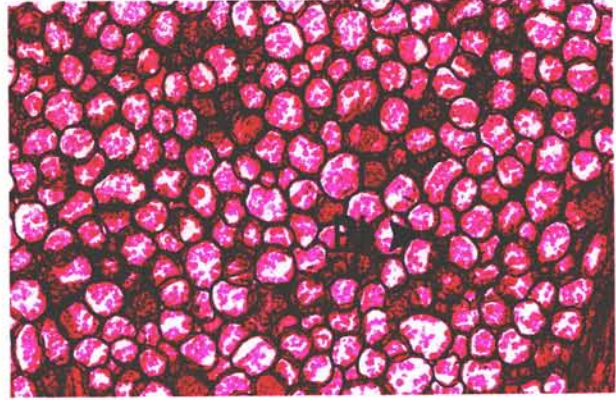


Fig. 5.4.4. Corte longitudinal de cotiledón de *T. rosea*, donde se observa la presencia de polisacáridos insolubles (PI) Solo se ubicaron en pared celular. Aumento 100X

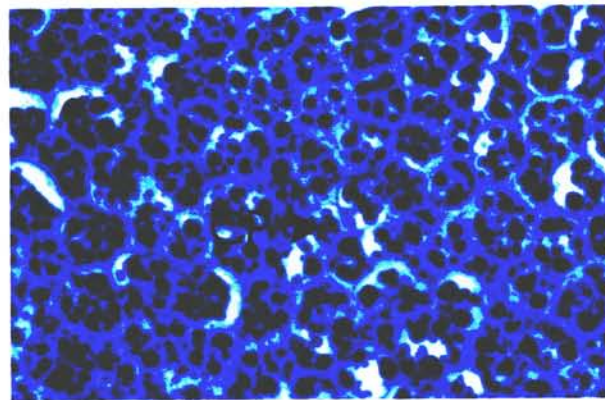


Fig. 5.4.5. Corte longitudinal de cotiledón de *T. rosea* donde se observa la presencia de cuerpos proteicos (CP). Aumento 100X

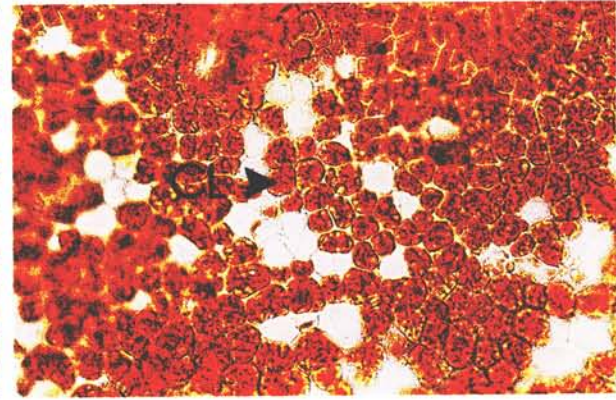


Fig. 5.4.6. Corte longitudinal de cotiledón de *T. rosea* donde se observa la presencia de cuerpos lípidicos (CL). Aumento 100X

Fig. 5.4. Reservas en cotiledones de *Tabebuia rosea*.

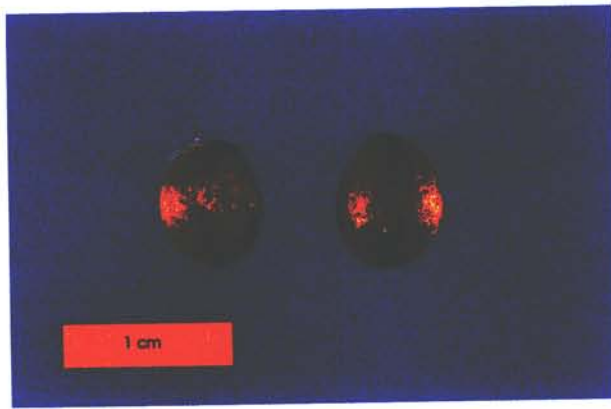


Fig. 5.5.1. Semillas de *Ceiba pentandra*.

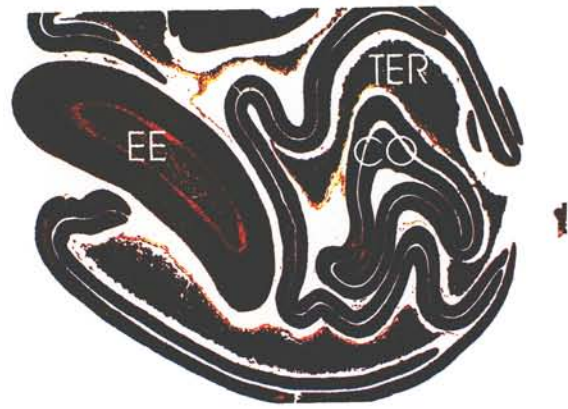


Fig. 5.5.2. Corte longitudinal de embrión de *C. pentandra*. Eje embrionario (EE), cotiledones (CO), tejido extraembrionario de reserva (TER) Aumento 5x.

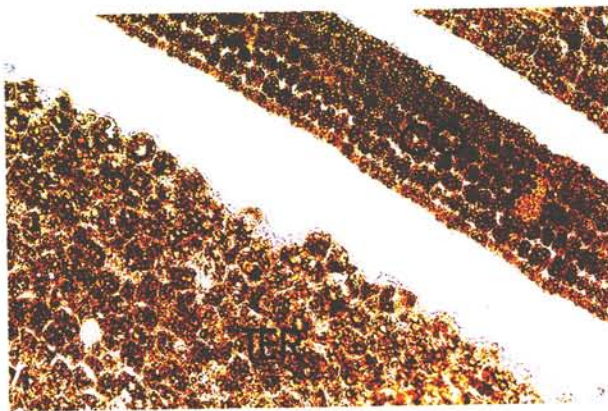


Fig. 5.5.3. Corte longitudinal de semilla de *C. pentandra*, para evidenciar almidón en tejido extraembrionario de reserva (TER) y cotiledones(CO). Aumento 100x



Fig. 5.5.4. Corte longitudinal de cotiledón de *C. pentandra* para evidenciar polisacáridos (PI), solo se observaron en paredes. Aumento 100X.

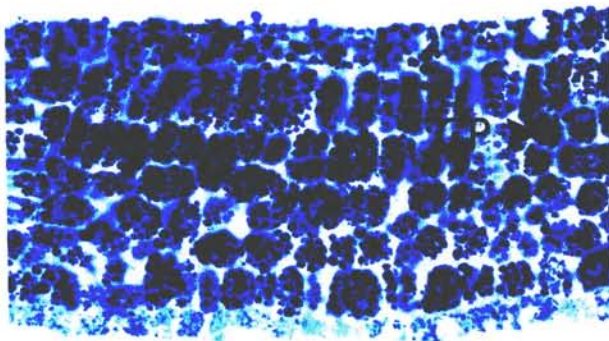


Fig. 5.5.5. Corte longitudinal de cotiledones de *C. pentandra*, donde se observa la presencia de cuerpos proteicos (CP).



Fig. 5.5.6. Corte longitudinal de cotiledones de *C. pentandra* donde se evidencia la presencia de cuerpos lipídicos (CL). Aumento

Fig. 5.5. Reservas en cotiledones de *Ceiba pentandra*.

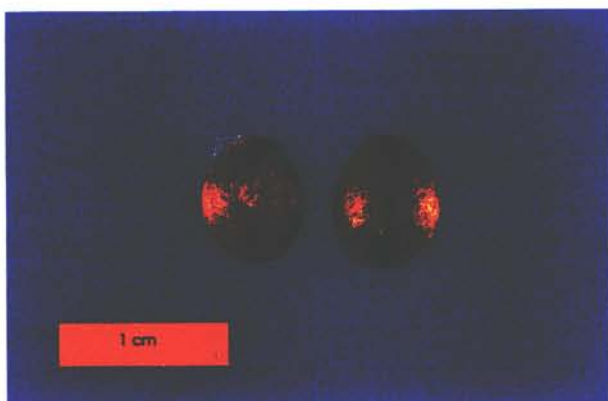


Fig. 5.6.1. Semillas de *Ceiba pentandra*.

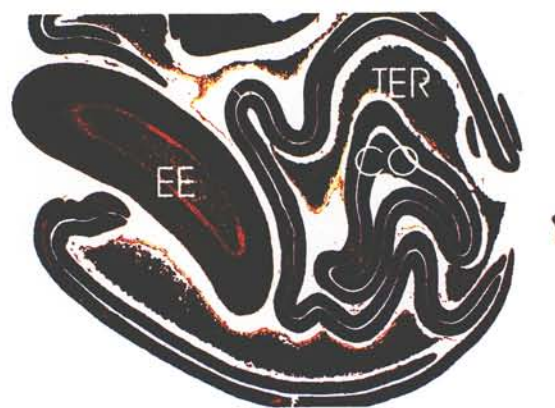


Fig. 5.6.2. Corte longitudinal de embrión de *C. pentandra*. Eje embrionario (EE), tejido extraembrionario de reserva (TER), cotiledones (CO). Aumento 5x.

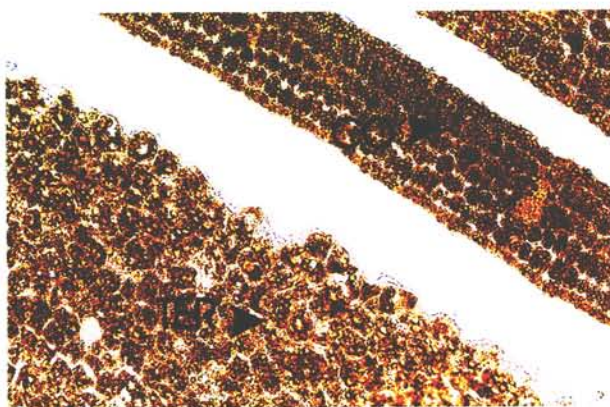


Fig. 5.6.3. Corte longitudinal de embrión de *C. pentandra*, para evidenciar almidón, la prueba no fue positiva. Tejido extraembrionario de reserva (TER) y cotiledones (CO) Aumento 100x

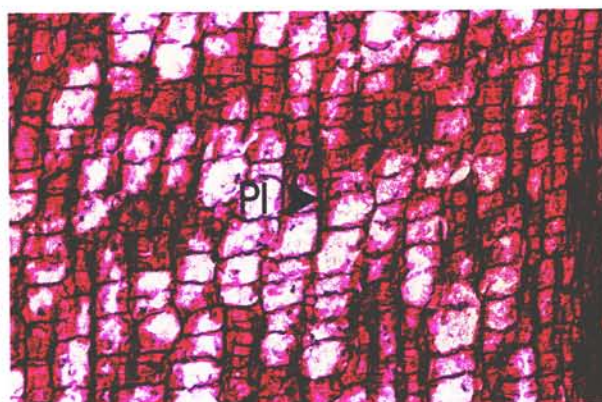


Fig. 5.6.4. Corte longitudinal de tejido extraembrionario de reserva de *C. pentandra* para evidenciar polisacáridos insolubles (PI), solo se observaron en pared celular. Aumento 100X.

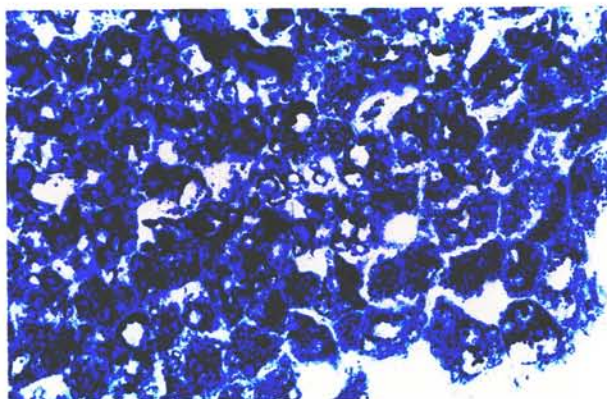


Fig. 5.6.5. Corte longitudinal de tejido extraembrionario de reserva de *C. pentandra*, donde se evidencia la presencia de cuerpos proteicos (CP). Aumento 100X



Fig. 5.6.6. Corte longitudinal de tejido extraembrionario de reserva de *C. pentandra* donde se evidencia la presencia de cuerpos lipídicos (CL). Aumento 100X.

Fig. 5.6. Reservas en tejido extraembrionario de reserva de *Ceiba pentandra*.

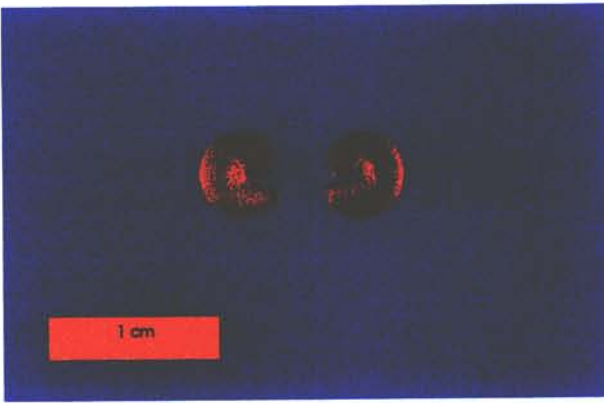


Fig. 5.7.1. Semillas de *Cochlospermum vitifolium*.

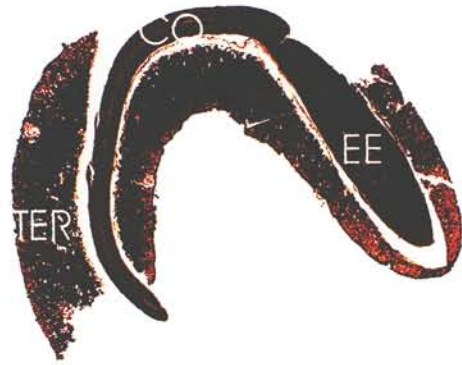


Fig. 5.7.2. Corte longitudinal de embrión de *C. vitifolium*. Eje embrionario (EE), cotiledones (CO), tejido extraembrionario de reserva (TER). Aumento 5x.

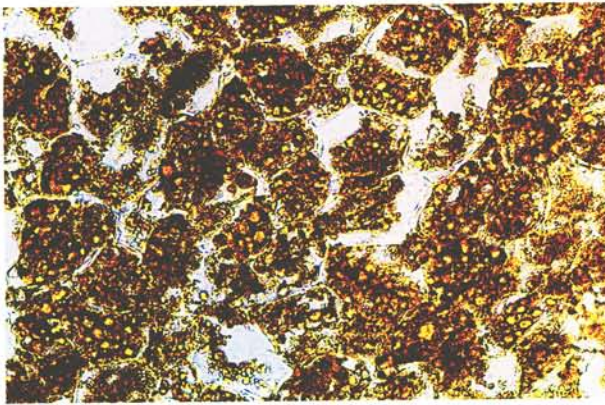


Fig. 5.7.3. Corte longitudinal de cotiledón de *C. vitifolium*, para evidenciar almidón. La prueba no fue positiva. Aumento 100x

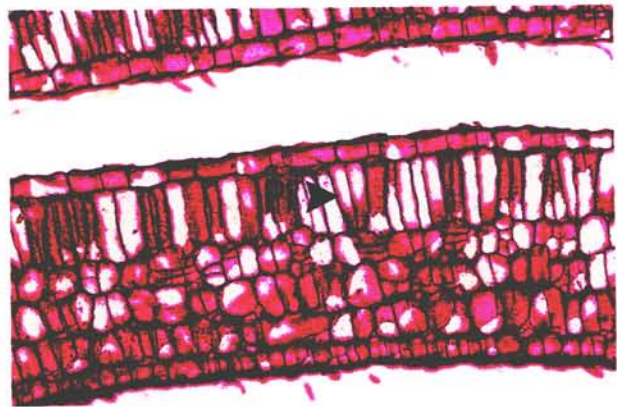


Fig. 5.7.4. Corte longitudinal de cotiledones de *C. vitifolium* para evidenciar polisacáridos insolubles (PI). Solo se ubicaron en pared celular. Aumento 100X.

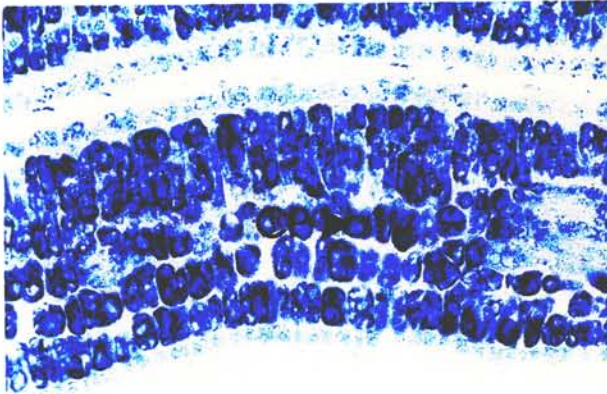


Fig. 5.7.5. Corte longitudinal de cotiledones de *C. vitifolium*, donde se observa la presencia de cuerpos proteicos (CP).

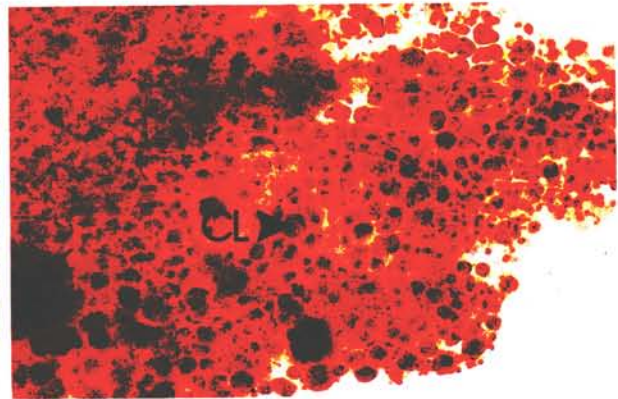


Fig. 5.7.6. Corte longitudinal de cotiledones de *C. vitifolium* donde se evidencia la presencia de cuerpos lipídicos (CL). Aumento 100X.

Fig. 5.7. Reservas en cotiledones de *Cochlospermum vitifolium*.

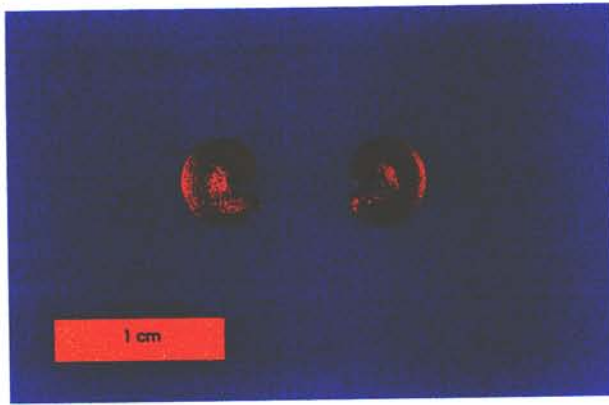


Fig.5.8.1. Semillas de *Cochlospermum vitifolium*.



Fig. 5.8.2. Corte longitudinal de embrión de *C. vitifolium*. Eje embrionario (EE), cotiledones (CO), tejido extraembrionario de reserva. Aumento 5x.

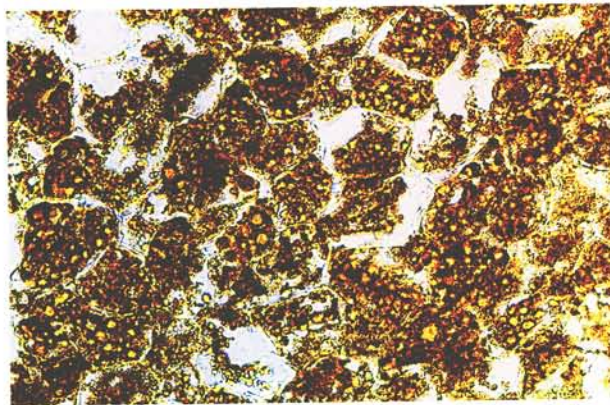


Fig. 5.8.3. Corte longitudinal de tejido extraembrionario de reserva de *C. vitifolium*, para evidenciar almidón. La prueba no fue positiva. Aumento 100x

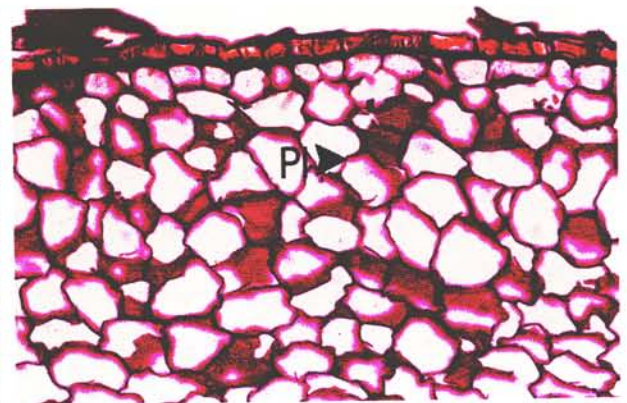


Fig. 5.8.4. Corte longitudinal de tejido extraembrionario de reserva de *C. vitifolium* para evidenciar polisacáridos insolubles (PI). Solo se observaron en pared celular. Aumento 100X.

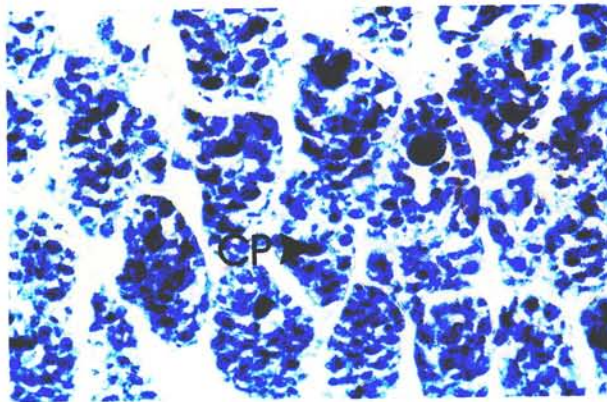


Fig. 5.8.5. Corte longitudinal de tejido extraembrionario de reserva de *C. vitifolium*, donde se observa la presencia de cuerpos proteicos (CP). Aumento 100X

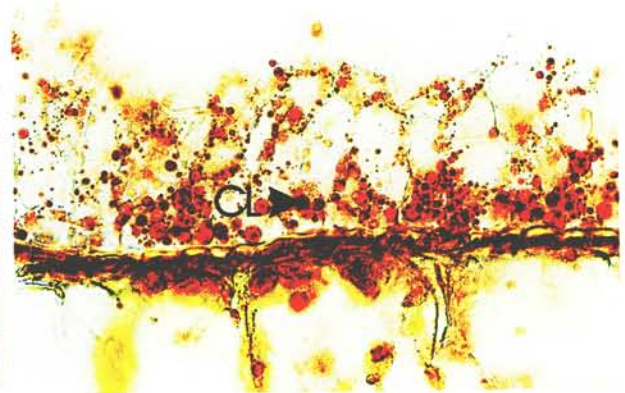


Fig. 5.8.6. Corte longitudinal tejido extraembrionario de reserva de *C. vitifolium* donde se observa la presencia de cuerpos lípidicos (CL). Aumento 100X.

Fig. 5.8. Reservas en tejido extraembrionario de reserva de *C. vitifolium*.

5.1.2. Afiliación taxonómica

Con base en la clasificación de Cronquist, (1981), las 22 especies que se estudiaron se ubicaron en 19 géneros, 13 familias y 10 órdenes. De éstas, las especies evolutivamente más avanzadas pertenecen a la subclase Asteridae, con cuatro órdenes: Scrophulariales, Lamiales, Solanales y Rubiales, incluyendo cuatro familias: Bignoniaceae, Boraginaceae, Convolvulaceae y Rubiaceae respectivamente, con tres especies, para la primera y una especie para las otras familias, seguida de la subclase Rosidae, que incluye los órdenes: Sapindales y Fabales, con las familias Burseraceae y Simaroubaceae en el primer orden y Leguminosae en el segundo orden, con una especie para las primeras dos familias y siendo la mejor representada la familia Leguminosae con ocho especies. Posteriormente se ubica la subclase Dillenidae con los órdenes: Malvales y Violales; con tres familias en el primer orden: Bombacaceae, Tiliaceae y Sterculiaceae y una en el segundo Cochlospermaceae, cada una con una especie y por último, la subclase Caryophyllidae con un solo orden: Polygonales y una familia Polygonaceae, con dos especies. Fig. 1.2.

De acuerdo a la Fig. 5.1 especies que según Cronquist son más primitivas, presentan una gran cantidad de tejido de reserva, incluyendo dentro de esta categoría las siguientes especies: *Ruprechtia fusca* y *Coccoloba barbadensis*, pertenecientes a la familia Polygonaceae y a la Subclase Caryophyllidae y, *Clochlospermum vitifolium*, *Guazuma ulmifolia*, *Heliocarpus pallidus* y *Ceiba pentandra* pertenecientes a las familias: Cochlospermaceae, Sterculiaceae, Tiliaceae y Bombacaceae respectivamente, que pertenecen a la Subclase Dillenidae. Se observa una excepción en *Hintonia latiflora* (familia Rubiaceae, Subclase Asteridae) que siendo de las especies que según Cronquist son más derivadas, contiene abundante tejido de reserva. Por otro lado en la subclase Rosidae, que incluye a los órdenes Sapindales y Fabales, donde se ubican las especies de las familia Simarubaceae Burseraceae y Leguminosae, presentaron cotiledones carnosos, con excepción de *Bursera simaruba* de la familia Burseraceae, que presenta cotiledones papiráceos.

Finalmente en la subclase Asteridae la más derivada de todas se ubican *Crescentia alata*, *Tabebuia donell-smithii*, *T. rosea*, *Cordia alliodora* e *Ipomoea wolcotiana*, de las familias Bignoniaceae, para las tres primeras y, Boraginaceae y Convolvulaceae para las dos últimas respectivamente), que presentan cotiledones papiráceos (excepto *C. alata* que son un poco más gruesos que el resto), no contienen tejido extraembrionario de reserva y las reservas que predominan son proteínas y lípidos

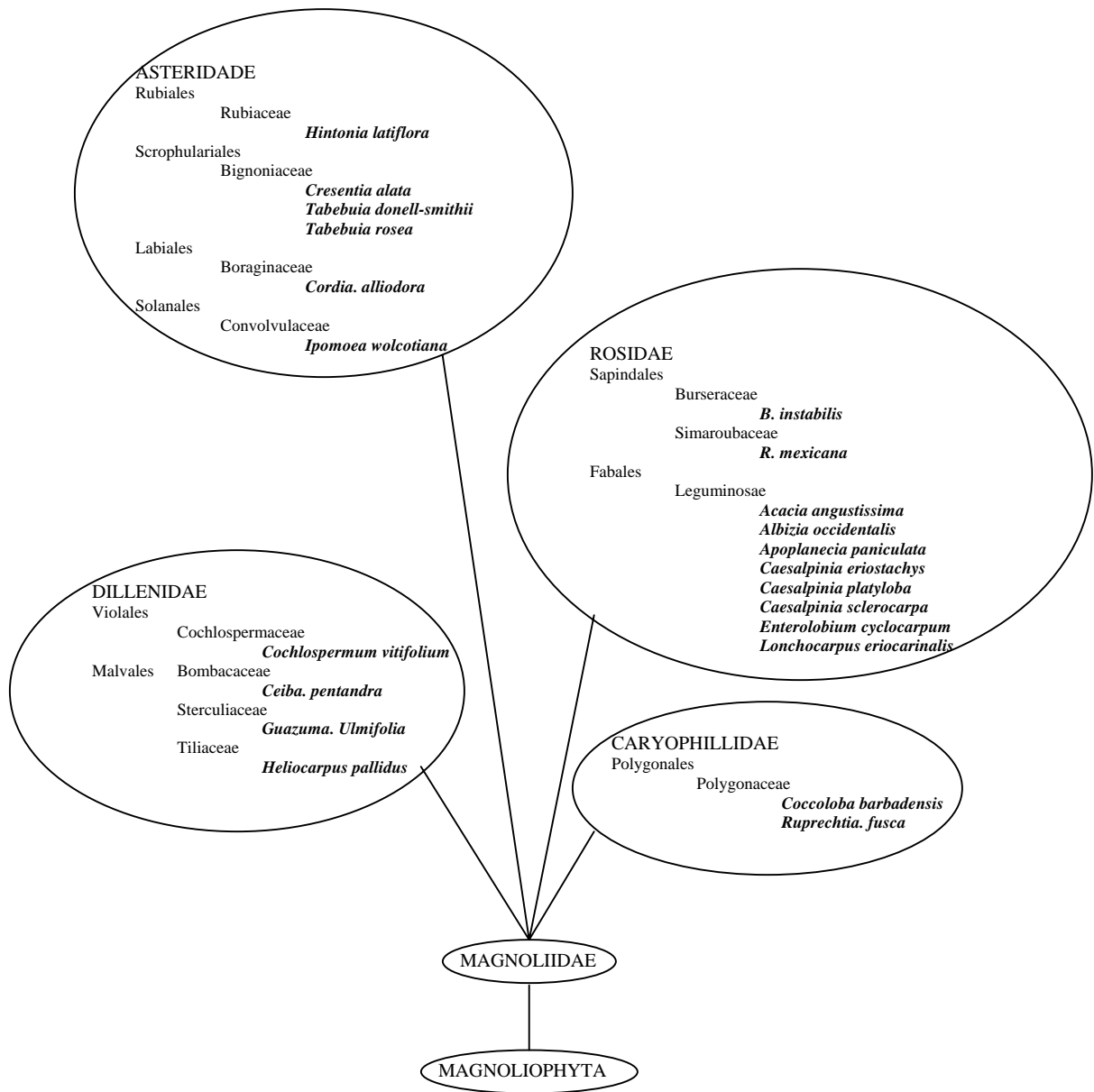


Fig. 5.1. Diagrama con base en la clasificación de angiospermas de Cronquist (1980), donde se muestra la subclase y el orden al que pertenecen las familias de las especies estudiadas. La distancia a partir del centro inferior del esquema, es aproximadamente proporcional al predominio de los caracteres avanzados.

5.1.3. RELACIÓN DE RESERVAS EN SEMILLAS Y RGR

Con base en los datos obtenidos del cluster, y al análisis de componentes principales, estadísticamente no se registro un valor significativo para las reservas de la semilla ($r = 0.66$), siendo la velocidad de crecimiento (RGR: L-lenta o R-rápida) la que registro el mayor valor para dicha agrupación, aun que este no fue tan alto ($r = 0.6989$), (Fig. 5.21).

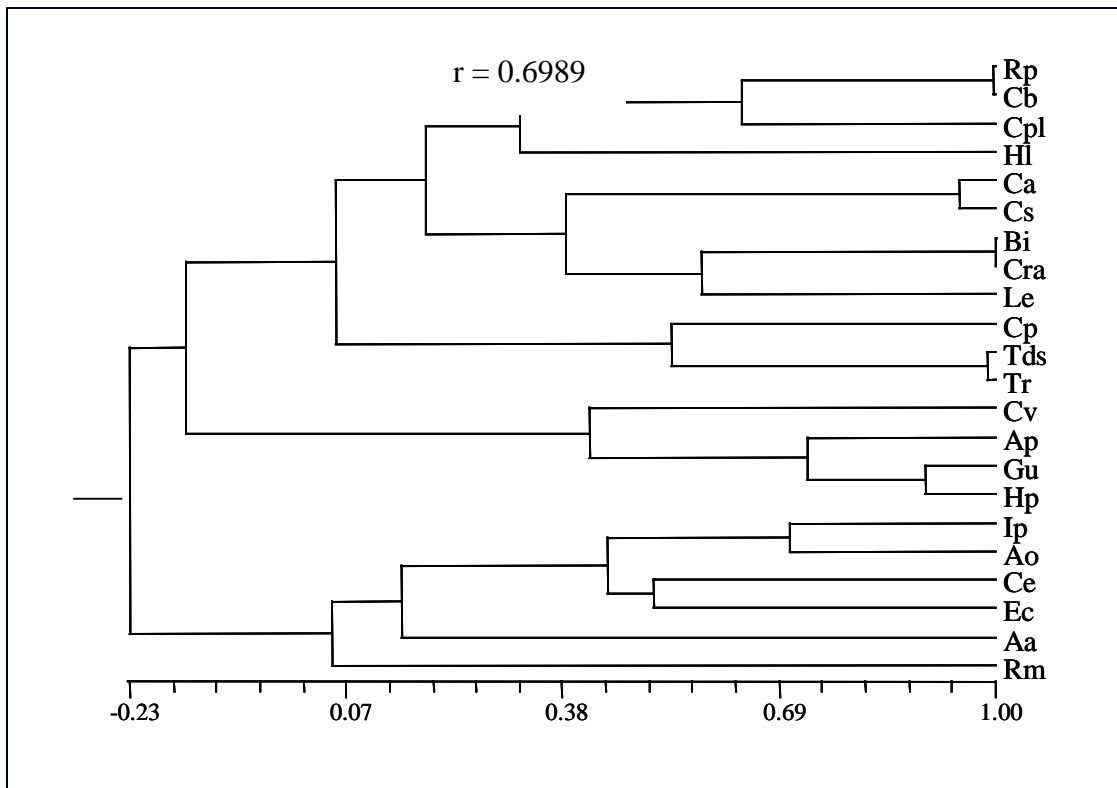


Fig.5.21. Agrupación de 22 especies con respecto al tipo de reservas en semillas y su relación con la presencia de tejido extraembrionario de reserva, tiempo de retención de los cotiledones, biomasa de la semilla y velocidad de crecimiento: RGR, R-rápida o L-lenta.

5.2. Análisis de crecimiento

Las cinco especies estudiadas se presentan en la tabla 5.2. La especie con la menor biomasa de la semilla fue *C. vitifolium*, y la que presentó la mayor biomasa fue *E. cyclocarpum*. Todas las especies contienen cotiledones epigeos, fanerocotilares, el grosor de éstos fue diferente, ubicándose en dos categorías, *A. occidentalis* y *E. cyclocarpum* con cotiledones coriáceos, *C. pentandra*, *C. vitifolium* y *T. rosea* con cotiledones papiráceos. Las reservas predominantes en las semillas variaron para cada especie, siendo proteínas y lípidos en *C. pentandra* y *T. rosea* (Figs. 5.4., 5.5), proteínas para *C. vitifolium* (Fig. 5.7), proteínas y otros polisacáridos para *E. cyclocarpum* y *A. occidentalis* (Figs. 5.2 y 5.3). Solo *E. cyclocarpum* presentó almidón como reserva, no siendo la predominante.

Tabla 5.2. Especies seleccionadas para el análisis de crecimiento, Biomasa de semillas en g, tipo de cotiledones: Epígeo fanerocotilar papiráceo (EFP) y epígeo fanerocotilar coriáceo (EFC) ,y órgano de almacenamiento: cotiledones (COT) y/o tejido extraembrionario de reserva (TER).

ESPECIE	BIOMASA SEMILLA	RESERVA PREDOMINANTE	OTRAS RESERVAS	ORGANO DE ALMACENAMIENTO	TIPO DE COTILEDONES
<i>Albizia occidentalis</i>	0.0584	Otros polisacáridos y proteínas	-	COT	EFC
<i>Ceiba pentandra</i>	0.0812	Proteínas y lípidos	-	TER y COT	EFP
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	0.0393	Proteínas	Lípidos	TER y COT	EFP
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	0.6275	Proteínas y otros polisacáridos	Almidón	COT	EFC
<i>Tabebuia rosea</i>	0.0511	Proteínas y lípidos	-	COT	EFSP

BIOMASA DE LOS COTILEDONES

Todas las especies presentaron diferencias significativas entre tratamientos de Luz y Oscuridad (L-O), excepto *E. cyclocarpum* y que no presento diferencias con respecto a la densidad de flujo fotónico ($F_{(5,83)} = 1.65$ p < 0.15). Las diferencias entre los tratamientos se comenzaron a observar desde los 2 días para *A. occidentalis* ($F_{(5,84)} = 5.93$ p < 0.0001), a los seis días en *C. vitifolium* ($F_{(4,68)} = 13.95$ p < 0.0000) y hasta los 12 días en *T. rosea* ($F_{(5,83)} = 88.94$ p < 0.000) y *C. pentandra* ($F_{(5,81)} = 19.09$ p < 0.0000). Este parámetro

estuvo influenciado por el tipo de cotiledones, ya que se obtuvieron diferencias significativas tanto para los tratamientos L-O y el tiempo. *A. occidentalis* y *E. cyclocarpum*, especies que contienen cotiledones coriáceos, disminuyeron su biomasa tanto en L como en O, en *A. occidentalis* se observó que la disminución con respecto al tiempo fue más rápida en L que en O. *C. pentandra*, *C. vitifolium* y *T. rosea* con cotiledones papiráceos, incrementaron su biomasa en el tratamiento de L y en el tratamiento de O las tres tienden a disminuir su biomasa (Fig. 5.9)

ÁREA FOLIAR DE LOS COTILEDONES

El comportamiento en el tiempo del área foliar de los cotiledones estuvo influenciado de igual forma por el tipo de cotiledones y el tratamiento obteniéndose diferencias estadísticamente significativas para las 5 especies. *A. occidentalis* y *E. cyclocarpum* con cotiledones coriáceos, disminuyeron el área foliar de los cotiledones para ambos tratamientos y las diferencias a los 10 días en *A. occidentalis* ($F_{(5,84)} = 10.64$ $p < 0.0000$), y a los seis días en *E. cyclocarpum* ($F_{(5,83)} = 9.9$ $p < 0.0000$).

En O, el área foliar en *C. pentandra* y *T. rosea* la incrementan muy ligeramente, el máximo en *T. rosea* ($F_{(5,83)} = 24.57$ $p < 0.0000$). para este tratamiento fue a los 12 días y en *C. pentandra* ($F_{(5,81)} = 34.34$ $p < 0.0000$) fue a los 24 días. *C. vitifolium* ($F_{(4,68)} = 54.01$ $p < 0.0000$) disminuye mucho hasta el final (22 días). Pero en L, las tres especies tienden a incrementar el área de los cotiledones. Las diferencias entre tratamientos L-O en *T. rosea* fue a los seis días y a los 12 días en *C. pentandra* y *C. vitifolium* (Fig. 5.10)

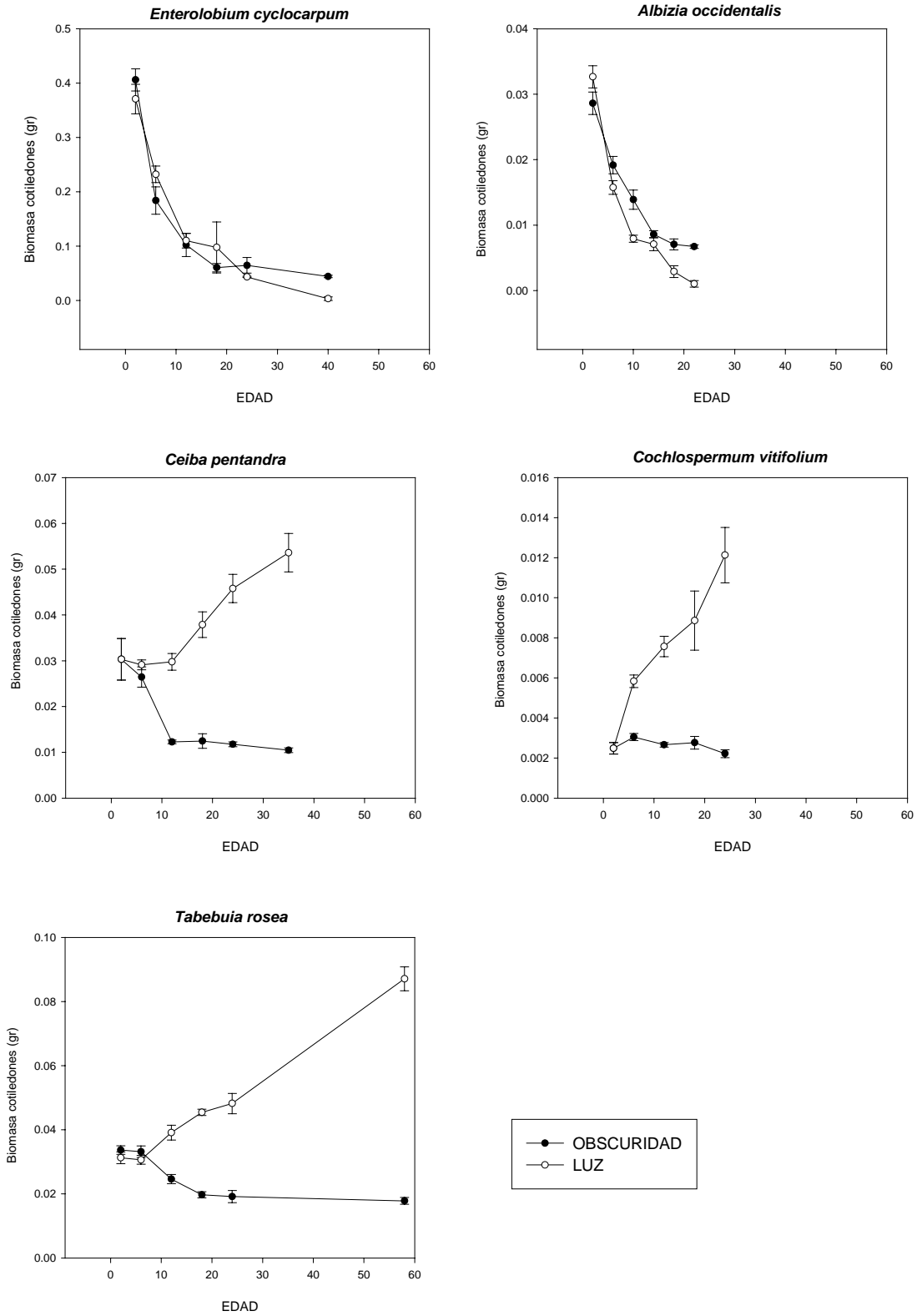


Fig. 5.9. Biomasa de los cotiledones de las cinco especies estudiadas, bajo condiciones de luz y oscuridad a través del tiempo. Las barras indican el error estándar, n = 8

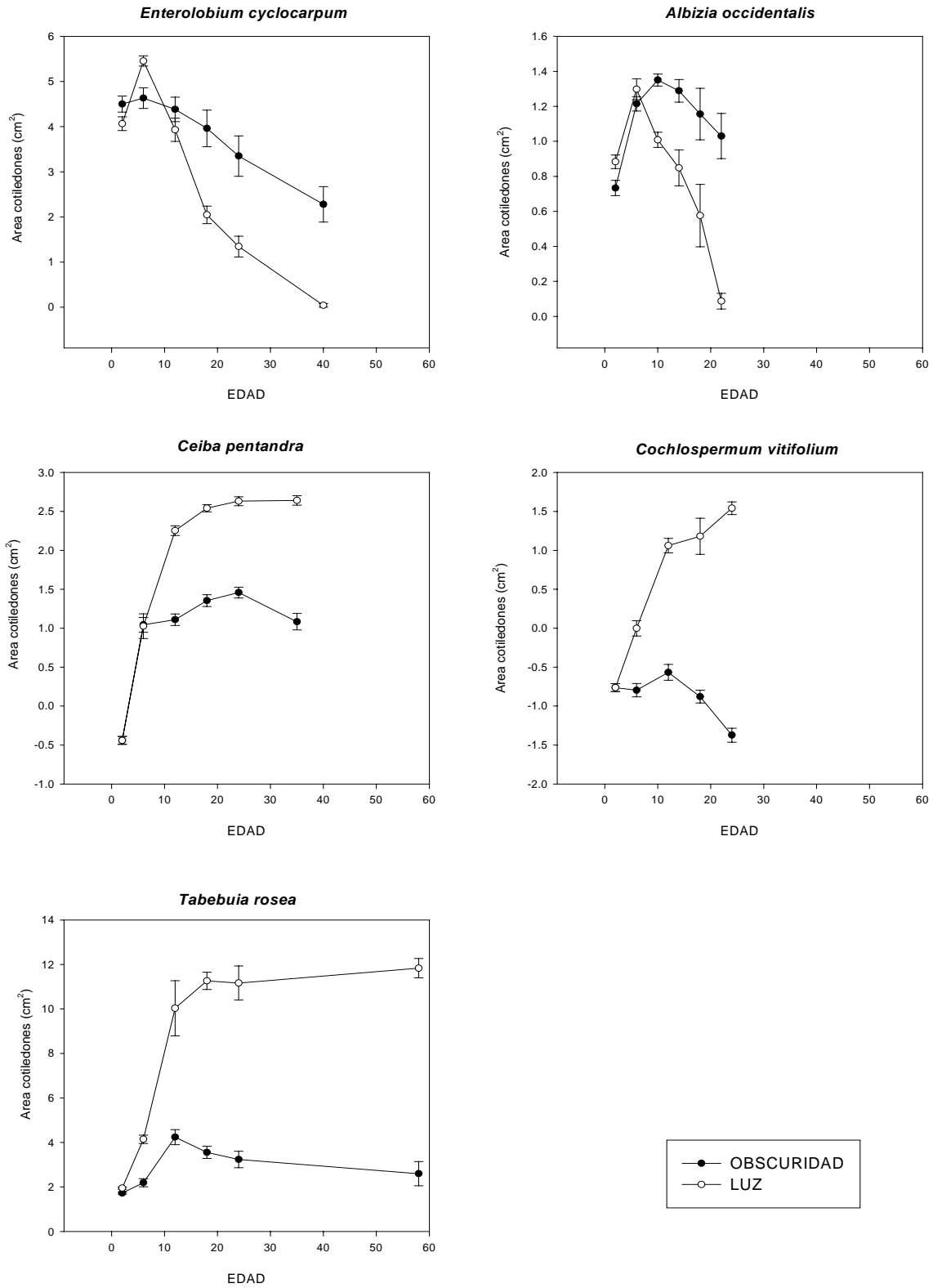


Fig. 5.10. Área de los cotiledones de las cinco especies estudiadas, bajo condiciones de luz y oscuridad a través del tiempo. Las barras indican el error estándar, n = 8

TIEMPO DE RETENCION DE LOS COTILEDONES

La última cosecha para las 5 especies estudiadas, estuvo determinada por el tiempo de retención de los cotiledones en condiciones de oscuridad, puesto que el único recurso para asignarlo al crecimiento de la plántula provenía de las reservas de la semilla (más específicamente de los cotiledones y/t Tejido extraembrionario de reserva. *T. rosea* fue la especie que presentó el mayor tiempo de retención de los cotiledones con 58 días, seguida por *E. cyclocarpum* con 40 días, *C. pentandra* con 35 días *C. vitifolium* con 24 días y *A. occidentalis* con 22 días.

En condiciones de Luz solo *C. pentandra*, *C. vitifolium* y *T. rosea*, permanecieron con los cotiledones funcionales hasta la última cosecha (35, 24 y 58 días respectivamente). En el caso de *A. occidentalis* y *E. cyclocarpum* los cotiledones se tornaron amarillentos en el transcurso del tiempo y perdieron turgencia, hasta separarse de la plántula (22 y 40 días respectivamente).

BIOMASA TOTAL

Se observaron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos L-O y tiempo las diferencias se observaron a partir de los 10 días en *A. occidentalis* y a los 12 días para las demás especies. En general para las condiciones de L, las cinco especies tendieron a incrementar su biomasa, en el tiempo. En O se observaron diferencias dado que *C. vitifolium* ($F_{(4,68)} = 27.88$ $p < 0.0000$) la incrementa. *A. occidentalis* ($F_{(5,84)} = 29.09$ $p < 0.0000$) *E. cyclocarpum* ($F_{(5,83)} = 140.32$ $p < 0.000$) y *C. pentandra* ($F_{(5,81)} = 56.10$ $p < 0.0000$) la disminuyen. *T. rosea* ($F_{(5,83)} = 253.47$ $p < 0.000$) la mantienen constante. En orden decreciente con respecto a esta variable bajo condiciones de L se tiene que *E. cyclocarpum* > *A. occidentalis* > *T. rosea* > *C. pentandra* > *C. vitifolium* a los 24 días de crecimiento (excepto *A. occidentalis* que fue a los 22 días de crecimiento) (Fig. 5.11)

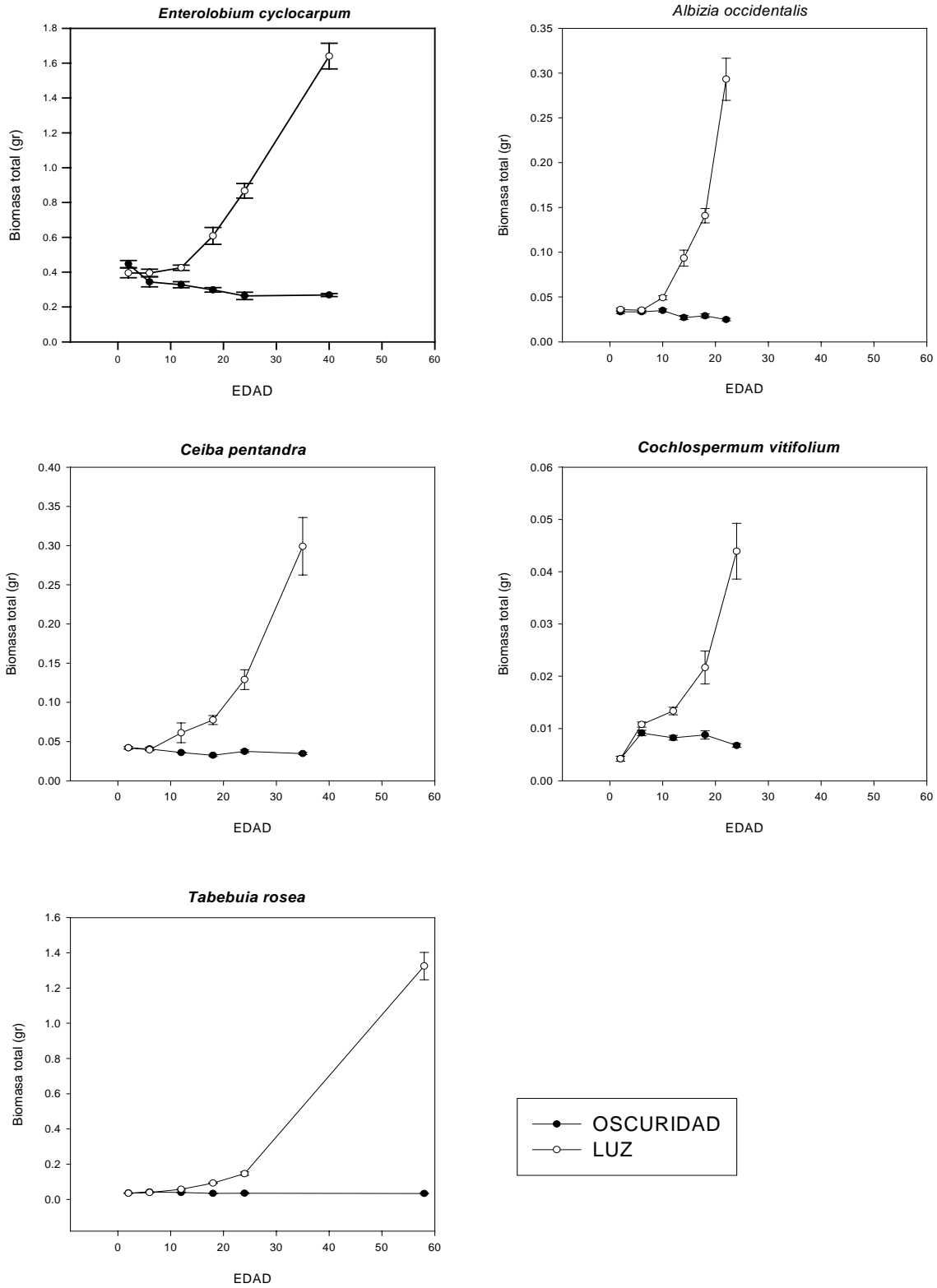


Fig. 5.11. Biomasa total de la plántula en las cinco especies estudiadas, bajo condiciones de luz y oscuridad a través del tiempo. Las barras indican el error estándar, n = 8

TASA DE CRECIMIENTO RELATIVO (RGR)

Se presentaron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos L-O y en algunas especies también con respecto al tiempo. Las diferencias entre los tratamientos L-O, se presentaron a los 10 días en *A. occidentalis* ($F_{(4,70)} = 7.70$ $p < 0.0000$), a los 12 días en *E. cyclocarpum* ($F_{(4,69)} = 1.56$ $p < 0.1936$) y *T. rosea* ($F_{(4,69)} = 4.65$ $p < 0.0022$) y, a los 24 días en *C. vitifolium* ($F_{(3,54)} = 2.53$ $p < 0.0664$). En L su valor es mayor, en la mayoría de las especies, excepto *C. vitifolium* que la disminuye en los primeros tiempos, y en los dos últimos tiempos la estabiliza, pero estadísticamente no hay diferencias significativas con respecto al tiempo, pero si entre tratamientos., tanto para ésta especie como para *T. rosea*. En O la RGR en *E. cyclocarpum* aumenta ligeramente, en *A. occidentalis* y *C. pentandra* ($F_{(4,67)} = 3$ $p < 0.0242$) se mantiene constante y en *C. vitifolium* la disminuye (Fig. 5.12)

TASA DE ASIMILACIÓN NETA (NAR)

Se reportaron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos L-O y tiempo (excepto *A. occidentalis*, *C. pentandra* y *T. rosea* que no presentan diferencias estadísticamente significativas con respecto al tiempo). Las diferencias entre tratamientos L-O se presentaron a los seis días en *E. cyclocarpum* ($F_{(4,69)} = 3.88$ $p < 0.0067$) a 12 días en *C. pentandra* ($F_{(4,67)} = 2.06$ $p < 0.0960$) y *T. rosea* ($F_{(4,69)} = 2.58$ $p < 0.0449$) y, a los 22 y 24 días en *A. occidentalis* ($F_{(4,70)} = 2.8$ $p < 0.0324$) y *C. vitifolium* ($F_{(3,54)} = 4.64$ $p < 0.0059$) respectivamente. Pero al analizar la comparación múltiple, éstas diferencias se deben solo a fluctuaciones resultado de una gran variación. Solo *A. occidentalis* incrementa la NAR al final (última cosecha) y, *C. vitifolium* la estabiliza en los últimos dos tiempos (en L), pero en O continua disminuyendo (Fig. 5.13)

PROPORCION DE ÁREA FOLIAR (LAR)

Presenta diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos L-O y el tiempo. Las diferencias entre los tratamientos L-O se observaron a los seis días en *A. occidentalis* ($F_{(5,84)} = 16.41$ $p < 0.0000$) *C. vitifolium* ($F_{(4,68)} = 29.81$ $p < 0.0000$) y *T. rosea* ($F_{(5,83)} = 13.84$ $p < 0.0000$) y a los 12 días en *C. pentandra* ($F_{(5,81)} = 9.61$ $p < 0.0000$) y *E. cyclocarpum* ($F_{(5,83)} = 15.71$ $p < 0.0000$). En general tiende a incrementar el *LAR*, pero dicho incremento es mayor en L que en O. Se observa que en los primeros cinco tiempos, se incrementa y que en el último tiempo la disminuyen en diferente proporción en cada especie. Excepto *C. vitifolium* que disminuye ligeramente su *LAR* en O, pues en L en los últimos tres tiempos estadísticamente no hay cambios (Fig. 5.14)

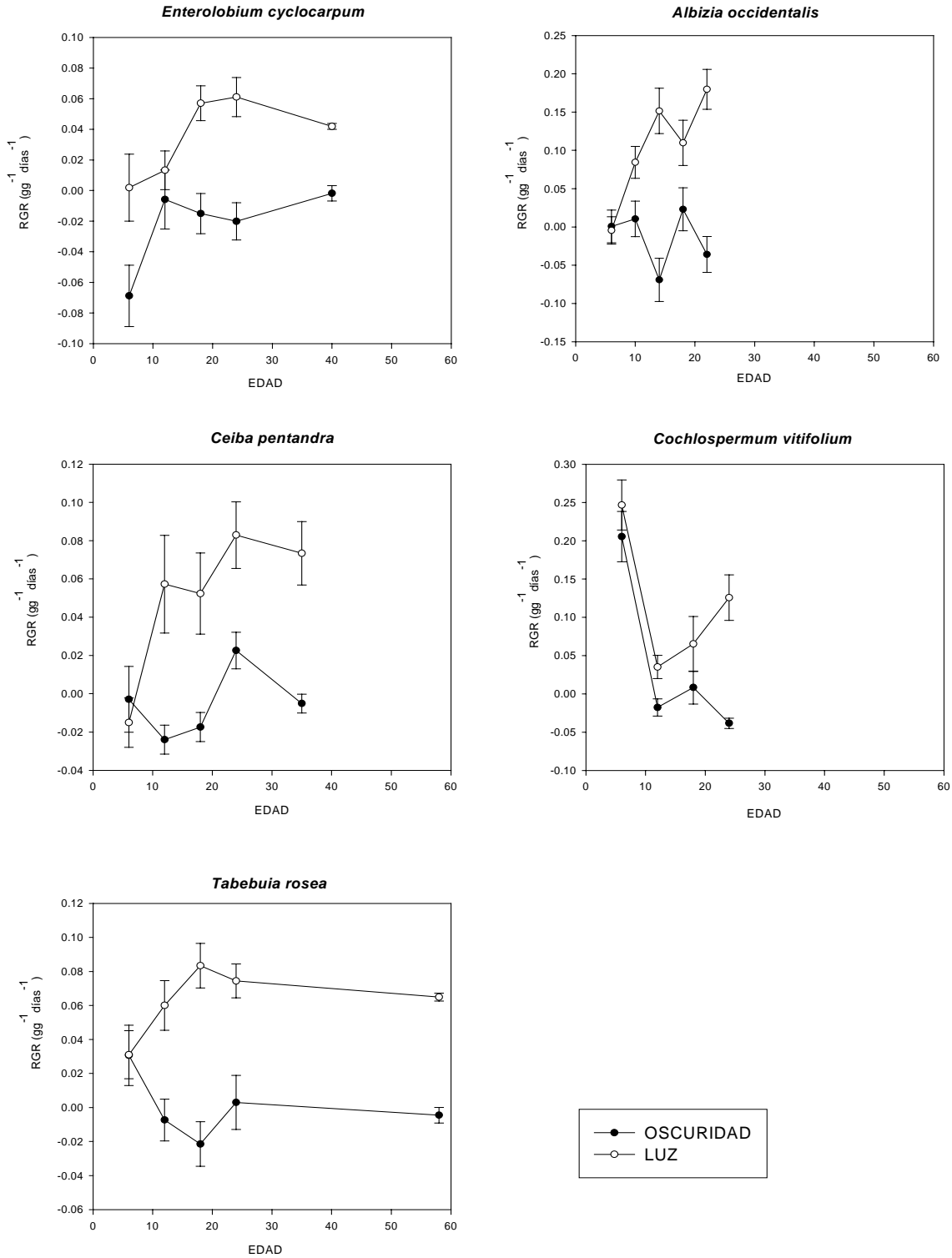


Fig. 5.12. Tasa relativa de crecimiento (RGR) en las cinco especies estudiadas, bajo condiciones de luz y oscuridad a través del tiempo. Las barras indican el error estándar, n =

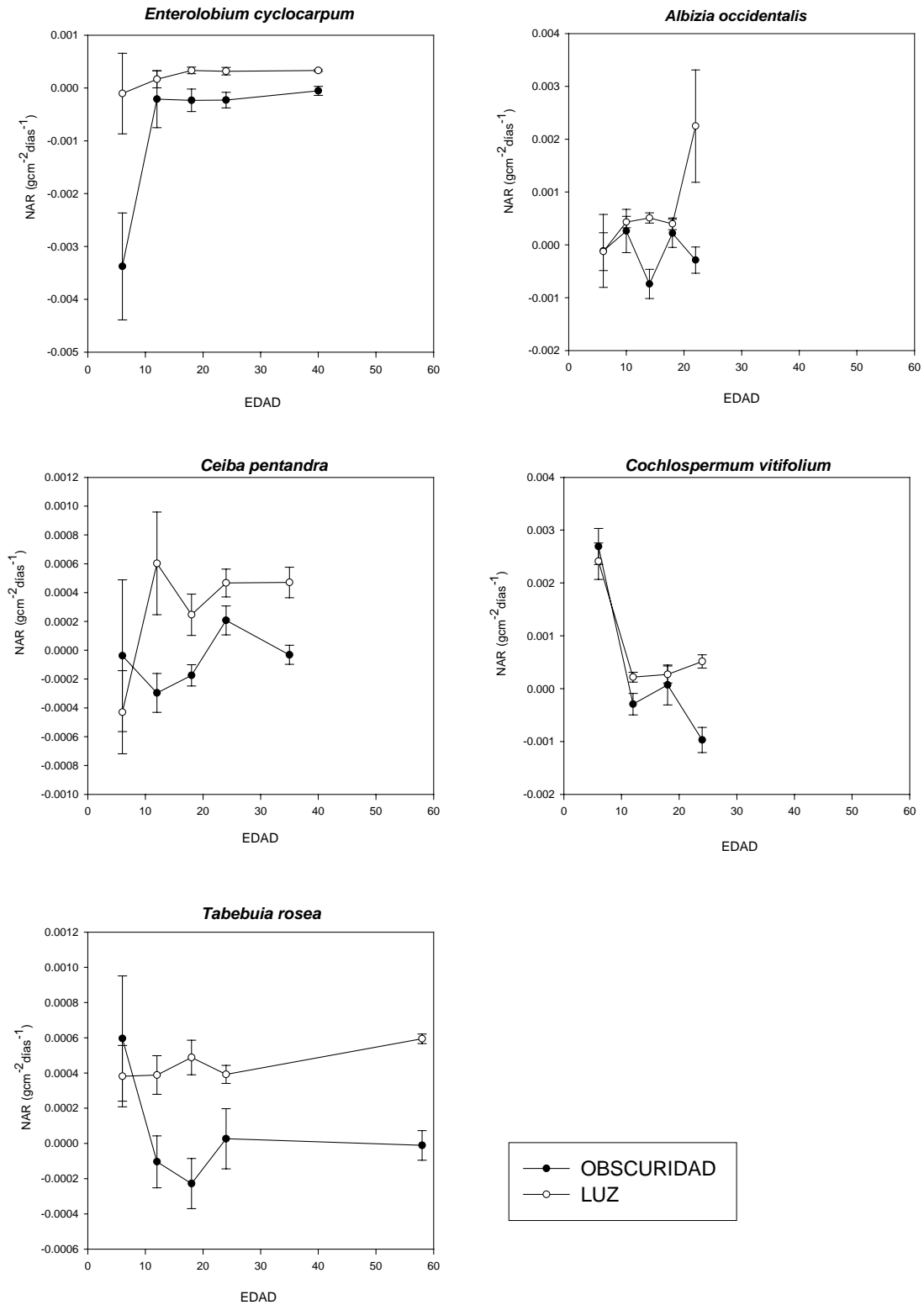


Fig. 5.13. Tasa neta de asimilación (NAR) en las cinco especies estudiadas, bajo condiciones de luz y oscuridad a través del tiempo. Las barras indican el error estándar, n =

8

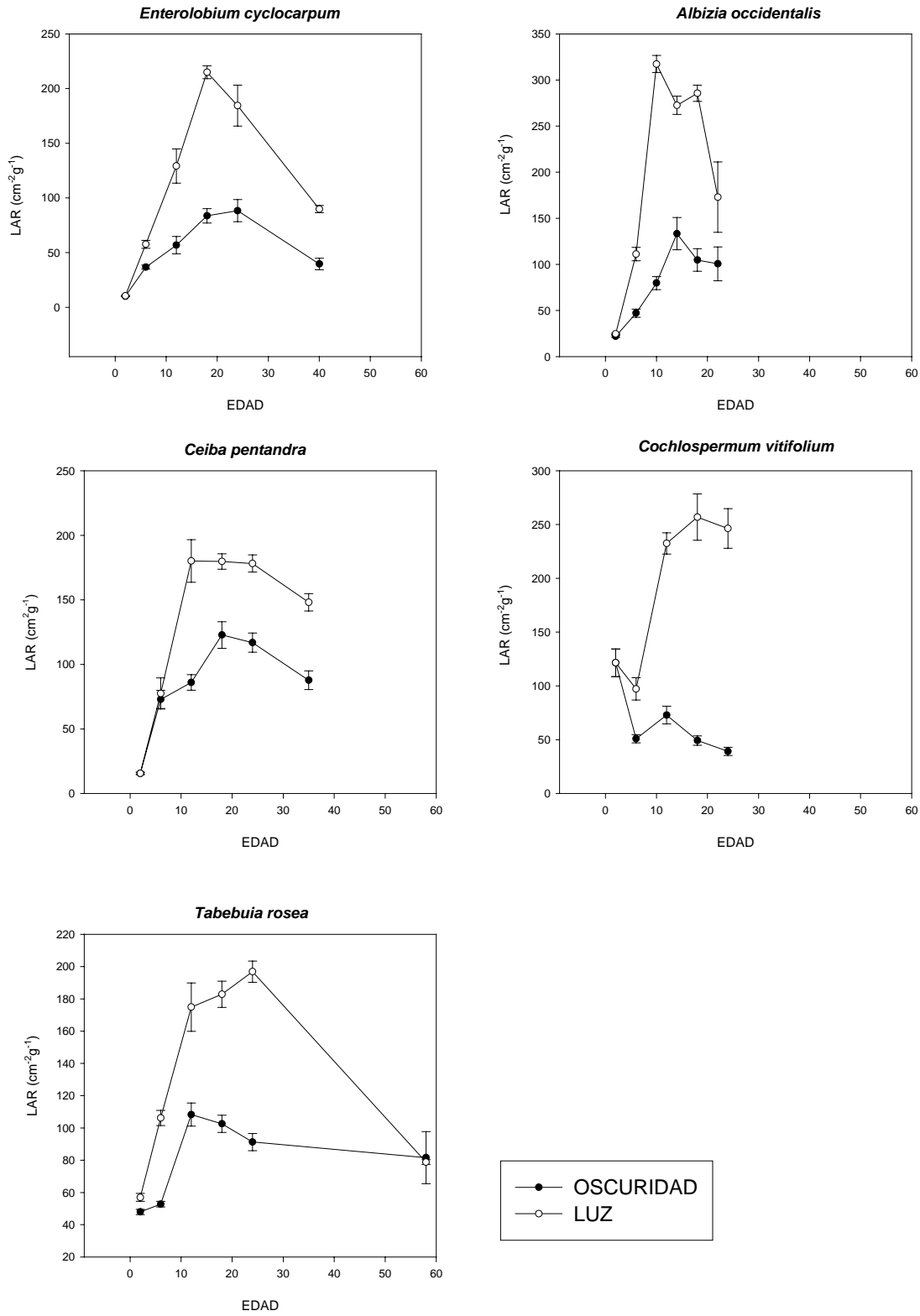


Fig. 5.14. Índice de Área Foliar (LAR) en las cinco especies estudiadas, bajo condiciones de luz y oscuridad a través del tiempo. Las barras indican el error estándar, n = 8

ÁREA FOLIAR ESPECIFICA (SLA)

Con diferencias estadísticamente significativas entre el tratamientos L-O y el tiempo. Las diferencias entre los tratamientos L-O se presentaron a los seis días en *A. occidentalis* ($F_{(5,84)} = 7.64$ $p < 0.0000$) y *T. rosea* ($F_{(5,83)} = 9.59$ $p < 0.0000$) y a los 12 días en *C. vitifolium* ($F_{(4,68)} = 19.25$ $p < 0.0000$) y *E. cyclocarpum* ($F_{(5,83)} = .70$ $p < 0.6241$). En general tiende a incrementarse dicho parámetro, pero éste es mayor en L que en O, una excepción la encontramos en *C. pentandra* ($F_{(5,81)} = .39$ $p < 0.8516$) ya que en ésta especie no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos, pero si con respecto al tiempo. Al final en todas las especies, tanto en L como en O, disminuye ligeramente el SLA (Fig. 5.15)

ÁREA FOLIAR DE HOJAS

Con diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos L-O y tiempo. Las diferencias entre los tratamientos de L-O se presentaron a los 6 días en *A. occidentalis* ($F_{(5,84)} = 8.98$ $p < 0.0000$) y *E. cyclocarpum* , ($F_{(5,84)} = 8.84$ $p < 0.0000$) a los 12 días en *C. pentandra* ($F_{(5,82)} = 40.18$ $p < 0.0000$) y *T. rosea* ($F_{(5,84)} = 315.55$ $p < 0.000$) y a los 18 días en *C. vitifolium* ($F_{(4,68)} = 25.84$ $p < 0.0000$). Este parámetro de alguna forma se vio influenciado por el tipo de cotiledones que las especies presentan dado que en L todas las especies incrementan su área foliar, pero en oscuridad, especies con cotiledones coriáceos la incrementan ligeramente, así *E. cyclocarpum* y *A. occidentalis* obtienen su máximo a los 18 días, mientras que especies con cotiledones papiráceos o semipapiráceos la mantienen en cero, pues nunca hubo aparición de hojas (Fig. 5.16).

ÁREA FOLIAR TOTAL

Con diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos L-O y tiempo. *A. occidentalis* ($F_{(5,84)} = 4.84$ $p < 0.0006$), *C. vitifolium* ($F_{(4,68)} = 78.66$ $p < 0.0000$), *E. cyclocarpum* ($F_{(5,83)} = 55.01$ $p < 0.0000$) y *T. rosea* ($F_{(5,83)} = 80.14$ $p < 0.0000$). Las

diferencias entre los tratamientos de L-O se presentaron a los 6 días en la mayoría de las especies excepto en *C. pentandra* ($F_{(5,81)} = 61.70$ $p < 0.0000$) en donde las diferencias se presentaron a los 12 días. Tanto para el tratamiento de L como el de O tiende a incrementar el área foliar total, excepto *C. vitifolium* en la que disminuyo desde el inicio. Para la mayoría de las especies tal incremento para el tratamiento de O sólo es al inicio pues al final disminuye (Fig. 5.17)

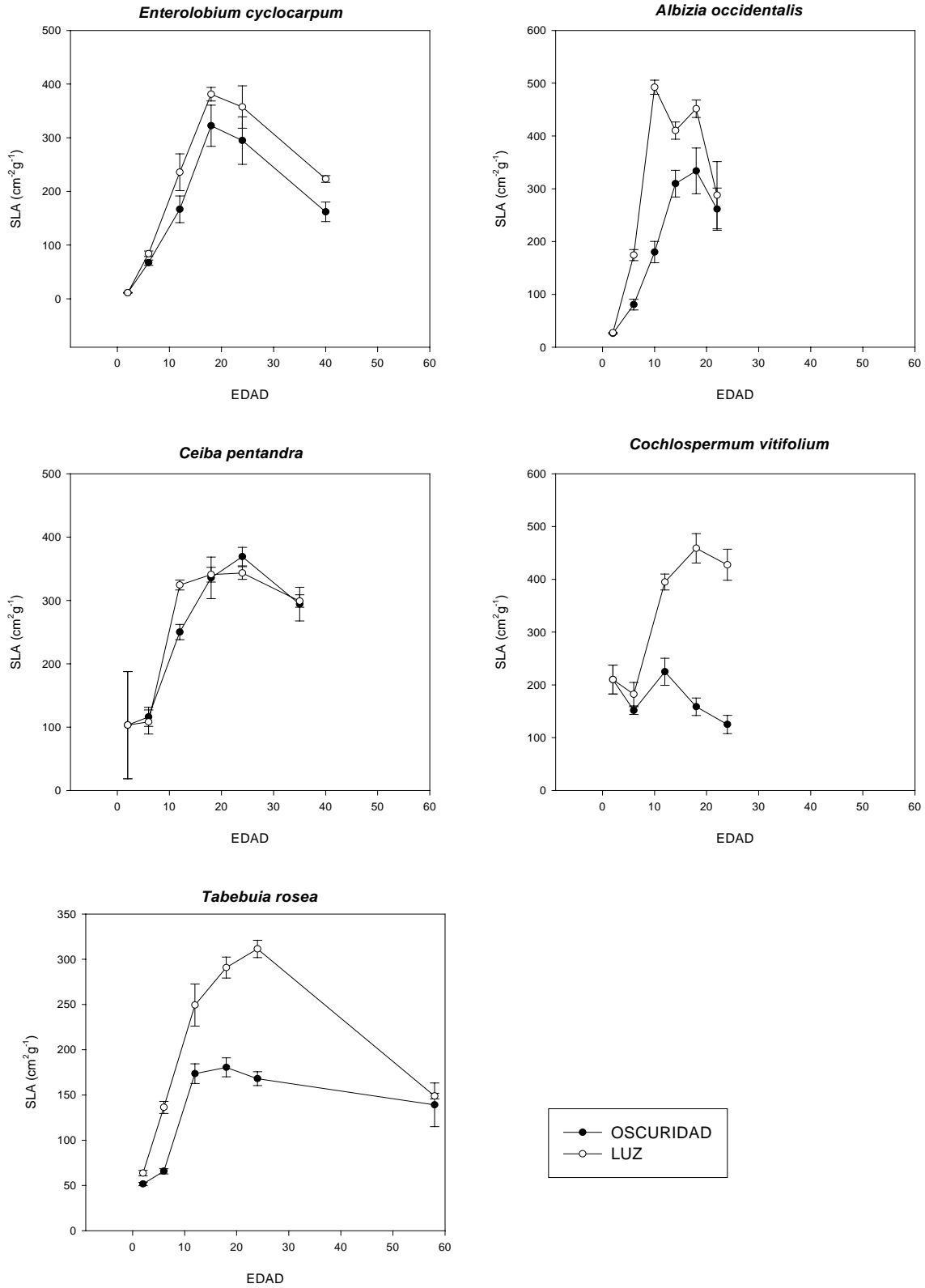


Fig. 5.15. Área Foliar Específica (SLA) en las cinco especies estudiadas, bajo condiciones de luz y oscuridad a través del tiempo. Las barras indican el error estándar, n = 8

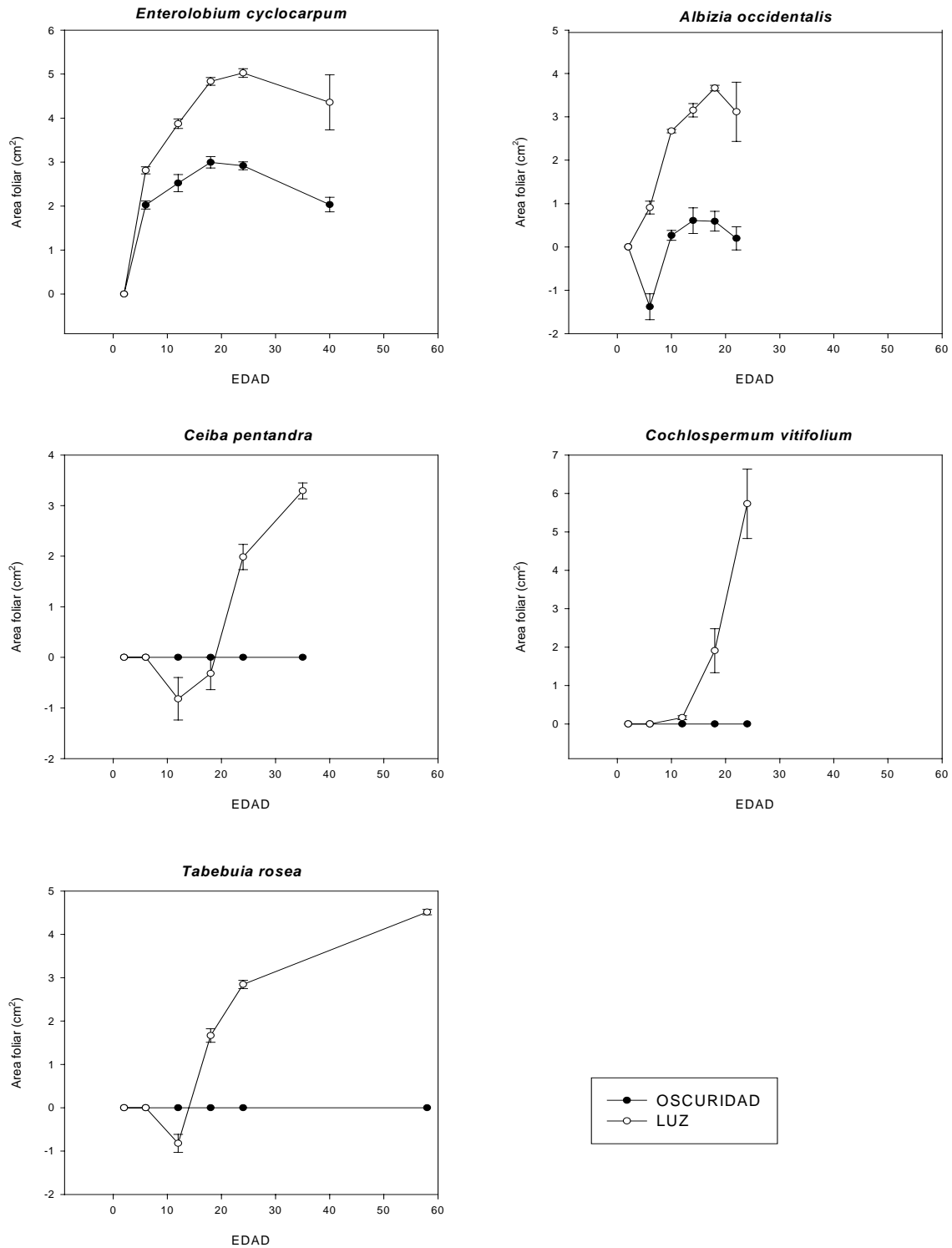


Fig. 5.16. Área Foliar (solo hojas sin cotiledones) en las cinco especies estudiadas, bajo condiciones de luz y oscuridad a través del tiempo. Las barras indican el error estándar, n =

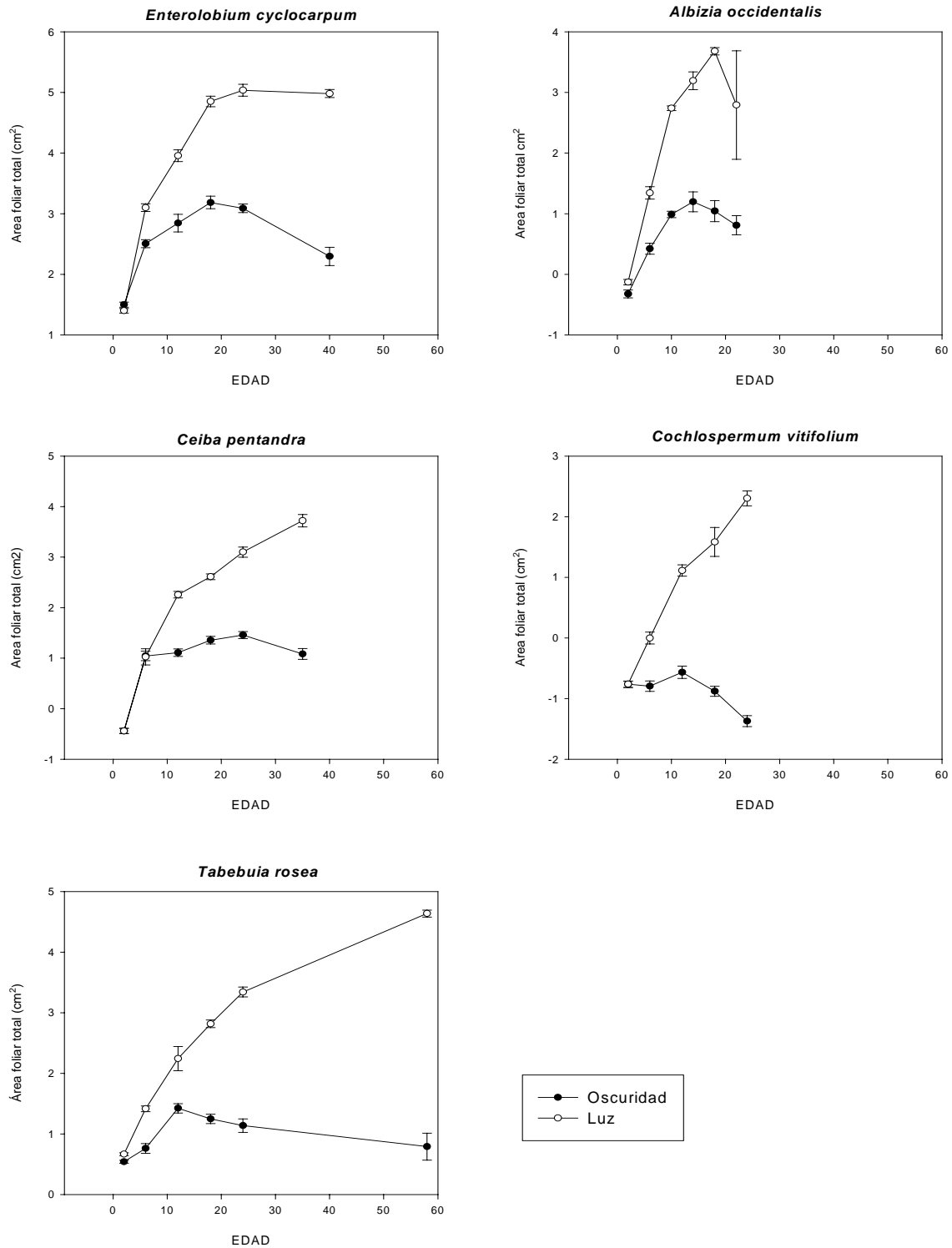


Fig. 5.17. Área Foliar total (incluyendo hojas y cotiledones) en las cinco especies estudiadas, bajo condiciones de luz y oscuridad a través del tiempo. Las barras indican el error estándar, n = 8

COCIENTE DE PESO FOLIAR (LWR)

Se presentaron diferencias significativas entre tratamientos L-O y tiempo. Las diferencias entre los tratamientos de L-O se presentaron a los seis días en *C. vitifolium* ($F_{(4,68)} = 24.44$ $p < 0.0000$) y *E. cyclocarpum* ($F_{(5,83)} = 8.02$ $p < 0.0000$), a los 10 días en *A. occidentalis* ($F_{(5,84)} = 17.96$ $p < 0.0000$) y a los 12 días en *C. pentandra* ($F_{(5,81)} = 1.58$ $p < 0.1755$) y *T. rosea* ($F_{(5,83)} = 5.62$ $p < 0.0002$). De un 85% del peso que tenían asignado inicialmente a estas estructuras, con el paso del tiempo disminuyó, tanto en L como en O, pero la disminución fue mayor en oscuridad (Fig. 5.18 y Fig. 5.19).

COCIENTE DE PESO DE LA RAÍZ (RWR)

Se obtuvieron diferencias significativas entre ambos tratamientos L-O y con respecto al tiempo. Las diferencias entre los tratamientos de L-O se presentaron a los dos días en *A. occidentalis* ($F_{(5,84)} = 12.73$ $p < 0.0000$) y *T. rosea* ($F_{(5,83)} = 3.03$ $p < 0.0150$), a los 12 días en *E. cyclocarpum* ($F_{(5,83)} = 25.06$ $p < 0.0000$) y a los 18 días en *C. pentandra* y *C. vitifolium* ($F_{(5,81)} = 5.73$ $p < 0.0005$), lo que se correlaciona directamente con el comportamiento observado en la relación R/S, (ver Fig. 20) pero en menor magnitud. La asignación a esta estructura fue mayor en L que en O (Figs. 5.18 y 5.19)

COCIENTE DEL PESO DEL TALLO (SWR)

Con diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos L-O y tiempo. Las diferencias entre los tratamientos de L-O se presentaron a los seis días en *A. occidentalis* ($F_{(5,84)} = 21.66$ $p < 0.0000$), *C. vitifolium* ($F_{(5,81)} = 35.36$ $p < 0.0000$) y *E. cyclocarpum* ($F_{(5,83)} = 16.06$ $p < 0.0000$) y a los 12 días en *C. pentandra* ($F_{(5,81)} = 21.46$ $p < 0.0000$) y *T. rosea* ($F_{(5,83)} = 43.09$ $p < 0.0000$). Se asignó más biomasa a tallo en O que en L en las cinco especies (Figs. 5.18 y 5.19)

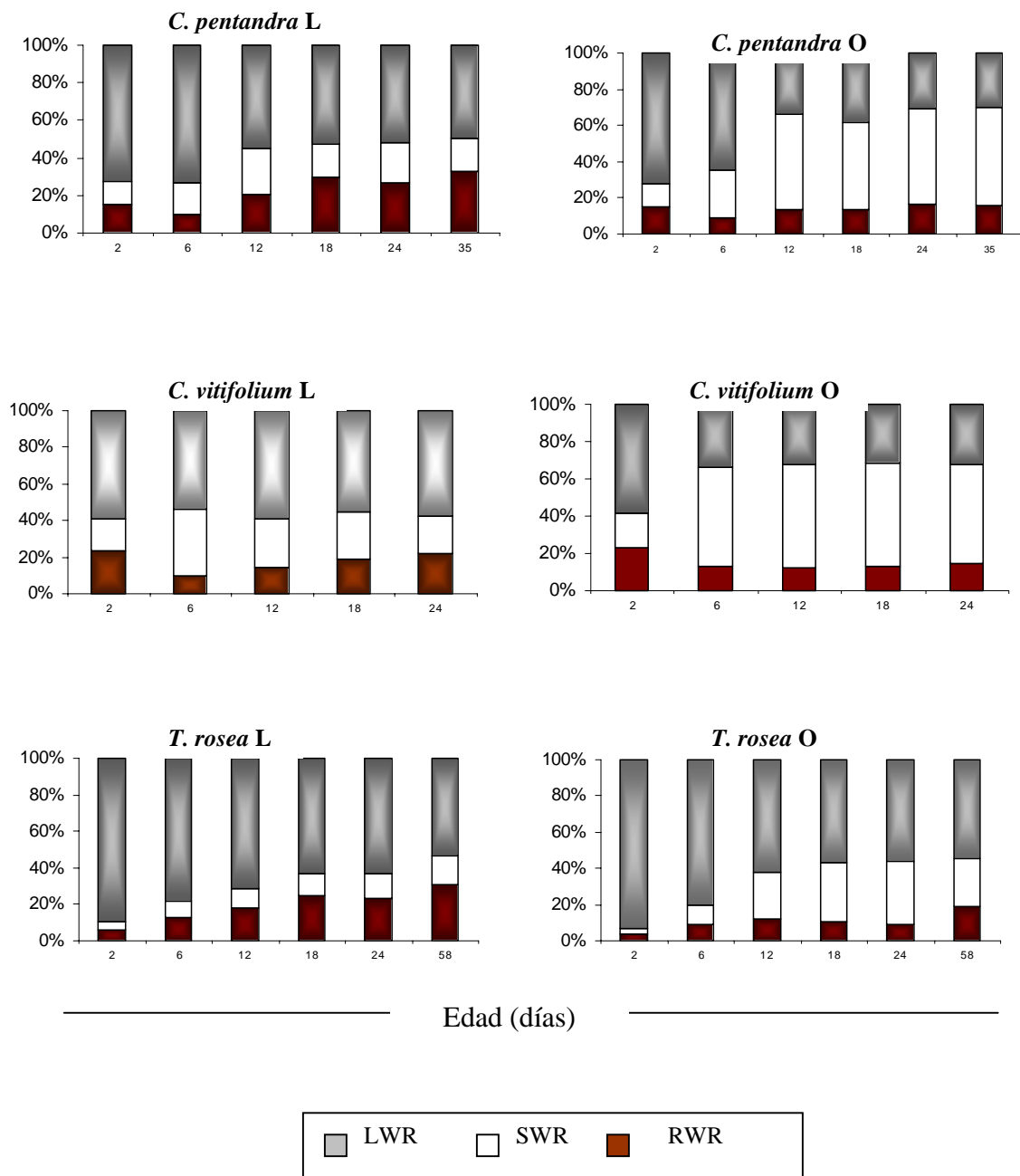


Fig. 5.18. Asignación de recursos a las diferentes estructuras de la plántula relación de peso asignado a hojas (LWR), relación de peso asignado a tallo (SWR) y, relación de peso asignado a raíz (RWR)

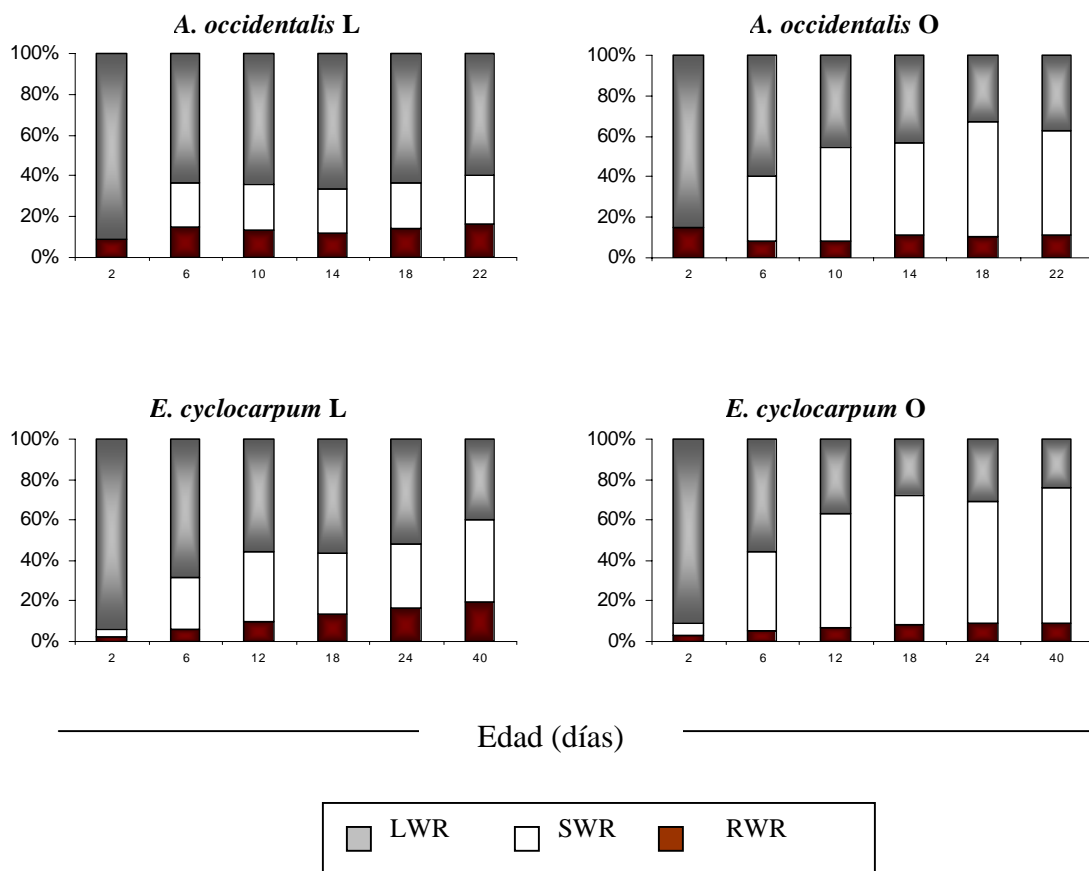


Fig. 5.19. Asignación de recursos a las diferentes estructuras de la plántula relación de peso asignado a hojas (LWR), relación de peso asignado a tallo (SWR) y, relación de peso asignado a raíz (RWR)

RELACIÓN RAÍZ/PARTE AÉREA (R/S)

Hay diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos (L-O) y el tiempo. Las diferencias entre L-O se presentaron a los dos días en *A. occidentalis* ($F_{(5,84)} = 12.91$ $p < 0.0000$) y *T. rosea* ($F_{(5,83)} = 3.04$ $p < 0.0144$), a los 12 días en *E. cycloarpum* ($F_{(5,83)} = 26.84$ $p < 0.0000$) y a los 18 días en *C. pentandra* ($F_{(5,81)} = 1.28$ $p < 0.2788$) y *C. vitifolium* ($F_{(4,68)} = 40.70$ $p < 0.0021$). Se observó que se asignó más biomasa a raíz para el tratamiento L que en oscuridad. Tal asignación es directamente proporcional con respecto al tiempo. Fig. 5.20

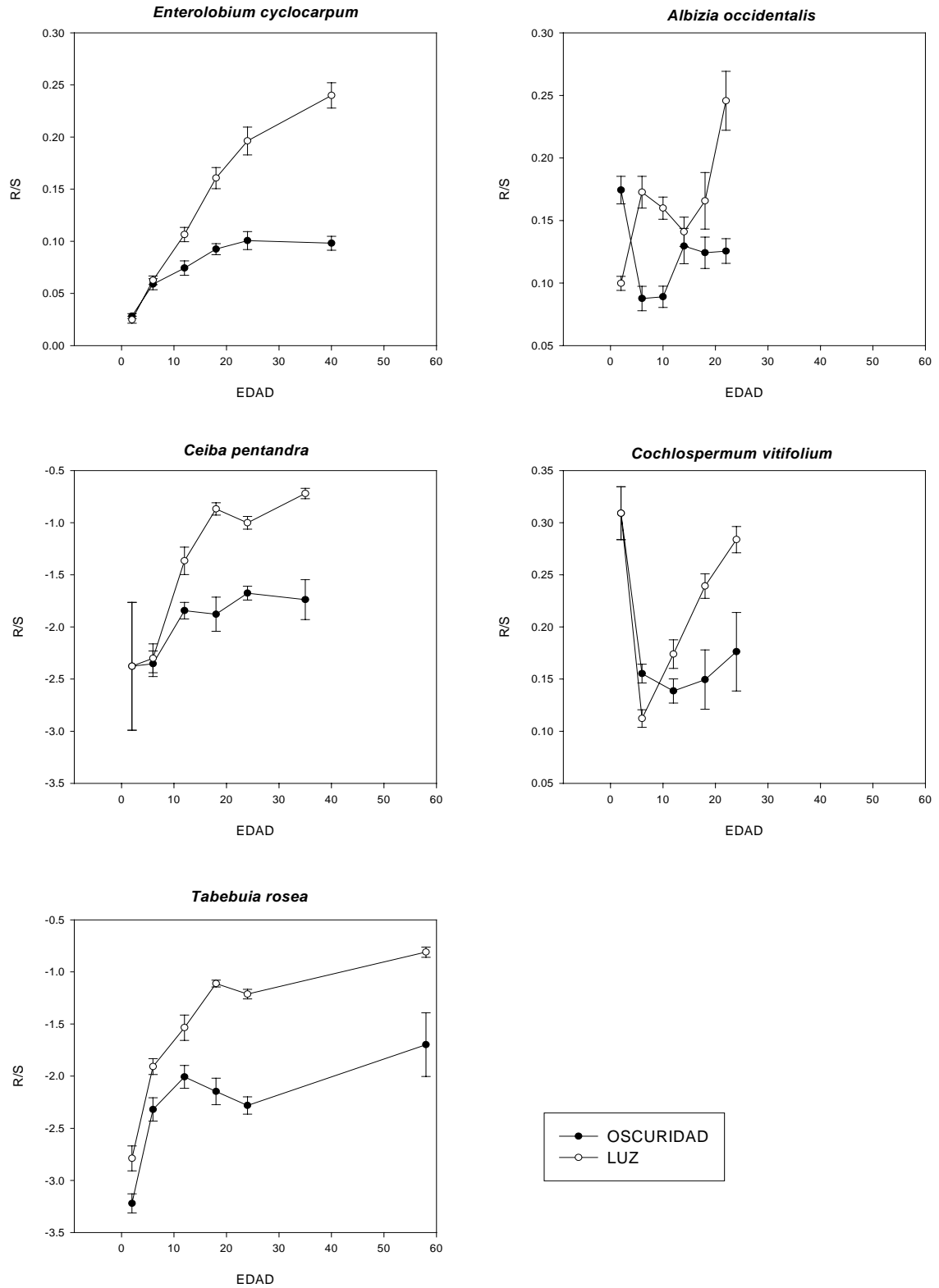


Fig. 5.20. Relación raíz/vástago (R/S) en las cinco especies estudiadas, bajo condiciones de luz y oscuridad a través del tiempo. Las barras indican el error estándar, n = 8

VI DISCUSION

6.1. Reservas en semillas

Considerando que la semilla es una estructura compacta y que necesita compuestos de reserva que proporcionen la energía necesaria para que se lleve a cabo la germinación y crecimiento de la plántula, tales compuestos varían ampliamente entre especies, pero se pueden categorizar en carbohidratos, aceites o lípidos, proteínas y fítato. (Kigel y Galili, 1995, Larkins y Vasil (1997), 2004, Bewley, y Black, 1985, Kozlowski y Gunn, 1972, Moreno, 1996).

En el presente trabajo las reservas predominantes en las semillas estudiadas fueron proteínas y lípidos. Considerando que las proteínas fueron el tipo de reserva que predominó en las 22 especies estudiadas, su abundancia podría deberse a que las proteínas son el principal material nitrogenado en la semilla, y durante el desarrollo gran parte de la proteína tiene un papel fisiológico, ya sea estructural, enzimático y de defensa, (Duffus y Slaughter, 1980, Kitajima, 1996,). Este último autor reporta que la cantidad de N₂ contenida en las semillas de tres especies (*Challichlamys latifolia* *Pithecoctenium crucigerum* y *T. rosea*) de selva baja caducifolia de Panama, fue suficiente para mantener la demanda de N₂ de las plántulas de dichas especies bajo condiciones de sombra, consistente con lo reportado en la presente investigación para *T. rosea* que presento una gran cantidad de proteínas contenidas en la semillas; Fig. 5.4.

En cuanto al contenido de lípidos que se registró en gran parte de las semillas Duffus y Slaughter (1980) reportan que un alto contenido de lípidos como reserva en semillas de algunas especies tropicales es común (Duffus y Slaughter, 1980, Barajas et. al, 1997).

Existe cierta discrepancia en cuanto a la forma en que el carbono es almacenado en las semillas, pues se sabe que un alto contenido de lípidos produce más biomasa que la misma cantidad de almidón, pero el metabolismo de lípidos implica un gasto energético

mayor, además de que el metabolismo del almidón, es una vía menos compleja. (Kitajima, 1992, 2000, Olofinboba, 1975, Ichie et al, 2001).

6.1.1. Ubicación de reservas

En general, la ubicación de las reservas fue en cotiledones y en el tejido extraembrionario de reserva si éste estaba presente. Se sabe que semillas con endospermo tienden a reabsorberlo durante la germinación y/o crecimiento de la plántula, por lo que sería importante conocer que tanto de las reservas contenidas en el tejido extraembrionario de reserva es asimilado en las especies que lo presenta, pues en el caso de *C. vitifolium* (una de las especies que se eligió para el análisis de crecimiento) su presencia le reportó un incremento mínimo en la biomasa de los cotiledones en los primeros días de la germinación.

Los resultados obtenidos sugieren una relación entre el tipo de cotiledones y el tipo de reserva, pues se observó que especies con cotiledones papiráceos presentaron lípidos pero no almidón.

Las especies que presentan cotiledones coriáceos bien pueden contener lípidos y/o almidón, en diferente proporción. Se tiene documentado que en semillas donde se presentan ambos tipos de reservas, una de éstas predomina (Duffus y Slaughter, 1980).

Se observó que especies como *H. latiflora*, *H. pallidus* y *A. paniculata*, con una biomasa de la semilla pequeña presentaron una gran cantidad de lípidos. Al respecto Kitajima (1996), considera que semillas pequeñas podrían contener una alta cantidad de lípidos compensando de esta manera la biomasa de la semilla, además se tiene reportado (Huante et al. 1995a) que dichas especies presentan una RGR rápida que aumenta las probabilidades de supervivencia de la plántula.

6.1.2. Afiliación taxonómica

No se observó una tendencia clara entre la ubicación taxonómica de las especies estudiadas con respecto al tipo de reservas que contienen ya que *R. fusca* y *C. barbadensis* que se ubican dentro de las especies que aparecieron primero, presentan lípidos al igual que especies que taxonómicamente presentan caracteres más avanzados y que se ubican en la subclase Asteridae. Por otra parte, *R. mexicana*, *E. cyclocarpum*, *A. angustissima* y *A. occidentalis* presentan almidón y/u otro tipo de polisacáridos, pero no lípidos como *C. barbadensis* y *R. fusca* que si presentan este tipo de reserva.

Lo que se observa, es que especies con cotiledones papiráceos presentan como parte de sus reservas predominantes en los cotiledones lípidos y no polisacáridos, independientemente de presentar tejido extraembrionario de reserva y del tamaño de la semilla (como en el caso de *H. latiflora* (.00087 gr) y *I. wolcotiana* (0.0668 gr)).

Lo anterior tal vez podría explicar el porque se tiene documentado un comportamiento contradictorio en cuanto a la relación de la RGR y al tamaño de la semilla, (Westoby, 1992), y al establecimiento de plántulas según la morfología funcional de éstas (Hladik y Miquel, 1991), pues no se considera el tipo de reservas presentes en las semillas. Esto podría ser una estrategia que las especies han desarrollado en cuanto al tipo de reserva y al tamaño de la semilla, algo similar sugiere Kitajima y Fenner (2000) ya que mencionan que probablemente especies con semillas pequeñas presenten como reserva predominante lípidos. Con base en el análisis de componentes principales se sugiere que varios factores contribuyen al comportamiento que las especies presentan puesto que la variable con mayor valor ($r = 0.6989$) fue con respecto al tipo de crecimiento de las especies (rápido o lento) y no al tipo de cotiledones y/o reservas.

Es importante realizar análisis cuantitativos para poder llegar a conclusiones más finas con respecto a las sustancias de reserva, el tipo de cotiledones y la tasa relativa de crecimiento.

6.2. Contribución de las reservas en el crecimiento

Biomasa y Área de los Cotiledones

En condiciones limitantes de recursos (en este caso ausencia total de luz y nutrientes) todas las especies tendieron a disminuir la biomasa de los cotiledones y por lo tanto la cantidad de reservas contenidas en éstos, para utilizarlas en el crecimiento de la plántula y asignarlas a las diferentes estructuras (raíz, tallo, hojas), (Fenner, 1985, Foster, 1986, Westoby et al. 1992) similar a lo que propone Kitajima (1992) bajo condiciones limitantes de un recurso. La duración de las reservas fue relativamente corta pues entre los 6 y 12 días ya se había terminado la fuente de recursos, por lo tanto ya no se registró incremento de la biomasa total y en la asignación de recursos a las diferentes estructuras de la plántula. El incremento que se observó solo fue resultado de alargamiento celular, ya que en condiciones de oscuridad no hay crecimiento solo alargamiento celular que en este caso fue resultado de la hidratación celular (Salisbury, 1994). Al respecto Marshall & Kozlowski, (1975), reportan que cuando la fotosíntesis es inhibida la translocación de minerales también se inhibe. Es decir bajo tales condiciones, las reservas de la semilla soportan la demanda de carbón de la plántula por algún periodo (Fenner, 1987, Foster, 1986, Thompson, 1987).

En condiciones limitantes de nutrientes, con una mínima cantidad de luz (120 $\mu\text{mol}/\text{seg}$), ésta tuvo un efecto positivo sobre los cotiledones de *C. pentandra*, *C. vitifolium* y *T. rosea* los cuales son papiráceos y fotosintéticos, pues las tres especies tendieron a incrementar la biomasa y el área de los cotiledones, lo cual podría estar reflejando una acumulación de carbohidratos en éstos como lo reportado por Marshall y Kozlowski, (1975) en *Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Fraxinus pennsylvanica* y *Robina pseudoacacia*.

En tanto que *A. occidentalis* como *E. cyclocarpum*, con cotiledones coriáceos, en el transcurso del tiempo tendieron a disminuir la biomasa y el área de los cotiledones, hasta desprenderse independientemente de las condiciones de luz. Tendencias similares se

reportan para *Nectandra. ambiguens* (que contiene cotiledones de reserva) donde se obtiene una correlación negativa entre la biomasa de los cotiledones y la biomasa de las plántulas (Barajas y Álvarez, 2004) y, *Dryobalanops lanceolata*, donde se observa como la disminución de las reservas (carbohidratos y lípidos) decrecen a través del tiempo (Ichie et al. 2001).

El incremento en la biomasa de los cotiledones se relacionó positivamente con el área foliar de los cotiledones, y viceversa, en las cinco especies estudiadas. Kitajima (1992, 1992a), considera que la capacidad fotosintética de los cotiledones está inversamente relacionada con el grosor y positivamente relacionada con la SLA. Tal como se reporta en la presente investigación (para el tratamiento de luz), en donde *E. cyclocarpum* y *A. occidentalis* con cotiledones coriáceos, presentan una SLA pequeña, con el paso del tiempo su área foliar disminuye, se vuelven cloróticos hasta ser inactivos y separarse de la plántula; *T. rosea*, con cotiledones papiráceos, presentó una menor SLA con respecto a *C. vitifolium* y *C. pentandra*; y *T. rosea* con cotiledones más delgados, considerados fotosintéticos, presentaron una SLA mayor con respecto a *A. occidentalis* y *E. cyclocarpum*, permanecieron por más tiempo en la plántula, incrementaron su biomasa y su área foliar.

Por lo tanto, los cotiledones de *C. pentandra*, *C. vitifolium* y *T. rosea* respondieron a la luz positivamente y *A. occidentalis* y *E. cyclocarpum* con cotiledones de almacenamiento no reportan beneficios para este recurso, consistente con lo documentado por Kitajima, (2002) quien reporta que especies como *T. rosea*, con cotiledones fotosintéticos responden a la luz más pronto que especies con cotiledones de almacenamiento. Aunque la misma autora (1992) encuentra una alta capacidad fotosintética tanto en cotiledones papiráceos como en cotiledones coriáceos, observa que la respiración en cotiledones coriáceos es mayor, resultado del metabolismo y translocación de las reservas contenidas en éstos. Además de que estructuralmente los cotiledones papiráceos presentan características que les confieren ventajas para realizar el proceso de fotosíntesis, a diferencia de los cotiledones coriáceos que no distribuyen eficientemente la captura de luz e intercambio de gases ya que la frecuencia de estomas decrece de manera inversamente proporcional con el grosor de los cotiledones (Kitajima, 1992a).

Tiempo de Retención de los Cotiledones

Se tiene documentado (Soriano 2003, Kitajima 2002, Acosta comunicación personal) que los cotiledones papiráceos permanecen por más tiempo, lo cual es consistente para las cinco especies estudiadas dado que *T. rosea*, *C. pentandra* y *C. vitifolium* con cotiledones semi-papiráceos para la primera y papiráceos para las dos restantes, retuvieron los cotiledones hasta el final y, *A. occidentalis* y *E. cyclocarpum* con cotiledones coriáceos los perdieron (bajo condiciones de luz).

En condiciones de oscuridad las especies que más rápido perdieron los cotiledones fueron *A. occidentalis* y *C. vitifolium* (a los 22 y 24 días respectivamente) lo que tal vez se debió a que *A. occidentalis* presento como reservas predominantes proteínas y otro tipo de polisacaridos diferentes al almidón que podrían haberse metabolizado más rápidamente. Por su parte *C. vitifolium*, que también presentó proteínas y lípidos y no carbohidratos, los lípidos, solo se ubicaron en los reducidos cotiledones que esta especie presenta y no tejido extraembrionario de reserva, y tal vez no sea suficiente dicha cantidad. *C. pentandra* con 35 días de retención presento una mayor cantidad de lípidos que *C. vitifolium*, sin embargo lo que podría haber influido en el menor tiempo de retención de los cotiledones en ésta especies con respecto a *E. cyclocarpum* podría haber sido la mayor biomasa de la semilla y la presencia de gránulos de almidón en *E. cyclocarpum*. Finalmente *T. rosea* siendo la especies que mantuvo por más tiempo los cotiledones, aun cuando la biomasa de la semilla no fue la mayor, tal comportamiento podría deberse a que fue la especie que presentó una mayor cantidad de lípidos, aunque para afirmar esto se tendría que hacer un análisis cuantitativo de las reservas presentes.

Lo anterior sugiere que el tiempo de retención de los cotiledones no solo esta relacionado con el tipo de reserva sino también con la cantidad de éstas, sin embargo no existe información al respecto.

Biomasa seca total

La biomasa seca de las cinco especies en condiciones de luz tiende a incrementar, resultado de la contribución de las reservas y al recurso luz que tiene un efecto positivo el crecimiento de las cinco especies, independientemente del tipo de cotiledones que éstas presentaron.

Lovell (1970), considera que especies con cotiledones con una función dual son más eficientes en el crecimiento de las plántulas, lo cual es consistente con el comportamiento que presentaron *A. occidentalis* y *E. cyclocarpum* que registraron la mayor biomasa total, ya que podría ser que en los primeros días, dicho incremento haya sido resultado de la contribución de las reservas de los cotiledones (coriáceos, los cuales son de almacenamiento principalmente) y a la presencia de la plúmula (primeras hojas), característica de la familia Leguminosae, y, posteriormente ser el incremento del área foliar y la eficiencia fotosintética las variables que contribuyeron a dicho incremento.

De lo anterior se sugiere que se debe considerar la aportación que la plúmula podría tener en los primeros días de crecimiento en la plántula, pues tal vez la cantidad de biomasa reportada en *A. occidentalis* y *E. cyclocarpum* se pueda deber a que la plúmula haya contribuido de manera significativa en su crecimiento. Ya que se tiene registrado para *A. occidentalis*, que solo con la plúmula (sin cotiledones) puede sobrevivir bajo condiciones de invernadero (datos no publicados). Posiblemente, tal característica en esta familia, (Leguminosae) les confiera ventajas sobre las demás especies y posiblemente la presencia de la plúmula en su etapa inicial y otros atributos más (como la asociación micorrízica y con bacterias fijadoras de nitrógeno que algunas especies de esta familia presentan) sean parte de la explicación del éxito que esta familia tiene en esta comunidad vegetal.

En el caso de *C. pentandra*, *C. vitifolium* y *T. rosea* solo contaban con los cotiledones, y aún cuando estos son fotosintéticos y dentro de sus reservas se incluyen lípidos, inicialmente tuvieron que destinar parte de esas reservas a la formación y crecimiento de hojas. Particularmente *C. vitifolium* presentó una menor cantidad de lípidos

y fue la especie que presentó la menor área foliar, lo que probablemente contribuyó a su reducida biomasa total, aun cuando su eficiencia fotosintética no fue la menor ésta no fue suficiente para acumular una mayor biomasa, además de que en un inicio pudo absorber reservas del endospermo.

Tasa Relativa de Crecimiento (RGR) y Tasa Neta de Asimilación (NAR)

Específicamente para condiciones de O se observa un incremento de ambas variables en *C. vitifolium* y *T. rosea* del día 2 al día 6, en *A. occidentalis* del día 2 al día 10 y *E. cyclocarpum* en general tiende a aumentar con respecto al tiempo. Lo anterior sugiere que las reservas contenidas en dichas especies inicialmente se utilizaron para asignarlas a crecimiento y posteriormente sólo para mantener dicho crecimiento, y que el tipo de cotiledones y de reservas podría estar influyendo dado que *A. occidentalis* y *E. cyclocarpum* con cotiledones coriáceos y con polisacáridos y proteínas como reservas, su tiempo de utilización fue mayor en ambos parámetros; y *T. rosea* y *C. vitifolium*, con cotiledones papiráceos y como reservas lípidos y proteínas tal aumento fue en un tiempo más corto.

En condiciones de L, tal condición no fue la óptima (ya que se tienen registrado un promedio de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para la zona estudiada, (Huante y Rincón, 1998). Shipley y Hunt (1996), Sack y Grubb (2001), Huante et al. (1998a y b), reportan que cuando la luz es limitante la RGR tiende a disminuir. Huante y Rincón (1993), encuentran un comportamiento similar en la RGR y en la NAR, en *Amphiterygium adtringens*, *C. eriostachys*, *C. platyloba*, *A. paniculata* y *H. pallidus*, considerando que dicho comportamiento es una respuesta fisiológica de las plantas para tolerar el estrés que se presenta por la deficiencia del recurso luz y nutrientes, tendencias similares se presentan en otras especies (Poorter, 1989, 2001), y en especies de la misma localidad (Huante et al. 1998) cuando el recurso luz es limitante. Los últimos autores encuentran una correlación positiva entre la RGR y la SLA, bajo condiciones limitantes de luz, en *A. paniculata* y *H. pallidus* especies que presentan una RGR rápida para la misma localidad, comportamiento y características que presentan las especies aquí analizadas. Esto concuerda con las

características que se reportan para especies pioneras, las cuales se consideran son más afectadas por la deficiencia de luz, tanto en la producción de biomasa, RGR y NAR y, en general en su crecimiento (Huante y Rincón 1993).

Por su parte, Shipley (2000) reporta que ante la disminución de la radiación la tasa de fotosíntesis disminuye de manera casi exponencial mientras que el ajuste morfológico no es tan grande (SLA). Huante et al. (1998) reportan que hay una mayor plasticidad en los cambios morfológicos y anatómicos (SLA) que en los fisiológicos (NAR), lo cual explica el comportamiento observado en dichos parámetros para las cinco especies estudiadas, pues todas tienden a incrementar la SLA hasta llegar a un punto en el cual la demanda de recursos a las demás estructuras es superior, lo que se ve reflejado en la reducción de la SLA en el último tiempo, que a su vez está indicando una incapacidad de la plántula para asignar compuestos en crecimiento estructural (Douglas 1989). Comportamiento similar se observa en *A. occidentalis* y en *E. cyclocarpum*, que mantienen constante su área foliar en los últimos días (de los 12 a los 22 días en *A. occidentalis* y de los 24 a los 40 días en *E. cyclocarpum*). Por lo tanto la NAR no varía y la SLA tiende a incrementar con respecto al tiempo, actuando como regulador compensando el comportamiento de la NAR, (Shipley, 2000).

Asignación de recursos

El comportamiento observado en cuanto a la asignación de recursos bajo L y O es el resultado de la plasticidad que las especies presentan bajo tales condiciones ambientales (Kitayima y Fenner, 2000, Huante y Rincón 1998). Una mayor asignación de recursos hacia el tallo bajo condiciones de oscuridad y una reducción en la asignación de éstos hacia las hojas y raíz como se reporta en las cinco especies estudiadas, es consecuencia de la deficiencia de luz, y que presentan las plantas como respuesta a la deficiencia de éste recurso (luz), donde la mayor parte de las reservas se utilizan para proyectar el tallo hacia arriba, y se asignan menos recursos para el desarrollo de hojas y raíces, las cuales son de menor importancia para una plántula que crece en oscuridad (Salisbury, 1994).

En condiciones de luz y deficiencia de nutrientes, las cinco especies asignaron más recursos hacia hojas, tal vez con el fin de tener una mayor superficie de captación de luz, lo cual podría ser una estrategia de la plántula a formar estructuras aéreas que le permita una mayor captación de luz y CO₂ (Lambers y Poorter, 1992, Huante et al, 1998ab), resultados semejantes se han reportado para *Celaenodendron mexicanum*, *Trichilia trifolia*, *C. eriostachys*, *C. platyloba*, *Plumeria rubra*, *A. paniculata*, *C. alliodora*, *C. vitifolium*, *I. wolcotiana* y *H. pallidus* especies de la misma localidad por Huante y Rincón (1998).

VII CONCLUSIONES

Reservas en semillas

Las reservas que se encontraron en las semillas analizadas fueron proteínas, lípidos y en menor proporción otros polisacáridos insolubles (incluyendo almidón).

Las reservas se ubicaron en los cotiledones y en tejido extraembrionario de reserva, si éste se encontraba presente.

No se observó una relación entre el tipo de reserva y la velocidad del crecimiento de las plántulas.

Se sugiere una relación entre el tipo de cotiledones y el tipo de reservas contenidas en éstos, independientemente de la biomasa de la semilla, de la presencia de tejido extraembrionario de reserva y de la velocidad de crecimiento. Especies con cotiledones papiráceos presentaron lípidos y especies con cotiledones coriáceos pueden contener tanto lípidos como almidón, en diferentes proporciones.

En la presente investigación se sugiere que las reservas podrían estar influyendo en la falta de una tendencia clara respecto a la relación de la RGR con la biomasa de la semilla, lo cual se ha reportado como +, - o nula en diferentes estudios, lo que resalta la posible relevancia de la morfología funcional de las plántulas.

Especies con cotiledones epigeos fanerocotilares papiráceos con o sin tejido extraembrionario de reserva, pequeñas o grandes, presentaron lípidos y, especies con cotiledones epigeos fanerocotilares coriáceos pueden presentar lípidos y carbohidratos. Independientemente de la RGR y de la cantidad de proteínas, que en general fueron abundantes en todas las especies.

Contribución de las reservas en el crecimiento

Condiciones de oscuridad

El tipo y la cantidad de reservas se relaciono con el tiempo de retención de los cotiledones que las especies presentaron. *T. rosea* y *E. cyclocarpum* que retuvieron por más tiempo los cotiledones (58 y 40 días respectivamente), presentaron lípidos y polisacaridos insolubles (incluyendo almidón), respectivamente.

En los primeros días se observó un incremento de la RGR y la NAR en las plántulas, resultado de la utilización de las reservas contenidas en las semillas.

Condiciones de luz

Aún cuando *E. cyclocarpum* y *A. occidentalis* con cotiledones epigeos fanerocotilares coriáceos perdieron los cotiledones en un periodo de tiempo más corto, con respecto a las otras especies, estas presentaron la mayor biomasa. Cabe señalar que ambas especies presentaron plúmula, lo que pudo haber influido en tal comportamiento

C. pentandra, *C. vitifolium* y *T. rosea*, con cotiledones epigeos fanerocotilares papiráceos, retuvieron por más tiempo los cotiledones los cuales incrementaron su biomasa y área.

Finalmente, el comportamiento observado en Luz y en Oscuridad nos sugiere la morfología funcional que las plántulas de las cinco especies analizadas presentan y que resulta del tipo de cotiledones y materiales de reservas que tienen.

VIII Literatura citada

- Ascroft W.J y D. R. Murria. 1979. The dual functions of the cotyledons of *Acacia iteaphylla* F. Muell. (Mimosoideae) Aust. J. Bot. 27:343-352.
- Aung, L. M. 1974. Root-shoot relationships. En: Carso, E. W. (Ed) The plant root and its environment University Press. Virginia. 21-61.
- Barajas-Morales J., L.A. Pérez Jiménez y F. Chiang. 1997. Seasonal fluctuations of starch in wood and bark of trees from a tropical deciduous forest in Mexico. Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie botánica, 68(1): 7-19.
- Barajas G.G. y J. Alvarez Sánchez. 2004. Asignación de recursos e influencia de los cotiledones en al crecimiento de plántulas de *Nectandra ambigens* (Blake) C.k. Allen (LAURACEAE) en una selva tropical húmeda. Bol. Soc. Bot. Mex. 74: 5-11
- Baxter R, T.W Ashenden. T.H. Sparks y J.F. Farrar 1994. Effects of elevated carbon dioxide on three montane grass species. I. Growth and dry matter partitioning. J. Exp. Bot. 45: 305-315.
- Bazzaz, F.A. (1996) Plants in Changing Enviroments. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bazzaz, F.A. N.R.Chiaricillo PD Coley, L.F. Pitclka (1987) Allocating resources to reproduction and defense. New assessments of the cost and benefits of allocation patterns in plants are relating ecological roles to resource use. BioScience. 37: 58-67
- Berlyn P.G. y J. P. Miksche. 1971. Botanical Microtechnique and Cytoschemistry. 3a edition. The Iowa State University Press. Pp: 270-276.
- Bewley, J.D. y M. Black. 1985. Seeds Physiology of Development and Germination. 2a

edition. Plenum Press, Nueva York.

- Bloom, A. J.; F. S. Chapin; H. A. Mooney. 1985. Resource limitation in plants an economic analogy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 363-392.
- Browse J. 1997. Synthesis and storage of fatty acids. In B. A. Larkins Ik Vasil. Eds., *Cellular and Molecular Biology of plant seed Development*. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht. The Netherlands. Pp: 407-440.
- Bradford, K.J. 2004. *Seed Production and Quality*. Pp. 31-44.
- Buchanan B.B., w. Gruissem y R.L. Jones. 2000. *Biochemistry y Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologists. Pp:1027-1039.
- Bullock, SH. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and Trenes in South coastal Region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology*. 36:297-316.
- Campbell, B. P.; J. P. Grime y J. M. Mackey. 1991. A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia*.
- Cornelissen, J.H. C., P. Castro Diez y R. Hunt (1996) Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plants species and types. *Journal of ecology*, 84, 755-765
- Corner, E. J. H. 1951. *The Seed of dicotyledons*. Cambridge Univ. Press, London. Vol 1 y 2.
- Crick, J. C. y Grime, J. P. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytol* 107:403-414.
- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of flowering Plants*. Columbia

University Press, Nueva York.

De Luca P., J.M. Mickle, M. R. Barone Lumaga y A. Morretti 2001. Museum of Paleobotany and Ethnobotany. Paleobotanical Section . Orto Botanico Università Degli Studi di Napoli "Federico II" Facoltà di Scienze MM. FF. NN. PP: 13-17

Dijkstra, P. 1989. Cause and effect of differences in Specific Leaf Area. Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants (eds H

Douglas, M. 1989. Análisis de crecimiento en *Canavalia ensiformis* (L.) DC. Bajo condiciones de campo. Rev. Fac. Agron. Maracay), 15: 1-16.

Duffus C. y C. Slaughter. 1980. Las semillas y sus usos. AGT. Editor, S.A.

Esau K. 1962. Anatomy of seed plants. Hemisferio Sur, Buenos Aires Argentina. Pp: 512.

Evans, G. C. 1972. The Quantitative analysis of plant Growth. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Evans, G. E. y A. P. Hugues 1961. Plant growth and the aerial environment. Effect of artificial shading on *Impatiens parviflora*. New Phytol. 60: 150-180.

Evans, L. T. 1963. Environmental control of plant growth. Academic Press, New York and London, XVII+449.

Fenner, M. 1985. Seed Ecology. Chapman and Hall, Londres, 151 pp.

Fenner, M. 1987. Seedling. New phytologist. 106: 35-47.

- Flores V. E. 1999. La planta. Estructura y Función. Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica. Pp:695-734.
- Foster, S. A. 1986. On Adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review*. 52:260-299.
- Garwood N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: A community study. *Ecological Monographs*. 53(2). Pp: 159-181
- Garwood N.C. 1995. Functional morphology of tropical tree seedlings. *The Ecology of Tropical Forest Seedlings* In Swaine, M.D. (ed) Ecology of tropical forest Tree seedlings, pp. 59-129. UNESCO/Parthenon, Paris/Carnforth.
- Gonzalez, G.D. 2002. Restauración de la Selva Baja Caducifolia en la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco: Un enfoque experimental usando comunidades sintéticas. Pp. 91 Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Grime, J. P.; J. C. Crick y J. E. Rincón. 1986. The ecological significance of the plasticity. En: Jennings, D. H. y A. Trewavas (eds) *Plasticity in plants*. Cambridge University Press. Cambridge. 7-29 p.
- Hannan L.C. 1997. Starch synthesis in the maize seed. In BA Larkins, IK Vasil. Eds., *Cellular and Molecular Biology of plant seed Development*. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht. The Netherlands. Pp: 407-440.
- Herman E.M. y B.A. Larkins. 1999. Protein Storage Bodies and Vacuoles. *American Society of Plant Physiologists*. 11: 601-613.
- Hladik A y S. Miquel. 1991. Seedling types and plant establishment in an African rain forest. In: *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Edited by K.S Bawa and Hadley. *Man and the biosphere. Serie Vol 7*. Published by UNESCO, Paris in The

parthenon publishing Group International publisher inScience. Technology & Education. Pp: 261-283.

Huante P. 1992. Mecanismos de captura de recursos en plántulas de la selva baja caducifolia en chamela Jalisco. Tesis de maestría, universidad nacional autónoma de mexico.

Huante P. y E. Rincón. 1993. Growth responses of tropical deciduos tree seedling to contrastanting light conditions. *Trees*. 7: 202-207.

Huante P. y E. Rincón. 1992. Responses to lighth changes in tropical deciduos woody seedling contrastanting growth rates. *Oecologia*. 113: 53-66.

Huante P., E. Rincón y I Acosta. 1995a. Nutrient availability and growth rateo f 34 woody species from a tropical deciduous forest in mexico. *Functional ecology*, 9,849-858.

Huante P., E. Rincón y F. S Chapin III. 1995b. Responses to phosphorus of contrasting sucesional tree-seedling species from the tropical deciduous foresto f mexico. *Functional ecology*, 9, 760-766.

Huante P. y E. Rincón. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrastings growth rates. *Oecologia*,113:53-66

Huante P., E. Rincón y F. S Chapin II. 1998a. Foraging for nutrients, response to changes in light and competition in tropical deciduous trees seedlings. *Oecologia*,117:209-216.

- Huante P., E. Rincón y F. S Chapin II. 1998b. Effect of changing light availability on nutrients foraging in tropical deciduos tree-sedlings. *Oikos*. 82:449-458.
- Hunt, R. 1978. *Plant growth analysis*. Arnold. London 375.
- Hunt, R. 1982. *Plant Groth Curves. The functional approach to plant growth Analysis*. Edward Arnold, London.
- Hunt, R. 1990. *Basic Growth Analysis*. Unwin Hyman, London.
- Ichie T., I. Ninomiya I and K. Ogino. 2001. Utilization of seed reserves during germination and early seedling growth by *Dryobalanops lanceolata* (Dipeterocarpaceae). *Journal of tropical Ecology*. 17: 371-378.
- Iriarte-Vivar, S. 1987. *Análisis de crecimiento y plasticidad fenotípica de plántulas de tres especies arbóreas de una selva alta perennifolia*. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Jackson, R. B. & M. M. Caldwell. 1989. The liming and degree of root proliferation in the fertil soil microsites for three cold desert perennials. *Oecologia*. 81: 149-153.
- Jensen, W. A. 1962. *Botanical histochemistry. Principles and practice*. Freeman, San Diego.
- Johansen D.A. 1940. *Plant microtechnique*. Mc Graw-Hill, New York. 175-211.
- Jones S.B. 1987. *Sistemática Vegetal*. 2a ed. Ed. McGraw Hill. Capitulo 6. pp. 121-163.
- Kigel J. Galili G. 1995. *Seed Development and Germination*. Marcel Dekker, Inc., New York, N.Y.

- Kitajima K. 1992. Ecophysiology of Tropical Tree Seedlings. In M. D. Staine (ed) The ecology of Tropical forest tree seedlings. Parthenon, Press NY. Pp. 559-596.
- Kitajima K. 1992a. Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species. *Functional ecology*. 6: 582-584.
- Kitajima K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*. 98: 419-428.
- Kitajima K. 1996. Cotyledon functional morphology and patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings. In Swaine, M.D. (ed) *Ecology of tropical forest Tree seedlings*, pp. 193-210. UNESCO/Parthenon, Paris/Carnforth.
- Kitajima K. 2002. Do shade-tolerant tropical tree seedling depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Functional ecology*. 16: 433-444.
- Kitajima K. and M. Fenner. 2000. Ecology of Seedling Regeneration. In *Seeds: The ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd edition, pp: 331-359.
- Kozłowski, T.T., y C. R. Gun. 1972. Importances and characteristics of Seeds. en T. T. Kozłowski (compilador), *Seed Biology*, Academic Press, Nueva York, vol. 1 pp. 1-21.
- Kvet, J.; J.P. Ondok; J. Nacas y P.G. Jarvis. 1971. Methods of growth analysis. En: *Plant Photosynthetic Production*. Edited by Sestak Z.; J. Catsky and P. G. Jarvis. Dr. W. Junk M.V. Publishers, The Hague; 343-391 pp.
- Lambers H. y H. Poorter. 1992. Inherent variation in Growth rate between higher Plants: A Search for physiological Causes and Ecological Consequences. *Advances in*

Ecological Research, 23, 187-260.

Larkins BA y IK.Vasil. 1997. Cellular and Molecular Biology of plant seed Development. Kluwer Academi Publisher. Boston, M.A.

Long A.G. 1997. Lower Carboniferus pteridosperm cupules and the origin of angiosperm. Trans, Roy Soc. Edimburgh. 70: 13-35

López Curto M.L., J. Márquez Guzmán y G. Murguía Sánchez. 1998. Técnicas para el estudio del desarrollo en Angiospermas. Coordinación de Servicios Editoriales de la Facultad de Ciencias de la UNAM, México.

Lott, EJ. 1985. Listados Florísticos de México. III. La estación de biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología. UNAM. 47 pp.

Lott, EJ. 1993. Annotated Checklist of the Vascular Flora of the Chamela Bay Region, Jalisco, Mexico. Occasional papers of the California Academy of Sciences. 148: 1-60.

Lovell P. y K. Moore. 1971. A comparative study of the role of the cotyledons in seedlings development. Journal of Experimental Botany. 22: 153-162.

Macías Rodríguez, M.A. 1994. Estudio Morfológico preliminar en plántulas de especies arbóreas de la región de Chamela, Jalisco, México. Boletín, IBUG. Vol2, núm. 3-4, 69-96.

Marshall P.E. y T.T. kozlowski. 1974. Photosynthetic activity of cotyledons and foliage leaves of young angiosperm seedlings. Canadian Journal of Botany. 52: 2023-2032.

Marshall P.E. y T.T. kozlowski. 1975. Changes in mineral contents of cotyledons and young seedling of woody angiosperm. Canadian Journal of Botany. 53: 2026-

2031.

Marshall P.E. y T.T. Kozłowski. 1976. Compositional changes in cotyledons of woody angiosperm. *Canadian Journal of Botany*. 54: 2473-2477.

Martínez-Yrizar A. y J. Sarukhán. 1990. Litterfall Patterns in a Tropical deciduous Forest in over five year period. *Biotropica*. 19: 226-235.

McHill C.R., J. C. McIntosh, H.A. Outred, y D. W. Fountain. 2002. Seeds storage and seed storage reserves in Chatham Island forget-me-not (*Myosotidium hortensia*, Boraginaceae). *New Zealand Journal of Botany*. 40: 337-346.

Miranda F. y Hernández X. 1963. Los tipos e vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 28: 29-179.

Niembro A. 1986. Árboles y arbustos útiles de México. Limusa. México

Niembro, A. 1988. Semillas de árboles y arbustos. Ontogenia y estructura. Limusa. México.

Niklas K. 1997. The evolutionary biology of plants. Univ. Chicago, Press.

Olofinboba, M.O. 1975. Studies on seedlings of *Theobroma cacao* L. Variety F3. Amazon. I. Role of cotyledons in seedling development. *Turrialba*. 25: 121-127.

Osborne, T.B. 1924. The Vegetable proteins. 2da ed. London: Logmans Green.

Panza, V., V. Láinez, H. Maroder, I. Prego y S. Maldonado. 2002. Storage reserves and cellular water in mature seeds of *Araucaria angustifolia*. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 140:273-283.

- Peréz, A., García M., Enríquez Q., Quero, C., Pérez, P.; y Hernández G. 2004. Análisis de crecimiento, área foliar específica y concentración de nitrógeno en hojas de pasto “mulato” (*Brachiaria* híbrido, cv.) Teéc Pecu Méx; 42(3):447-458.
- Poorter, H. 1989. Plant growth análisis: towards a síntesis of the classical and the functional aproach. *Physiological Plantarum*. 75: 237-244.
- Poorter, H. 2001. Light dependent change in biomasa allocation and their importante for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology*. 15: 113-123.
- Rowe N.P. 1992. Winged late Devonian seeds. *Nature*. 359:682.
- Sack L. y P.J. Grubb. 2001. Why do species of woody seedling change rank in relative growth rate between low and high irradiance?. *Functional Ecology*. 15: 145-154.
- Salisbury F.B. Y C.W. Ross. 1994. *Fisiología vegetal*. Grupo Editorial Iberoamerica, S.A. de C.V. pp:487-496.
- Shipley B. 2000. Plasticity in relative growth rate and its components following a change in irradiance. *Plan Cell and Enviroment*. 23:1207-1216.
- Shipley B. & Hunt R. 1996. Regresión smoothes for estimating parameters in growt analiysis. *Annals of Botany* 78: 569-576.
- Soriano F. D. 2003. Importancia de la Tasa de Asimilación Neta, el Área Foliar Especifica y el Cociente de Peso Foliar en la determinación de la Tasa Relativa de Crecimiento de 5 especies arbóreas de la Selva Baja Caducifolia de Chamela Jalisco, México. Tesis Licenciatura. Escuela de Biología. Beneméríta Universidad Autónoma de Puebla. P.106.
- Stewart, W.N. y G.W. Rothwell. 1993. *Paleobotany and Evolution of Plants*. Crambrige

Univ. Press., Cambridge.

Thompson, K. 1987. Seeds and seed bank. *New phytologist*. 106: 25-34.

Werker E. 1997. Seed anatomy. Gebruder Borntraeger, Berlin. Pp:1-228

Westoby, M., E. Jurado and M. Leishman, 1992. Comparative Evolutionary Ecology of Seed Size. *Trends in Ecology and Evolution*. 7(11): 368-372.

IX APENDICE

Albizia occidentalis

ANOVAS de parámetros de crecimiento condiciones de L-O e interacción entre éstos.

Biomasa cotiledones							
1-RAD, 2-TIEMPO							
	df	MS	df	MS	F	p-level	
	Effect	Effect	Error	Error			
1		1	0.00018639	84	9.4141E-06	19.7991524	2.6216E-05
2		5	0.00163129	84	9.4141E-06	173.282196	0
12		5	5.5839E-05	84	9.4141E-06	5.9314661	9.5919E-05

Area cotiledones							
1-RAD, 2-TIEMPO							
	df	MS	df	MS	F	p-level	
	Effect	Effect	Error	Error			
1		1	2.8527441	84	0.06530192	43.6854515	3.342E-09
2		5	1.11804819	84	0.06530192	17.121212	1.21E-11
12		5	0.6945489	84	0.06530192	10.6359644	6.169E-08

Biomasa seca total							
1-RAD, 2-TIEMPO							
	df	MS	df	MS	F	p-level	
	Effect	Effect	Error	Error			
1		1	9.196364403	84	0.047775231	192.4923096	1.923E-23
2		5	5.430104733	84	0.047775231	113.6594086	0
12		5	1.389726639	84	0.047775231	29.08885193	5.168E-17

Tasa relativa de crecimiento RGR							
1-RAD, 2-TIEMPO							
	df	MS	df	MS	F	p-level	
	Effect	Effect	Error	Error			
1		1	0.27930629	70	0.0050253	55.579983	1.83552E-10
2		4	0.01368617	70	0.0050253	2.7234514	0.036165141
12		4	0.03867732	70	0.0050253	7.6965137	3.36721E-05

Tasa de asimilación neta NAR							
1-RAD, 2-TIEMPO							
	df	MS	df	MS	F	p-level	
	Effect	Effect	Error	Error			
1		1	1.3552E-05	70	1.7177E-06	7.8898263	0.006438554
2		4	3.3618E-06	70	1.7177E-06	1.9571983	0.110591494
12		4	4.8058E-06	70	1.7177E-06	2.797847	0.03242147

Proporción de área foliar LAR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS			
	Effect	Effect	Error	Error	F		p-level
1	1	322908	84	1792.82751	180.111023		1.33E-22
2	5	88114.0234	84	1792.82751	49.1480789		1.587E-23
12	5	29423.5117	84	1792.82751	16.4117928		2.853E-11

Área foliar específica SLA

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS			
	Effect	Effect	Error	Error	F		p-level
1	1	283053.688	84	6333.21582	44.6935158		2.385E-09
2	5	333316.563	84	6333.21582	52.6299057		1.874E-24
12	5	48412.5391	84	6333.21582	7.64422655		5.827E-06

Área hojas-LN

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS			
	Effect	Effect	Error	Error	F		p-level
1	1	116.397018	84	0.5579499	208.61554		1.7588E-24
2	5	16.1349335	84	0.5579499	28.9182491		6.0248E-17
12	5	5.01192331	84	0.5579499	8.98274803		7.2212E-07

Área foliar total-LN

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS			
	Effect	Effect	Error	Error	F		p-level
1	1	59.8157539	84	0.62471491	95.7488785		1.566E-15
2	5	15.2394629	84	0.62471491	24.3942661		4.357E-15
12	5	3.02485466	84	0.62471491	4.84197569		0.0006121

Cociente de peso foliar LWR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS			
	Effect	Effect	Error	Error	F		p-level
1	1	0.74442244	84	0.00251528	295.960052		2.898E-29
2	5	0.3596254	84	0.00251528	142.976288		0
12	5	0.04516465	84	0.00251528	17.9561119		4.507E-12

Cociente de peso del tallo SWR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	0.98183739	84	0.00288366	340.483643	0
2	5	0.34620112	84	0.00288366	120.056351	0
12	5	0.06244611	84	0.00288366	21.6551914	7.291E-14

Cociente de peso de la raíz RWR)

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	0.01640395	84	0.00066272	24.7523746	3.416E-06
2	5	0.00158772	84	0.00066272	2.39574933	0.044097
12	5	0.00843696	84	0.00066272	12.730772	3.262E-09

Relación raíz/vástago R/S

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	0.04304953	84	0.00146741	29.3371372	5.684E-07
2	5	0.00810721	84	0.00146741	5.52485323	0.0001904
12	5	0.01893803	84	0.00146741	12.9057779	2.573E-09

Ceiba pentandra

ANOVAS de parámetros de crecimiento condiciones de L-O e interacción entre éstos.

Biomasa cotiledones

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level	
1	1		0.009692116	81	5.99747E-05	161.6034698	5.46147E-21
2	5		0.00024648	81	5.99747E-05	4.109732151	0.002239146
12	5		0.001145098	81	5.99747E-05	19.09303284	1.67613E-12

Área cotiledones-LN

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level	
1	1		16.3556728	81	0.0515858	317.057617	9.7784E-30
2	5		14.253253	81	0.0515858	276.301849	0
12	5		1.7713573	81	0.0515858	34.3380775	1.1265E-18

Biomasa seca total-LN

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level	
1	1		13.5268307	81	0.04610946	293.363495	1.18338E-28
2	5		1.93844545	81	0.04610946	42.0400887	3.93452E-21
12	5		2.58673692	81	0.04610946	56.0999222	6.86857E-25

Tasa relativa de crecimiento RGR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	0.05911046	67	0.00188941	31.285141	4.4507E-07
2	4	0.0078976	67	0.00188941	4.17992735	0.00441287
12	4	0.00567701	67	0.00188941	3.00464511	0.02424215

Tasa de asimilación neta NAR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	2.186E-06	67	4.1284E-07	5.29510164	0.02450369
2	4	7.1058E-07	67	4.1284E-07	1.72119379	0.1555903

12	4	8.5009E-07	67	4.1284E-07	2.05912399	0.09598967
----	---	------------	----	------------	------------	------------

Proporción de área foliar LAR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS		
	Effect	Effect	Error	Error	F	p-level
1	1	49497.47656	81	546.9598999	90.49562073	7.70901E-15
2	5	43065.98047	81	546.9598999	78.73699951	1.22431E-29
12	5	5253.930664	81	546.9598999	9.605696678	3.16672E-07

Área foliar específica SLA

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS		
	Effect	Effect	Error	Error	F	p-level
1	1	1634.14856	81	11763.0254	0.13892247	0.710328102
2	5	194037.125	81	11763.0254	16.495512	3.35392E-11
12	5	4635.31055	81	11763.0254	0.39405772	0.851570785

Área hojas-LN

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS		
	Effect	Effect	Error	Error	F	p-level
1	1	11.0160704	81	0.25285321	43.5670547	3.9359E-09
2	5	9.98260021	81	0.25285321	39.4798203	2.3679E-20
12	5	9.98260021	81	0.25285321	39.4798203	2.3679E-20

Área foliar total-LN

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS		
	Effect	Effect	Error	Error	F	p-level
1	1	28.5763359	81	0.06527253	437.800323	0
2	5	17.9079285	81	0.06527253	274.356262	0
12	5	4.02704811	81	0.06527253	61.6959076	3.456E-26

Cociente de peso foliar LWR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS		
	Effect	Effect	Error	Error	F	p-level
1	1	0.45428884	81	0.01704574	26.6511612	1.70494E-06
2	5	0.32976037	81	0.01704574	19.3456135	1.26655E-12
12	5	0.02690401	81	0.01704574	1.57834184	0.175510883

Cociente de peso del tallo SWR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS			
	Effect	Effect	Error	Error	F		p-level
1		1	1.17820036	81	0.00378939	310.920837	1.83818E-29
2		5	0.16666579	81	0.00378939	43.9822235	1.06098E-21
12		5	0.08132017	81	0.00378939	21.4599628	1.30307E-13

Cociente de peso de la raíz-LN RWR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS			
	Effect	Effect	Error	Error	F		p-level
1		1	4.26633978	81	0.26363513	16.182745	0.00012846
2		5	3.72006822	81	0.26363513	14.1106701	6.4252E-10
12		5	0.48169798	81	0.26363513	1.8271389	0.11671812

Relación raíz/vástago R/S

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS			
	Effect	Effect	Error	Error	F		p-level
1		1	6.72993326	81	0.60428059	11.1371002	0.00127969
2		5	4.09035254	81	0.60428059	6.76896191	2.5557E-05
12		5	0.77601743	81	0.60428059	1.28420043	0.27882561

Cochlospermum vitifolium

ANOVAS de parámetros de crecimiento condiciones de L-O e interacción entre éstos.

Área cotiledones.

RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	57.4423981	68	0.10317826	556.729675	0
2	4	4.54427862	68	0.10317826	44.0429878	3.3941E-18
12	4	8.11591053	68	0.10317826	78.6591187	8.9605E-25

Biomasa cotiledones

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	0.00043495	68	3.9162E-06	111.063843	6.1252E-16
2	4	4.7743E-05	68	3.9162E-06	12.1911297	1.5797E-07
12	4	5.4647E-05	68	3.9162E-06	13.9541502	2.3106E-08

Biomasa seca total-LN

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	8.36171913	68	0.08923997	93.6992569	2.0296E-14
2	4	4.64812136	68	0.08923997	52.0856476	5.2663E-20
12	4	2.08603001	68	0.08923997	23.3755131	3.4905E-12

Tasa relativa de crecimiento RGR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	0.09532683	54	0.00515171	18.503912	7.1587E-05
2	3	0.15656154	54	0.00515171	30.3901958	1.2065E-11
12	3	0.01305884	54	0.00515171	2.5348556	0.06639855

Tasa de asimilación neta NAR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	3.5232E-06	54	4.7728E-07	7.3817277	0.00883521
2	3	2.6964E-05	54	4.7728E-07	56.4949532	1.1519E-16

12	3	2.2144E-06	54	4.7728E-07	4.63951397	0.00586589
----	---	------------	----	------------	------------	------------

Proporción de área foliar LAR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	298287.656	68	1192.62988	250.109161	1.7879E-24
2	4	17273.377	68	1192.62988	14.4834347	1.3233E-08
12	4	35552.4297	68	1192.62988	29.8101139	2.5051E-14

Área foliar específica SLA

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	500097.781	68	4126.95996	121.178246	9.3128E-17
2	4	62806.082	68	4126.95996	15.2184858	6.1897E-09
12	4	79434.7891	68	4126.95996	19.2477722	1.258E-10

Área hojas

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	47.09272766	68	0.941114783	50.03930283	1.04418E-09
2	4	24.31622505	68	0.941114783	25.83768272	4.85025E-13
12	4	24.31622505	68	0.941114783	25.83768272	4.85025E-13

Área foliar total-LN

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	57.4423981	68	0.10317826	556.729675	0
2	4	4.54427862	68	0.10317826	44.0429878	3.3941E-18
12	4	8.11591053	68	0.10317826	78.6591187	8.9605E-25

Cociente de peso foliar LWR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	0.71154565	68	0.00193877	367.009247	4.1325E-29
2	4	0.06499595	68	0.00193877	33.5243645	1.9427E-15
12	4	0.04739306	68	0.00193877	24.4449406	1.4607E-12

Cociente de peso del tallo SWR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS		
	Effect	Effect	Error	Error	F	p-level
1	1	0.92460489	68	0.00205735	449.415741	0
2	4	0.17668031	68	0.00205735	85.8776627	7.6634E-26
12	4	0.07274128	68	0.00205735	35.3568077	5.884E-16

Cociente del peso de la raíz RWR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS		
	Effect	Effect	Error	Error	F	p-level
1	1	0.01393158	68	0.00140816	9.89345741	0.00246037
2	4	0.03330292	68	0.00140816	23.6499329	2.7855E-12
12	4	0.00807575	68	0.00140816	5.73496103	0.00048851

Relación raíz/vástago R/S

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS		
	Effect	Effect	Error	Error	F	p-level
1	1	0.02777355	68	0.00322515	8.61156559	0.00455153
2	4	0.07608622	68	0.00322515	23.5915623	2.922E-12
12	4	0.01514868	68	0.00322515	4.69705486	0.00208865

Enterolobium cyclocarpum

ANOVAS de parámetros de crecimiento condiciones de L-O e interacción entre éstos.

Biomasa cotiledones

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	1.0755E-05	83	0.00342575	0.00313957	0.95545113
2	5	0.29228362	83	0.00342575	85.3195114	0
12	5	0.00566873	83	0.00342575	1.65474081	0.15473983

Área cotiledones

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	25.4324436	83	0.58379745	43.5638161	3.6251E-09
2	5	32.5312538	83	0.58379745	55.723526	4.2838E-25
12	5	5.7797184	83	0.58379745	9.90021133	1.8898E-07

Biomasa seca total

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	3.72714186	83	0.0079358	469.661957	0
2	5	0.78428215	83	0.0079358	98.8283997	0
12	5	1.11358356	83	0.0079358	140.324097	0

Tasa relativa de crecimiento RGR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	0.064631	69	0.00164241	39.351429	2.6868E-08
2	4	0.00870274	69	0.00164241	5.29877663	0.00088281
12	4	0.00256941	69	0.00164241	1.56441963	0.19357657

Tasa de asimilación neta NAR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	2.0816E-05	69	1.6248E-06	12.8111677	0.00063599
2	4	1.0292E-05	69	1.6248E-06	6.33407211	0.00021148

12	4	6.2968E-06	69	1.6248E-06	3.87545609	0.00673688
----	---	------------	----	------------	------------	------------

Proporción de área foliar LAR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	90443.4297	83	591.466919	152.913742	1.6032E-20
2	5	44973.7539	83	591.466919	76.0376434	1.6228E-29
12	5	9290.99023	83	591.466919	15.7083855	7.3615E-11

Área foliar específica SLA

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	47213.0898	83	4703.50635	10.0378504	0.00214702
2	5	283732.406	83	4703.50635	60.3235931	3.4011E-26
12	5	3297.9187	83	4703.50635	0.70116174	0.62411356

Área hojas-LN

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	47.0592995	84	0.35385552	132.990158	5.3819E-19
2	5	34.6430588	84	0.35385552	97.9017105	0
12	5	3.12672567	84	0.35385552	8.83616543	9.0378E-07

Área foliar total-LN

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	41.081131	83	0.07148943	574.64624	0
2	5	15.4133177	83	0.07148943	215.602753	0
12	5	3.93245745	83	0.07148943	55.0075378	6.4455E-25

Cociente de peso foliar LWR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	0.65019405	83	0.00368055	176.656708	2.9276E-22
2	5	0.74256116	83	0.00368055	201.752701	0
12	5	0.0295256	83	0.00368055	8.02205849	3.2962E-06

Cociente de peso del tallo SWR

1-RAD, 2-TIEMPO

df	MS	df	MS			
Effect	Effect	Error	Error	F		p-level
1	1	1.02896309	83	0.0031897	322.589569	2.4868E-30
2	5	0.48957756	83	0.0031897	153.487152	0
12	5	0.05123432	83	0.0031897	16.0624371	4.7599E-11

Cociente de peso de la raíz RWR

1-RAD, 2-TIEMPO

df	MS	df	MS			
Effect	Effect	Error	Error	F		p-level
1	1	0.04327734	83	0.0002723	158.931824	5.6E-21
2	5	0.03066567	83	0.0002723	112.616707	0
12	5	0.00682252	83	0.0002723	25.055027	2.6302E-15

Relación raíz/vástago R/S

1-RAD, 2-TIEMPO

df	MS	df	MS			
Effect	Effect	Error	Error	F		p-level
1	1	0.07498837	83	0.00046764	160.354156	4.3843E-21
2	5	0.04666629	83	0.00046764	99.7905807	0
12	5	0.01255143	83	0.00046764	26.8398132	4.7936E-16

Tabebuia rosea

ANOVAS de parámetros de crecimiento condiciones de L-O e interacción entre éstos.

Biomasa cotiledones

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	0.01177067	83	3.1919E-05	368.764862	0
2	5	0.00107007	83	3.1919E-05	33.5243759	1.4149E-18
12	5	0.00283883	83	3.1919E-05	88.9380875	0

Area cotiledones

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	710.600647	83	2.10803413	337.091644	0
2	5	98.2639542	83	2.10803413	46.6140251	1.0727E-22
12	5	51.7891884	83	2.10803413	24.5675278	4.2387E-15

Biomasa seca total-LN

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	26.9024429	83	0.03056235	880.247742	0
2	5	6.59877205	83	0.03056235	215.911774	0
12	5	8.02291393	83	0.03056235	262.509674	0

Tasa relativa de crecimiento RGR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	0.07749924	69	0.00124543	62.2268791	3.1984E-11
2	4	0.00030943	69	0.00124543	0.24845579	0.90965718
12	4	0.00579732	69	0.00124543	4.65487194	0.00219425

Tasa de asimilación neta NAR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	3.0446E-06	69	2.0493E-07	14.8564081	0.00025713
2	4	3.4486E-07	69	2.0493E-07	1.68282473	0.16387497

12	4	5.2824E-07	69	2.0493E-07	2.57765102	0.04493137
----	---	------------	----	------------	------------	------------

Proporción de área foliar LAR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	64166.832	83	493.620697	129.992188	1.1475E-18
2	5	26254.1152	83	493.620697	53.186821	1.8555E-24
12	5	6834.00537	83	493.620697	13.8446493	7.8782E-10

Área foliar específica SLA

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	117137.258	83	1141.9989	102.572128	3.6665E-16
2	5	90975.0938	83	1141.9989	79.6630249	3.3385E-30
12	5	10953.8271	83	1141.9989	9.59180164	2.9868E-07

Área hojas-LN

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	44.3332329	83	0.05422477	817.582642	0
2	5	16.4409065	83	0.05422477	303.199188	0
12	5	16.4409065	83	0.05422477	303.199188	0

Área foliar total-LN

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	55.960537	83	0.09017844	620.553406	0
2	5	9.57043171	83	0.09017844	106.127724	0
12	5	7.22715425	83	0.09017844	80.1428223	2.7202E-30

Cociente de peso foliar LWR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	0.01351131	83	0.00256423	5.26914883	0.02422949
2	5	0.31698942	83	0.00256423	123.619698	0
12	5	0.01440238	83	0.00256423	5.61664724	0.00016547

Cociente de peso del tallo SWR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	0.29193059	83	0.00084252	346.496429	0
2	5	0.10697725	83	0.00084252	126.972771	0
12	5	0.0363053	83	0.00084252	43.0912628	1.1234E-21

Cociente de peso de la raíz-LN RWR

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	8.98367786	83	0.08161645	110.071899	6.9782E-17
2	5	4.35260868	83	0.08161645	53.3300438	1.7057E-24
12	5	0.24595371	83	0.08161645	3.01353121	0.01504262

Relación raíz/vástago-LNR/S

1-RAD, 2-TIEMPO

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	12.2215471	83	0.12652302	96.5954514	1.4453E-15
2	5	5.73549128	83	0.12652302	45.331604	2.4843E-22
12	5	0.38434082	83	0.12652302	3.03771472	0.0144177